

Die Evolution der Metapodien in der Höhlenbären–Gruppe (Ursidae, Mammalia)

Gerhard WITHALM *

WITHALM, G., 2001. Die Evolution der Metapodien in der Höhlenbären–Gruppe (Ursidae, Mammalia). — Beitr. Paläont., 26:169–249, 79 Abbildungen, 18 Tabellen, 2 Tafeln, Wien.

Inhalt

Zusammenfassung, Abstract	169
1. Einleitung und Fragestellung	170
2. Die Fundstellen	170
3. Material	175
4. Methoden	175
5. Ergebnisse nach Fundstellen	178
6. Ergebnisse nach Knochenelementen	201
7. Entwicklung von Metacarpus und Metatarsus	227
8. Allometrien	230
9. Sexing mit Metapodien	238
10. Diskussion	239
11. Conclusiones	242
12. Dank	243
13. Literatur	243
Tafeln	246

Zusammenfassung

Für die vorliegende Untersuchung wurden insgesamt 4459 Metapodien mit je acht Maßen vermessen, vier Indices wurden gerechnet und ausgewertet. Das Material stammt aus acht Höhlen, die alle, mit Ausnahme der Hundsheimer Spalte, statistisch verwertbare Mengen geliefert haben.

Die acht Höhlenfaunen stammen sowohl aus unterschiedlichen Zeitniveaus als auch aus unterschiedlichen Höhenlagen.

Es sind dies: die Hundsheimer Spalte (tiefes M–Pleistozän), die Repolusthöhle (jüngeres M–Pleistozän), die Schwabenreithhöhle (Früh–Würm), die Herdengelhöhle (Früh- bis M–Würm), die Ramesch Knochenhöhle (M–Würm, 2 Einheiten, hochalpin), die Conturineshöhle (Früh- bis M–Würm, Südtirol, hochalpin), die Windener Bärenhöhle (Mittelwürm) und die Gamssulzenhöhle (Spätwürm, Referenzfauna). Den folgenden Themen wurde nachgegangen:

1. Gibt es eine Evolution der Metapodien von *Ursus deningeri* zu *Ursus spelaeus*, und wenn ja, verläuft diese parallel zu der des P4/4–Index ?
2. Welche Stellung innerhalb der Höhlenbären–Gruppe nehmen die alpinen Kleinformen (Höhlenbären der Ramesch–Knochenhöhle und Conturinesbären) ein ?
3. Ist es möglich, die sex–ratio einer Höhlenbärenfauna anhand der Metapodien zu bestimmen ?
4. Als Besonderheit wird *U. arctos priscus* aus der Windener Bärenhöhle beschrieben und vergleichend abgebildet.

Abstract

For this investigation an amount of 4459 metapodial bones of *Ursus deningeri* and *Ursus spelaeus* was treated. Up to eight measurements were taken and four indices were calculated to follow the evolution of metacarpus and metatarsus and the development of the metapodials in particular.

The material was taken from eight different sites in Austria and Southern Tyrol (Italy), differing in age and altitude. These sites are: Hundsheimer Spalte (lower M–Pleistocene, n < 30), Repolust cave (upper M–Pleistocene), Schwabenreith cave (early Wurmian), Herdengel cave (early – middle Wurmian), Ramesch–Knochenhöhle (middle Wurmian, two separated stratigraphic levels, high alpine), Conturines cave (early – middle Wurmian, Southern Tyrol, high alpine), Windener Bärenhöhle (middle Wurmian) and Gamssulzen cave (late Wurmian, the standard for cave bear faunas, all other faunas will be related to the population of this cave). The following points were considered:

1. Is there an evolution of metapodial bones leading from *Ursus deningeri* to *Ursus spelaeus* and if so, is this evolution related to the evolution of the P4/4–Index ?
2. Are there any peculiarities in the material from the high alpine cave bear faunas ? Which position do these bears obtain within the cave bear group ?
3. Is it possible to determine the sex–ratio by means of metapodial bones ?
4. As it became obvious that there is one more species of bear in the Windener Bärenhöhle these findings are described as well.

* Mag. Dr. Gerhard Withalm, Institut für Paläontologie, Universität Wien, Althanstr. 14, A-1090 Wien. e-mail: gwithalm@mac.com



1. Einleitung und Fragestellung

Der Höhlenbär, *Ursus spelaeus*, wurde im Jahre 1794 erstmals von Johann Christian Rosenmüller aus der Zoolithenhöhle bei Burggailenreuth in Deutschland beschrieben und wird also seit langem mit großem Interesse von der wirbeltierpaläontologischen Seite erforscht. Neben den grundlegenden anatomischen Beschreibungen existiert auch eine Reihe „paläobiologischer“ Arbeiten sensu Abel über den Höhlenbären, die v.a. zwischen 1930 und 1940 erschienen sind, wie z.B. die Arbeiten von ABEL, O. & KYRLE, G. (1931), BÜRGL, H. (1933) und BÜRGL, H. (1938).

Jedoch spätestens seit der Monographie von RODE, K. (1935) über das Gebiß der Bären wird diesem Merkmalskomplex die größte Aufmerksamkeit zuteil. Dem gegenüber wurden die Elemente des postcranialen Skelettes bislang stark vernachlässigt. Es hat zwar immer wieder Arbeiten auch zu diesem Thema gegeben, wie z.B. die von MOTTL, M. (1933), doch sind bisher kaum Anstalten gemacht worden, postcraniale Elemente aus evolutivem oder biostratigraphischem Blickwinkel statistisch auszuwerten. Lediglich zwei Arbeiten haben versucht, diesem Übelstand abzuhelpfen, die eine von TORRES PEREZ-HIDALGO, T. de (1988) und die andere von KUNST, G. K. (1992). Der nächste Schritt in der Erforschung des Höhlenbären war nun, daß von RABEDER, G. (1983), auf der Basis von Rode und aufgrund seiner methodischen Vorkenntnisse aus der Bearbeitung von Kleinsäugern, ein biostratigraphisches Zeitmaß auf der Basis der Zahnevolution des Höhlenbären eingeführt wurde. Die in diesem Zusammenhang aussagekräftigsten Zähne sind die P4, deren morphologische Entwicklung zu einem morphodynamischen Index zusammengefaßt wird, und der sich aus den sogenannten Morphotypenfrequenzen, also der Häufigkeit des Auftretens der für den jeweiligen Zahn empirisch festgestellten Formtypen, ergibt. Auch die Molaren zeigen eine morphometrisch faßbare Evolution, die sich ebenfalls für biostratigraphische Aussagen heranziehen läßt, siehe dazu RABEDER, G. (1999). Bis jetzt waren dies, neben den radiometrischen Datierungsmöglichkeiten, die einzigen Methoden um eine Bärenfauna zeitmäßig einzustufen.

Rekonstruktionen des Höhlenbären wie ihn Othenio Abel, der Begründer der Paläobiologie, im Jahre 1924 sich vorgestellt hat. Besonders gut kann man das als „Überbauung“ seit langem bekannte Phänomen der Dominanz der Vorder- über die Hinterextremität sehen, das hier in übertriebener Weise dargestellt ist. Das Original dieser Zeichnung dürfte verschollen sein, es existiert davon aber noch ein großformatiges Glasdia in der Diasammlung des Institutes für Paläontologie.

Das Bild steht deshalb am Anfang dieser Arbeit, weil es die lange Kontinuität in der Erforschung des Höhlenbären am Institut für Paläontologie der Universität Wien illustriert und so zeigt, daß auch nach Jahrzehntelanger gründlicher Forschungstätigkeit an einer Art noch immer neue Erkenntnisse zu gewinnen sind.

Die Fragestellungen dieser Arbeit sind also: Eine Darstellung der Evolution von Metacarpus und Metatarsus in der Höhlenbärengruppe zu geben, v.a. im Hinblick auf eine Größenzunahme sowie auf allometrische Verschiebungen zwischen Metacarpus und Metatarsus einerseits und andererseits zwischen den einzelnen Strahlen. Des weiteren, so es möglich ist, eine Darstellung des Sexualdimorphismus anhand der Metapodien, und schließlich eine Zusammenfassung der Ergebnisse im Hinblick auf eine biostratigraphische Verwertbarkeit zu geben. Im nachfolgenden Teil soll eine kurze Charakterisierung der Fundstellen gegeben werden, die in diese Arbeit Eingang gefunden haben. Bei der Auswahl der Fundstellen wurde darauf Wert gelegt, daß sie einerseits einen repräsentativen Zeitraum abdecken und andererseits auch einigermaßen ausreichende Mengen an Material bieten. Dabei ist es – wie so oft – so, daß die Stückzahl mit dem Ansteigen des Alters der Fundstelle abnimmt.

2. Die Fundstellen

2.1. Deutsch-Altenburg, Fundstelle 4B

Gemeinde: Bad Deutsch-Altenburg

Polit. Bezirk: Bruck an der Leitha, Niederösterreich

ÖK-50-Blattnr.: 61, Hainburg

Koordinaten: 16° 55' (RW: 243 mm)

48° 09' (HW: 251 mm)

Seehöhe: 280 – 290 m

Österr. Höhlenkatasternr.: 2921/18

Abkürzung: DA4B

Geol. Alter d. Fauna: tiefes Altpleistozän (nur DA 4B)

Die Fundstellen Deutsch-Altenburg lagen im sog. Pfaffenberg, dem westlichen Ausläufer der Hainburger Berge. Es handelt sich dabei um eine Reihe von Höhlen und Karstspalten, die im Rahmen der Abbauarbeiten im Steinbruch Hollitzer im Laufe der Zeit weggesprenget wurden und somit nur mehr durch die vorhandene Grabungsdokumentation zugängig sind. Interessanterweise finden sich die Fundstellen nur in dem dort abgebauten mesozo-

ischen Dolomit und nicht in den daran angrenzenden Kalken des Miozäns.

Erste Funde wurden im Steinbruch Hollitzer bereits 1908 getätig und von FREUDENBERG, W. (1914) publiziert. Auch später wurden noch weitere Fundstellen erschlossen, die aber leider nur sehr summarisch von EHRENBURG, K. (1929) publiziert worden sind. Die beste Zeit für die Entdeckung neuer Fundstellen waren die Jahre von 1971 bis 1984. Allein in dieser Zeit wurden von Karl Mais und Gernot Rabeder 51 fossilführende Karstobjekte gefunden und die Fossilien daraus geborgen. DA 4B selbst ist Teil einer Schachtfüllung und wird als „Braune Lehmlinsen vermischt mit Schutt zwischen dem lockeren Blockwerk der Schachtfüllung“ beschrieben, FRANK, Ch. & RABEDER, G. (1997a:242). Die Bearbeitung dieser Faunen ist bis heute nicht abgeschlossen. Für nähere Angaben siehe FRANK, Ch. & RABEDER, G. (1997a).

2.2. Hundsheim

Gemeinde: Bad Deutsch-Altenburg (KG Hundsheim)

Polit. Bezirk: Bruck an der Leitha, Niederösterreich

ÖK-50-Blattnr.: 61, Hainburg

Koordinaten: 16° 56' 05" (RW: 217 mm)

48° 08' 24" (HW: 284 mm)

Seehöhe: 270 m

Österr. Höhlenkatasternr.: 2921/13

Abkürzung: HH

Geol. Alter d. Fauna: Mittelpaleozän

Die Fundstelle Hundsheim liegt auf der Südseite des Hexenberges in den Hainburger Bergen, nahe der Ortschaft Hundsheim. Es handelt sich dabei um eine Höhlenruine, die sich uns heute als nahezu sedimentfreie Karstspalte präsentiert, die jedoch im Mittelpaleozän eine große und effiziente Fossilfalle war.

Bereits im Jahre 1900 wurden die Hundsheimer Spalte und die in unmittelbarer Nachbarschaft befindliche Güntherhöhle im Rahmen von Steinbrucharbeiten angefahren. Die erste Grabung fand dann 1902 unter Franz Toula statt, der das berühmte Nashorn noch im selben Jahr publiziert hat, TOULA, F. (1902). Eine Zusammenfassung der Untersuchungen von W. Freudenberg liegt

dann unter TOULA, F. (1907) vor, von ihm selbst gibt es zwei Arbeiten: FREUDENBERG, W. (1908) und FREUDENBERG, W. (1914). Weitere Grabungen folgten dann in den Dreißiger- und Vierzigerjahren durch Sickenberg, Zapfe, Hütter, Toth und Lehmann, die letzte Grabung fand in den Jahren von 1947 bis 1951 unter der Leitung von Erich Thenius statt. Publikationen über die Bären aus Hundsheim stammen von ZAPFE, H. (1939, 1948). Für nähere Angaben siehe FRANK, Ch. & RABEDER, G. (1997b).

2.3. Repolusthöhle

Gemeinde: Frohnleiten (KG Mauritzn)

Polit. Bezirk: Graz-Umgebung, Steiermark

ÖK-50-Blattnr.: 164, Graz

Koordinaten: 15° 20' 51" (RW: 351 mm)

47° 18' 35" (HW: 507 mm)

Seehöhe: 525 m

Österr. Höhlenkatasternr.: 2837/1

Abkürzung: RE

Geol. Alter d. Fauna: Mittel- bis Jungpleistozän

Die im südseitig gelegenen Steilhang des Badlgrabens gelegene Repolusthöhle befindet sich etwa 70 m über dem Talboden. Sie ist zur Gänze im dichten und schwach metamorphen Schöckelkalk angelegt und ihr Verlauf zieht geradlinig nach WNW. In ihrem hinteren Bereich befindet sich ein Schacht, der als Fossilfalle gewirkt zu haben scheint und aus dem zahlreiche Funde geborgen werden konnten.

Entdeckt wurde die Repolusthöhle im Jahre 1910 von einem Knappen namens Repolust. Sie wurde dann einmal im Rahmen der Höhlendünger-Aktion prospektiert und anschließend bis 1947 wieder vergessen. In diesem Jahr führte das Bundesdenkmalamt eine Probegrabung durch, bei der pleistozäne Säugetierreste und Artefakte gefunden wurden. 1948 fanden Grabungen unter der Leitung von M. Mottl statt, bei der die Höhle fast zur Gänze leergeräumt wurde, danach folgten einige Nachgrabungen mit W. Modrijan, in deren Verlauf der sedimentenfüllte Schacht entdeckt wurde. Dieser wurde in den Jahren 1954 und 1955 im Zuge einer Grabung unter der Leitung von H. Bock vollständig ausgeräumt. Eine Nachgrabung von

Methode	Inst.-Nr.	Schicht	Tiefe	Alter [ka] BP
U/Th	Hv 1265/77284	Schacht	1,5 - 2,5 m	50,1 ± 0,78
U/Th	Hv 1266/7614A	rostbr. Phosphaterde	—	85,8 ± 2,7
U/Th	Hv 1267/76260	grauer Sand	—	41,4 ± 1,7
U/Th	Hv 1268/77281	Schacht	8,5 - 9,0 m	223,6 +13,4/-11,8
U/Th	Hv 1269/76137	Schacht	3,8 - 4,5 m	>331

Tabelle 1: Radiometrische Daten der Repolusthöhle. Legende: U/Th = Uran/Thorium-Daten, Hv = Niedersächsisches Landesamt für Bodenforschung, Hannover, aus: RABEDER, G. (1999:12), verändert, eine zusammenfassende und kritische Interpretation der Daten und damit der stratigraphischen Stellung liegt in RABEDER, G. & TEMMEL, H. (1997) vor.

H. Temmel in dem im Horizontalgang verbliebenen Abraum förderte dann zahlreiche weitere Funde zu Tage. Eine zusammenfassende Darstellung der Grabungen von 1947 bis 1955 findet sich in FÜRNHOLZER, J. (1996), eine eingehende Studie über die Bären aus der Schachtfüllung liegt von TEMMEL, H. (1996) vor. Für nähere Angaben siehe RABEDER, G. & TEMMEL, H. (1997) und für das Evolutionsniveau siehe RABEDER, G. (1999).

2.4. Schwabenreithhöhle

Gemeinde: Lunz am See (KG Ahorn)
 Polit. Bezirk: Scheibbs, Niederösterreich
 ÖK-50-Blattnr.: 71, Ybbsitz
 Koordinaten: 14° 58' 38" (RW: 214 mm)
 47° 50' 33" (HW: 205 mm)
 Seehöhe: 959 m
 Österr. Höhlenkatasternr.: 1823/32
 Abkürzung: SW
 Geol. Alter d. Fauna: Frühwurm

Die am Nordabfall des Schöpfertaler Waldes nahe Lunz am See gelegene Schwabenreith-Höhle wurde erst in den 1960er Jahren erstmals von Höhlenforschern erkundet. Seitdem sind sowohl der Sinterschmuck als auch die dort vorkommenden Fossilien die Objekte der Begierde für Sammler gewesen. Daher wurde diese Höhle 1984 mit einem Gitter verschlossen, das 1993 von Raubgräbern aufgebrochen wurde; dabei sind auch die Profile zerstört worden.

Grabungen wurden von 1990 bis 2000 von Seiten des Institutes für Paläontologie der Universität Wien unter der Leitung von G. Rabeder durchgeführt. Die ergiebigste Fundstelle, Fundstelle 2, ist nach oben hin durch eine Sinterdecke verschlossen und wird streckenweise von Sinterbildungen unterlagert, sodaß eine radiometrische Eingrenzung des Alters der dazwischen liegenden Fundschicht möglich ist. Außerdem scheinen die Funde, es handelt sich dabei ausschließlich um Höhlenbärenreste, nur sehr wenig verfrachtet worden zu sein, da es immer wieder Verbandfunde gegeben hat.

Für nähere Angaben siehe FRANK, Ch. & RABEDER, G. (1997c).

2.5. Conturineshöhle

Gemeinde: Plan de Mareo, Enneberg-St. Vigil,
 Marebbe
 Provinz: Bozen-Südtirol
 Seehöhe des Einganges: 2775 m
 Abkürzung: CU
 Geol. Alter d. Fauna: Früh- bis Mittelpaleozän

Die Conturineshöhle liegt am oberen Rand eines nach E blickenden großen Kares knapp unterhalb der Conturinesspitzen im Naturpark Fanes-Sennes-Prags, im ladinischsprachigen Südtirol. Dieses großräumige Höhlenobjekt befindet sich im gebankten Hauptdolomit und weist dennoch einen reichen Sinterschmuck auf. Entdeckt wurde diese Höhle erst 1987 durch Willy Costamoling aus Corvara. Danach wurden alle oberflächlich liegenden Bärenreste von Einheimischen aufgesammelt und erst nach und nach an offizielle Stellen zurückgegeben. Die Funde, die teils oberflächlich gelegen, teils im Sediment liegend zu finden waren, stammen von Bären, die sich in mancher Hinsicht vom normalen alpinen Höhlenbären sensu Ehrenberg unterscheiden und deshalb von besonderem Interesse sind. Für nähere Angaben siehe RABEDER, G. (1991).

2.6. Herdengelhöhle

Gemeinde: Lunz am See (KG Ahorn)
 Polit. Bezirk: Scheibbs, Niederösterreich
 ÖK-50-Blattnr.: 71, Ybbsitz
 Koordinaten: 14° 58' 38" (RW: 208 mm)
 47° 50' 25" (HW: 199 mm)
 Seehöhe: 878 m
 Österr. Höhlenkatasternr.: 1823/4
 Abkürzung: HD
 Geol. Alter d. Fauna: 135 – 35 ka

Die Herdengelhöhle liegt im Nordhang des Scherzlehnerberges und befindet sich damit in unmittelbarer Nähe der Schwabenreithhöhle. Obwohl die Höhle schon lange bekannt ist, gelang der Nachweis der Fossilführung erst im Jahre 1935 durch W. Abrahamczik, der zu dieser

Methode	Probenherkunft	Alter [ka] BP	Labor/Bearbeiter
U/Th	Sinterdecke	78,4 +30,2, -23,4	Geol. Inst. Univ. Kdn; Hausmann
US	basale Sinterfiguren	116 +/-	Inst. Radiumforschung Univ. Wien, Wild & Steffan
US	basale Sinterfiguren (Wiederholung)	112 +/-	Inst. Radiumforschung Univ. Wien, Wild & Steffan

Tabelle 2: Radiometrische Daten der Schwabenreith-Höhle. Legende: US = Uran-Seriendaten, U/Th = Uran/Thorium-Daten. aus: RABEDER, G. (1999:9), verändert.

Zeit Dissertant bei Abel und Kyrle war. Das Institut für Paläontologie führte in Kooperation mit der Abteilung für Karst und Höhlenkunde in den Jahren von 1983 bis 1989 Grabungen in dieser Höhle durch.

Die Sedimente erreichen in der Herdengelhöhle eine Mächtigkeit von über acht Metern, wobei der Umstand erschwerend ist, daß die ersten zweieinhalf Meter aus nahezu fundfreiem, schuttdurchsetztem Lehm bestehen und die fossilreichen Schichten überlagern. Die Bearbeitung dieses mächtigen Profiles, anhand dessen sich gut die Entwicklung des Höhlenbären studieren lässt, hat zur Erstellung eines für die biostratigraphische Datierung wichtigen Standardprofiles geführt, das durch eine beachtliche Anzahl radiometrischer Daten abgesichert ist, siehe dazu Tab. 3. Nähere Angaben zu dieser Fundstelle finden sich in FRANK, Ch. & RABEDER, G. (1997e).

2.7. Windener Bärenhöhle

Gemeinde: Winden am See

Polit. Bezirk: Neusiedl am See, Burgenland

ÖK-50-Blattnr.: 78, Rust

Koordinaten: 16° 45' 22" (RW: 257 mm)
47° 58' 15" (HW: 478 mm)

Seehöhe: 190 m

Österr. Höhlenkatasternr.: 2911/1

Abkürzung: WI

Geol. Alter d. Fauna: ca. 35 ka

Die Windener Bärenhöhle liegt im W-Hang des Zeilerberges etwa 3 km N von Winden am See. Es handelt sich dabei um eine Schichtfugenhöhle, die im Leithakalk-Konglomerat des Badenien angelegt ist. Erste Aufsammlungen von J. Pia und O. Wettstein sind, den Angaben von BAUER, K. (1996) gemäß, für das Jahr 1923 be-

legt. In den Jahren von 1929 bis 1931 fanden dokumentierte Grabungen unter der Leitung von K. Ehrenberg statt. Zwischen 1962 und 1984 wurde die Höhle mehrfach von K. Bauer befahren. Dabei wurden Streu- und Oberflächenfunde aufgesammelt.

Die Sedimente bestanden aus basalen Sanden mit einem dominanten Kristallinanteil, die von phosphathaltiger Höhlenerde überlagert wurden. Diese Stratigraphie war aber durch Bioturbation und Raubgrabungen bereits gestört. Die Funde werden auch in dieser Höhle vom Höhlenbären dominiert, der nach der P4-Morphologie etwa aus der Zeit um 30 bis 35 ka vor heute stammt. Die ebenfalls dort vorhandenen Braunbären dürften, den radiometrischen Datierungen zufolge, aus der Zeit von etwa 17 ka vor heute stammen. Nähere Angaben zu dieser Fundstelle finden sich in DÖPPES, D. & RABEDER, G. (1997).

2.8. Ramesch-Knochenhöhle

Gemeinde: Spital am Pyhrn

Polit. Bezirk: Kirchdorf an der Krems, Oberösterreich

ÖK-50-Blattnr.: 98, Liezen

Koordinaten: 14° 15' (RW: 250 mm)
47° 39' (HW: 340 mm)

Seehöhe: 1960 m

Österr. Höhlenkatasternr.: 1636/8

Abkürzung: RK

Geol. Alter d. Fauna: 70 – 30 ka

Die in der N-Wand des Ramesch in der Warscheneck-Gruppe auf einer Seehöhe von 1960 m gelegene Ramesch-Knochenhöhle ist bereits seit langem als Fossilfundstelle bekannt. Eine erste Grabung war von BAYER, J. (1927) geplant aber nicht durchgeführt worden. Erst in

Tiefe (cm)	Material	Inst.-Nr.	Schicht	Methode	Datum [ka] BP
-178	Knochen	VRI	?	US	< 14.800 +670/-600
-208	Knochen	ETH-11567	6	¹⁴ C – AMS	37.670 ± 590
-295	Knochen	VRI-1506	5	¹⁴ C	36.800 +2300/-1800
-200	Knochen	VRI-1506	6	¹⁴ C	36.200 +2900/-2100
-292	Knochen	ETH-11568	5	¹⁴ C – AMS	40.030 ± 740
-327	Knochen	VRI	4	US	< 65.800 ± 2300
-327	Knochen	VRI	4	US	< 66.400 ± 3000
ca. -355	Sinter	UKGI	2	U/Th	112.800 +13.100/-11.600
-375	Sinter	VRI	2	US	110.900 +11.000/-10.000
-377	Knochen	VRI	1	US	135.200 +10.900/-9600
-385	Knochen	VRI	1	US	126.900 +7000/-6700

Tabelle 3: Radiometrische Daten der Herdengelhöhle. Legende: UKGI = Geologisches Institut der Universität Köln, US = Uran-Seriendaten n. WILD & al. 1994, ETH = Eidgenössische Technische Hochschule, Zürich, VRI = Institut für Radiumforschung und Kernphysik der Universität Wien. aus: RABEDER, G. (1999:8), verändert.

den Jahren von 1979 bis 1984 wurden Grabungen durch das Institut für Paläontologie (G. Rabeder) in Kooperation mit dem Naturhistorischen Museum Wien (K. Mais) durchgeführt. Diese Grabungen erbrachten eine große Menge an Funden, die zu etwa 99% vom Höhlenbären stammen. Die Ergebnisse aus dieser Höhle sind so wie jene aus der Herdengelhöhle für die Ursidenchronologie von großer Bedeutung, da auch hier eine große Anzahl radiometrischer Daten vorliegt. Nähere Angaben zu dieser Fundstelle sowie die dazugehörigen Literaturangaben finden sich in FRANK, Ch. & RABEDER, G. (1997f).

2.9. Gamssulzenhöhle

Gemeinde: Spital am Pyhrn

Polit. Bezirk: Kirchdorf an der Krems, Oberösterreich

ÖK-50-Blattnr.: 98, Liezen

Koordinaten: 14° 17' 52" (RW: 319 mm)
47° 40' 56" (HW: 399 mm)

Seehöhe: 1300 m

Österr. Höhlenkatasternr.: 1637/3

Abkürzung: GS

Geol. Alter d. Fauna: 40 – 25 ka

Die am Ostrand des Toten Gebirges etwa 500 m über dem Gleinkersee im Seestein (1675 m) in obertriassischem Dachsteinkalk gelegene Gamssulzenhöhle wurde um das Jahr 1920 entdeckt. Von 1923 bis 1987 wurden Aufsammlungen und Raubgrabungen in dieser Höhle durchgeführt, von 1988 bis 1991 fanden Grabungen von Seiten des Institutes für Paläontologie unter der Leitung von G. Rabeder statt.

Die zwei durch einen etwa 23 m tiefen Schacht verbundenen Ebenen aufweisende Höhle wurde auf beiden Niveaus ergraben. Unter den Funden dominiert der Höhlenbär, es gibt aber auch eine v.a. jüngere Begleifauna, sowie, was besonders bemerkenswert ist, etwa 50 spät-paläolithische Artefakte. Die Bären dieser Höhle weisen

Tiefe	Einheit	Qu.	Inst.	Methode	Datum [ka] BP
130-140	1	D8	VRI	US	31,3 +1,9 / -1,8
90-100	1	L11	VRI	US	34,6 +2,8 / -2,7
90-100	1	D7	VRI	¹⁴ C	34,9 +1,8 / -1,5
90-100	1	D7	VRI	US	36,1 +3,0 / -2,8
110-120	1	T15	VRI	¹⁴ C	37,2 +1,9 / -1,6
90-100	1	D7	VRI	US	38,9 +2,3 / -2,2
90-100	1	D7	VRI	US	42,4 +5,3 / -4,9
200-210	1/2	U17	VRI	US	44,5 +2,9 / -2,8
210-220	2	D8	VRI	US	51,3 +2,8 / -2,7
190-200	3	L11	VRI	US	52,0 +4,7 / -4,5
130-140	3/4	L11	VRI	US	62,1 +4,1 / -3,9
280-290	4	D8	VRI	US	64,0 +5,4 / -5,1

Tabelle 4: Radiometrische Daten aus der Ramesch-Knochenhöhle. Legende: ¹⁴C = konventionelle Radiokarbondaten, US = Uran-Serien-Daten, VRI = Institut für Radiumforschung und Kernphysik der Universität Wien. aus: RABEDER, G. (1999:10), verändert.

die höchsten bislang bekannten Morphotypenfrequenzen auf, d.h. sie sind die am höchsten evoluierten Höhlenbären, die man bislang kennt. Daher werden sie von RABEDER, G. (1999) als Referenzfauna zum Vergleich mit anderen Höhlenbärenfaunen herangezogen. Für nähere Angaben zu dieser bedeutenden Fundstelle siehe FRANK, Ch. & RABEDER, G. (1997d).

Im Anschluß an die kurzen vorangegangenen Beschreibungen sei noch eine Übersicht über die geographische Lage der in dieser Arbeit berücksichtigten Fundstellen des Deninger- und des Höhlenbären gegeben.

Methode	Inst.Nr.	GS-Nr.	Gst.	Qu., Tiefe	Taxon	Alter [ka] BP
¹⁴ C	Hv 16893	GS 171	1	G8, 171	<i>U. spelaeus</i>	25,965 ± 0,78
¹⁴ C	Hv 16892	—	1	140 - 150	<i>U. spelaeus</i>	27,52 ± 0,645
¹⁴ C	VRI-1226	GS 123	1	F8, 140 - 150	<i>U. spelaeus</i>	31,5 +1,3, -1,1
¹⁴ C	VRI-1228	GS 166	1	F8, 180 - 200	<i>U. spelaeus</i>	34,3 +2,4, -1,9
¹⁴ C	VRI-1326	GS 638	1	F5, 185 - 200	<i>U. spelaeus</i>	38,0 +2,5, -1,9
¹⁴ C	VRI-1227	GS 161	2	130 - 145	<i>U. spelaeus</i>	38,0 +3,3, -2,3
US	VRI-GS I	—	3	HB - Schicht	<i>U. ? arctos</i>	10,8 +0,8, -2,5
US	VRI-GS II	—	3	HB - Schicht	<i>U. spelaeus</i>	25,4 ± 1,5

Tabelle 5: Radiometrische Daten von Bärenknochen aus der Gamssulzenhöhle. Legende: ¹⁴C = konventionelle Radiokarbondaten, US = Uran - Serien-Daten, AMS = Beschleuniger - Daten, VRI = Institut für Radiumforschung und Kernphysik der Universität Wien, Hv = Niedersächsisches Landesamt für Bodenforschung, Hannover, Gst. = Grabungsstelle, Qu. = Quadrant, HB - Schicht u.Höhlenbärenschicht. aus: RABEDER, G. (1999:5), verändert.

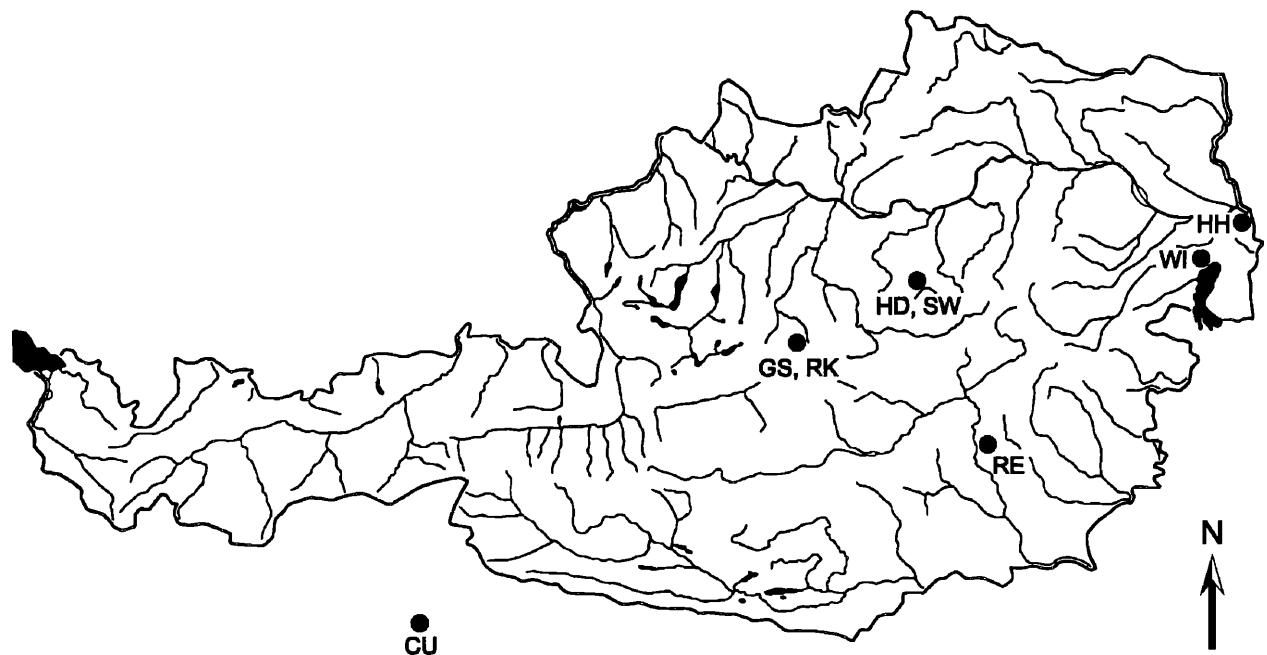


Abbildung 1: Überblick über die Lage der in dieser Arbeit berücksichtigten Fundstellen. CU – Conturineshöhle (Südtirol), GS – Gamssulzenhöhle (OÖ.), HD – Herdengelhöhle (NÖ.), HH – Hundsheimer Spalte (NÖ.), RE – Repolusthöhle (Stmk.), RK – Ramesch Knochenhöhle (OÖ.), SW – Schwabenreithhöhle (NÖ.), WI – Windener Bärenhöhle.

3. Material

Wenn man nun nach einem biostratigraphisch relevanten Indikator im Bereich des postcranialen Skelettes sucht, der eine zeitliche Einstufung einer Höhlenbärenfauna gestattet, so wird es sich um ein Knochenelement handeln müssen, das in statistisch auswertbaren Mengen vorliegen kann. Überdies sollte dieses von nicht allzu großen Muskelpartien gehalten werden, sodaß sich die Körpergröße, das Gewicht und die Plumpheit des Tieres in einiger Direktheit in der Dimensionierung des Knochen-elementes widerspiegelt. Darüber hinaus sollten auch ausreichend metrisch erfaßbare Merkmale vorhanden sein. Häufig auftretende Skelettelemente, da in Mehrzahl vorhanden, haben wir in den Wirbeln, den Rippen, den Phalangen und in den Metapodien. Die übrigen Elemente sind in deutlich geringeren Stückzahlen vorhanden. Für die Wirbel gibt es bislang in der paläontologischen Literatur keine ausgearbeitete Methodik für deren metrische Erfassung, auf der man aufbauen könnte. Das gilt auch für die Rippen, denen generell wenig Aussagekraft zugesprochen wird, da sie recht merkmalsarme Knochenelemente sind. Die Phalangen haben zwar relativ kleine Muskelpartien zu ihrer Unterstützung und lassen sich auch in Anlehnung an die bei Langknochen übliche Meßmethodik bearbeiten, da sie aber beim Bären als semiplantigradem bis plantigradem Tier im Normalfall keiner besonders hohen Belastung ausgesetzt sind, werden sie ebenfalls beiseite gelassen.

Einzig die Metapodien erfüllen alle geforderten Kriterien: die Häufigkeit ihres Vorkommens, die geringe statische Unterstützung durch Muskelpartien, die Belastung bei der Bewegung und ihre gute metrische Faßbarkeit, die sie als „kleinste Langknochen“ bieten. Da aber die

Metapodien, wie bereits angedeutet, in relativ vielen Fundstellen doch ziemlich häufig vorkommen, bietet sich die Möglichkeit zu untersuchen, ob man überhaupt Veränderungen in Abhängigkeit von der Zeit beobachten und ob man mit diesen Skelettelementen ebenfalls biostratigraphisch aussagekräftige Ergebnisse erzielen kann. Dabei bietet es sich an, die Metapodien gründlich, das heißt nach Möglichkeit mit bis zu 8 Meßstrecken, zu vermessen und die gewonnenen Daten auf ihre Aussagemöglichkeiten hin zu untersuchen. Die am Institut für Paläontologie der Universität Wien liegenden umfangreichen Sammlungen aus den eingangs angeführten, datierten Höhlenbärenfaunen stellen einen guten Grundstock für solche Untersuchungen dar.

Das hier zu bearbeitende Ursidenmaterial aus den Fundstellen Deutsch-Altenburg und Hundsheim umfaßt sämtliche bislang zur Verfügung stehenden Metapodien aus den bisher durchgeführten Grabungskampagnen. Das gilt auch für die Metapodien, die aus der Schwabenreithhöhle, der Conturineshöhle, der Ramesch-Knochenhöhle, der Windener Bärenhöhle und der Gamssulzenhöhle stammen.

Die Metapodien aus der Repolusthöhle wurden dem Autor in freundlicher Weise von Herrn Dr. Harald J. Temmel und Dr. I. Fritz (Joanneum / Graz) zur Verfügung gestellt, wofür beiden hier herzlich gedankt sei.

4. Methoden

Die Metapodien aus den Fundkomplexen Deutsch-Altenburg (DA), Hundsheim (HH) und Winden (WI) wurden vor der eigentlichen Bearbeitung Stück für Stück inventarisiert. Die übrigen Fundkomplexe, das sind also:

Fundstelle	Symbol	radiometrische Daten in ka BP	Methode	Labor	P4-Index stand.	P4-Index stand.
Conturines	CU	41,9-47,5 66,4-71,6 82,1-91,4 107,2-115,8	US	VRI	37,78	73,11
Gamssulzen-Höhle	GS	25,4 +/-1,5 26,0 +/-0,8 27,5 +/-0,7 31,5 +1,3; -1,1 34,3 +2,4; -1,9 38,0 +2,5; 1,9 38,0 +3,3; -2,3	US ¹⁴ C ¹⁴ C ¹⁴ C ¹⁴ C ¹⁴ C ¹⁴ C ¹⁴ C	VRI Hv Hv VRI VRI VRI VRI	100,00	100,00
Herdengel 420-380 cm	HD 1	126,9 +7; -6,7 135,2 +10,9; -9,6	US US	VRI VRI	12,00	53,63
Herdengel 360-380 cm	HD 2	< 110,9 +11; -10,0 < 112,8 +13,1; -11,6	US U/Th	VRI UKGI	29,33	70,03
Herdengel 330-360 cm	HD 3	< 65,8 +/-2,3 < 66,4 +/-3,0	US US	VRI VRI	38,64	73,46
Herdengel 200-330 cm	HD 4-6	36,2 +2,9/-2,1 36,8 +2,3/-1,8 37,7 +/-0,6 40,0 +/-0,7	¹⁴ C ¹⁴ C AMS AMS	VRI VRI ETH VRI	50,29	72,00
Ramesch 1: 0-50 cm	RK 1	31,3 +1,9; -1,8 34,6 +2,8; -2,7 34,9 +1,8; -1,5 36,1 +3,0; -2,8 37,2 +1,9; -1,6 38,9 +2,3; -2,2 42,4 +5,3; -4,9 44,5 +2,9; -4,9	US US ¹⁴ C US ¹⁴ C US US US	VRI VRI VRI VRI VRI VRI VRI VRI	38,05	58,48
Ramesch 2: 50-100 cm	RK 2	51,3 +2,8; -2,7 64,0 +5,4; -5,1	US US	VRI VRI	55,81	72,35
Ramesch 3: 100-200 cm	RK 3	51,3 +2,8; -2,7 52,0 +4,7; -4,5 62,1 +4,1; -3,9	US US US	VRI VRI VRI	41,96	62,21
Ramesch 4: 200-250 cm	RK 4	117,4 +11,3; -10,0 128,4 +12,8; -11,0 150,4 +24,7; -19,0	US US US	VRI VRI VRI	42,86	50,45
Repolust	Rep	223,6 + 13,4; -11,8	U/Th	Hv	12,67	35,22
Schwabenreith	SW	< 78,4 +30,2/-23,4 > 112,0 +/-5,0 > 116,0 +/-5,0	U/Th US US	UKGI VRI VRI	23,00	58,22

Tabelle 6: Radiometrische Alter und standardisierte P4-Daten der Referenzfaunen Legende: AMS = ¹⁴C-Beschleuniger-Methode, ¹⁴C = konventionelle Radiokarbon-Methode, ETH = Eidgenössische Technische Hochschule Zürich, GR = Groningen, Hv = Hannover, VRI = Institut f. Radiumforschung u. Kernphysik der Universität Wien, UKGI = Universität Köln, Geologisches Institut, US = Uran-Serien-Methode, U/Th = Uran-Thorium-Methode. aus: RABEDER, G. (1999:14), verändert.

Repolsthöhle, Schwabenreithhöhle, Conturineshöhle, Herdengelhöhle, Ramesch-Knochenhöhle und Gams-sulzenhöhle, waren bereits inventarisiert, sodaß das Material nur noch vermessen werden mußte.

Insgesamt wurden 4459 Knochenelemente bearbeitet. Für die Vermessung bieten sich die in DRIESCH, A. von den (1982) angegebenen Maße, nämlich größte Länge (gL)

und distale Breite (dB) an, die aber durch weitere Maße zu ergänzen sind, wie sie etwa bei TORRES PEREZ-HIDALGO, T. de (1988:120) angegeben werden. Dieser verwendet insgesamt sechs Meßstrecken: größte Länge (1), größte proximale Breite (2), größte proximale Tiefe (3), kleinste Diaphysenbreite (4), kleinste Diaphysentiefe (5) und größte distale Breite (6).

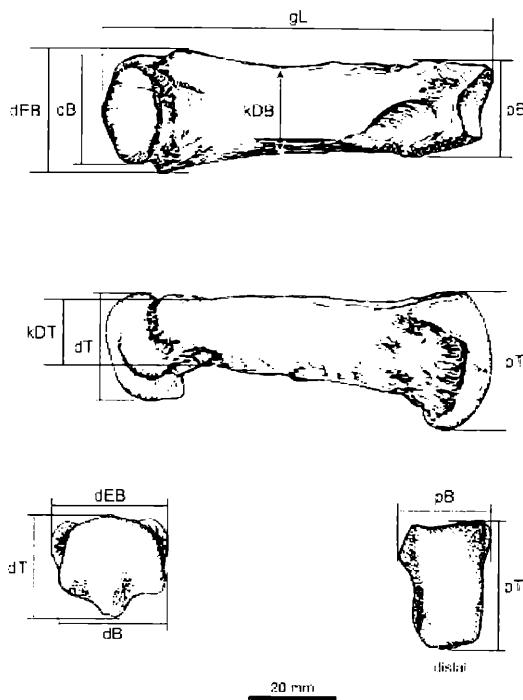


Abbildung 2: Übersicht über die bei der Vermessung abgenommenen Meßstrecken an den Metapodien von *Ursus deningeri* und *Ursus spelaeus* am Beispiel eines Metacarpale 3 dext.; dB – distale Breite, dEB – distale Epicondylenbreite, dT – distale Tiefe, gL – größte Länge, kDB – kleinste Diaphysenbreite, kDT – kleinste Diaphysentiefe, pB – proximale Breite, pT – proximale Tiefe. Grafik aus: TORRES PEREZ-HIDALGO, T. de (1988), verändert.

Auf dieser Basis wurden, nach Möglichkeit, pro Element 8 Maße abgenommen, nämlich: größte Länge (L), proximale Breite (pB), proximale Tiefe (pT), kleinste Diaphysenbreite (kDB), kleinste Diaphysentiefe (kDT), distale Breite (dB), distale Epicondylenbreite (dEB) und distale Tiefe (dT), siehe dazu Abb. 2.

Aus diesen Maßen wurden dann noch als Indices das die proximale Gelenkfläche umschreibende Rechteck

$$pF = pB \times pT$$

und das die distale Gelenkfläche umschreibende Rechteck errechnet, sowie das die kleinste Diaphysenfläche umschreibende Rechteck.

$$dF = dB \times dT$$

$$kDF = kDB \times kDT$$

Alle Indices wurden, wie man sieht, als Flächen einfacher Rechtecke errechnet, die die tatsächliche Fläche des Querschnittes umschreiben. Auf eine genauere, dennoch näherungsweise Bestimmung der Flächen wurde verzichtet, da bei ihrer Verwendung als Index kein weiterer Kenntnisgewinn aus der tatsächlichen Größe zu erwarten ist. Ein Plumpheitsindex (PI, siehe Abb. 2) wurde nach der folgenden Formel errechnet:

$$PI = \frac{dEB}{gL} \times 100$$

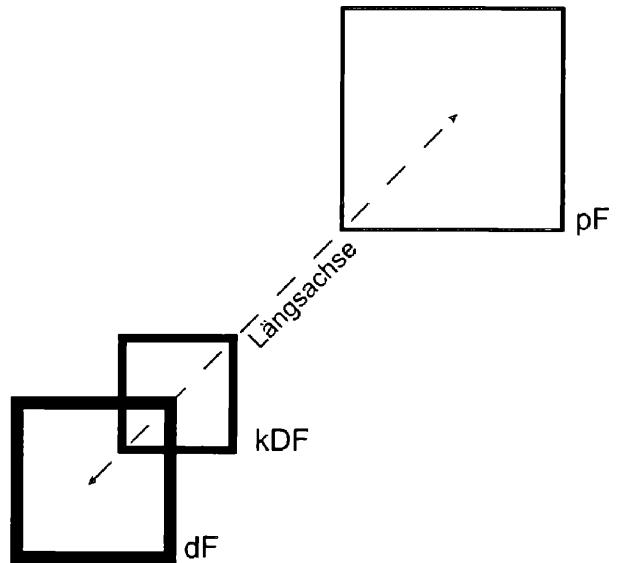


Abbildung 3: Schematische Darstellung der verwendeten Indices (pF, dF, kDF) welche die Lage der Indexflächen zueinander zeigt.

Um einen Vergleich mit der Methodik von GUZVICA, G. & RADANOVIC-GUZVICA, B. (2000:17) zuzulassen, wurde auch noch der K-Index nach folgender Formel errechnet:

$$K = \frac{(pB \times pT)}{gL} = \frac{pF}{gL}$$

Wie man sieht, handelt es sich dabei um nichts anderes als den Quotienten aus der proximalen Fläche und der größten Länge. Ein Vergleich mit den hier verwendeten Indices hat gezeigt, daß der K-Index, bis auf eine Ausnahme, auch keine weitreichenderen Ergebnisse als etwa die kleinste Diaphysenfläche (kDF) oder der Plumpheitsindex (PI) bringt.

Um eine problemlose Vergleichbarkeit der Daten mit den von RABEDER, G. (1999) an den Zähnen erzielten Ergebnissen zu gewährleisten, wurden die Daten standardisiert und das Material der Gamssulzenhöhle als Bezugspunkt gewählt. Die Wahl des Materials aus der Gamssulzenhöhle als Standard beruht auf der empirisch gewonnenen Erkenntnis, daß die Zähne aus dieser Höhle das beim Höhlenbären bislang höchste nachgewiesene Evolutionsniveau aufweisen. Es wird daher als Arbeitshypothese angenommen, daß dies auch für die Entwicklung der

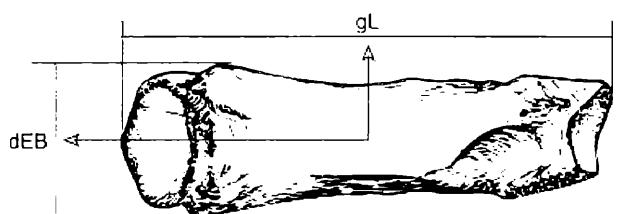


Abbildung 4: Darstellung der bei der Errechnung des Plumpheitsindex (PI) verwendeten Meßstrecken anhand eines Metacarpale 3. Grafik aus: TORRES PEREZ-HIDALGO, T. de (1988), verändert.

Metapodien gilt. Selbstverständlich werden auch die recht zahlreich vorliegenden radiometrischen Daten zur Auswertung herangezogen.

Diagramme:

Die Darstellung der Größenverteilung der Länge erfolgt für alle bearbeiteten Fundstellen mit Hilfe von Kurven, die nach demselben Prinzip wie normale Histogramme erstellt worden sind, die Verteilung aber augenscheinlich besser wiederzugeben vermögen. Auf der Ordinate ist die größte Länge (gL) in Millimeter angegeben, die Abszisse zeigt die absolute Häufigkeit je Knochenelement und Fundstelle.

Um eine Beurteilung der Verteilung der gesamten Metapodien einer Fundstelle zu ermöglichen wurden die einzelnen Meßwerte auf den Mittelwert hin standardisiert und durch die Standardabweichung dividiert um dimensionslose Werte zu erhalten. Dies erfolgte nach der Formel:

$$X_{std.} = \frac{X - \bar{x}}{\sigma}$$

Dabei ist $X_{std.}$ der standardisierte, dimensionslose Wert, X der ursprünglich gemessene resp. errechnete Wert, \bar{x} der Mittelwert und s die Standardabweichung, die sich aus der betrachteten Grundgesamtheit ergeben haben. Für jeweils jeden gemessenen resp. errechneten Wert X aus gL, kDF und PI wurde $X_{std.}$ errechnet, und zwar für alle Fundstellen. Die Klasseneinteilung erfolgte vom Mittelwert ausgehend in $\pm 2 s$ -Schritten bis $\pm 2 s$. Größere und

kleinere Werte wurden gegebenenfalls unter den beiden extremen Klassen subsummiert. Dann erfolgte noch eine Umrechnung der absoluten Häufigkeit in eine relative Häufigkeit, nach der folgenden Formel:

$$x_{rel.} = \left(\frac{x_{abs.}}{n} \right) \times 100$$

Dabei ist $x_{abs.}$ die absolute Häufigkeit, $x_{rel.}$ die relative Häufigkeit und n die Anzahl der betrachteten Ereignisse. Daraus wurden Häufigkeitsverteilungen erstellt, die als Bezugspunkt auf der Ordinate den jeweiligen Mittelwert haben und deren Abweichungen davon sowohl in positiver als auch in negativer Richtung in $\pm 2 s$ der Standardabweichung s angegeben sind. Die Skala ist so gewählt, daß ± 2 Standardabweichungen berücksichtigt werden, was für 95 % aller Fälle ausreicht. Werte die kleiner resp. größer als $2 s$ sind werden unter den Positionen $> 2 s$ resp. $< 2 s$ zusammengefaßt. Auf der Abszisse stehen Prozente relativier Häufigkeit. Da die betrachteten Werte $X_{std.}$ für gL, kDF und PI dimensionslos sind, wurden für jede Fundstelle die absoluten Häufigkeiten $x_{abs.}$ aus allen Strahlen summiert und in relative Häufigkeiten umgerechnet um eine Häufigkeitsverteilung der gesamten Metapodien erstellen zu können.

5. Ergebnisse nach Fundstellen

Auf eine detaillierte Beschreibung der Morphologie der einzelnen Metapodien wird hier weitgehend verzichtet

Fundstelle	Symbol	P4-Index (n)	P4-stand. (% von GS)	P4-Index (n)	P4-stand. (% von GS)	P4/4-stand. (% von GS)
Gamssulzen	GS	255,7 (123)	100	198,2 (97)	100	100
Herdengel, 420-380 cm	HD 1	30,7 (22)	12	106,3 (12)	53,63	25,37
Herdengel, 360-380 cm	HD 2	75,0 (34)	29,33	138,8 (17)	70,03	45,32
Herdengel, 330-360 cm	HD 3	98,8 (41)	38,64	145,6 (34)	73,46	53,28
Herdengel, 200-330 cm	HD 4-6	128,6 (58)	50,29	142,7 (36)	72	60,17
Herdengel, 300 cm	HD4	123,3 (35)	48,22	143,6 (33)	72,45	59,11
Herdengel, 200-330 cm	HD 5-6	138,6 (17)	54,2	133 (2)	67,1	60,31
Repolusth.	RE	32,4 (105)	12,67	64,1 (71)	32,34	20,24
Ramesch, 0-50 cm	RK 1	97,3 (73)	38,05	115,9 (66)	58,48	47,17
Ramesch, 50-100 cm	RK 2	142,7 (48)	55,81	143,4 (38)	72,35	63,54
Ramesch, 100-150 cm	RK 3	107,3 (41)	41,96	123,3 (45)	62,21	51,09
Ramesch, 150-200 cm	RK 4	108,9 (14)	42,86	100,0 (4)	50,45	46,50
Schwabenreith	SW	58,78 (74)	22,99	115,41 (86)	58,23	36,59

Tabelle 7: P⁴-, P₄- und P4/4-Indices der Referenzfaunen, absolut und standardisiert. Legende: P⁴-Index: Mittelwert aus den Produkten Frequenz x Morphodynamischer Faktor, P⁴-Index standardisiert, d.h. als Standard = 100 % wurden die Werte der Gamsulzenhöhle, Grabungsstelle 1, verwendet, P₄-Index (wie bei P⁴-Index), P₄-Index standardisiert (sonst wie Spalte 4), P4/4-Index = geometrisches Mittel aus P⁴- und P₄-Index, standardisiert. aus: RABEDER, G. (1999:15), verändert.

und dafür auf die Ausführungen von TORRES PEREZ-HIDALGO, T. de (1988:122 ff.) verwiesen, der für jedes metapodiale Knochenelement von *Ursus deningeri*, *U. spelaeus* und *U. arctos* eine ausführliche Beschreibung mit Abbildung gibt.

Stattdessen sollen hier noch einige grundlegende Überlegungen Platz finden:

a) Sowohl Metacarpus als auch Metatarsus der Bären sind eine funktionelle Einheit, deren mechanische Effizienz nicht nur von der Bauart und Dimensionierung der erhaltungsfähigen Knochen abhängt, sondern in ganz wesentlichem Maße auch von dem Sehnen- und Bandapparat, der diese Knochenelemente zusammenhält. Dieser ist es, in Zusammenarbeit mit der Muskulatur, der diese Konstruktion zu einem flexiblen Ganzen bindet, das bei den Bären zu den unterschiedlichsten Tätigkeiten verwendet wird, wie Stehen, Gehen, Laufen, Klettern und Graben.

b) Im Vergleich zur Hinterextremität ist die Vorderextremität beim Höhlenbären immer dominanter, d.h. größer und kräftiger ausgebildet (siehe SIVERS, W. v., 1931), ein Phänomen, das seit Othenio Abels Zeiten als „Überbauung“ bezeichnet wird und sowohl für Stylo- als auch für Zeugopodium gilt.

c) Innerhalb der Ursiden kann man – so die Lehrmeinung – eine Evolutionstendenz konstatieren, die auf eine Reduktion des ersten Strahles hinausläuft. Das bewirkt eine Verlagerung der mechanischen Hauptlast auf die Strahlen zwei bis fünf, sodaß diesen, funktionell bedingt, ein engeres evolutives Korsett angelegt ist als dem nicht mehr so stark an die Funktion gebundenen ersten Strahl. Dieser kann daher freier variiert werden.

d) Bei einigen Höhlenbärenpopulationen kommt es darüber hinaus ansatzweise zu einer Verstärkung des 5. Strahles, was ein Zeichen dafür ist, daß die Hauptlast bei diesen Tieren v.a. von den drei inneren, zentralen Strahlen getragen wurde, mit einer Tendenz zur Belastung der Außenkante von Hand und Fuß.

Diese hauptsächliche Verwendung der drei mittleren Strahlen mit Tendenz zur Belastung der Außenkante ist ein Phänomen, das bei fast allen schwergewichtigen Lebewesen zu beobachten ist, die kaum natürliche Freßfeinde haben. Sie entwickeln sogenannte „Säulenbeine“, die das große Gewicht besser zu tragen vermögen. Nun kann man dem Höhlenbären keine „Säulenbeine“ sensu stricto nachweisen, eine gewisse, ansatzweise Tendenz in diese Richtung ist indes zu beobachten.

5.1. Hundsheimer Spalte:

Das Material von den Deningerbären aus der Hundsheimer Spalte ist leider nicht sehr umfangreich, d.h. es liegen nur 151 auswertbare Metapodien vor. Mittelwerte der Maße und Indices sind in Tabelle 9 aufgeführt. Es weist aber den Vorzug auf, über einen fast kompletten Satz von Metapodien zu verfügen, der mit Sicherheit von einem Individuum stammt, wie in EHRENBURG, K. (1933) und in ZAPFE, H. (1939) referiert wird, siehe dazu Tabelle 8. Des weiteren ist es dimensionell recht einheitlich und man kann keinerlei grobe Ausreißer feststellen.

Diesem annähernd kompletten Metapodiensatz fehlt lediglich das Metacarpale 2 dext., die Meßstrecken waren fast ausnahmslos abzunehmen, sodaß sich daran interessante Beobachtungen machen lassen. Wenn man beispielsweise den Plumpheitsindex betrachtet, so läßt sich dieser, jeweils über Metacarpus und Metatarsus gemittelt, gut vergleichen und es ergibt sich für dieses Individuum eine Differenz, die bei 3,2 liegt.

Trotz des hohen Alters der Fundstelle liegen die Werte von Hundsheim in einem Streudiagramm immer signifikant über denen der jüngeren Repolusthöhle, was angesichts des Altersunterschiedes der beiden Fundstellen erstaunt. Die Dimensionen der Hundsheimer Bären fallen dabei durchaus in den Wertebereich für kleine Höh-

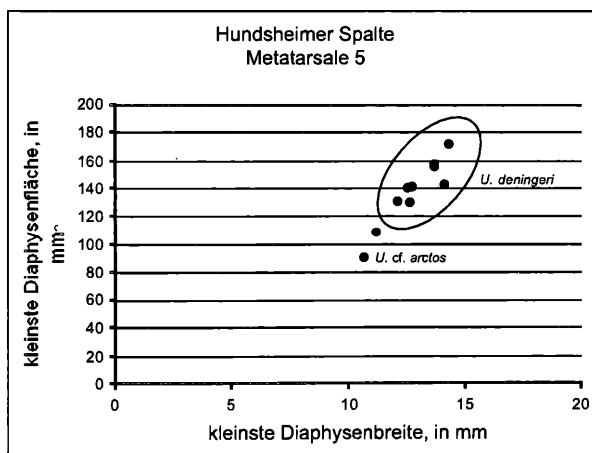


Abbildung 5: Streudiagramm der Metatarsalia 5 aus der Hundsheimer Spalte. Es ist auffällig, wie sich zwei Punktfolken bilden und zwei Metatarsalia deutlich darunter liegen. Diese werden wegen ihrer Morphologie und ihrer Metrik als *Ursus cf. arctos* beschrieben.

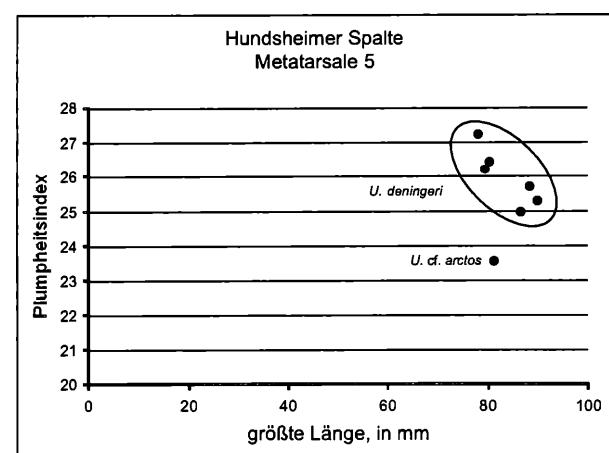


Abbildung 6: Streudiagramm der Metatarsalia 5 aus der Hundsheimer Spalte. Es ist auffällig, wie sich zwei Punktfolken bilden und ein Metatarsale deutlich darunter liegt. Dieses wird wegen seiner Morphologie und seiner Metrik als *Ursus cf. arctos* beschrieben.

Element	Seite	Inv.-Nr.	L	pB	kDB	dB	dEB	pT	kDT	dT	dF	pF	kDF	PI
Mc1	sin.	1889/5/154	60,1	23,5	12,1	17,5	17,5	18,1	10,3	—	—	425,4	124,6	29,12
Mc1	dext.	1889/5/158	60,2	24,2	12	17,2	17,3	18,4	10,1	—	—	445,3	121,2	28,74
Mc2	sin.	1889/5/153	71,2	16,4	13,4	21,5	21,8	25,8	11,7	18,9	406,4	423,1	156,8	30,62
Mc3	sin.	1889/5/152	76,5	19,4	14,5	21,9	21,9	24,6	12,9	20,2	442,4	477,2	187,1	28,63
Mc3	dext.	1889/5/157	75,7	—	13,9	21,9	22,1	24,8	12,4	20,5	449,0	—	172,4	29,19
Mc4	sin.	1889/5/151	75,8	19,3	14,7	23,8	23,4	25,4	12,4	19,9	473,6	490,2	182,3	30,87
Mc4	dext.	1889/5/156	76,4	19,4	14,8	23	23,6	—	12,7	20,2	464,6	—	188,0	30,89
Mc5	sin.	1889/5/150	77,7	26	15,4	24,7	24,8	26,8	11,7	19,6	484,1	696,8	180,2	31,92
Mc5	dext.	1889/5/155	76,5	25,2	16,1	25,1	25,2	26,3	11,6	—	—	662,8	186,8	32,94
Metacarpus														30,32
Mt1	sin.	1889/5/144	—	21,9	10,1	—		20,9	8,5	—	—	457,7	85,9	—
Mt1	dext.	1889/5/149	—	20,9	10,1	—	15,6	21,3	8,5	—	—	445,2	85,9	—
Mt2	sin.	1889/5/143	65,7	12	12,8	19,1	19,1	22,8	10,6	15,7	299,9	273,6	135,7	29,07
Mt2	dext.	1889/5/148	65,2	12,5	12,2	18,9	18,9	21,7	10,2	15,4	291,1	271,3	124,4	28,99
Mt3	sin.	1889/5/142	71	15,9	13,1	19,1	19,3	25,9	10,6	17,3	330,4	411,8	138,9	27,18
Mt3	dext.	1889/5/147	72,3	17	12,9	18,8	18,8	26,6	10,7	15,8	297,0	452,2	138,0	26,00
Mt4	sin.	1889/5/141	78,3	20,9	14,4	20,7	20,6	22,5	11,3	—	—	470,3	162,7	26,31
Mt4	dext.	1889/5/146	78,7	21,4	13,7	20,7	20,8	24,8	11,7	—	—	530,7	160,3	26,43
Mt5	sin.	1889/5/140	80,2	26,2	12,7	21,3	21,2	25,3	11,1	16,8	357,8	662,9	141,0	26,43
Mt5	dext.	1889/5/145	79,4	25,9	12,5	20,8	20,8	24,7	11,2	—	—	639,7	140,0	26,20
Metatarsus														27,08

Tabelle 8: Maße und Indices der Metapodien des kompletten Deningerbären aus Hundsheim. Legende: dB – distale Breite, dEB – distale Epicondylenbreite, dF – distale Fläche, dT – distale Tiefe, gL – größte Länge, Inv.-Nr. – Inventarnummer, kDB – kleinste Diaphysenbreite, kDF – kleinste Diaphysenfläche, kDT – kleinste Diaphysentiefe, pB – proximale Breite, pF – proximale Fläche, pT – proximale Tiefe, PI – Plumpheitsindex.

Element	n	PI	gL	pB	kDB	dB	dEB	pT	kDT	dT
HH-Mc1	19	28,30	62,8	23,1	11,8	16,7	17,7	19,3	10,0	16,6
HH-Mc2	13	31,04	73,8	17,8	15,2	19,2	22,9	25,3	12,3	20,2
HH-Mc3	16	29,14	76,5	18,5	13,7	19,4	22,3	26,8	11,5	20,0
HH-Mc4	16	30,17	76,7	19,1	15,0	20,3	23,4	26,2	11,9	20,3
HH-Mc5	16	32,92	77,8	26,1	15,8	23,5	24,9	29,2	11,6	19,7
HH-Mt1	9	30,49	55,6	21,8	10,7	16,4	16,7	21,8	8,8	14,8
HH-Mt2	15	29,20	65,3	13,3	12,0	16,9	19,1	22,6	9,44	15,6
HH-Mt3	20	25,80	71,8	15,9	12,4	16,5	18,5	26,8	10,3	16,5
HH-Mt4	15	23,17	81,6	19,5	14,1	18,9	21,2	26,6	11,4	18,3
HH-Mt5	12	25,73	82,8	26,6	12,7	20,7	21,3	25,3	10,7	17,2

Tabelle 9: Mittelwerte der Maße und Plumpheitsindices der Metapodien von *Ursus deningeri* aus der Hundsheimer Spalte. Legende: HH – Hundsheim, dB – distale Breite, dEB – distale Epicondylenbreite, dT – distale Tiefe, gL – größte Länge, kDB – kleinste Diaphysenbreite, kDT – kleinste Diaphysentiefe, n – Stückzahl, pB – proximale Breite, pT – proximale Tiefe, PI – Plumpheitsindex.

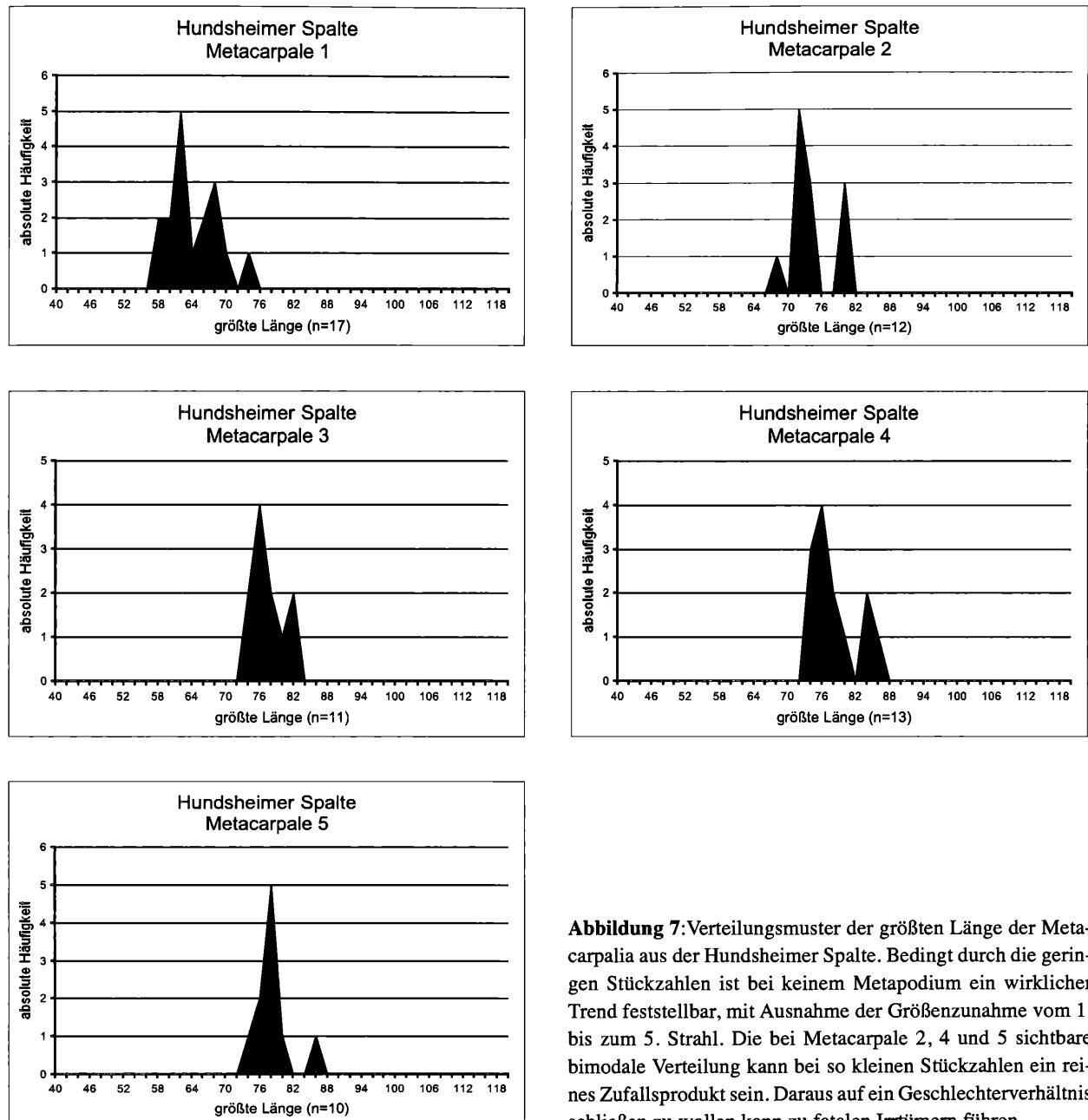


Abbildung 7: Verteilungsmuster der größten Länge der Metacarpalia aus der Hundsheimer Spalte. Bedingt durch die geringen Stückzahlen ist bei keinem Metapodium ein wirklicher Trend feststellbar, mit Ausnahme der Größenzunahme vom 1. bis zum 5. Strahl. Die bei Metacarpale 2, 4 und 5 sichtbare bimodale Verteilung kann bei so kleinen Stückzahlen ein reines Zufallsprodukt sein. Daraus auf ein Geschlechterverhältnis schließen zu wollen kann zu fatalen Irrtümern führen.

lenbären der Normalform, wohingegen die der Repolusthöhle recht klein sind, auch kleiner als die normalen Deningerbären. Es liegt daher die Vermutung nahe, daß die Bären der Repolusthöhle mit denen aus Hundsheim nicht ident sind. Letztere sind als *Ursus deningeri* beschrieben, MOTTL, M. (1944) hat die Bären der Repolusthöhle aber als *Ursus spelaeus deningeroides* beschrieben. Mit dieser subspezifischen Abtrennung hat sie zwar die Sonderstellung der Repolustbären richtig erkannt, sie aber taxonomisch falsch zugeordnet. Es sind nämlich, wie bereits Rabeder und Temmel dann 1996 erkannt und dargelegt haben, echte Deningerbären, siehe TEMMEL, H. (1996:238). Die eigentliche Sonderstellung innerhalb des *deningeri*-Formenkreises nehmen also die sehr kleinen Deningerbären der Repolusthöhle ein, und es wird noch zu klären sein, ob diese weiterhin als Deningerbären s.s. einzustufen sein werden.

Auffällig im Material von Hundsheim ist auch ein Metatarsale 5, das in seinem Plumbeousindex deutlich unter den Werten der übrigen zurückbleibt. Doch der Unterschied im Plumbeousindex – 23,55 zu sonst üblichen Werten zwischen 25 und 26 bei Metatarsalia 5 des Deningerbären – wird auch noch durch signifikante morphologische Unterschiede verstärkt. So nimmt z.B. die Tiefe der Diaphyse bereits viel weiter distal stark ab, was bei Höhlen- und Deningerbären nicht der Fall ist.

Darüberhinaus fehlt das beim Höhlenbären in der distalen Hälfte der Diaphyse deutlich ausgebildete Tuberculum der Facies posterior ossis metatarsalis V, das auch beim Deningerbären – wenn auch bei weitem nicht so deutlich ausgeprägt – immer vorhanden ist. Auch der Umriß der proximalen Gelenkfläche fällt aus dem deningeroiden Hundsheimer Formenschatz heraus und zwar insofern,

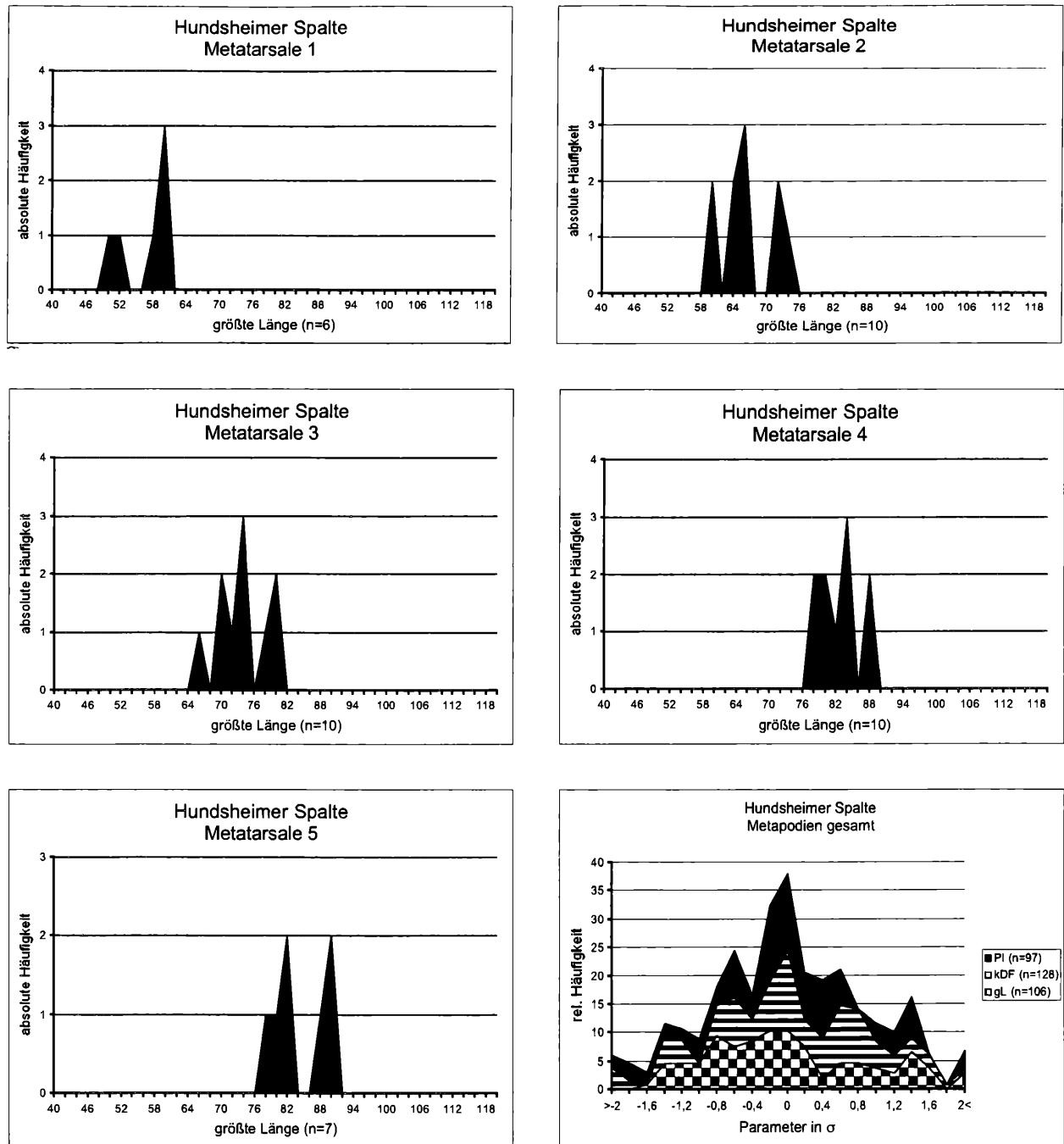


Abbildung 8: Verteilungsmuster der größten Länge der Metatarsalia aus der Hundsheimer Spalte. Bedingt durch die geringen Stückzahlen ist auch hier bei keinem Metapodium ein wirklicher Trend feststellbar, mit Ausnahme der Größenzunahme vom 1. bis zum 5. Strahl. Die bei Metacarpale 1, 2 und 5 sichtbare bimodale Verteilung kann bei so geringem Stichprobenumfang ein reines Zufallsprodukt sein. Rechts unten: Verteilung der am gesamten Material der Hundsheimer Spalte ermittelten Werte von PI, kDF und gL. Die Daten wurden standardisiert um zusammengefaßt werden zu können, die Abweichungen vom Mittelwert werden in Standardabweichungen angegeben. PI – Plumpeheitsindex, kDF – kleinste Diaphysenfläche, gL – größte Länge.

als die anterolaterale Begrenzungslinie nicht so weit nach anterolateral ausgreift wie das bei den übrigen Metatarsalia 5 aus Hundsheim der Fall ist. Der Umriß erinnert also eher an ein Dreieck als an einen Viertelkreis. Dieses Metatarsale 5 aus dem Material von Hundsheim gleicht metrisch und morphologisch viel eher einem Metatarsale 5 eines modernen Braunbären.

Auch hinsichtlich der Metrik bestehen bei nahezu jeder Meßstrecke deutliche Unterschiede, wie das aus den Abb.

5 und 6 für nur zwei Beispiele klar ersichtlich ist. Abbildung 5 zeigt die Streuung der kleinsten Diaphysenfläche gegen die kleinste Diaphysenbreite aufgetragen. Dabei ist klar zu erkennen, daß zwei Metatarsalia 5 mit Werten knapp unter und über 100 mm² herausfallen. Ein noch deutlicheres Bild vom Unterschied der beiden Arten bietet Abb. 6, wo nur ein Metatarsale aus der *deningeri*-Punktfolge herausfällt, und zwar deshalb, weil das andere Metatarsale fragmentiert vorliegt und daher keine

Element	n	PI	gL	pB	kDB	dB	dEB	pT	kDT	dT
RE-Mc1	42	29,16	56,5	21,4	10,8	15,7	16,5	17,2	8,8	15,5
RE-Mc2	40	31,63	67,3	16,1	14,2	18,0	21,3	24,5	10,9	18,2
RE-Mc3	39	30,55	70,5	17,5	13,7	18,5	21,5	25,4	10,9	19,3
RE-Mc4	39	30,92	72,1	18,6	14,6	19,4	22,2	26,5	10,8	19,4
RE-Mc5	33	33,25	70,2	23,6	15,2	21,9	23,3	29,0	10,9	18,2
RE-Mt1	31	30,25	50,4	19,7	10,2	14,8	15,2	20,0	7,73	13,4
RE-Mt2	35	30,15	62,0	13,3	12,2	16,7	18,6	21,9	9,3	15,2
RE-Mt3	34	27,65	68,7	16,8	12,9	16,8	19,0	26,1	9,8	16,3
RE-Mt4	30	27,37	76,2	18,6	14,0	18,8	20,9	24,8	11,0	17,2
RE-Mt5	30	27,16	75,3	23,8	12,2	19,8	20,5	24,6	10,1	16,0

Tabelle 10: Mittelwerte der Maße und Plumheitsindizes der Metapodien von *Ursus deningeri* aus der Repolusthöhle. Legende: RE – Repolusthöhle, dB – distale Breite, dEB – distale Epicondylenbreite, dT – distale Tiefe, gL – größte Länge, kDB – kleinste Diaphysenbreite, kDT – kleinste Diaphysentiefe, n – Stückzahl, pB – proximale Breite, pT – proximale Tiefe, PI – Plumheitsindex.

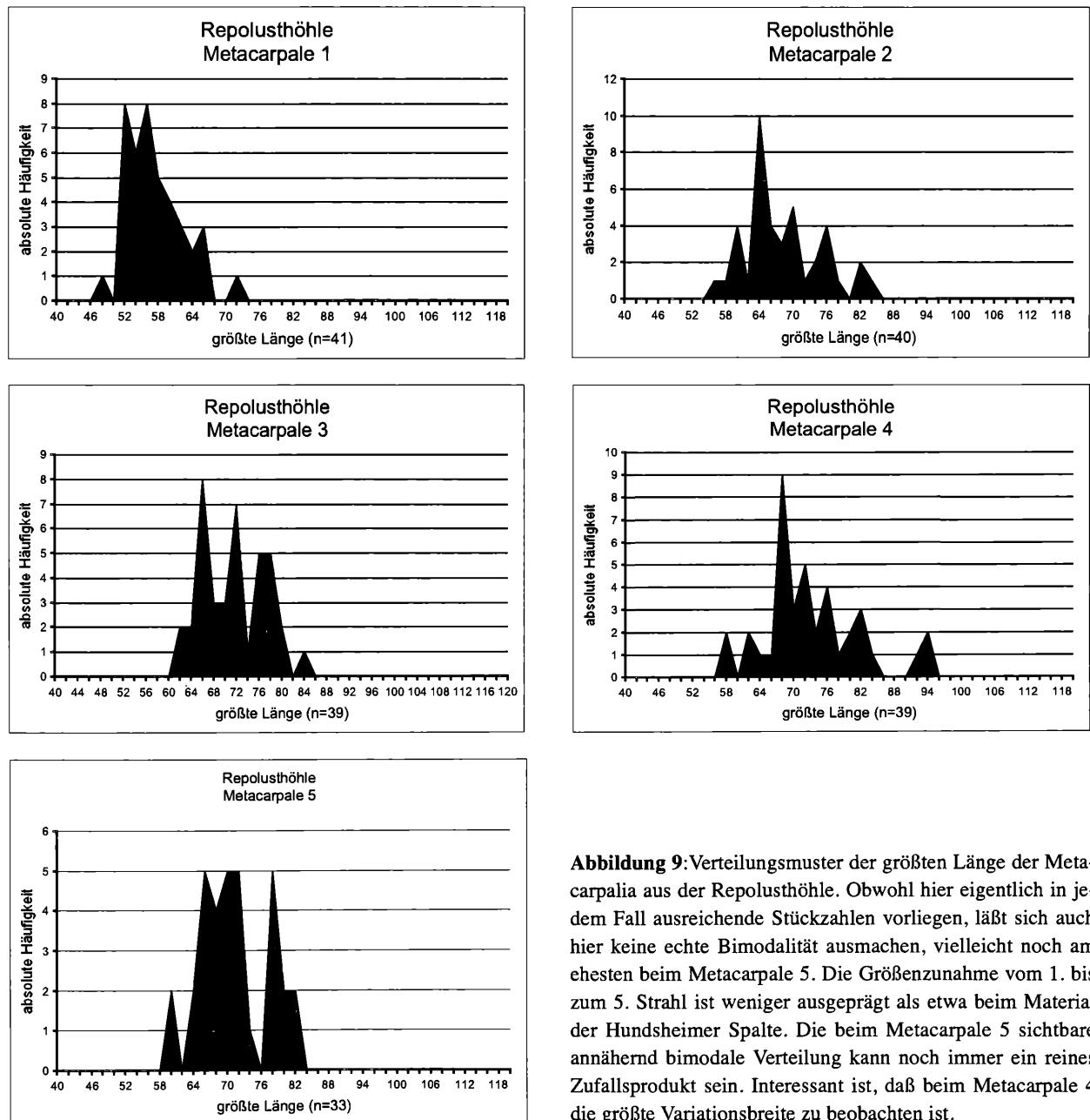


Abbildung 9: Verteilungsmuster der größten Länge der Metacarpalia aus der Repolusthöhle. Obwohl hier eigentlich in jedem Fall ausreichende Stückzahlen vorliegen, läßt sich auch hier keine echte Bimodalität ausmachen, vielleicht noch am ehesten beim Metacarpale 5. Die Größenzunahme vom 1. bis zum 5. Strahl ist weniger ausgeprägt als etwa beim Material der Hundsheimer Spalte. Die beim Metacarpale 5 sichtbare annähernd bimodale Verteilung kann noch immer ein reines Zufallsprodukt sein. Interessant ist, daß beim Metacarpale 4 die größte Variationsbreite zu beobachten ist.

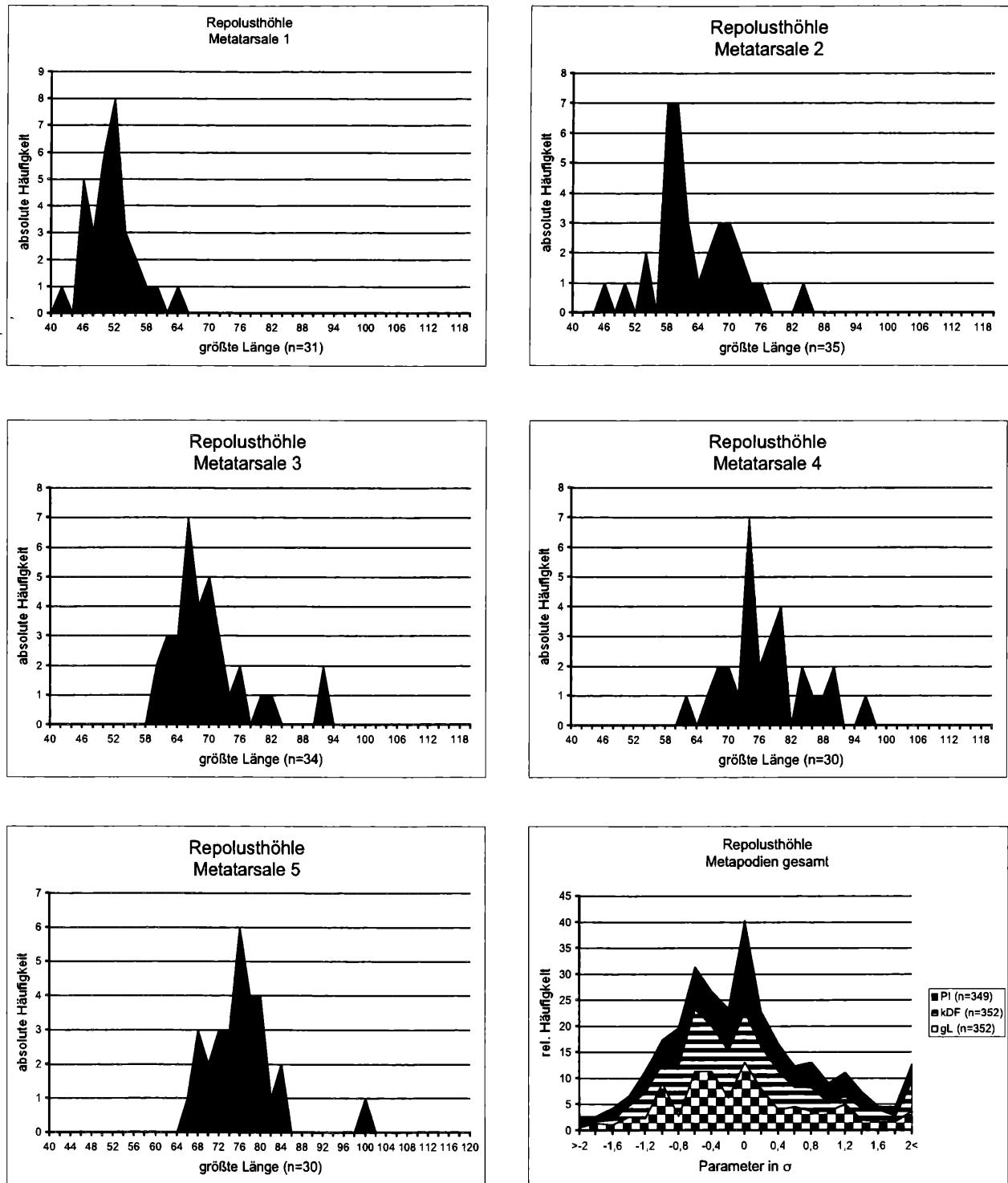


Abbildung 10: Verteilungsmuster der größten Länge der Metatarsalia aus der Repolusthöhle. Bedingt durch die geringen Stückzahlen ist auch hier bei keinem Metapodium ein wirklicher Trend feststellbar, mit Ausnahme der Größenzunahme vom 1. bis zum 5. Strahl. Die bei Metacarpale 1, 2 und 5 sichtbare bimodale Verteilung kann bei so geringem Stichprobenumfang ein reines Zufallsprodukt sein. Rechts unten: Verteilung der am gesamten Material der Repolusthöhle ermittelten Werte von PI, kDF und gL. Die Daten wurden standardisiert um zusammengefaßt werden zu können, die Abweichungen vom Mittelwert werden in Standardabweichungen angegeben. Abkürzungen: PI – Plumpheitsindex, kDF – kleinste Diaphysenfläche, gL – größte Länge.

größte Länge und in weiterer Folge auch kein Plumpheitsindex zu bestimmen war. Es ist daher möglich, aufgrund der vorliegenden morphologischen und metrischen Differenzen und unter Bezugnahme auf das Alter dieser Metapodien, diese beiden Metatarsalia 5 der Gattung *Ursus*

cf. *arctos* zuzuweisen, wodurch sich die Faunenliste von Hundsheim um eine zweite Bärenart erweitert. Dies ist besonders deshalb von Interesse, als die Existenz von Braunbären in Europa zu dieser Zeit noch immer heftig umstritten ist. Einen Vergleich des Metatarsale 5 von

Element	n	PI	gL	pB	kDB	dB	dEB	pT	kDT	dT
SW-Mc1	77	28,78	63,5	23,6	12,1	18,1	18,2	18,7	9,41	18,0
SW-Mc2	64	31,81	75,9	18,1	16,4	21,0	24,7	26,5	11,5	20,1
SW-Mc3	68	30,91	80,3	19,8	15,4	21,3	24,8	28,3	12,1	21,1
SW-Mc4	71	31,26	81,6	21,6	16,4	22,2	25,5	29,6	12,3	21,3
SW-Mc5	69	32,83	82,4	28,5	17	26,2	27,1	34,3	12,9	21,1
SW-Mt1	59	29,63	55,7	21,7	10,7	16,6	16,5	23,0	8,86	15,9
SW-Mt2	65	29,24	67,9	14,4	12,5	17,9	19,9	24,0	9,38	16,5
SW-Mt3	66	27,97	77,0	18,6	14,2	18,4	21,5	30,1	10,8	17,7
SW-Mt4	69	27,00	84,2	20,0	14,7	20,4	22,6	28,2	11,6	18,2
SW-Mt5	78	26,05	88,7	28,6	12,4	23,4	23,1	29,4	12,0	18,3

Tabelle 11: Mittelwerte der Maße und Plumheitsindices der Metapodien von *Ursus spelaeus* aus der Schwabenreithöhle. Legende: SW – Schwabenreithöhle, dB – distale Breite, dEB – distale Epicondylenbreite, dT – distale Tiefe, gL – größte Länge, kDB – kleinste Diaphysenbreite, kDT – kleinste Diaphysentiefe, n – Stückzahl, pB – proximale Breite, pT – proximale Tiefe, PI – Plumheitsindex.

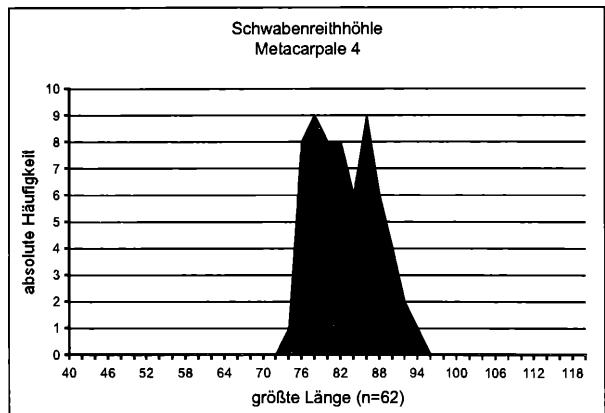
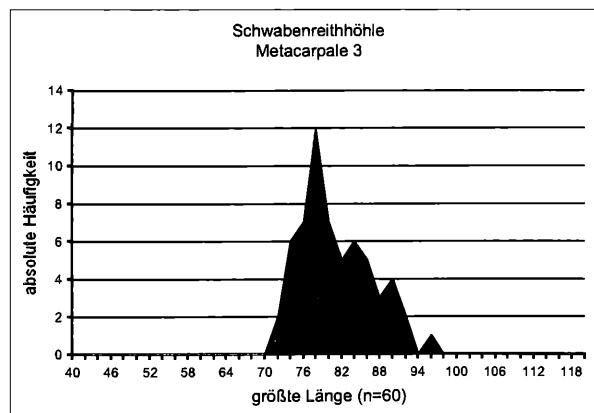
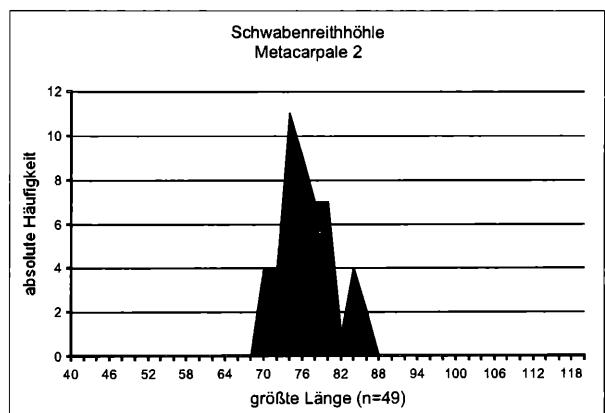
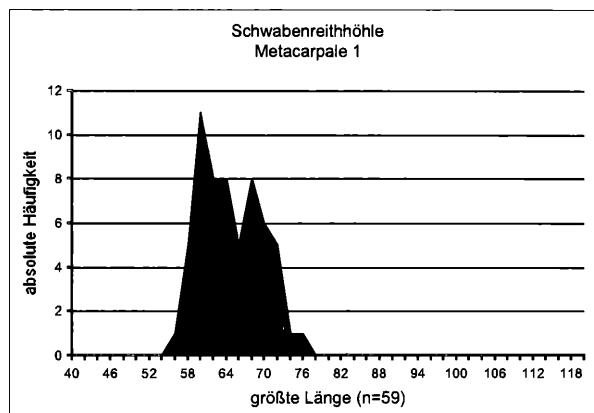
Ursus cf. arctos mit dem eines rezenten Braunbären und dem eines typischen Deningerbären aus derselben Fundstelle ermöglicht Tafel 1.

5.2. Repolusthöhle:

Aus der Repolusthöhle liegen insgesamt 353 auswertbare Metapodien vor, deren Verteilung auf die einzelnen

Strahlen sowie die Mittelwerte der Maße und Indices der nachfolgenden Tabelle 10 zu entnehmen sind. Eine Analyse des Geschlechterverhältnisses dieser Taphocoenose anhand der Eckzähne liegt von OSWALD, J. (1999:34, 37) vor, die besagt, daß etwa gleichviel Weibchen wie Männchen (52:48) in dieser Höhle erhalten geblieben und gefunden worden sind.

Die Deningerbären aus der Repolusthöhle, nach MOTTL, M. (1944) *U. spelaeus deningeroides*, sind von allen hier



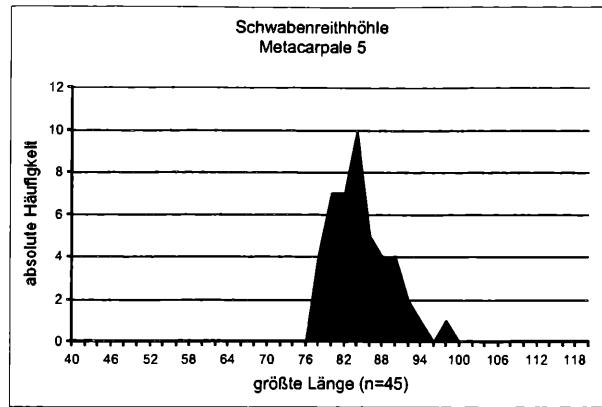


Abbildung 11: Verteilungsmuster der größten Länge der Metacarpalia aus der Schwabenreithöhle (S. 17, 18). Auch hier liegen eigentlich in jedem Fall ausreichende Stückzahlen vor, dennoch entsprechen die Verteilungen am ehesten einer Normalverteilung, die leicht nach rechts schief ist. Die Größenzunahme findet v.a. vom 1. bis zum 3. Strahl statt, während 4. und 5. Strahl nur eine schwache Verschiebung nach rechts zeigen.

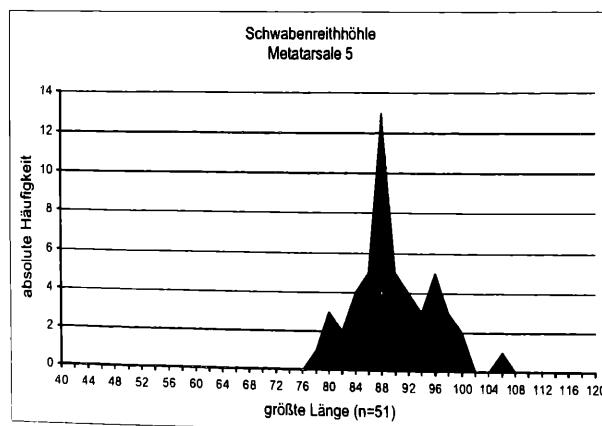
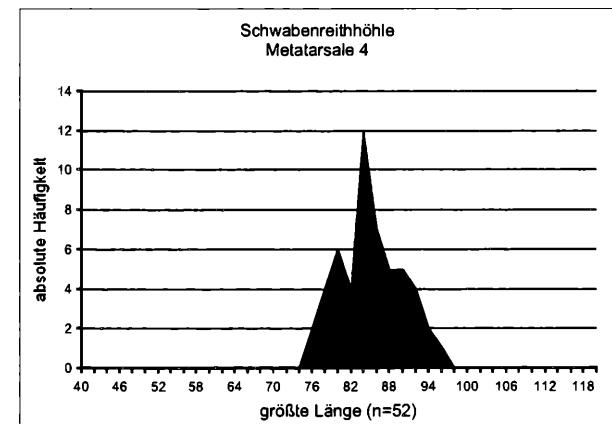
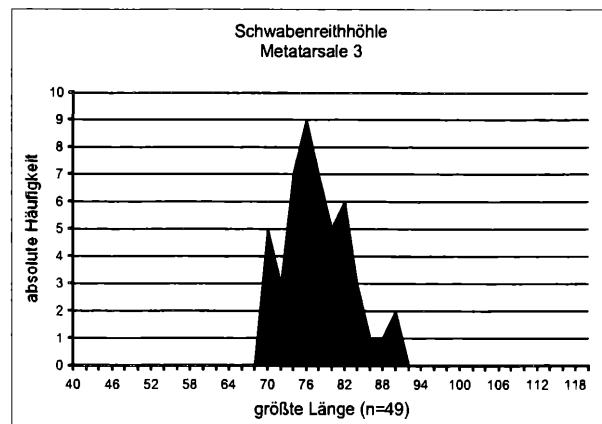
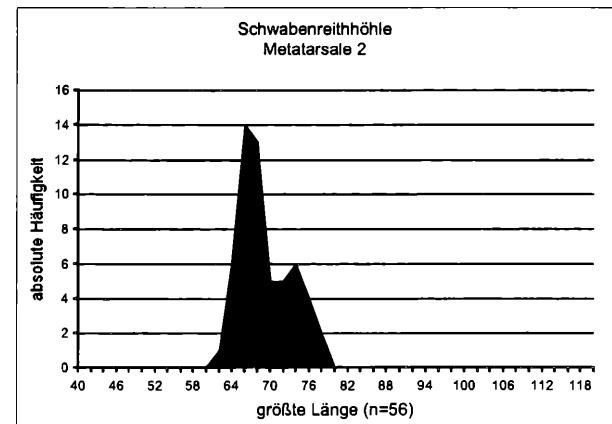
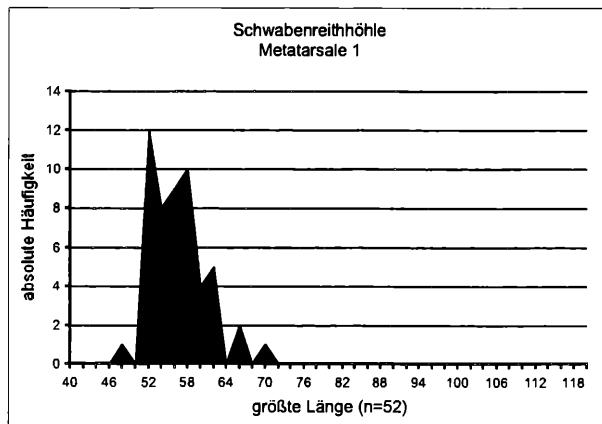


Abbildung 12: Verteilungsmuster der größten Länge der Metatarsalia aus der Schwabenreithöhle. Auch hier liegen eigentlich in jedem Fall ausreichende Stückzahlen vor, dennoch entsprechen die Verteilungen am ehesten einer Normalverteilung, die leicht rechtsschief ist. Die Größenzunahme findet, wie bei den Metacarpalia, vom 1. bis zum 3. Strahl statt, während 4. und 5. Strahl nur eine leichte Verschiebung zu größeren Werten zu verzeichnen ist.

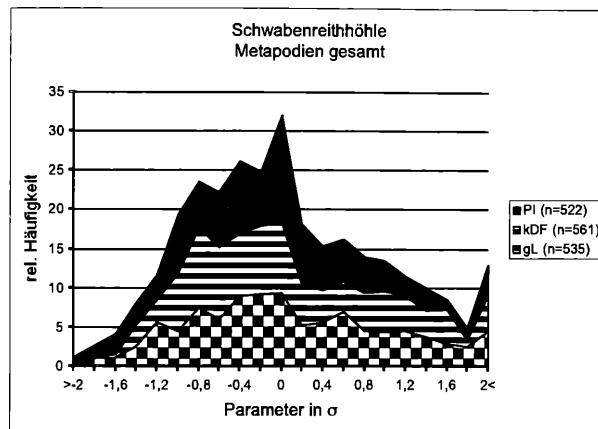


Abbildung 13: Verteilung der am gesamten Material der Schwabenreithhöhle ermittelten Werte von PI, kDF und gL. Die Daten wurden standardisiert, um zusammengefaßt werden zu können, die Abweichungen vom Mittelwert werden in Standardabweichungen angegeben. Diese Verteilung entspricht noch am ehesten einer rechtsschiefen Normalverteilung.

Abkürzungen: PI – Plumpeheitsindex, kDF – kleinste Diaphysenfläche, gL – größte Länge.

bearbeiteten Bären die bei weitem kleinsten. Dies überrascht insofern, als die Bären aus Hundsheim deutlich älter sind und also bei identischer taxonomischer Einstufung und der Anwendung der Deperet'schen Regel zu folge doch eigentlich kleiner sein sollten.

Tatsächlich unterscheiden sich diese beiden Bären in ihren Dimensionen um bis zu 16 %. Auch morphologisch unterscheiden sie sich, und zwar insofern, als die Bären aus der Hundsheimer Spalte einen bereits sehr speläoiden Eindruck machen. Nach neueren Arbeiten, z.B. TEMMEL, H. (1996), wird dieser Bär aber als echter Deningerbär eingestuft, der durch seine Kleinwüchsigkeit und Schlankheit eine Sonderstellung innerhalb der Deningerbären einnehmen könnte.

Es ist auch interessant, daß die Metatarsalia der Deningerbären aus der Repolusthöhle nicht durchwegs kleiner und zarter gebaut sind als die Metacarpalia. Diese Eigentümlichkeit teilen sie lediglich mit den Bären aus der Conturineshöhle in den Südtiroler Dolomiten, denen sie auch morphologisch näher stehen.

Die besonders zarte Bauform der Metapodien aus der Repolusthöhle macht diesen Deningerbären zu etwas Be-

sonderem, und so überrascht es, daß sich in diesem Material auch einige wirklich große und kräftig gebaute Metapodien finden, die durchaus in die Variationsbreite des Höhlenbären fallen. Nach RABEDER (mündl. Mitteilung) besteht die Möglichkeit, daß in den jüngsten Schichten der Repolusthöhle auch echte Höhlenbären vorgekommen sind.

5.3. Schwabenreithhöhle

Aus der Schwabenreithhöhle liegen insgesamt 686 auswertbare Metapodien vor, die sich mehr oder weniger gleich auf die einzelnen Strahlen verteilen, siehe Tab. 11. Das Geschlechterverhältnis in dieser Höhle ist nicht so ausgewogen wie in der Repolusthöhle, dominieren doch die Weibchen mit 65 % über die nur mit 35 % vertretenen Männchen, OSWALD, J. (1999:28, 29, 37). Da die Höhlenbärenpopulation dieser Höhle in taphonomischer Hinsicht bereits sehr eingehend von PACHER, M. (2000:62–65) studiert wurde, sei hier nur kurz auf diese Ergebnisse hingewiesen. Im Gegensatz zu den beiden vorerwähnten Fund-

Element	n	PI	gL	pB	kDB	dEB	pT	kDT	dT
CU-Mc1	38	31,07	60,9	23,7	12,6	18,9	17,6	9,4	16,9
CU-Mc2	47	32,62	72,7	17,5	15,9	23,7	26,7	11,7	19,0
CU-Mc3	9	30,29	75,8	18,6	14,1	23,0	26,9	11,0	20,0
CU-Mc4	79	32,31	77,8	20,4	16,2	25,1	28,2	11,6	20,6
CU-Mc5	53	34,04	79,1	28,2	17,3	26,9	34,4	12,8	20,4
CU-Mt1	38	33,44	49,5	21,0	10,6	16,6	22,9	7,9	14,7
CU-Mt2	39	31,10	63,2	14,2	12,8	19,7	23,0	9,3	15,5
CU-Mt3	32	28,80	71,4	16,1	13,5	20,5	28,5	10,0	16,3
CU-Mt4	53	27,18	82,1	19,0	14,3	22,0	26,1	11,1	17,2
CU-Mt5	60	27,39	83,0	27,9	12,7	23,0	28,9	12,2	17,9

Tabelle 12: Mittelwerte der Maße und Plumpeheitsindices der Metapodien von *Ursus spelaeus* aus der Conturineshöhle. Legende: CU – Conturineshöhle, dB – distale Breite, dEB – distale Epicondylenbreite, dT – distale Tiefe, gL – größte Länge, kDB – kleinste Diaphysenbreite, kDT – kleinste Diaphysentiefe, n – Stückzahl, pB – proximale Breite, pT – proximale Tiefe, PI – Plumpeheitsindex.

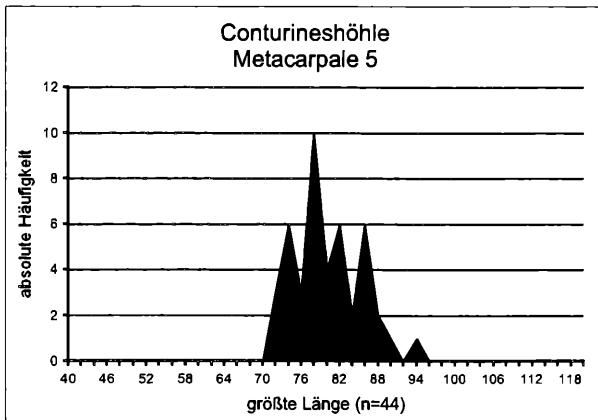
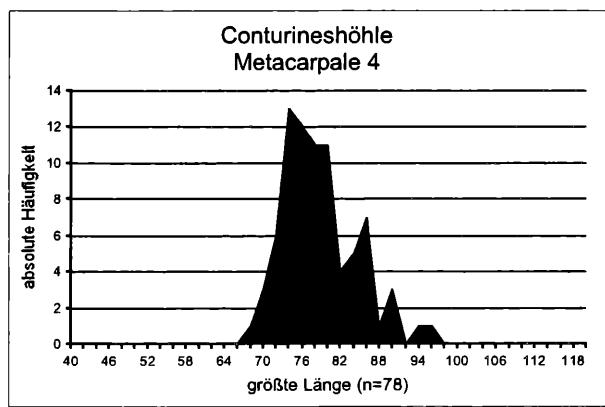
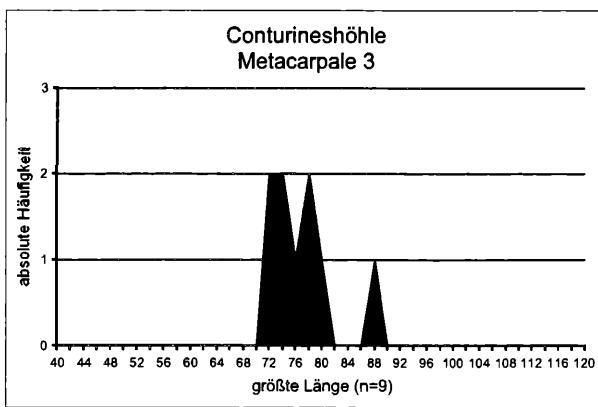
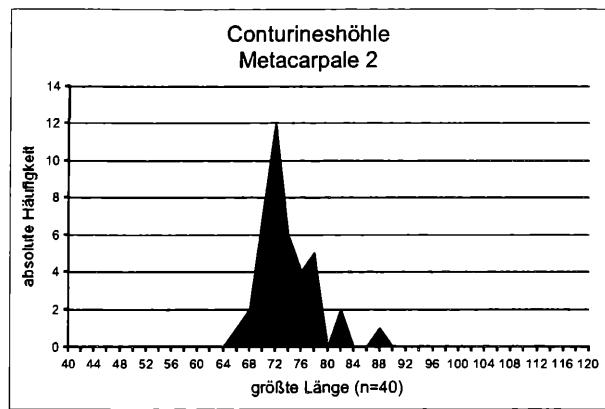
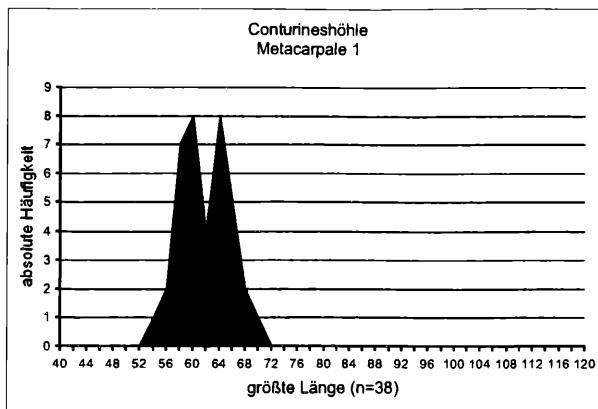
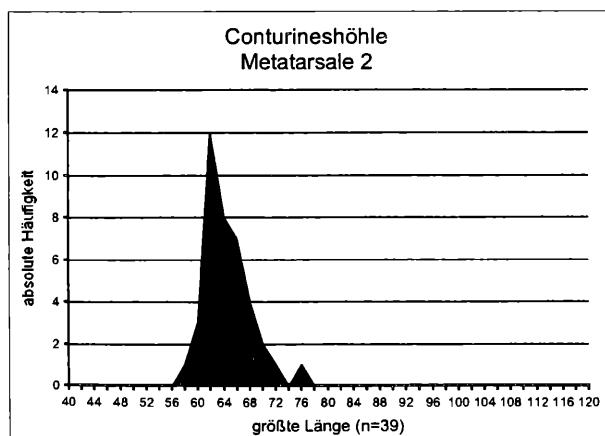
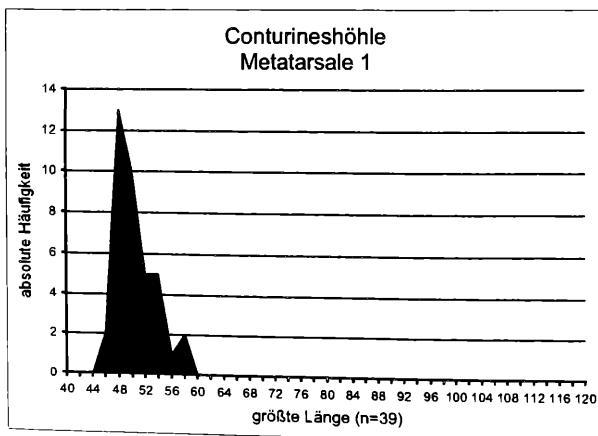


Abbildung 14: Verteilungsmuster der größten Länge der Metacarpalia aus der Conturineshöhle. Auch aus dieser Höhle liegen eigentlich in jedem Fall ausreichende Stückzahlen vor, dennoch entsprechen die Verteilungen am ehesten einer Normalverteilung, deren rechte Flanke leicht verbreitert ist. Die Größenzunahme findet, wie bei den Metacarpalia, vom 1. bis zum 3. Strahl statt, während 4. und 5. Strahl nur eine geringe Verschiebung zu größeren Werten verzeichnen.



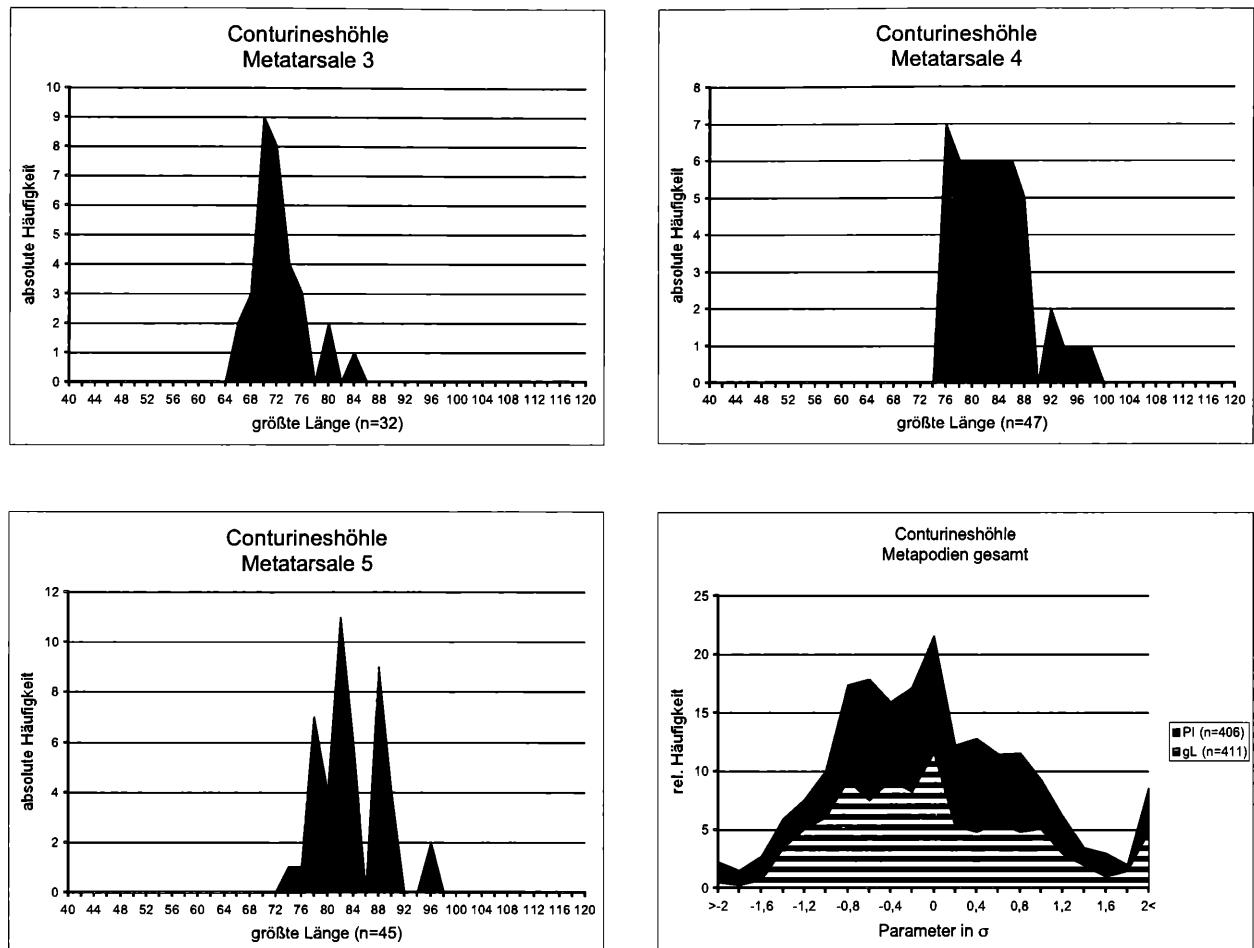


Abbildung 15: Verteilungsmuster der größten Länge der Metatarsalia aus der Conturineshöhle (S. 20, 21) So wie auch bei den Metacarpalia sieht man eine Größenzunahme vom 1. bis zum 3. Strahl, 4. und 5. Strahl bedecken einen sehr ähnlichen Größenbereich. Die bei Metatarsale 5 sichtbare bimodale Verteilung findet sich in dieser Art bei keinem anderen Metatarsale wieder. Rechts unten: Verteilung der am gesamten Material der Repolusthöhle ermittelten Werte von PI und gL. Die Daten wurden standardisiert, um zusammengefaßt werden zu können, die Abweichungen vom Mittelwert werden in Standardabweichungen angegeben. PI – Plumheitsindex, kDF – kleinste Diaphysenfläche, gL – größte Länge.

stellen finden sich in Grabungsstelle 2 der Schwabenreithöhle nur die Reste von Höhlenbüren, die Begleitauna stammt ausschließlich aus Grabungsstelle 1. Diese ist v.a. durch den Fund von *Glis glis* von besonderem verbreitungsgeschichtlichem Interesse. Aus Grabungsstelle 3 sind wiederum nur Höhlenbürenreste bekannt, diese sind aber in nur so geringer Stückzahl vorhanden, daß es in diesem Rahmen keinen Sinn macht auf diese Funde einzugehen. Dies ist bedauerlich, da die Höhlenbürenreste aus Grabungsstelle 3 einen gänzlich anderen Erhaltungszustand als die der übrigen Grabungsstellen zeigen. Sie sind nämlich stark abgerollt und zudem vivianitisiert.

5.4. Conturineshöhle:

Aus dem Material der Conturineshöhle stammen 448 auswertbare Metapodien, wobei die dritten Metacarpalia leider nur mit 9 Stück repräsentiert sind. Eine Auswertung der Eckzähne, wie sie für die Mehrzahl der übrigen

Höhlenbürenfundstellen vorliegt, gibt es bislang leider nicht für die Conturineshöhle. Die Conturineshöhle beherbergt eine Bärenpopulation, die bereits bei der Auswertung der Zähne aus dem üblichen Rahmen gefallen ist. Die Besonderheiten bestehen in einer Mischung aus altertümlichen und fortschrittlichen Merkmalen. So sind die Molaren sehr klein und stehen dem *deningeri*-Formenkreis näher als dem Höhlenbüren. Das morphodynamische Niveau der Incisiven entspricht auch eher diesem Bild, was auch für die recht hohe Abundanz von voll entwickelten P^3 gilt. Die übrigen Zahnerkmale, v.a. die Indices der P^4 und des M_1 , entsprechen wieder dem normalen *spelaeus*-Niveau. Dieses Bild ergibt sich auch bei Betrachtung der Metapodien. Es sind dies die folgenden Eigenheiten, die die Bären der Conturineshöhle auszeichnen:

- a) Die Metapodien sind im Verhältnis zum Alter dieser Bärenpopulation deutlich zu plump.
- b) Die Metapodien sind im Verhältnis zur Körpergröße relativ größer als die der übrigen Bären.

Element	n	PI	gL	pB	kDB	dB	dEB	pT	kDT	dT
HD-Mc1	37	29,31	63,9	24,5	12,6	18,6	18,7	19,3	9,76	18,1
HD-Mc2	58	32,97	78,8	19,9	17,7	22,3	26,0	29,6	12,7	21,4
HD-Mc3	47	31,48	82,5	20,8	16,6	22,3	26,0	29,7	12,9	22,4
HD-Mc4	52	31,97	84,1	22,6	17,9	23,4	26,9	31,2	13,1	22,7
HD-Mc5	47	33,83	84,4	29,9	18,5	28,5	28,6	35,7	13,7	22,4
HD-Mt1	66	30,31	55,5	22,5	10,9	17,2	16,8	24,5	8,9	15,7
HD-Mt2	47	30,71	68,9	15,1	13,7	18,8	21,2	24,6	10,1	16,5
HD-Mt3	52	29,01	79,5	20,4	15,8	19,7	23,1	31,4	11,4	18,4
HD-Mt4	61	28,19	87,6	21,6	16,4	22,5	24,7	30,6	12,8	19,3
HD-Mt5	42	26,61	91,4	30,2	13,9	25,7	24,4	30,1	12,9	18,5

Tabelle 13: Mittelwerte der Maße und Plumheitsindices der Metapodien von *Ursus spelaeus* aus der Herdengelhöhle. Legende: HD – Herdengelhöhle, dB – distale Breite, dEB – distale Epicondylenbreite, dT – distale Tiefe, gL – größte Länge, kDB – kleinste Diaphysenbreite, kDT – kleinste Diaphysentiefe, n – Stückzahl, pB – proximale Breite, pT – proximale Tiefe, PI – Plumheitsindex.

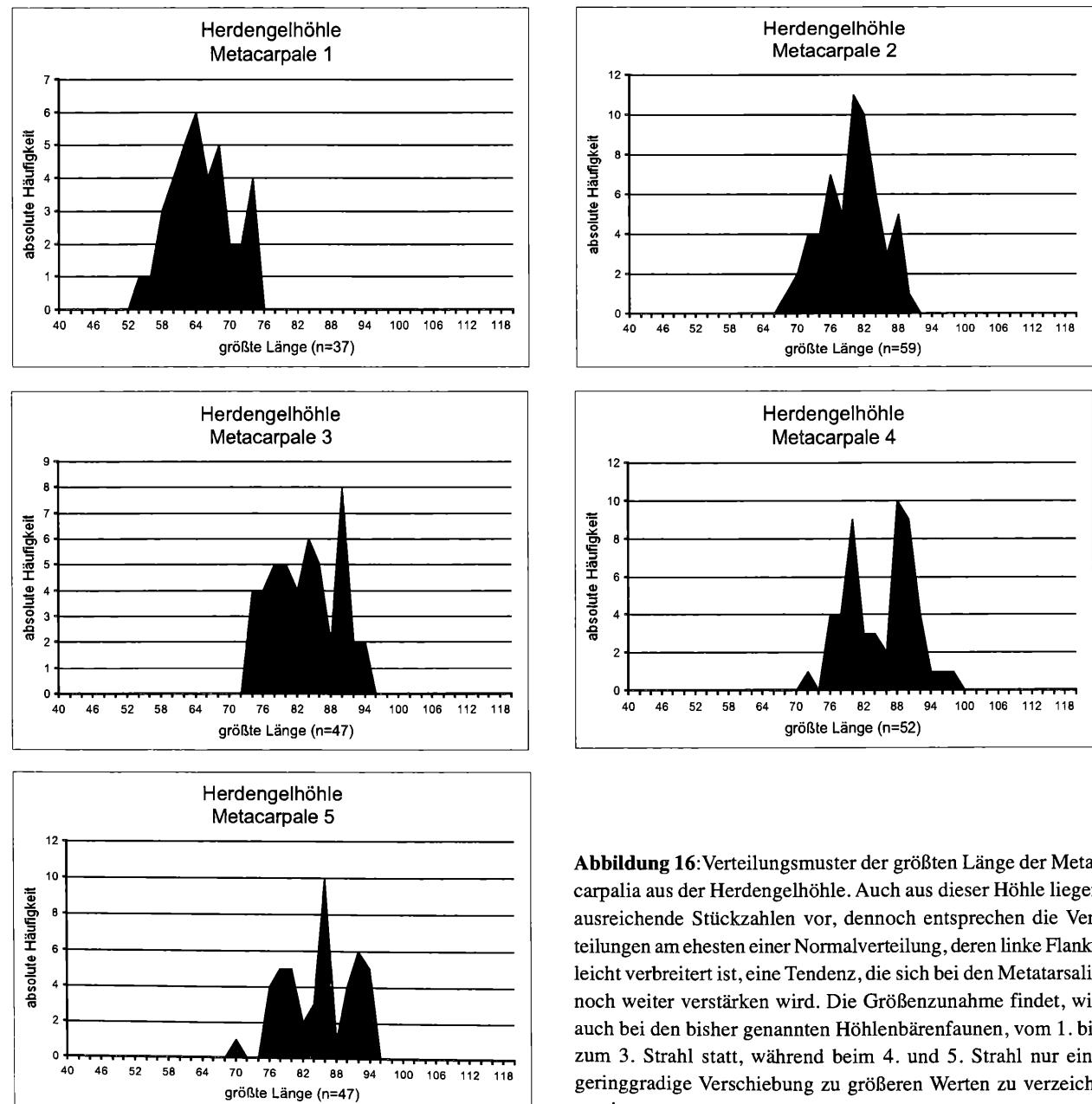


Abbildung 16: Verteilungsmuster der größten Länge der Metacarpalia aus der Herdengelhöhle. Auch aus dieser Höhle liegen ausreichende Stückzahlen vor, dennoch entsprechen die Verteilungen am ehesten einer Normalverteilung, deren linke Flanke leicht verbreitert ist, eine Tendenz, die sich bei den Metatarsalia noch weiter verstärken wird. Die Größenzunahme findet, wie auch bei den bisher genannten Höhlenbärenfaunen, vom 1. bis zum 3. Strahl statt, während beim 4. und 5. Strahl nur eine geringgradige Verschiebung zu größeren Werten zu verzeichnen ist.

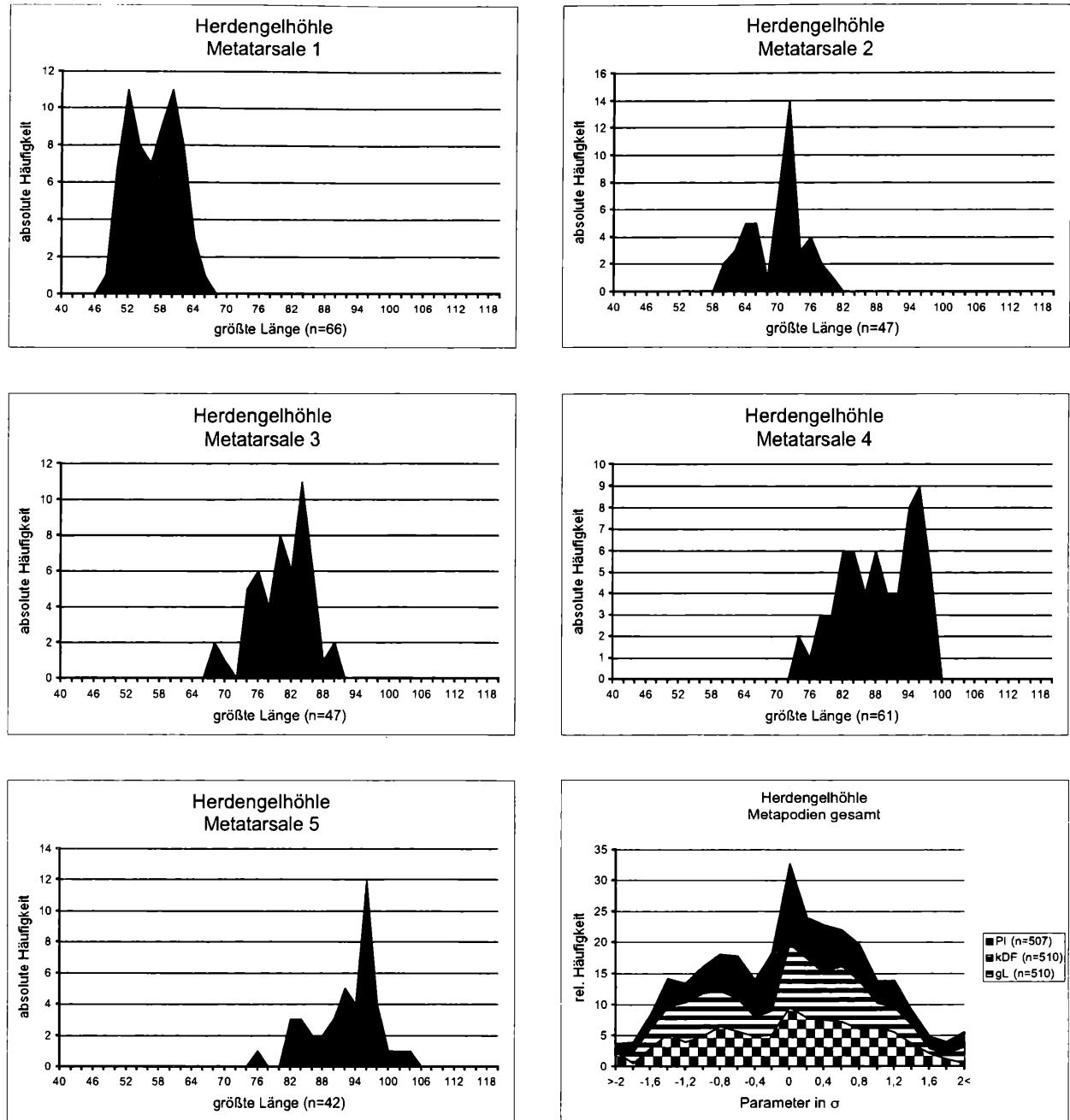


Abbildung 17: Verteilungsmuster der größten Länge der Metatarsalia aus der Herdengelhöhle. So wie auch bei den Metacarpalia sieht man eine Größenzunahme vom 1. bis zum 3. Strahl, 4. und 5. Strahl bedecken einen sehr ähnlichen Größenbereich, wobei der 5. Strahl die höchsten Werte erreicht. Bei den Metatarsalia 5 ist besonders auffällig, daß, im Gegensatz zu den übrigen Faunen, die linke Flanke der Verteilung breiter ist. Dieser Effekt beruht auf der großen Reichweite des Herdengel-Profiles, was dazu führt, daß sich die älteren Bären mit den jungen vermischen und so das Bild verzerrn. Rechts unten: Verteilung der am gesamten Material der Repolusthöhle ermittelten Werte von PI und gL. Die Daten wurden standardisiert, um zusammengefaßt werden zu können, die Abweichungen vom Mittelwert werden in Standardabweichungen angegeben. PI – Plumpheitsindex, kDF – kleinste Diaphysenfläche, gL – größte Länge.

- c) Die Plumpheitsindices von Metacarpale und Metatarsale 1 sind im Mittel nicht nur relativ, sondern auch absolut größer als die der Gamssulzen-Referenzfauna.
 d) Im Gegensatz zu den meisten Höhlenbärenfaunen sind die Metacarpalia zwar größer, dafür aber – im Verhältnis zur Gamssulzen-Referenzfauna – nicht wesentlich plumper als die Metatarsalia.

- e) Die unter Punkt d) aufgeführte Eigenheit im Hinblick auf die Proportionen von Mittelhand und Mittelfuß haben sie mit den Bären aus der Repolusthöhle gemeinsam.
 f) Die Conturinesbären stehen den Deningerbären aus der Repolusthöhle auch morphologisch näher, was aber bei der großen Variabilität der Metapodien nur mit Vorsicht gewertet werden darf.

5.5. Herdengelhöhle:

Aus der Herdengelhöhle liegen insgesamt 509 Metapodien vor, die für die Auswertung zu gebrauchen wären. Die Mittelwerte von Maßen und Indices sind der Tab. 13 zu entnehmen. Die Tatsache, daß das Herdengelprofil einen zeitlichen Rahmen von etwa 100.000 Jahren umfaßt, macht bei der Auswertung Probleme, da ja in dieser Zeit die Evolution des Höhlenbären weit fortgeschritten ist, was dazu führt, daß die vorliegenden Metapodien aus teilweise sehr unterschiedlichen Evolutionsniveaus stammen. Um innerhalb des Herdengelprofiles eine Entwicklungstendenz der Metapodien feststellen zu können, hätte es einer größeren Anzahl an Metapodien bedurft, da es bereits bei einer Aufteilung des Materials auf nur 2 Untereinheiten zu Stückzahlen von $n < 30$ gekommen

wäre, sodaß sich damit keine seriöse deskriptive Statistik betreiben ließe.

Dieser Umstand führt nun dazu, daß die Verteilungsmuster der größten Länge sich etwas anderes darstellen, als bei den übrigen Fundstellen. Das heißt, daß sich die linke Flanke der Verteilung verbreitert und so den Effekt verschleiert, den man für gewöhnlich bei den Verteilungen beobachten kann: die Verbreiterung der rechten Flanke, da die Männchen normalerweise eine größere Variabilität zeigen als die Weibchen.

Eine versuchsweise Aufteilung des Materials hat aber gezeigt, daß sich in den jüngeren Bereichen des Profiles eine Verminderung der Dimensionen bemerkbar macht. Das widerspricht zwar der Deperet'schen Regel, die besagt, daß eine Species im Zuge ihrer Phylogenetese an Größe zunimmt.

Element	n	PI	L	pB	kDB	dB	dEB	pT	kDT	dT
RK-Mc1	74	29,8	62,7	24,2	12,7	17,7	18,7	19,0	9,6	17,5
RK-Mc2	67	32,6	76,0	18,8	17,1	21,4	24,8	28,2	12,2	20,1
RK-Mc3	43	31,2	80,9	20,3	16,2	21,8	25,3	29,7	12,8	22,0
RK-Mc4	54	31,8	82,1	21,5	17,2	22,6	26,1	30,5	13,0	22,0
RK-Mc5	55	33,6	83,6	29,6	17,9	27,2	28,1	35,3	13,7	22,0
RK-Mt1	71	31,4	54,1	22,0	11,3	17,1	17,0	24,6	9,1	16,1
RK-Mt2	77	30,0	68,2	15,1	13,4	18,6	20,5	24,3	10,0	16,4
RK-Mt3	71	28,4	75,8	18,7	14,8	18,7	21,6	29,8	11,1	17,7
RK-Mt4	64	27,7	85,7	21,4	15,5	21,6	23,8	29,4	12,5	18,8
RK-Mt5	36	26,6	87,6	28,2	13,0	24,0	23,3	28,9	12	18,3

Tabelle 14: RK D–E — Mittelwerte der Maße und Indices der Metapodien von *Ursus spelaeus* aus der Ramesch-Knochenhöhle (basale Schichtgruppe). Legende: RK – Ramesch-Knochenhöhle, dB – distale Breite, dEB – distale Epicondylenbreite, dT – distale Tiefe, gL – größte Länge, kDB – kleinste Diaphysenbreite, kDT – kleinste Diaphysentiefe, n – Stückzahl, pB – proximale Breite, pT – proximale Tiefe, PI – Plumpheitsindex.

Element	n	PI	L	pB	kDB	dB	dEB	pT	kDT	dT
RK-Mc1	50	29,8	62,5	24,0	12,8	17,4	18,6	18,8	9,6	17,3
RK-Mc2	31	32,3	74,9	18,3	17,2	21,0	24,3	27,1	12,1	22,6
RK-Mc3	44	30,7	78,5	19,3	16,0	20,8	24,0	28,6	12,6	20,9
RK-Mc4	26	30,6	82,0	20,7	16,9	21,5	25,1	29,6	12,6	20,3
RK-Mc5	20	33,2	83,0	29,7	18,0	27,2	27,6	34,9	13,5	21,9
RK-Mt1	43	30,7	53,8	22,1	11,4	16,7	16,6	24,5	9,2	15,6
RK-Mt2	39	30,4	68,5	15,1	13,7	18,9	20,8	24,8	10,0	17,3
RK-Mt3	42	27,5	74,9	16,8	14,3	18,0	20,6	29,0	10,7	16,1
RK-Mt4	32	27,0	84,7	20,5	15,2	21,2	22,9	27,8	11,9	17,7
RK-Mt5	20	26,9	88,2	28,4	13,5	23,8	23,8	29,4	12,5	19,3

Tabelle 15: RK B–C — Mittelwerte der Maße und Indices der Metapodien von *Ursus spelaeus* aus der Ramesch-Knochenhöhle (obere Schichtgruppe). Legende: RK – Ramesch-Knochenhöhle, dB – distale Breite, dEB – distale Epicondylenbreite, dT – distale Tiefe, gL – größte Länge, kDB – kleinste Diaphysenbreite, kDT – kleinste Diaphysentiefe, n – Stückzahl, pB – proximale Breite, pT – proximale Tiefe, PI – Plumpheitsindex.

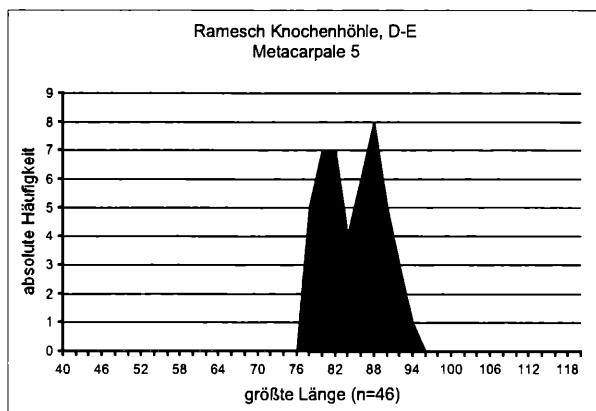
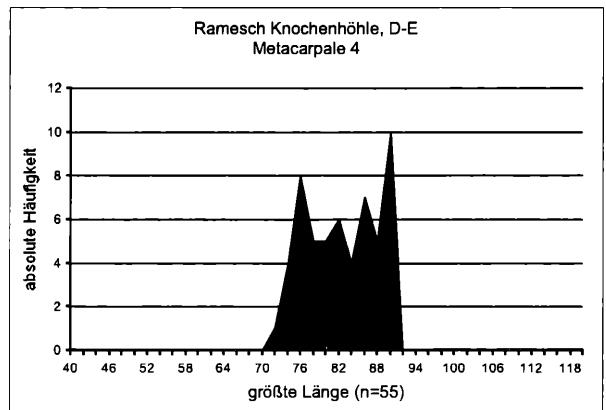
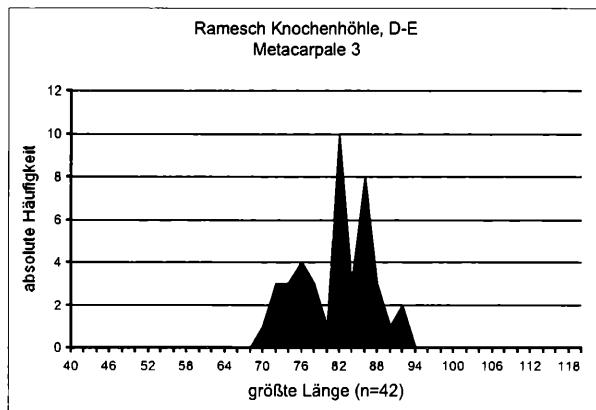
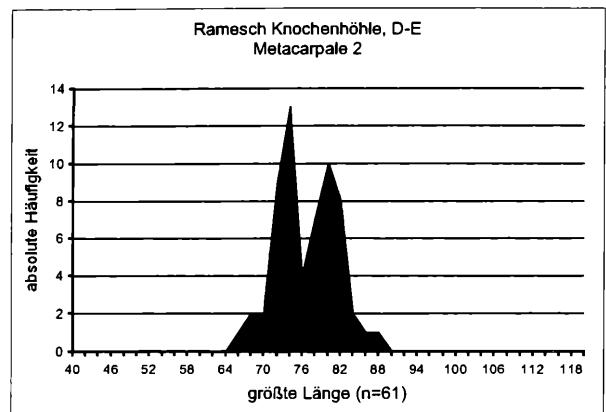
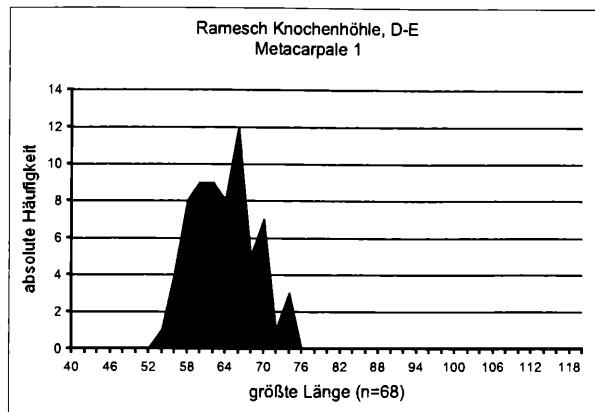
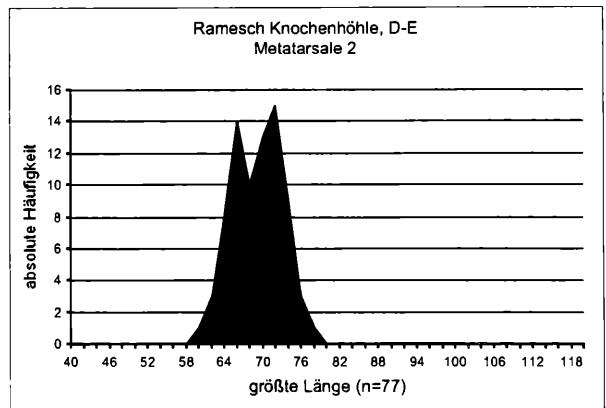
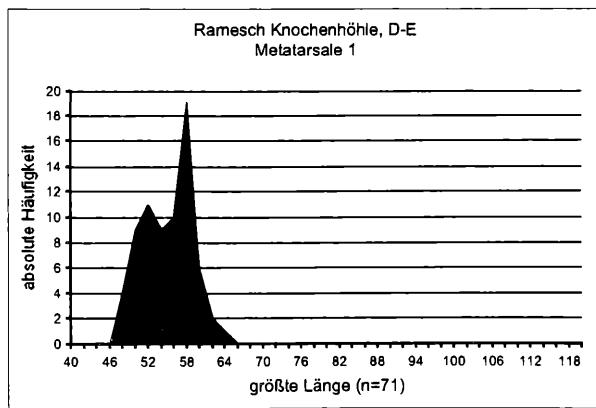


Abbildung 18: Verteilungsmuster der größten Länge der Metacarpalia aus der Ramesch-Knochenhöhle, basale Schichtgruppe. Aus diesem Abschnitt des Profiles liegen ausreichende Stückzahlen vor, dennoch entsprechen die Verteilungen nur zum Teil einer Normalverteilung. Besonders interessant sind die gelegentlich auftretende Vielgipfligkeit der Verteilungen. Zweigipflig sind die Verteilungen von Metacarpale 2 und Metacarpale 5. Die Größenzunahme findet vom 1. bis zum 5. Strahl statt, ein relativ großer Sprung macht sich vom 4. auf den 5. Strahl bemerkbar.



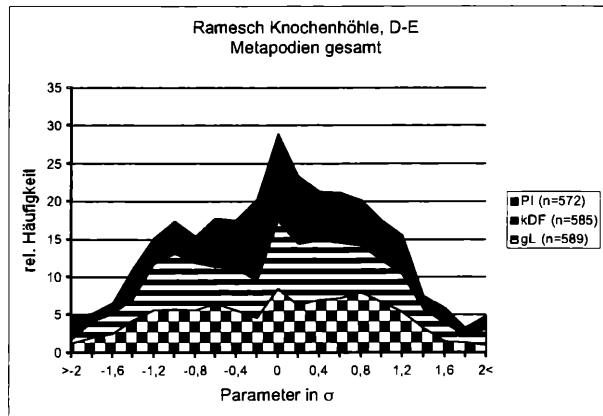
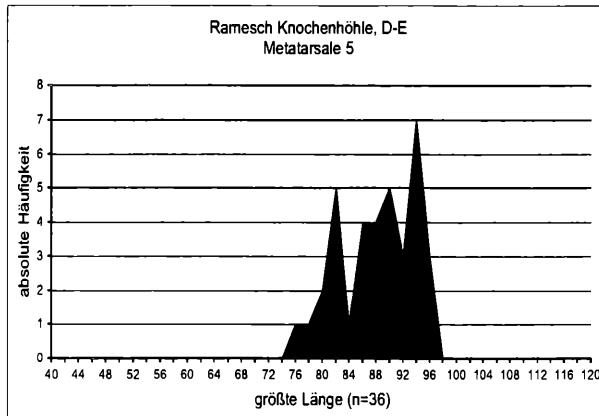
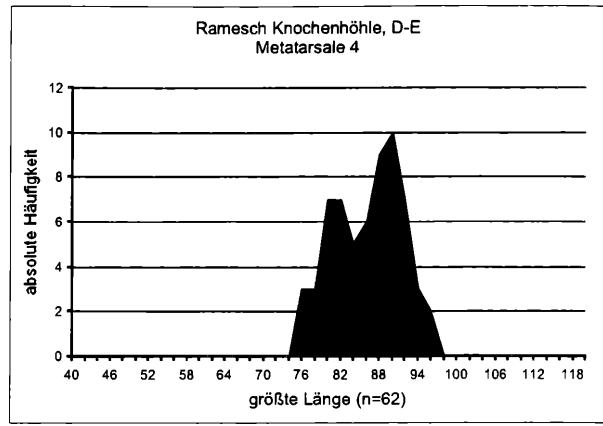
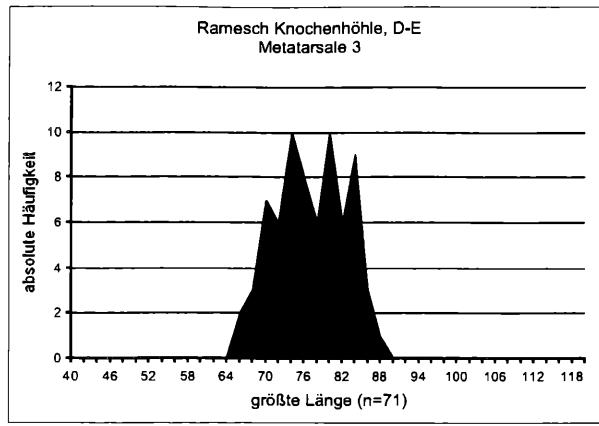
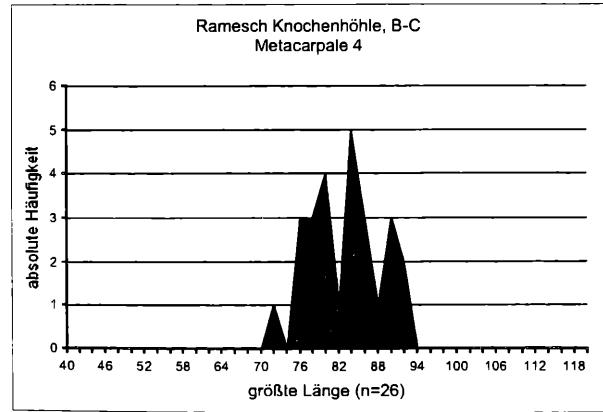
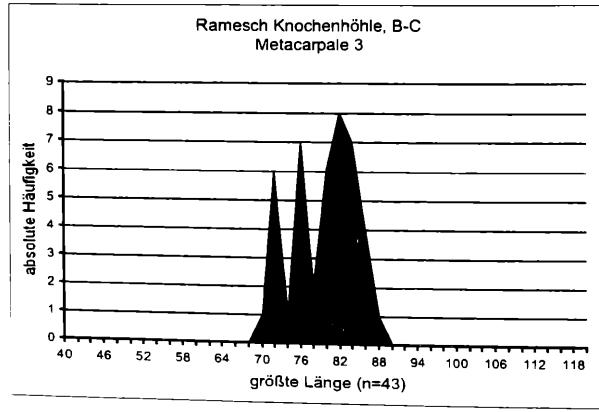
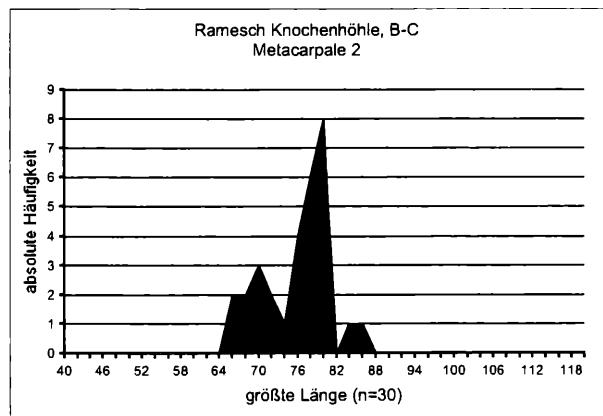
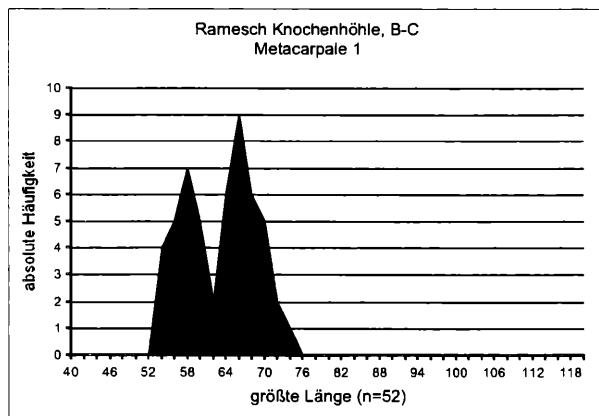


Abbildung 19: Verteilungsmuster der größten Länge der Metatarsalia aus der Ramesch-Knochenhöhle, basale Schichtgruppe (S. 25, 26). So wie auch bei den Metacarpalia sieht man eine Größenzunahme vom 1. bis zum 3. Strahl, 4. und 5. Strahl bedecken einen sehr ähnlichen Größenbereich, wobei der 5. Strahl die Werte des 4. nicht übertrifft. Zweigipfligkeit zeigt sich bei den Strahlen 1 und 2. Die Strahlen 3, 4 und 5 sind mehrgipflig. Rechts unten: Verteilung der am gesamten Material der Ramesch Knochenhöhle ermittelten Werte von PI – Plumpheitsindex, kDF – kleinste Diaphysenfläche, gL – größte Länge.



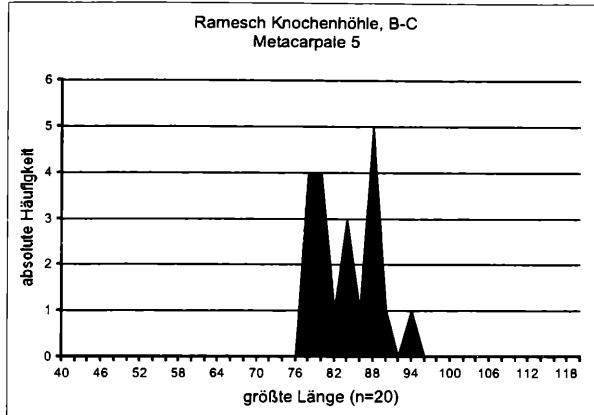


Abbildung 20: Verteilungsmuster der größten Länge der Metacarpalia aus der Ramesch-Knochenhöhle, obere Schicht-gruppe (S. 26, 27). Auch aus diesem Abschnitt des Ramesch-Profiles liegen ausreichende Stückzahlen vor, dennoch zeigen die Verteilungen ein sehr inhomogenes Bild einer Normal-verteilung. Ein Zweigipfligkeit zeigt sich nur beim Metacarpale 1. Die Größenzunahme findet, wie auch bei den meisten der bisher genannten Höhlenbärenfaunen, vom 1. bis zum 3. Strahl statt, während beim 4. und 5. Strahl keine nennenswerte Verschiebung zu größeren Werten zu verzeichnen ist.

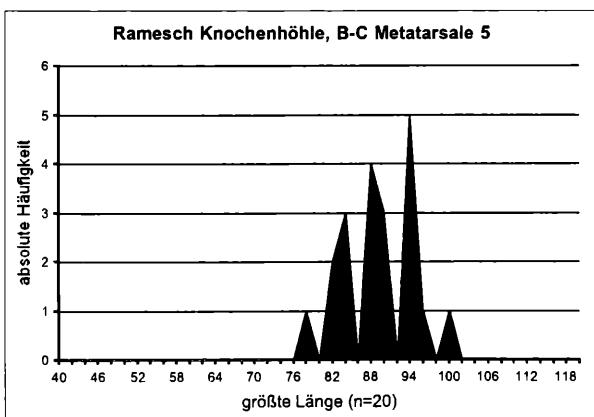
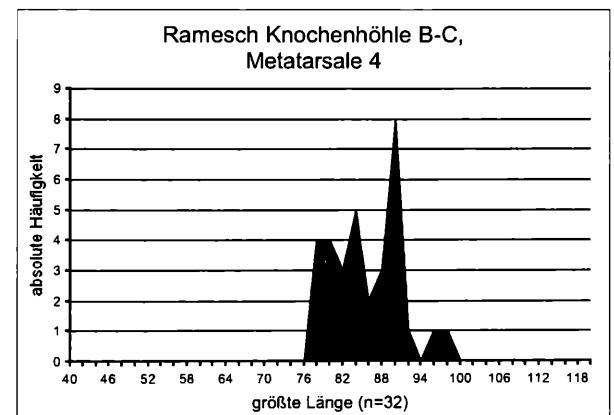
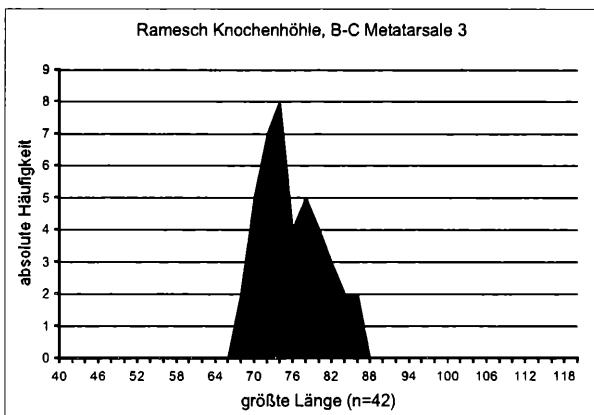
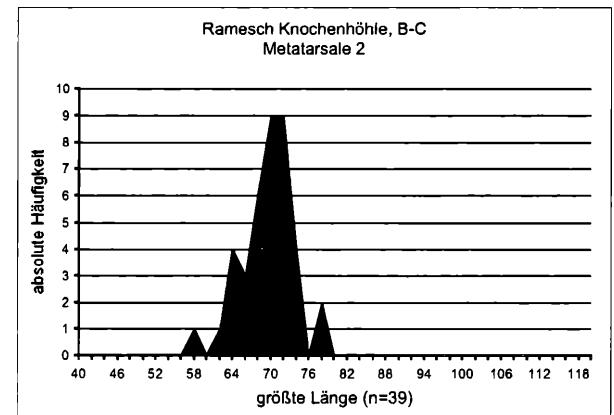
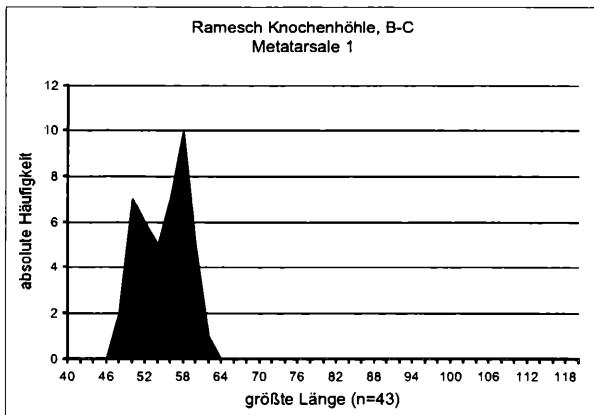


Abbildung 21: Verteilungsmuster der größten Länge der Metacarpalia aus der Ramesch-Knochenhöhle, obere Schicht-gruppe (S. 26, 27). Auch aus diesem Abschnitt des Ramesch-Profiles liegen ausreichende Stückzahlen vor, dennoch zeigen die Verteilungen ein sehr inhomogenes Bild einer Normal-verteilung. Ein Zweigipfligkeit zeigt sich nur beim Metacarpale 1. Die Größenzunahme findet vom 1. bis zum 4. Strahl statt, während der 5. Strahl keine nennenswerte Verschiebung zu größeren Werten zeigt.

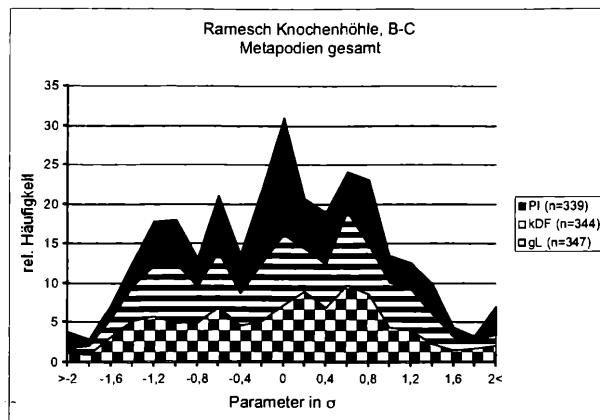


Abbildung 22: Verteilung der am gesamten Material der Ramesch-Knochenhöhle ermittelten Werte von PI, kDF und gL. Die Daten wurden standardisiert, um zusammengefaßt werden zu können, die Abweichungen vom Mittelwert werden in Standardabweichungen angegeben. Diese Verteilung entspricht noch am ehesten einer rechtsschiefen Normal-verteilung
PI – Plumpheitsindex, kDF – kleinste Diaphysen-fläche, gL – größte Länge.

Man muß aber aufgrund des bereits erwähnten geringen Stichprobenumfangs diese Befunde mit entsprechender Vorsicht interpretieren. Diese Ausnahme ist aber auch in den jüngeren Abschnitten des Ramesch-Profiles nachzuweisen.

Auf dieses Phänomen wird dann noch gesondert zurückzukommen sein und ein detaillierte Besprechung erfolgt dann beim Material der Ramesch-Knochenhöhle, die über ausreichende Materialmengen verfügt.

5.6. Ramesch-Knochenhöhle:

Das aus der Ramesch-Knochenhöhle stammende Metapodien-Material ist das stückmäßig umfangreichste unter den in dieser Arbeit ausgewerteten Fundstellen, denn es umfaßt 959 vermeßbare Stücke. Diese Stückzahl erlaubt es bereits, eine Teilung des Materials vorzunehmen, um die aufgrund der Zahnmetrik zu erwartenden Unterschiede zwischen den basalen und oberen Partien des Profiles zu untersuchen. Die Teilung des Ramesch-Materiale erfolgt daher bei einer Tiefe -70 cm unter NN,

die beiden daraus resultierenden Teile werden als RK D-E (Sohle bis -70 cm unter NN) und RK B-C (-70 cm bis ca. -15 cm unter NN). Den Ausführungen von OSWALD, J. (1999:33, 34, 37) zufolge ist das Geschlechterverhältnis in der Ramesch-Knochenhöhle relativ ausgewogen, d.h., daß die Weibchen mit 52 % über die Männchen dominieren. Es ist sehr auffällig, daß in einem Streudiagramm oft die Höhlenbären der basalen Schichtgruppe über denen der oberen Partien zu liegen kommen. Diese dimensionelle Reduktion in vielen, nicht jedoch in allen Maßen, läuft den bislang beim Höhlenbären angestellten Beobachtungen zuwider und lässt sich interessanterweise auch bei den Zahnmaßen feststellen. Diese Reduktion wird von RABEDER, G. (1999) als Antwort auf sich verschlechternde Umwelt-, d.h. Klimabedingungen im alpinen Raum gedeutet und unter dem Namen „Ramesch Interglazial“ zusammengefaßt.

Die bislang aus den Metapodien des Ramesch-Profiles gewonnen Erkenntnisse scheinen auch in diese Richtung zu deuten, da es sich dabei um eine Verkleinerung des gesamten Tieres zu handeln scheint. Wie bereits bei den Ergebnissen der Herdengelhöhle ausgeführt ist auch in

Element	n	PI	gL	pB	kDB	dB	dEB	pT	kDT	dT
WI-Mc1	79	29,53	65,0	25,1	12,6	18,7	19,2	19,4	9,7	18,5
WI-Mc2	70	32,33	77,6	19,7	17,1	21,2	25,1	28,0	12,0	20,9
WI-Mc3	75	30,91	81,3	20,7	16,2	21,4	25,1	28,7	12,2	21,7
WI-Mc4	95	32,02	85,3	22,3	18,3	23,5	27,3	31,3	13,4	23,2
WI-Mc5	57	33,00	86,5	30,4	18,1	27,8	28,6	34,8	13,4	22,0
WI-Mt1	38	31,27	56,6	23,2	11,7	17,3	17,7	23,6	9,4	16,3
WI-Mt2	58	30,25	70,2	15,7	13,9	18,8	21,2	24,9	10,2	17,3
WI-Mt3	53	29,08	77,6	19,4	15,5	19,2	22,6	29,7	10,9	18,1
WI-Mt4	61	28,36	89,6	21,6	16,9	22,6	25,4	30,4	13,1	19,9
WI-Mt5	26	27,82	93,0	31,9	14,5	25,1	25,8	30,5	12,9	19,8

Tabelle 16: Mittelwerte der Maße und Plumpheitsindices der Metapodien von *Ursus spelaeus* aus der Windener Bärenhöhle. Legende: WI – Windener Bärenhöhle, dB – distale Breite, dEB – distale Epicondylenbreite, dT – distale Tiefe, gL – größte Länge, kDB – kleinste Diaphysenbreite, kDT – kleinste Diaphysentiefe, n – Stückzahl, pB – proximale Breite, pT – proximale Tiefe, PI – Plumpheitsindex.

Element	n	PI	gL	pB	kDB	dB	dEB	pT	kDT	dT
WI-Mc1	18	27,2	64,1	23,2	11,3	17,2	17,4	18,3	8,9	17,1
WI-Mc2	15	29,0	80,6	19,2	16,0	19,4	23,3	27,1	11,4	19,1
WI-Mc3	20	28,2	80,6	19,3	15,1	19,3	22,7	27,1	11,6	20,9
WI-Mc4	9	28,6	85,0	20,6	16,8	21,7	24,2	30,5	11,9	21,7
WI-Mc5	7	28,6	88,1	28,2	16,3	25,8	25,1	34,1	11,8	21,5
WI-Mt1	18	28,2	54,7	21,1	9,9	15,8	15,4	21,2	8,2	14,8
WI-Mt2	30	27,4	69,3	14,4	12,8	16,8	18,9	23,3	9,2	16,1
WI-Mt3	37	26,1	80,1	18,6	15,2	18,2	21,0	29,2	10,6	17,7
WI-Mt4	41	25,7	86,0	19,1	14,7	20,3	22,1	28,3	11,4	18,4
WI-Mt5	18	24,7	95,1	29,9	13,4	23,1	23,5	29,5	11,8	18,2

Tabelle 17: Mittelwerte der Maße und Plumpheitsindices der Metapodien von *Ursus arctos priscus* aus der Windener Bärenhöhle. Legende: WI – Windener Bärenhöhle, dB – distale Breite, dEB – distale Epicondylenbreite, dT – distale Tiefe, gL – größte Länge, kDB – kleinste Diaphysenbreite, kDT – kleinste Diaphysentiefe, n – Stückzahl, pB – proximale Breite, pT – proximale Tiefe, PI – Plumpheitsindex.

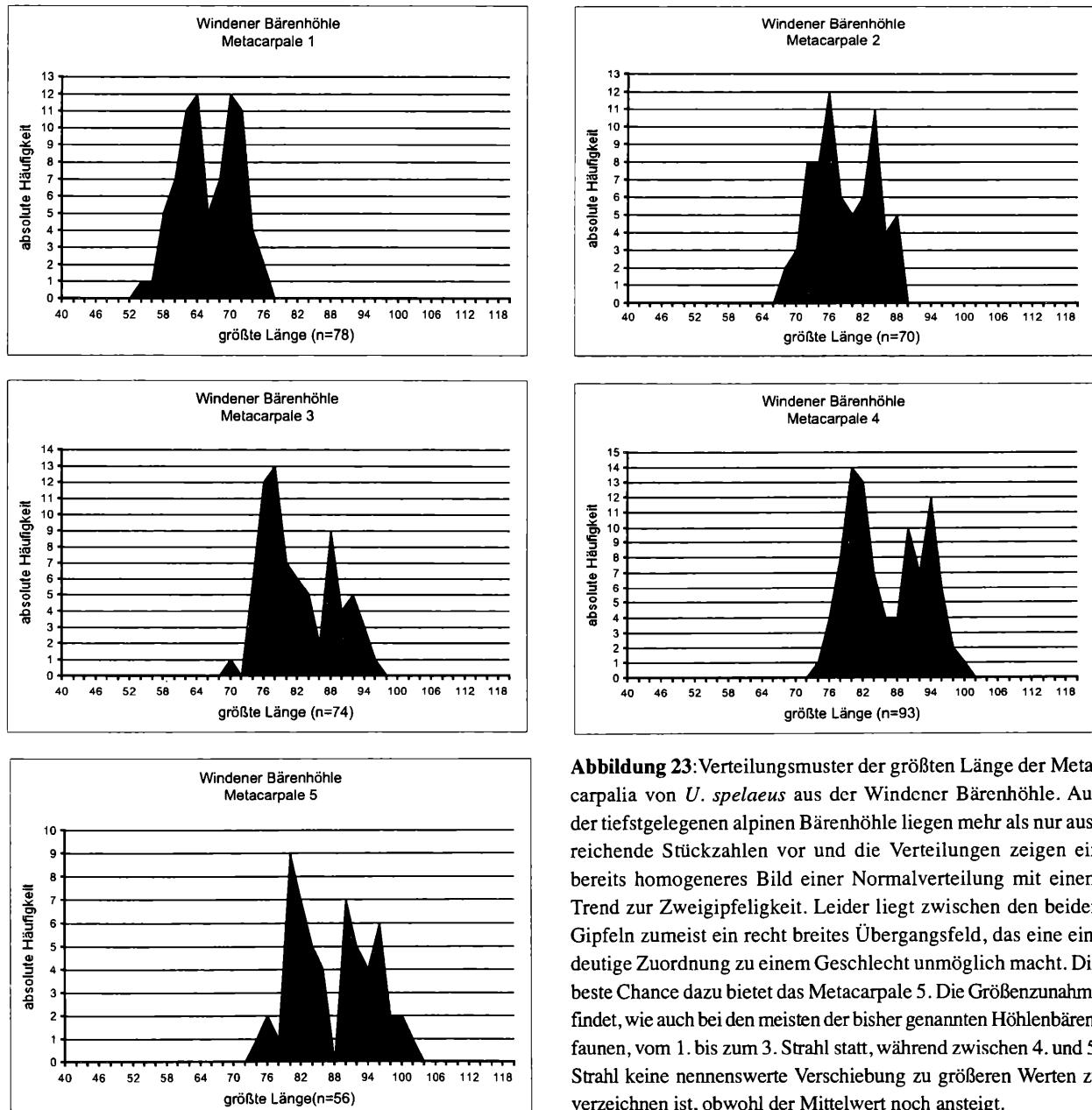


Abbildung 23: Verteilungsmuster der größten Länge der Metacarpalia von *U. spelaeus* aus der Windener Bärenhöhle. Aus der tiefstgelegenen alpinen Bärenhöhle liegen mehr als nur ausreichende Stückzahlen vor und die Verteilungen zeigen ein bereits homogeneres Bild einer Normalverteilung mit einem Trend zur Zweigipfligkeit. Leider liegt zwischen den beiden Gipfeln zumeist ein recht breites Übergangsfeld, das eine eindeutige Zuordnung zu einem Geschlecht unmöglich macht. Die beste Chance dazu bietet das Metacarpale 5. Die Größenzunahme findet, wie auch bei den meisten der bisher genannten Höhlenbärenfaunen, vom 1. bis zum 3. Strahl statt, während zwischen 4. und 5. Strahl keine nennenswerte Verschiebung zu größeren Werten zu verzeichnen ist, obwohl der Mittelwert noch ansteigt.

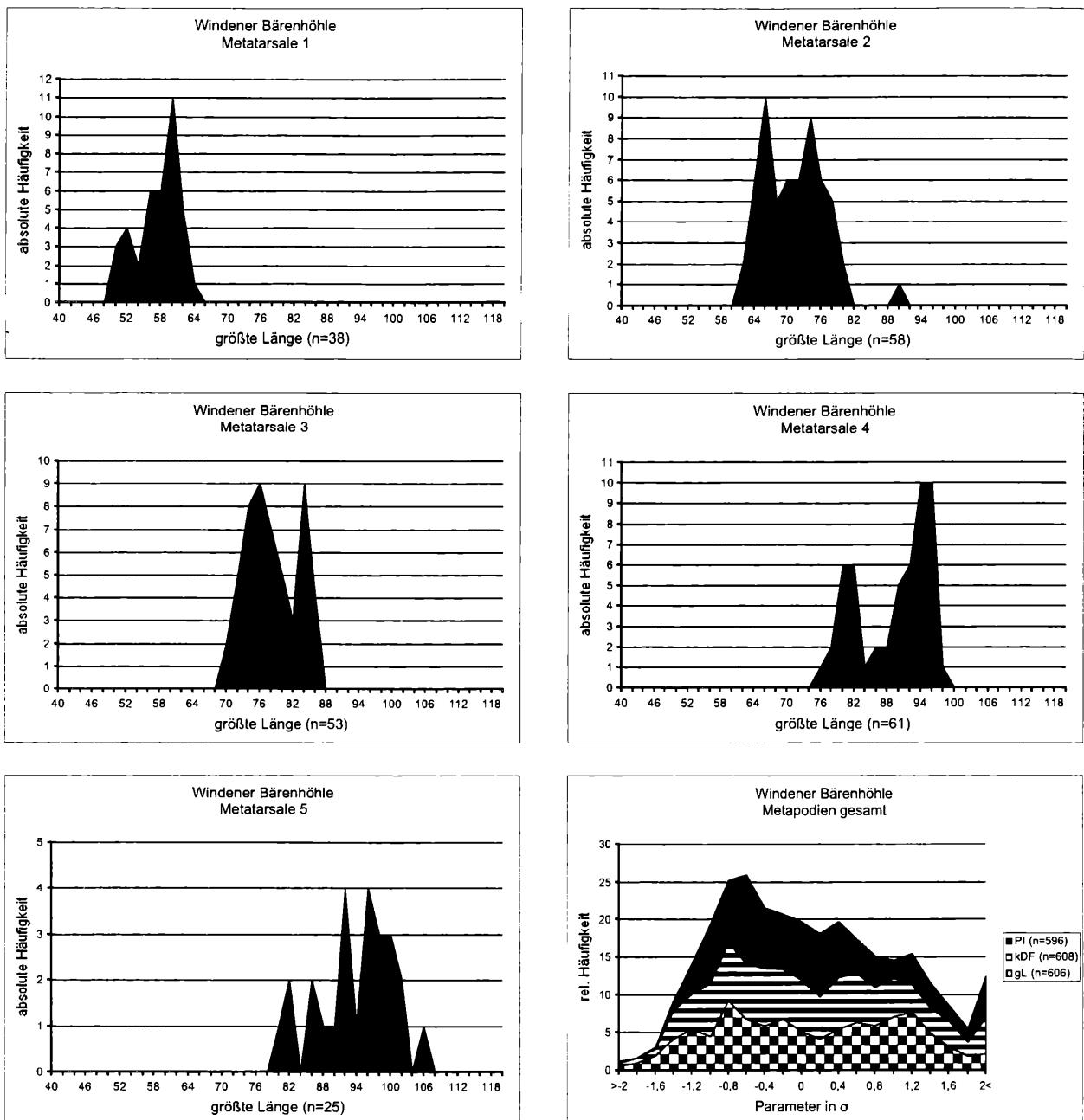


Abbildung 24: Verteilungsmuster der größten Länge der Metatarsalia aus der Windener Bärenhöhle. So wie auch bei den Metacarpalia sieht man eine Größenzunahme vom 1. bis zum 5. Strahl. Zweigipfligkeit zeigt sich bei allen Strahlen bis auf den 5., der 5. Strahl ist mehrgipflig. Rechts unten: Verteilung der am gesamten Material der Repolusthöhle ermittelten Werte von PI, kDF und gL. Die Daten der einzelnen Metapodien wurden standardisiert, um zusammengefaßt werden zu können, die Abweichungen vom Mittelwert werden in Standardabweichungen angegeben. Abkürzungen: PI – Plumpheitsindex, kDF – kleinste Diaphysenfläche, gL – größte Länge.

deren Profil eine Größenreduktion feststellbar. Leider sind diese Ergebnisse nicht sehr vertrauenswürdig, da die Stückzahlen viel zu klein sind, um ein zufälliges Zustandekommen des Ergebnisses ausschließen zu können.

Die beiden Tabellen 14 und 15 verdeutlichen das Ausmaß dieser Reduktionen und zeigen gleichzeitig, daß nicht alle Meßstrecken davon betroffen sind. Einige Parameter können bei den Mittelwerten sogar noch etwas zulegen. Als Besonderheit seien noch einige Metapodien von *U. arctos* erwähnt. Sie unterscheiden sich metrisch und morphologisch von denen des Höhlenbären ganz deutlich und passen problemlos in die Variationsbreite rezenter Braunbären.

5.7. Windener Bärenhöhle:

Das aus der Windener Bärenhöhle stammende Material war ursprünglich nicht sehr umfangreich, umfaßt es doch nur 266 Metapodien insgesamt, von denen lediglich 188 einwandfrei dem Höhlenbären zugerechnet werden können. Dem Entgegenkommen des Burgenländischen Landesmuseums in Eisenstadt ist es zu danken, daß nun mehr als nur ausreichend Material aus der Windener Bärenhöhle zur Verfügung steht. Beonders gedankt sei Fr. Dr. Tschach für ihre Erlaubnis das Material zu entleihen und zu bearbeiten, sowie Hr. Zachs für seine technische

Unterstützung. Dadurch konnten für diese Untersuchung nun 612 Metapodien von *U. spelaeus* analysiert werden. Auch für diese Höhlenbärenpopulation fehlt eine Bearbeitung der Populationsstruktur anhand der Eckzähne, sodaß keine Angaben über das Geschlechterverhältnis gemacht werden können. Eine weitere Verminderung der Stückzahl ergibt sich – wie bereits erwähnt – daraus, daß etliche der Metapodien von einer sehr großen Bärenart stammen, die nicht als *Ursus spelaeus* angesprochen werden kann.

Es handelt sich dabei, den Angaben von THENIUS (1956: 170–171) folgend, um eine besonders große Braunbärenart, die als *U. arctos priscus* beschrieben wurde und größtmäßig am ehesten noch mit Grizzly- oder Kam-

tschatkabären verglichen werden kann. Besonders augenfällig wird diese Differenz durch das Fehlen der für den Höhlenbären so typischen zahlreichen Protuberanzen, Tuberkel und Fältelungen der Diaphysen, die dadurch ein glattes Aussehen haben, sowie durch die Formgebung des Querschnittes derselben, dieser ist – auf halber Länge – bei *U. a. priscus* nämlich abgeplatteter als bei *U. deningeri* oder gar bei *U. spelaeus*.

Es muß sich bei dieser Bärenart also um ein viel mobileres Tier als um einen Höhlenbären gehandelt haben. Die Metapodien dieser Bären gleichen morphologisch und auch metrisch viel eher denen von rezenten Eisbären, die als carnivore Form eher cursorial gefordert wird, als denen von rezenten Braunbären.

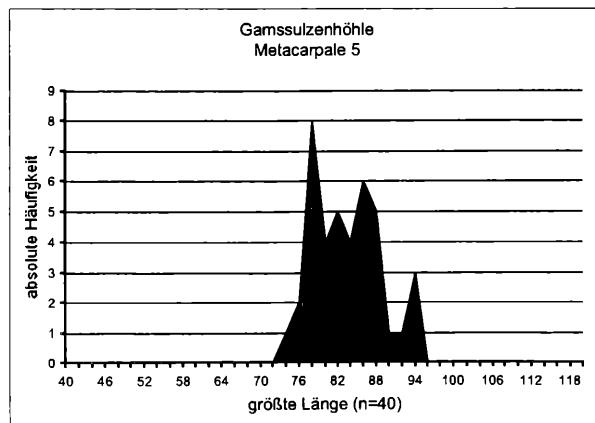
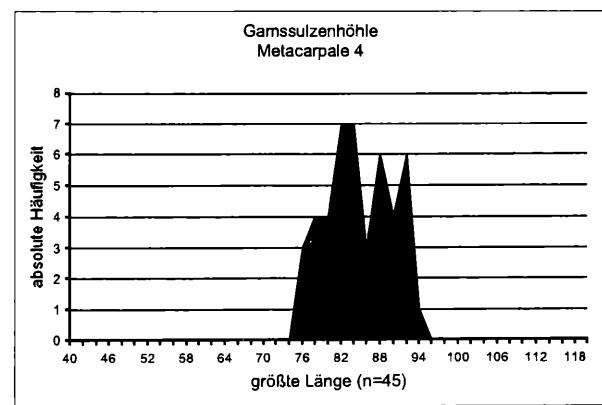
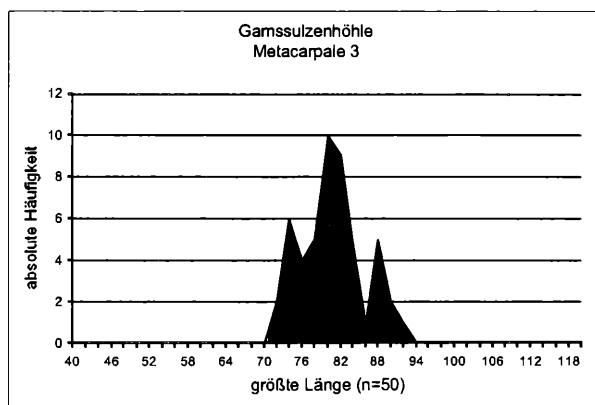
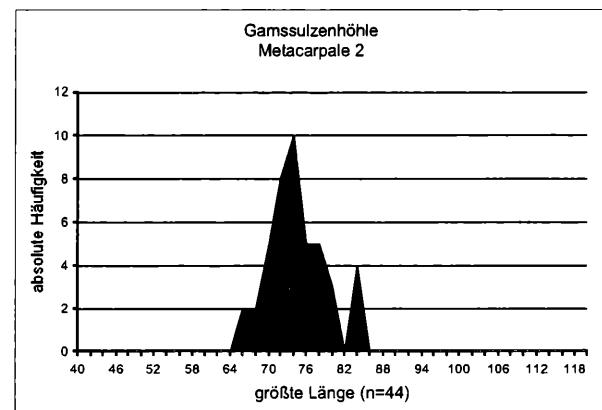
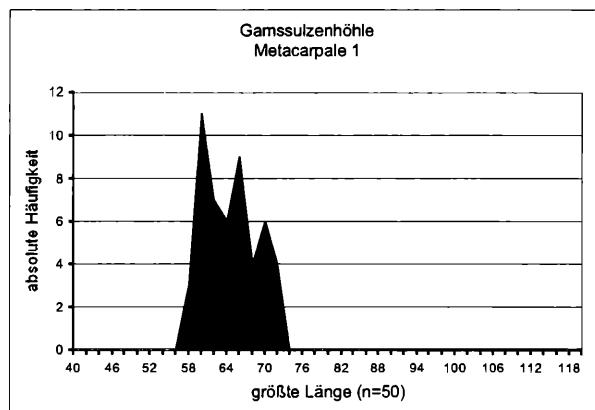


Abbildung 24: Verteilungsmuster der größten Länge der Metacarpalia aus der Gamssulzenhöhle. Die Standardpopulation unter den Höhlenbären zeigt bedauerlicherweise nur mehr gipflige Verteilungen, die einen gewissen Trend zur Zweigipfligkeit aufweisen. Auch bei dieser Fauna zeigt sich ein Ansteigen der Werte vom 1 bis zum 4. Strahl, während der Anstieg vom 4. zum 5. Strahl nur recht klein ausfällt. Ein Bild, das mit den Mittelwerten nur bedingt zusammenfällt. Metacarpale 4 und 5 unterscheiden sich in der Spannweite um lediglich 2 mm, d.h. Metacarpale 4 bedeckt einen Bereich von 74 mm bis 94 mm, das Metacarpale 5 hingegen den von 72 mm bis 94 mm größter Länge.

Jeweils eine Probe dieser Formen ist für eine genetische Analyse vorgesehen, die bei der Frauenhofer-Gesellschaft in Leipzig durchgeführt werden wird. Es liegt auch eine ^{14}C -Datierung für diese Bären vor, die ein Alter von $17,68 \pm 0,238$ ka BP erbracht hat, siehe: DÖPPES, D. & RABEDER, G. (1997:282).

5.8. Gamssulzenhöhle

Aus der Gamssulzenhöhle liegen 542 bearbeitbare Metapodien vor. Das Verhältnis der Geschlechter ist den Angaben von OSWALD, J. (1999:31, 32, 37) zufolge sehr unausgewogen, d.h. daß die Weibchen 73 % der dort an-

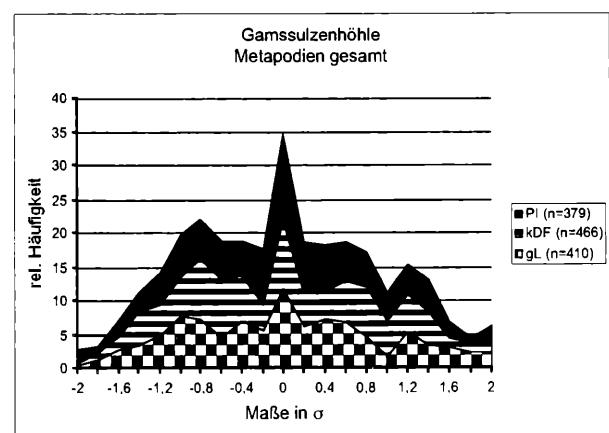
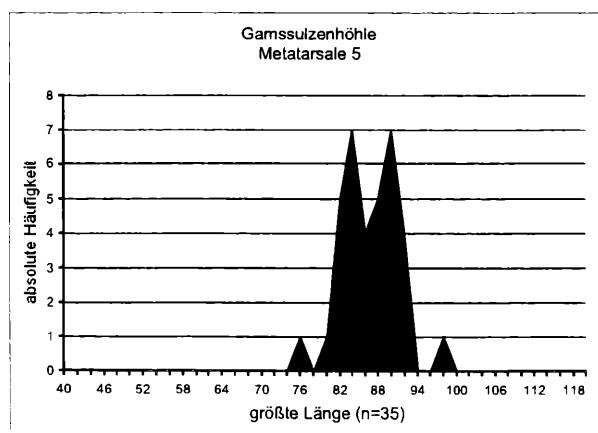
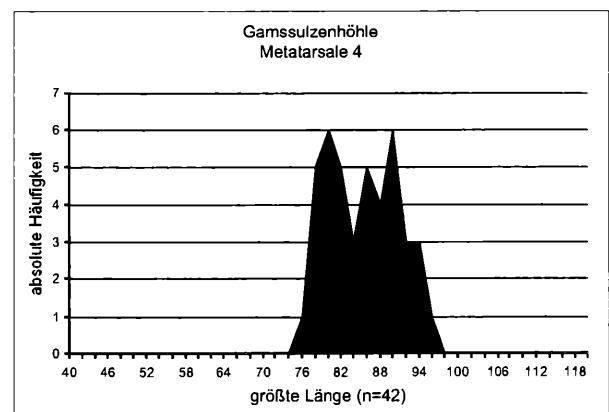
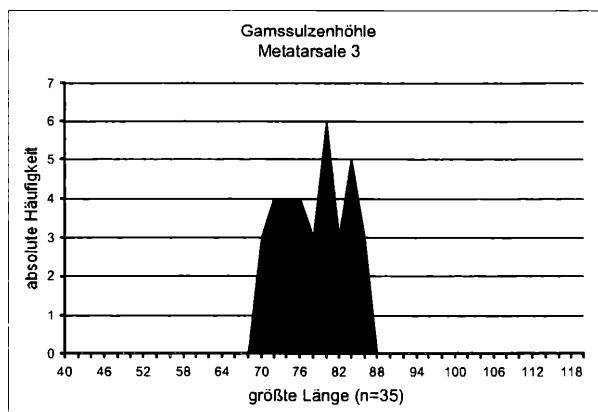
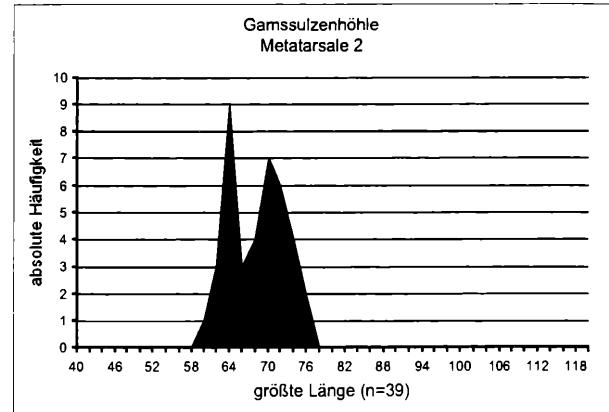
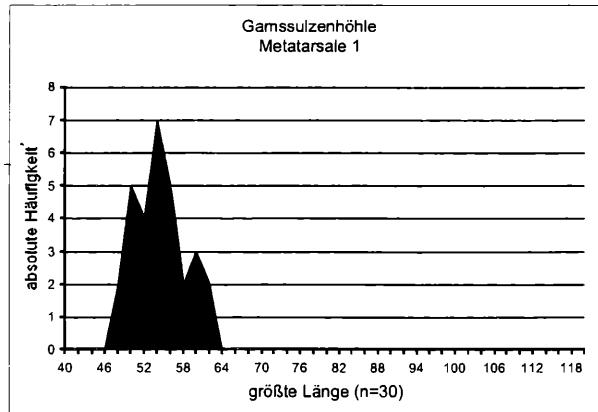


Abbildung 25: Verteilungsmuster der größten Länge der Metacarpalia aus der Gamssulzenhöhle. Die Standardpopulation unter den Höhlenbären zeigt bedauerlicherweise nur mehrgipflige Verteilungen, die einen gewissen Trend zur Zweigipfligkeit aufweisen. Echt zweigipflig ist nur das Metatarsale 2 verteilt. Auch bei dieser Fauna zeigt sich ein Ansteigen der Werte vom 1 bis zum 4. Strahl, während der Anstieg vom 4. zum 5. Strahl nur recht klein ausfällt. Ein Bild, das mit den Mittelwerten nur bedingt zusammenfällt. Metacarpale 4 und 5 unterscheiden sich in der Spannweite um lediglich 2 mm, d.h. Metacarpale 4 bedeckt einen Bereich von 74 mm bis 98 mm, das Metacarpale 5 hingegen den von 74 mm bis 100 mm größter Länge. Rechts unten: Verteilung der am gesamten Material der Gamssulzenhöhle ermittelten Werte von PI, kDF und gL. Die Daten wurden standardisiert, um zusammengefaßt werden zu können, die Abweichungen vom Mittelwert werden in Standardabweichungen angegeben. Abkürzungen: PI – Plumpheitsindex, kDF – kleinste Diaphysenfläche, gL – größte Länge.

Element	n	PI	gL	pB	kDB	dB	dEB	pT	kDT	dT
GS-Mc1	54	30,19	63,5	24,2	12,8	19,5	19,3	19,3	9,88	18,4
GS-Mc2	58	34,20	73,7	20,1	17,3	22,1	25,3	27,8	12,3	20,8
GS-Mc3	64	33,11	79,8	21,3	16,5	22,8	26,5	30,8	13,4	22,7
GS-Mc4	52	33,60	83,6	23,4	18,6	24,6	28	31,6	14,1	23,2
GS-Mc5	59	35,46	82,5	30,4	18,6	28,9	29,2	35,3	14,5	22,2
GS-Mt1	36	32,04	53,1	22,8	11,8	17,9	17,7	25,9	9,35	16,1
GS-Mt2	57	31,82	67,3	15,4	13,8	19,2	21,3	24,6	10,5	17,2
GS-Mt3	48	30,33	77,3	19,9	15,6	20,2	23,4	31,4	11,4	18,5
GS-Mt4	55	28,97	84,3	20,5	15,7	22,2	24,5	30,1	12,5	19,2
GS-Mt5	59	28,71	85,7	30,6	13,7	25,3	24,4	29,5	12,8	18,9

Tabelle 18: Mittelwerte der Maße und Plumpheitsindices der Metapodien von *Ursus spelaeus* aus der Gamssulzenhöhle. Legende: GS – Gamssulzenhöhle, dB – distale Breite, dEB – distale Epicondylenbreite, dT – distale Tiefe, gL – größte Länge, kDB – kleinste Diaphysenbreite, kDT – kleinste Diaphysentiefe, n – Stückzahl, pB – proximale Breite, pT – proximale Tiefe, PI – Plumpheitsindex.

getroffenen Population stellen. Das ist, wenn man die Populationsstruktur des rezenten Braunbären betrachtet, sehr ungewöhnlich, da bei diesem immer nur die Männchen zahlenmäßig dominieren, wenn auch in einer großen Bandbreite.

Eine schlüssige Erklärung dafür steht bislang aus. Es ist interessant zu beobachten, daß die Bären der Gamssulzenhöhle, die das höchste bislang bekannte Zahn-Evolutionsniveau vertreten, bei den an den Metapodien errechneten Indices ebenfalls das höchste Niveau besitzen, während sie bei den Maßen, v.a. bei der Länge, oft deutlich übertragen werden. Es ist also gerechtfertigt, die Gamssulzenhöhle auch bei den Metapodien als Standard zu verwenden. Nicht zuletzt, um eine problemlose Vergleichbarkeit der Ergebnisse mit denen von RABEDER (1999) zu gewährleisten.

6. Ergebnisse nach Knochenelementen

Bei allen Metapodien kann man eine Tendenz erkennen, im Lauf der Zeit größer und plumper zu werden. Gegenläufige Tendenzen lassen sich lediglich bei drei der insgesamt acht bearbeiteten Fundstellen feststellen. Das sind: die Conturineshöhle, die Herdengelhöhle und die Ramesch-Knochenhöhle. Bei der Herdengelhöhle ist der Grund dafür im großen stratigraphischen Umfang der dortigen Sedimentpakete zu suchen, wobei sich die einzelnen Niveaus der Herdengelhöhle aber leider nicht getrennt untersuchen lassen, da sonst die Stückzahlen weit unter die für sinnhafte deskriptive Statistik nötigen Werte abfallen. Dies ist jedoch, wie bereits zuvor erwähnt, für die Ramesch-Knochenhöhle durchaus möglich und liefert auch einige sehr interessante Resultate.

Bei der Conturineshöhle ist die Problematik anders gelagert, da die Bären aus dieser Höhle eine Sonderstellung in der Höhlenbärengruppe einzunehmen scheinen, wie schon die Analyse des Gebisses nahelegt, RABEDER, G.

(1999:9,14). Es liegt für diese Fundstelle bereits eine Auswertung der Eckzähne vor (RABEDER, G., 2001:in Druck), die besagt, daß das Verhältnis der Geschlechter ausgeglichen ist.

6.1. Das Metacarpale 1

Morphologie:

Das Metacarpale 1 ist derjenige Knochen der Mittelhand, der an medialster Position zu finden ist. Es ist das Knochenelement mit der geringsten Größe (größten Länge) und scheint für die Fortbewegung eine nur untergeordnete Rolle zu spielen. Seine Morphologie ist nur durch einige grundlegende Merkmale zu umreißen und die Variationsbreite ist enorm.

An proximaler Position findet sich eine einheitliche, sattelförmige Gelenkfacette für das Carpale 1, deren Umriß zumeist annähernd gleich ist. Variationen finden sich v.a. im anterioren Bereich der Gelenkfacette, wo sie mehr oder weniger spitz zuläuft, also einmal mehr einem nach lateral verzerrten romanischen Rundbogen-fenster oder einem gotischen Spitzbogenfenster gleicht. Wenn sich aber der mediale und der laterale Rand der proximalen Gelenkfacette verflachen, können statt der Fenster auch schiefe Dreiecke entstehen. Doch auch der nach posterior weisende Rand der Gelenkfacette zeigt unterschiedliche Ausprägungen. Entweder beschreibt er ein Kreissegment, oder er zeigt einen Knick, der etwa auf halber Länge auftritt. Ausgehend vom anterioren Ende der proximalen Gelenkfacette kann eine mehr oder weniger deutlich ausgeprägte Crista zum Epicondylus medialis ziehen. Generell kann man feststellen, daß das Metacarpale 1 im Gegensatz zum Metatarsale 1 in anterior – posterior Richtung mehr abgeplattet ist, was die Unterscheidung dieser Knochenelemente vereinfacht.

Je nachdem, ob sich die proximale Gelenkfacette nach links oder rechts neigt, kann man die Zugehörigkeit zur linken oder rechten Körperhälfte bestimmen: Eine in Blickrichtung von proximal nach distal nach links weisende Gelenkfacette zeigt ein Metacarpale 1 sin. an und umgekehrt.

Medial und lateral dieser Facette finden sich rauhe, sehr variabel gestaltete Ansatzflächen, deren Ausprägung von Höhle zu Höhle einen unterschiedlichen Charakter haben kann. So zeigen beispielsweise die Metacarpalia 1 der Herdengelhöhle eine starke Betonung des distalen Teiles der lateralen Ansatzfläche, worin sie sich von denen der Ramesch-Knochenhöhle unterscheiden. Natürlich gilt das nicht für alle Metacarpalia 1, sondern sticht nur bei einem vergleichenden Überblick über das gesamte Material ins Auge. Auch findet man Unterschiede in der Ausprägung der proximalen Gelenkfacette, die sich bei den Ramesch-Bären stärker nach einer Seite hin biegt als das bei den Herdengel-Bären der Fall ist. Der posteriore Teil des proximalen Endes ist ebenfalls sehr variabel, dennoch finden sich einige konstante Merkmale: Es gibt einen proximalen, lateral verlaufenden Wulst und links und rechts davon zwei Protuberanzen, die durch eine Incisur getrennt werden.

Den Ausführungen von TORRES PEREZ-HIDALGO, T. de (1988:122) muß hier widersprochen werden, der schreibt, daß diese Region eine artspezifische Ausprägung aufweist.

An den proximalen Teil schließt sich die Diaphyse an, deren kleinste Diaphysenbreite frühestens in der halben Länge und deren kleinste Diaphysentiefe knapp proximal der Epicondyli distales erreicht wird. Diese Epicondylen kann man dem metaphysären Teil des Metacarpale 1 zurechnen, an die sich die ziemlich einheitlich gestaltete distale Gelenkfläche anschließt, die als Gelenkkrolle ausgebildet ist und in der Mitte eine nach posterior zeigende, ebenfalls sehr variabel gestaltete Crista aufweist. Diese setzt etwa in halber Höhe der Gelenkkrolle an, und erreicht dann, nach posterior ziehend, ihre größte Höhe. Typisch ist auch, daß die mediale Hälfte der Gelenkkrolle höher ist als die laterale, was ebenfalls eine Zuordnung des Knochenelementes zu einer Körperhälfte ermöglicht.

Metrik:

Wenn man die beiden *deningeri*-Populationen hinsichtlich der Mittelwerte der größten Länge (gL) vergleicht, so fällt einem auf, daß der Unterschied zwischen diesen fast doppelt so groß ist wie zwischen allen *spelaeus*-Populationen. Die Metacarpalia 1 aus der deutlich älteren Hundsheimer Spalte sind deutlich größer als die aus der jüngeren Repolusthöhle, nicht jedoch plumper.

Die Differenz beträgt ganze 11,8 %, wohingegen die Höhlenbären sich maximal um 6,4 % unterscheiden. Etwa weniger kraß ist der Unterschied bei den Breitenmaßen sowie bei kDT und dT, die lediglich zwischen 6 % und 8,3 % voneinander differieren.

Der bei weitem größte Unterschied zwischen den beiden *deningeri*-Populationen findet sich bei der proximalen

Tiefe (pT), wobei die Hundsheimer Metacarpalia 1 mit 106,2 % nicht nur die aus der Repolusthöhle, sondern auch die sämtlicher *spelaeus*-Populationen weit übertreffen. Einzig der Plumpheitsindex (PI) steigt, der Theorie gemäß, von Hundsheim nach Repolust von 93,8 % auf 96,6 % an.

Die Länge der Metacarpalia 1 variiert erheblich, sodaß sich kein klares Bild einer auch nur irgendwie regelmäßig verlaufenden Entwicklung zeigt. Weiters beeinträchtigt der Umstand, daß das Material der Herdengelhöhle sowie auch das der Ramesch-Knochenhöhle viel Zeit beinhaltet, ersteres sich aber aufgrund der ungünstigen Teilungsverhältnisse zum Teil nur bedingt in statistisch sinnvoll auswertbare Untereinheiten gliedern läßt.

Zusammenfassung:

Die Entwicklung des Metacarpale 1 bietet insgesamt ein Bild, das einem Knochenelement entspricht, das, da in Reduktion befindlich und somit nicht mehr einer ausschließlich funktionell ausgerichteten Evolution unterworfen, eben recht uneinheitlich ist. Dennoch kann man bei den hochalpinen Fundstellen einen Einbruch bei mehreren Maßen sowie, damit verbunden, eine Zunahme des Plumpheitsindex feststellen, der gerade bei der Conturineshöhle besonders deutlich wird, die mit 102,3 % an der Spitze liegt. Dieser Trend ist aber auch bei der Ramesch-Knochenhöhle durchaus gut zu beobachten. Der mehr gedrungene Bau des Metacarpale 1 der hochalpinen Fundstellen wird nicht durch eine starke Breitenzunahme bewirkt, sondern vielmehr durch eine Reduktion der größten Länge und der Breitenmaße. Interessant ist auch der Umstand, daß sich bei einer Untergliederung des Ramesch-Profiles in zwei oder auch drei Untereinheiten in der jüngsten Einheit eine Abnahme der Maße und des Plumpheitsindex nachweisen läßt. Diese dimensionelle Abnahme, die alle Maße mit Ausnahme von gL und kDB sowie die Indices mit einschließt, läßt sich auch bei der Analyse der Zähne nachweisen.

Interessant ist auch die große Variabilität des Deningerbären, die nicht standortgebunden zu sein scheint, da der Unterschied in der Höhenlage von der Hundsheimer Spalte und der Repolusthöhle nur ein sehr geringer und damit für die Erklärung des sehr augenfälligen Größenunterschiedes ein nicht zureichender ist.

So bestätigt sich beim Metacarpale 1 der Eindruck, den bereits TEMMEL, H. (1996:237) gewonnen hat, wenn er schreibt, daß die Deningerbären der Repolusthöhle der Nominatform aus Mosbach sehr nahe kommen, wohingegen die Deningerbären aus der Hundsheimer Spalte durchaus die Dimensionen von kleinen Höhlenbären erreichen und bei der proximalen Tiefe auch noch zu übertreffen vermögen. Wenn sich die beim Metacarpale 1 augenfälligen Differenzen nicht nur für die Metapodien, sondern auch für weitere differentialdiagnostische Merkmale nachweisen lassen, wird eine Diskussion der systematischen Stellung der Hundsheimer Bären wohl unumgänglich werden.

Eine artliche Abgrenzung der Deninger- vom Höhlenbären ist mit dem Metacarpale 1 bei einer derart großen

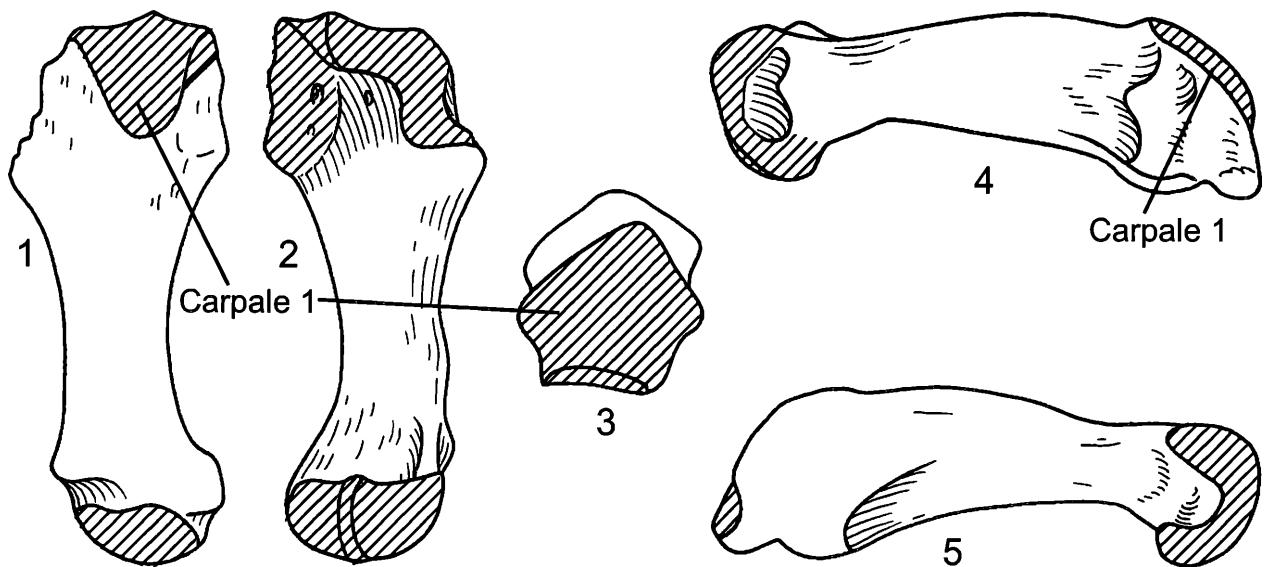


Abbildung 26: Das Metacarpale 1, sin. eines typischen Höhlenbären in fünf Ansichten: 1 – dorsal, 2 – palmar, 3 – proximal, 4 – lateral, 5 – medial. Darstellung nicht maßstäblich, Grafik: N. Frotzler.

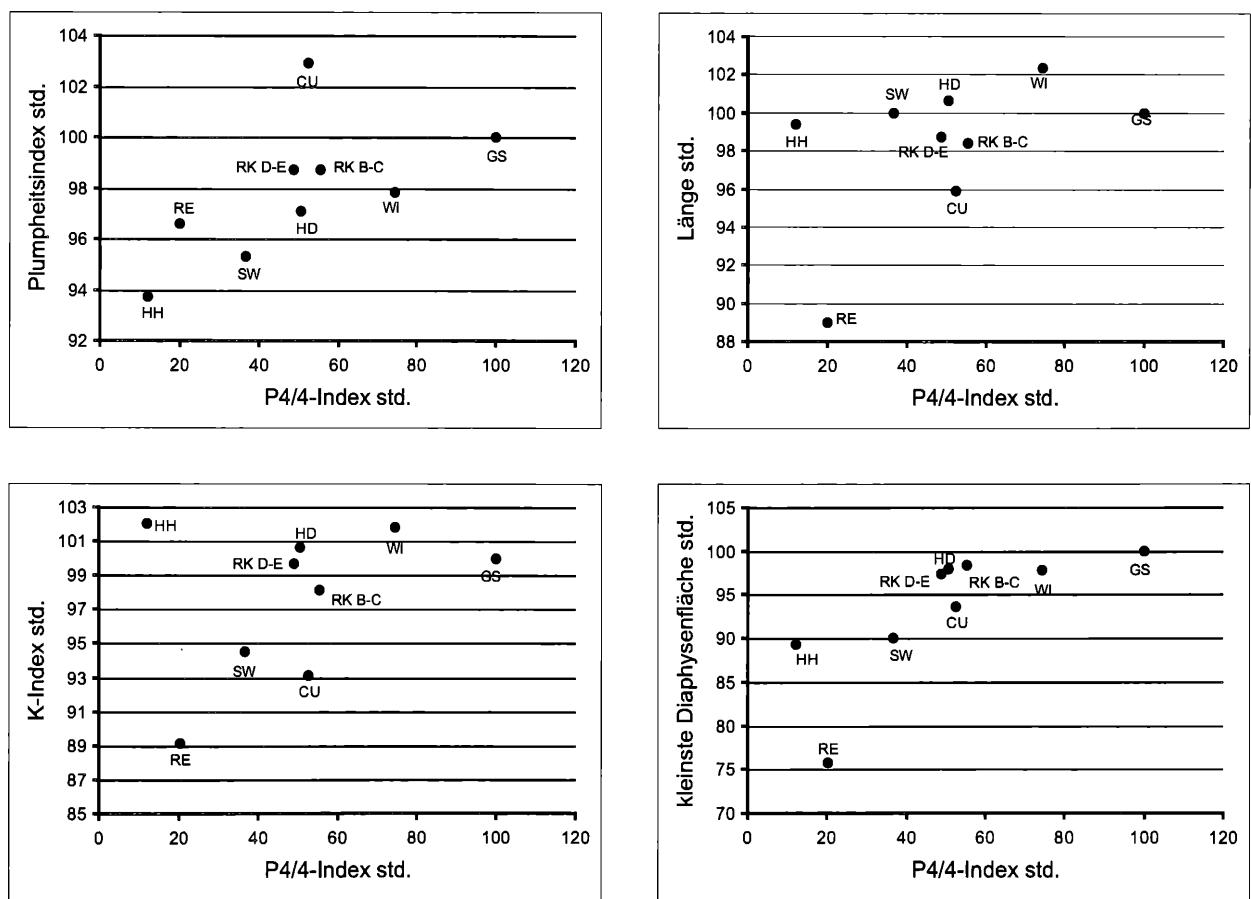


Abbildung 27: Metacarpale 1 – Streudiagramm von Plumpheitsindex (links oben), Länge (rechts oben), K-Index (links unten) und kleinster Diaphysenfläche (rechts unten) gegen den standardisierten P4/4-Index. HH – Hundsheim, RE – Repolusthöhle, SW – Schwabenreithöhle, RK D-E – Ramesch Knochenhöhle (basale Schichten), HD – Herdengelhöhle, CU – Conturineshöhle, RK B-C – Ramesch Knochenhöhle (obere Schichten), WI – Windener Bärenhöhle, GS – Gamssulzenhöhle, std. – standardisiert. Man beachte v.a. den großen Längenunterschied zwischen HH und RE (10,4 %), sowie die besonders plumpen Mc1 aus der CU, die selbst den Gamssulzenstandard übertreffen.

Variationsbreite weder auf morphologischem noch auf metrischem Wege sicher zu bewerkstelligen.

6.2. Das Metacarpale 2

Morphologie:

Das Metacarpale 2 schließt lateral an das Metacarpale 1 an. Der proximale Kontakt mit dem Metacarpale 1 erfolgt nicht über eine schöne Gelenkfacette, sondern lediglich über eine rauhe, nicht deutlich abgegrenzte Fläche, die intra vitam zwar durch eine Knorpelschicht geplättet war, aber nicht die geschmeidige Beweglichkeit einer echten Gelenkfacette erreichen konnte. Der Kontakt zum Metacarpale 3 hingegen erfolgt über eine Gelenkfacette, die anteriorwärts eine mehr oder weniger stark ausgeprägte und halbkreis- bis ohrenartig geformte Ausbuchtung nach distal hin zeigt. Der nach posterior verlaufende Teil knickt dann etwa $\frac{2}{3}$ bis $\frac{3}{4}$ der Facettlänge nach lateral ein, was dazu führt, daß die Ansicht der konkaven proximalen Gelenkfläche an einen Wappenschild mit ungleicher Basis erinnert. Das posteriore Ende dieser Gelenkfacette kann dann in einen kleinen Processus auslaufen und durch eine kleine Grube von der lateralen Seite abgesetzt sein.

Der anteriore Rand der proximalen Gelenkfläche ist ein nach medial verzerrtes Halbrund. Anteriorwärts verbreitert sich die proximale Gelenkfläche und es ist so, daß die mediale Seite die laterale überragt und auch weiter nach proximal, also in Richtung der distalen Handwurzelknochenreihe, ausgreift. Diesen Umstand kann man auch zur Bestimmung der Zugehörigkeit zu einer Körperseite ausnutzen, da bei einem Metacarpale 2 dext., mit Blickrichtung von proximal nach distal, der weiter in den Metacarpus reichende Teil der proximalen Gelenkfacette ebenfalls rechts liegt. Im Anschluß an die mediale und laterale Facette schließt sich ein individuell varierendes Feld mit Protuberanzen an, das als Ansatz für die Flexoren dient.

Dabei fällt beim Metacarpale 2 ein oftmals knotenförmiges, sehr auffälliges Tuberculum auf, das immer auf der Anteromedialseite des Knochenelements zu liegen kommt und daher ebenfalls als Merkmal zur Bestimmung der Körperseite herangezogen werden kann (siehe Abb. 28). In Blickrichtung von proximal nach distal liegt dieses prominente Tuberculum bei einem Metacarpale 2 dext. immer auf der linken Seite des Knochenelements.

Darauf folgt die eigentliche Diaphyse, die ihre kleinste Diaphysentiefe knapp proximal der Epiphysenzone erreicht und an die sich die distale Gelenkrolle anschließt. Diese wird, so wie auch beim Metacarpale 1, durch eine nach plantar ausgreifende Crista geteilt und v.a. ihre Flanken sind einer starken individuellen Variation unterworfen.

Auch hier ist der mediale Teil der Gelenkrolle höher als der laterale, sodaß man damit, wie bereits beim Metacarpale 1 beschrieben, die Zugehörigkeit zu einer Körperhälfte bestimmen kann.

Metrik:

Die zweiten Metacarpalia zeigen v.a. bei den Deningerbären eine geringere Variationsbreite als die Metacarpalia 1. Die Metacarpalia 2 aus der Gamssulzenhöhle sind bei weitem nicht die größten, sondern werden von allen übrigen Faunen an Länge übertroffen, mit Ausnahme von Hundsheim, Repolusthöhle und Conturineshöhle. Die weitaus kürzesten Metacarpalia 2 stammen aus der Repolusthöhle (91,3 %), gefolgt von Conturineshöhle (98,6 %) und Hundsheimer Spalte (99,9 %). Die längsten Metacarpalia 2 stammen aus der Herdengelhöhle.

Der standardisierte Plumpeheitsindex der Metacarpalia 2 liegt zwischen 89 % und 100 %, wobei sich eine im Mittelfeld rangierende Gruppe ausmachen läßt, bestehend aus Ramesch-Knochenhöhle, Herdengelhöhle, Conturineshöhle und Windener Bärenhöhle. Zwischen den im unteren Bereich liegenden Deningerbären und der vorerwähnten Gruppe vermittelt die Schwabenreithhöhle, mit einem Abstand folgt dann die Gamssulzenhöhle. Der K-Index schwankt in einem Bereich von 75 % bis 100 % und die Höhlen sind nahezu linear angeordnet. Aus diesem Schema fallen nur die Repolusthöhle und die Conturineshöhle heraus, die nur geringfügig niedrigere Wert haben, sowie das tiefere Niveau der Ramesch-Knochenhöhle und die Herdengelhöhle, die über der gedachten Geraden liegen. Die kleinste Diaphysenfläche zeigt ein ähnliches Bild wie das Streudiagramm der Länge, augenfällige Trends scheint es bei diesem Index nicht zu geben.

Es haben sich aber drei unterschiedliche Gruppen gebildet: Hundsheimer Spalte und Repolusthöhle, der doch recht großen Differenz zum Trotz, Schwabenreith- und Conturineshöhle, beide Ramesch-Niveaus, Herdengel- und Windener Bärenhöhle sowie, alleinstehend, die Gamssulzenhöhle.

Zusammenfassung:

Die Entwicklung des Metacarpale 2 wird am besten durch den K-Index wiedergegeben, der nahezu linear anwächst. Es gibt nur zwei Ausnahmen: es handelt sich dabei um die Bären aus Ramesch D–E und der Herdengelhöhle.

6.3. Das Metacarpale 3

Morphologie:

Das lateralseitig an das Metacarpale 2 anschließende Metacarpale 3 ist ein sehr robustes Knochenelement, da es so wie das Metacarpale 2 eine große Last zu tragen hat. Als zentrales Knochenelement des Metacarpus hat es sowohl lateral als auch medial schön durchgebildete Gelenkfacetten, wobei die zum Metacarpale 4 weisende Gelenkfacette die größere ist. Sie ist annähernd halbrund und hat auf halber Höhe einen Knick, der bei manchen Metacarpalia 3 durch Anlage einer kleinen Incisur zu einer Zweiteilung dieser Gelenkfacette führen kann. Im

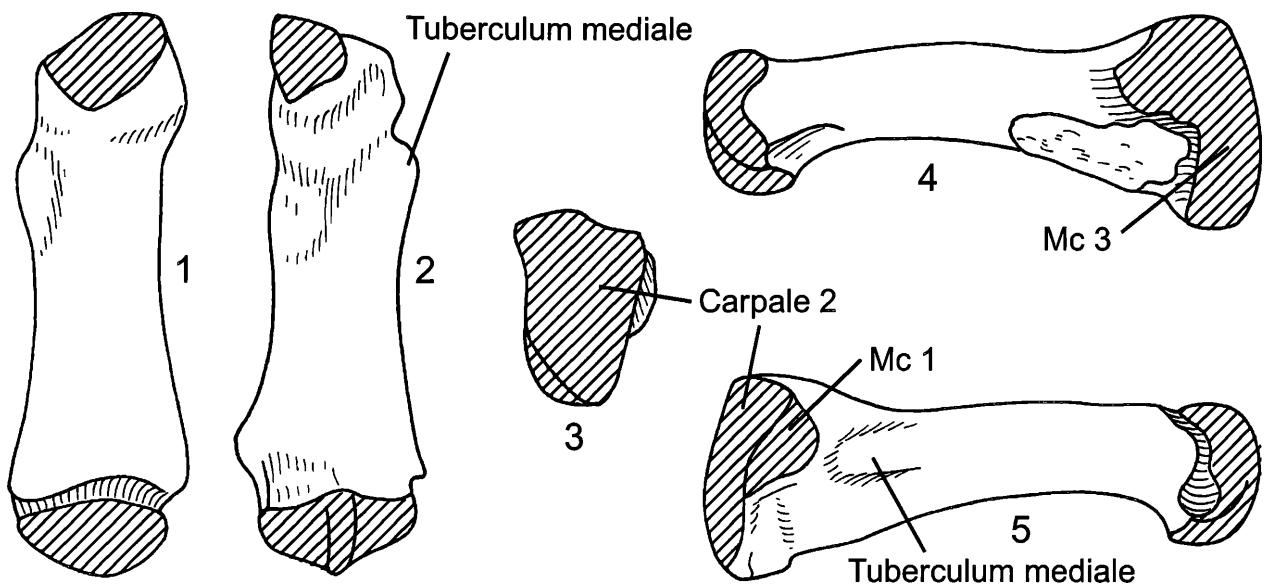


Abbildung 28: Das Metacarpale 2 sin. eines typischen Höhlenbären in fünf Ansichten: 1 – dorsal, 2 – palmar, 3 – proximal, 4 – lateral, 5 – medial. Darstellung nicht maßstabsmäßig, Grafik: N. Frotzler.

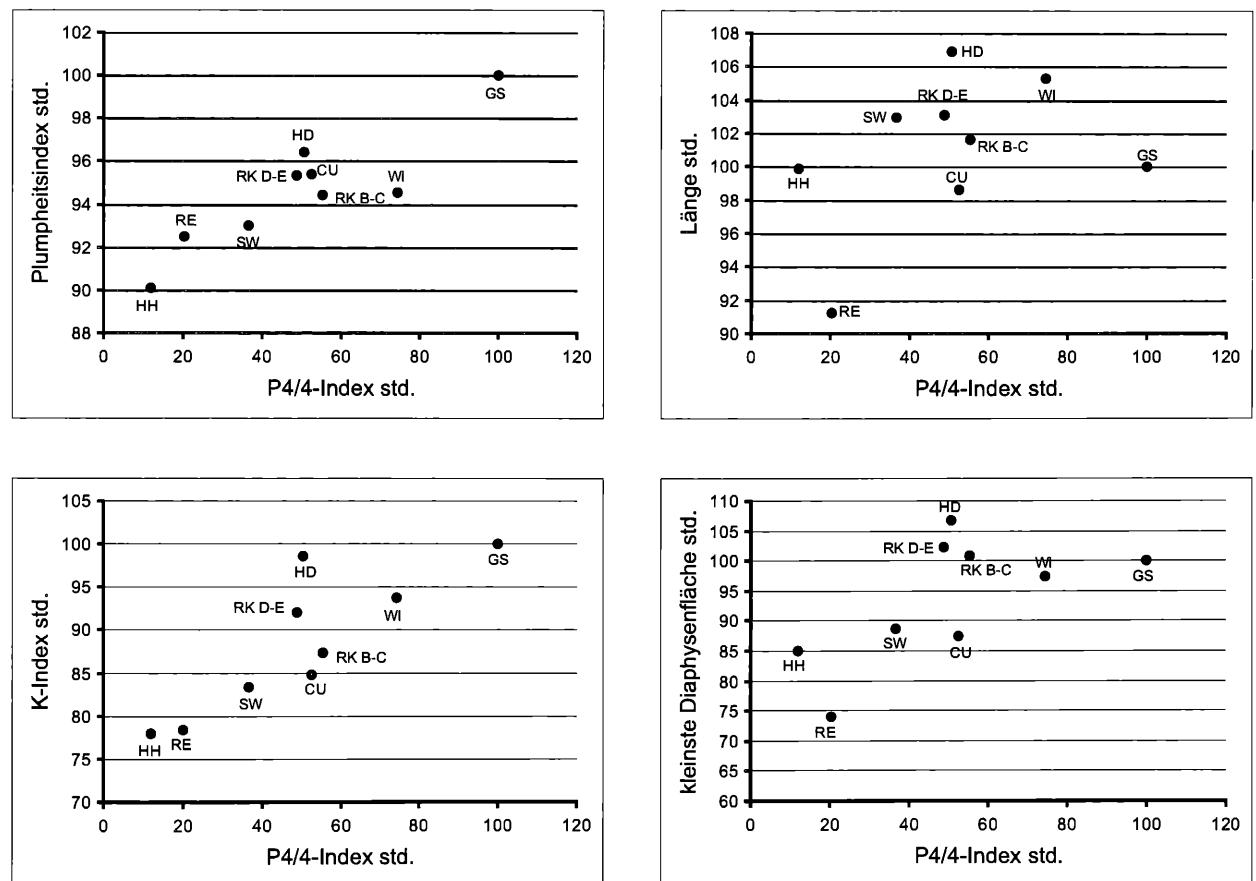


Abbildung 29: Metacarpale 2 – Streudiagramm von Plumpheitsindex (links oben), Länge (rechts oben), K-Index (links unten) und kleinsten Diaphysenfläche (rechts unten) gegen den standardisierten P4/4-Index. HH – Hundsheim, RE – Repolusthöhle, SW – Schwabenreithhöhle, RK D-E – Ramesch-Knochenhöhle (basale Schichten), HD – Herdengelhöhle, CU – Conturineshöhle, RK B-C – Ramesch-Knochenhöhle (obere Schichten), WI – Windener Bärenhöhle, GS – Gamssulzenhöhle, std. – standardisiert. Man beachte v.a. den großen Längenunterschied zwischen HH und RE (> 17 %), sowie die Tendenz der Conturineshöhle, größere und plumperne Metacarpalia 2 auszubilden, als man aufgrund von Alter und Körpergröße vermuten würde.

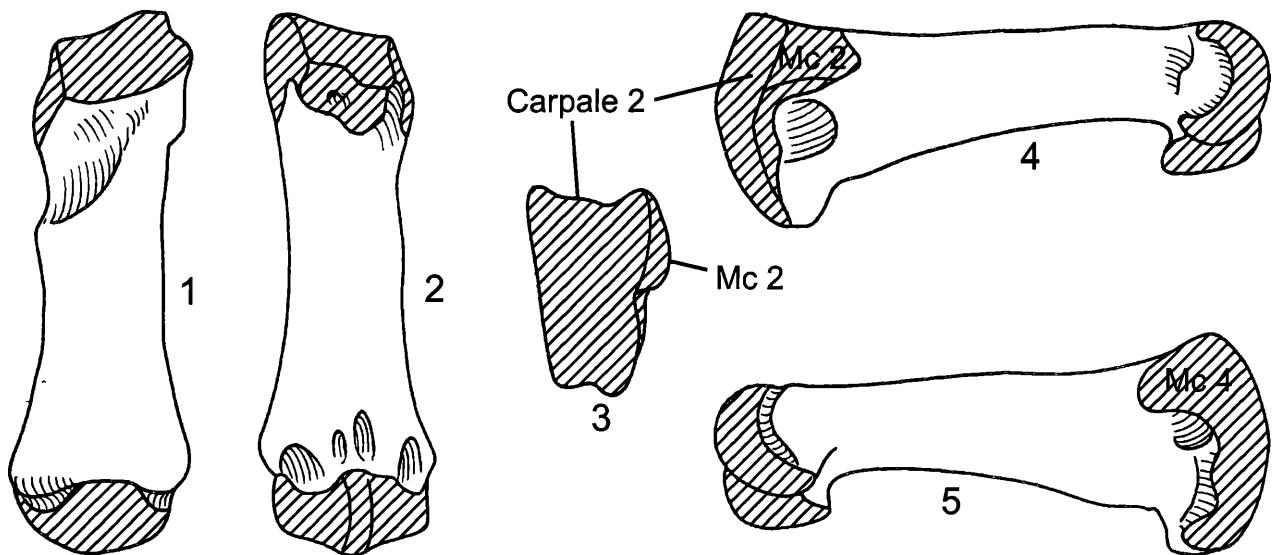


Abbildung 30: Das Metacarpale 3 sin. eines typischen Höhlenbären in fünf Ansichten: 1 – dorsal, 2 – palmar, 3 – proximal, 4 – medial, 5 – lateral. Darstellung nicht maßstabsmäßig, Grafik: N. Frotzler.

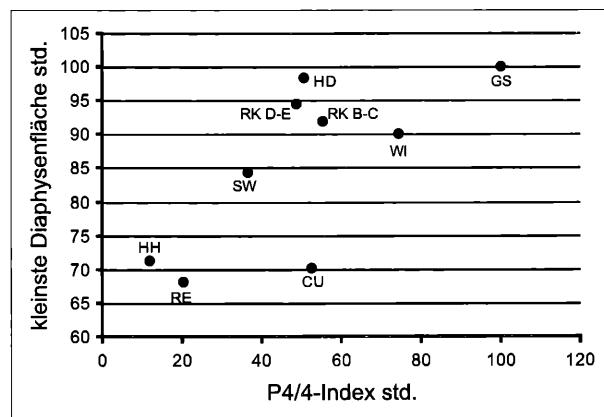
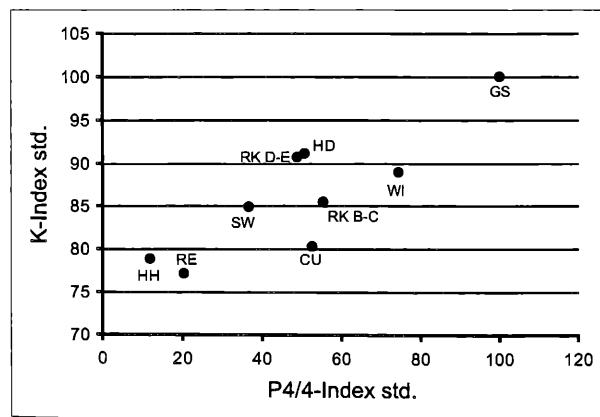
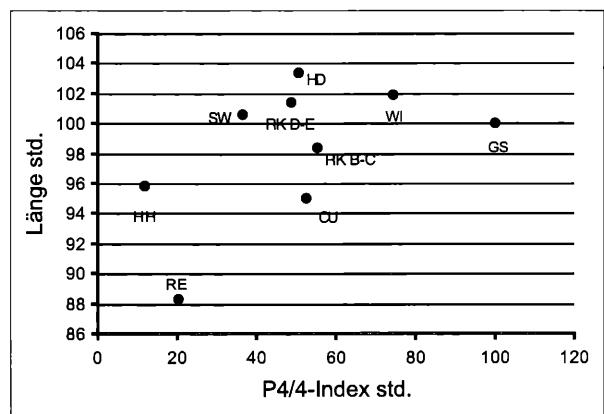
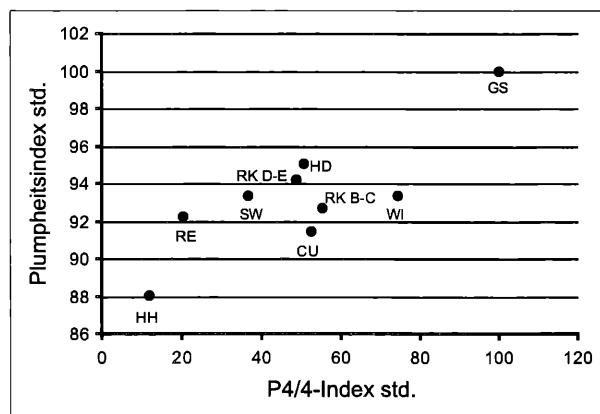


Abbildung 31: Metacarpale 3 – Streudiagramm von Plumheitsindex (links oben), Länge (rechts oben), K-Index (links unten) und kleinsten Diaphysenfläche (rechts unten) gegen den standardisierten P4/4-Index. HH – Hundsheim, RE – Repolusthöhle, SW – Schwabenreithöhle, RK D-E – Ramesch-Knochenhöhle (basale Schichten), HD – Herdengelhöhle, CU – Conturineshöhle, RK B-C – Ramesch Knochenhöhle (obere Schichten), WI – Windener Bärenhöhle, GS – Gamssulzenhöhle, std. – standardisiert. Man beachte v.a., den hier etwas geringeren Längenunterschied zwischen HH und RE (ca. 7 %), sowie die Positionierung der Conturineshöhle im Bereich der *deningeri*-Faunen, selbst beim Plumheitsindex.

anterioren Bereich greift die Gelenkfacette manchmal zungen- und manchmal ohrenförmig nach distal aus. Die laterale Gelenkfacette ist viel uneinheitlicher gestaltet: Sie beginnt auf der anterioren Seite mit einer ohrenförmigen Fläche, die gegen posterior entweder durch eine Incisur beendet werden kann oder aber sie läuft über einen schmalen Streifen in die proximale Gelenkfacette aus. Die anteriore Seite der proximalen Gelenkfläche ist breiter als die posteriore und zeigt typischerweise einen sattelartigen Einschnitt, dessen maximale Eintiefung entweder auf halber Breite oder aber, bei Blickrichtung von proximal nach distal, bei linken Metacarpalia 3 rechts, bei rechten hingegen links zu liegen pflegt. Selbst intrиндивидуell sind gut merkbare Unterschiede zwischen den beiden Körperhälften festzustellen. Auf der posterioren Seite der proximalen Gelenkfläche ist eine kleine, meist hügelförmige, oft verschiedentlich ausgeprägte Protuberanz zu beobachten, die immer medialseitig liegt, d.h. bei einem rechten Metacarpale 3 links, und bei einem linken auf der rechten Seite zu finden ist, immer in Blickrichtung von proximal nach distal.

Die distal der beiden seitlichen Gelenkfacetten gelegenen Muskelinsertionsfelder sind naturgemäß rauh und zeigen individuell verschiedene ausgeprägte Protuberanzen. Distal davon folgt die Diaphyse, deren kleinste Breite gleich distal der Muskelinsertionsfelder zu liegen kommt, und die Epicondyli, an die sich die distale Gelenkkrolle anschließt. Diese wird, so wie auch bei den übrigen Metacarpalia, durch eine in der Medianebene nach plantar verlaufende Crista geteilt. Der Teil der Gelenkkrolle, der dem Metacarpale 4 zugewandt ist, also der laterale, ist immer höher als derjenige der dem Metacarpale 2 zugewandt ist, d.h. bei rechten Metacarpalia 3 ist der rechte Teil der Gelenkkrolle höher als der linke und umgekehrt.

Metrik:

Die Länge der Metacarpalia 3 liegt in einem Bereich von 88,3 % (Repolusthöhle) bis knapp 103,4 % (Herdengelhöhle). Die Conturineshöhle liegt mit knapp über 95 % im Bereich der Deningerbären, gefolgt vom Block der Höhlenbären, wobei auffällt, daß die Schwabenreithöhle höhere Werte als gewöhnlich erreicht. Vier Faunen übertreffen die Gamssulzenhöhle: Schwabenreith-, Herdengelhöhle, unteres Niveau der Ramesch-Knochen- und die Windener Bärenhöhle.

Die Plumpheitsindices bewegen sich in einem Bereich von 88 % bis 100 %. Es gibt eine zentrale Gruppe, die alle Faunen beinhaltet, mit Ausnahme von Hundsheimer Spalte, Repolusthöhle und Gamssulzenhöhle.

Die beiden *deningeri*-Faunen sind nur beim Plumpheitsindex in der zu erwartenden chronologischen Reihenfolge angeordnet.

Der K-Index folgt einem ähnlichen Verlauf wie der Plumpheitsindex, mit einem Einbruch der Zunahme zwischen unterem und oberem Niveau der Ramesch Knochenhöhle, allerdings mit einer Verhältnismumkehr zwischen Hundsheimer Spalte und Repolusthöhle. Der K-Index der Conturineshöhle befindet sich auf Deningerbären-Niveau.

Die kleinste Diaphysenfläche bietet wieder ein ähnliches Bild wie das Streuungsdiagramm der größten Länge. Die Conturineshöhle liegt auch bei diesem Index ganz im Bereich der *deningeri*-Faunen, d.h. zwischen Hundsheimer Spalte und Repolusthöhle.

Zusammenfassung:

Die Metacarpalia 3 von Deninger- und Höhlenbär lassen sich weder morphologisch noch metrisch trennen, da selbst das eher zart gebaute Material aus der Repolusthöhle unglaublich große und plumpe Ausreißer beinhaltet, die dimensionell durchaus mit Höhlenbären mithalten können. Eine ähnlich gute Entwicklung wie beim Metacarpale 2 ist nicht zu erkennen, die Trends gehen aber in eine vergleichbare Richtung. Die Conturineshöhle tendiert auch beim Metacarpale 3 ganz in Richtung Deningerbär.

6.4. Das Metacarpale 4

Morphologie:

Bei oberflächlicher Betrachtung sind sich Metacarpale 3 und Metacarpale 4 recht ähnlich, die wirklichen Unterschiede finden sich nur in der Ausbildung der proximalen Gelenkfläche und den links und rechts davon befindlichen Gelenkfacetten für Metacarpale 3 und 5. Das Metacarpale 4 ist ein zumeist recht kräftig gebauter Knochen, dessen mediale Gelenkfacette der proximalen Gelenkfläche mit dem Metacarpale 3, und dessen laterale Gelenkfacette mit dem Metacarpale 5 gelenkig verbunden ist.

Die mediale Gelenkfacette ist annähernd halbrund und hat auf halber Höhe einen Knick, der bei manchen Metacarpalia 4 durch Anlage einer kleinen Incisur zu einer Zweiteilung dieser Gelenkfacette führen kann, was relativ häufig der Fall ist. Im anterioren Bereich greift die Gelenkfacette manchmal zungen- und manchmal ohrenförmig nach distal aus. Sie ist zum Metacarpale 3 hin konvex gebogen, wohingegen die laterale Gelenkfacette eher konkav und eingezogen ist. Diese Gelenkfacette, die zwar ebenfalls eine Incisur aufweisen kann, ist aber immer einheitlich und wird nicht durch eine Incisur oder der gleichen in zwei Teile geteilt. Die Lateralseite des proximalen Gelenkes des Metacarpale 4 reicht weiter in die Handwurzel hinein, also nach proximal, als ihr mediales Gegenstück.

Der anteriore Rand der proximalen Gelenkfläche variiert zwischen einer nahezu geraden Linie und kann aber, in seltenen Fällen, fast V-förmig eingezogen sein, wobei man beobachten kann, daß der tiefste Punkt dann in der medialen Hälfte zu finden ist. Die proximale Gelenkfläche ist, so wie auch beim Metacarpale 3, anteriorseitig breiter als posterior, und auf der posterioren Seite liegt, wie auch schon beim Metacarpale 3, eine Protuberanz, die neben den proximalen Gelenkfacetten als das einzige verlässliche Merkmal zur Bestimmung der Zugehörigkeit

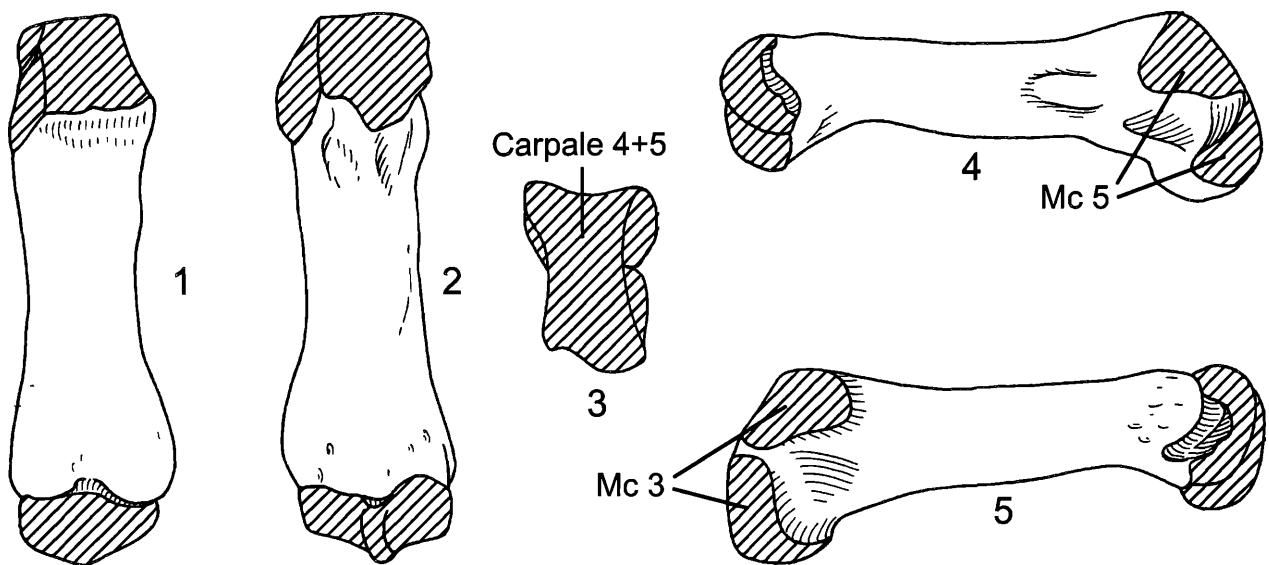


Abbildung 32: Das Metacarpale 4 sin. eines typischen Höhlenbären in fünf Ansichten: 1 – dorsal, 2 – palmar, 3 – proximal, 4 – lateral, 5 – medial. Darstellung nicht maßstäblich, Grafik: N. Frotzler.

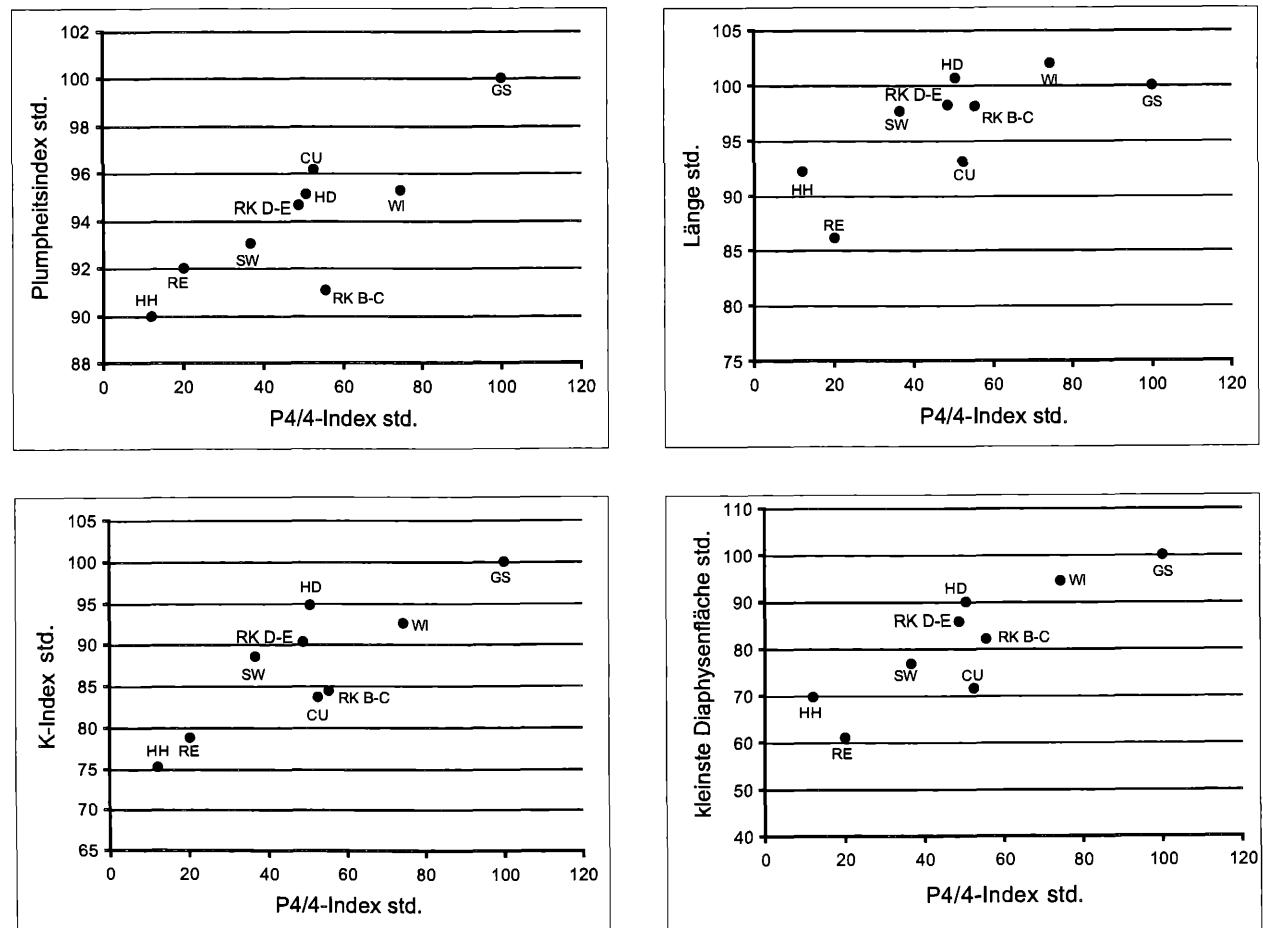


Abbildung 33: Metacarpale 4 – Streudiagramm von Plumheitsindex (links oben), Länge (rechts oben), K-Index (links unten) und kleinsten Diaphysenfläche (rechts unten) gegen den standardisierten P4/4-Index. HH – Hundsheim, RE – Repolusthöhle, SW – Schwabeneireithhöhle, RK D-E – Ramesch-Knochenhöhle (basale Schichten), HD – Herdengelhöhle, CU – Conturineshöhle, RK B-C – Ramesch-Knochenhöhle (obere Schichten), WI – Windener Bärenhöhle, GS – Gamssulzenhöhle, std. – standardisiert. Man beachte v.a. den relativ geringen Längenunterschied zwischen HH und RE (6 %), sowie die Tendenz der Conturineshöhle, plumper Metacarpalia 4 auszubilden, als man aufgrund von Alter und Körpergröße vermuten würde.

zur linken oder rechten Seite herangezogen werden kann. Befindet sich diese in Blickrichtung von proximal nach distal rechts, handelt es sich um ein linkes Metacarpale 4 und vice versa. Diese Protuberanz läuft dann plantarseitig gegen distal mehr oder weniger zu und, zumeist abgesetzt, in ein rugoses Feld aus, das beim Höhlenbären üblicherweise links und rechts der Medianebene zu liegen pflegt und mit den seitlichen Muskelansatzfeldern zusammenhängt. Beim Deningerbären kann dieses Feld auch nur einseitig angelegt sein und ist dann auf der Lateralseite zu finden. Bei den Deningerbären aus Hundsheim ist dieses Feld fast immer nur einseitig ausgeprägt, während es bei denen aus der Repolusthöhle auch öfters zweiseitig angelegt sein kann.

Im distalen Anschluß an die vorerwähnten Muskelansatzfelder befindet sich die Diaphyse, deren kleinste Breite unmittelbar danach erreicht wird. Weiter gegen distal schließen sich die Epicondylen an, wobei der Epicondylus lateralis ossis metacarpalis 4 häufig prominenter angelegt ist als sein mediales Gegenstück. Die daran anschließende Gelenkrolle wird wieder durch eine in der Sagittalebene liegende, nach plantar ausgezogene Crista geteilt und erlaubt keine Unterscheidung in rechte und linke Metacarpalia 4.

Metrik

Beim Metacarpale 4 ist es wieder so, daß die Plumpheitsindices der Bären aus der Hundsheimer Spalte und Repolusthöhle der Theorie entsprechende Niveaus besetzen. Die Conturineshöhle findet sich gleich nach der Gamssulzenhöhle an zweiter Position, mit einem Plumpheitsindex von 96,2 %. Besonders auffällig ist auch das tiefe Niveau der jüngeren Rameschbären, die nur knapp über den Deningerbären rangieren. Die Gamssulzenhöhle wird hinsichtlich der größten Länge lediglich von zwei Faunen übertroffen, von der Herdengel- und der Windener Fauna. Die beiden Ramesch-Niveaus liegen fast auf der gleichen Ebene und unterscheiden sich nur um 0,1 %. Die Conturinesbären liegen wieder nur knapp über dem *deningeri*-Niveau. Der Spielraum der größten Länge reicht von 86,2 % (Repolusthöhle) bis 102 % (Windener Bärenhöhle).

Der K-Index beginnt mit den beiden Deningerbär-Faunen bei knapp über 75 %, wird gefolgt von einer Gruppe bestehend aus Conturineshöhle, Schwabenreithöhle, den beiden Ramesch-Niveaus und der Herdengelhöhle, die nach den Bären der Gamssulzenhöhle den zweithöchsten K-Index aufweist. Die Windener Bärenhöhle folgt dann mit dem dritthöchsten K-Index. Bei der kleinsten Diaphysenfläche zeigt sich die größte Differenz bei den *deningeri*-Faunen mit knapp unter 20 % ! Die Conturineshöhle liegt nur knapp über dem Niveau der Hundsheimer Spalte. Die übrigen Höhlen liegen in etwa so wie bereits beim Streudiagramm der größten Länge.

Zusammenfassung:

Das Metacarpale 4 zeigt eine durchaus normale Entwicklung, v.a. hinsichtlich des Plumpheitsindex und des K-

Index der *deningeri*-Faunen. Beachtenswert ist auch der Umstand, daß die beiden Niveaus der Ramesch Knochenhöhle nahezu keinen Unterschied hinsichtlich der größten Länge zeigen, obwohl sie sich sonst recht deutlich unterscheiden.

Beim Metacarpale 4 nähert sich das obere Niveau der Ramesch-Knochenhöhle bei Plumpheits- und K-Index stark den Deningerbären an, während die Werte von Ramesch D-E und Conturineshöhle nach unten herausfallen.

6.5. Das Metacarpale 5

Morphologie:

Das Metacarpale 5 ist nicht nur das lateralste sondern auch das plumpste Knochenelement der Mittelhand und ist als solches auch der größten mechanischen Beanspruchung ausgesetzt. Der plump Charakter dieses Knochen-elementes röhrt v.a. daher, daß es breit angelegt ist, was nicht nur für die Diaphyse, sondern auch für beide Gelenke zutrifft.

Die proximale Gelenkfläche zieht auf der Medialseite von anterior nach posterior, indem sie eine nach proximal konkav verlaufende, relativ schmale, kreissegmentförmige Fläche darstellt, die in etwa nur die Hälfte der gesamten proximalen Breite einnimmt. Diese läuft auf der anterioren Seite nach medial spitz zu und erweitert sich im posterioren Dritteln nach lateral, sodaß sie sich bei manchen Metacarpalia 5 über die ganze proximale Breite erstreckt und in verschiedenen Graden weiter auf die posteriore Seite ausgreift. Die vorerwähnte Verbreiterung nach lateral ist sehr variabel gestaltet, was auch für die nach medial, also zum Metacarpale 4 hin ausgreifende Gelenkfacette gilt. Der anteriore Lobus reicht zungenförmig nach distal und sein posteriorer Rand bildet für gewöhnlich einen mehr oder weniger stark ausgeprägten, nach medial vorkragenden Vorsprung. Im Anschluß daran findet sich eine verschieden stark ausgeprägte Incisur, die den anterioren vom posterioren Lobus der medialen Gelenkfacette trennt. Der posteriore Lobus ist weniger vielgestaltig und gleicht einem an der Spitze nach distal verbogenen Dreieck. Distal davon schließen sich wieder Muskelinsertionsfelder an, die sich dann beim Höhlenbären auf der Plantarseite der Diaphyse, also posterior, bis zu den Epicondylen weiter fortsetzen. Hierin besteht wieder ein Unterschied zu den Deningerbären v.a. der Hundsheimer Spalte, denen diese rugose Fortsetzung auf der Plantarseite fehlt, wohingegen die aus der Repolusthöhle dieses Merkmal tragen können. Die Diaphyse zieht weiter nach distal und verbreitert sich zu den Epicondylen, an die sich die sehr breit und asymmetrisch angelegte distale Gelenkrolle anschließt. Geteilt wird sie durch eine flach angelegte Crista, die aber nicht in der Medianebene liegt, sondern nach medial geneigt ist und nach medial weist. Dadurch entstehen zwei ungleich große Teile der Gelenkrolle, wobei der schmälere der mediale Teil ist.

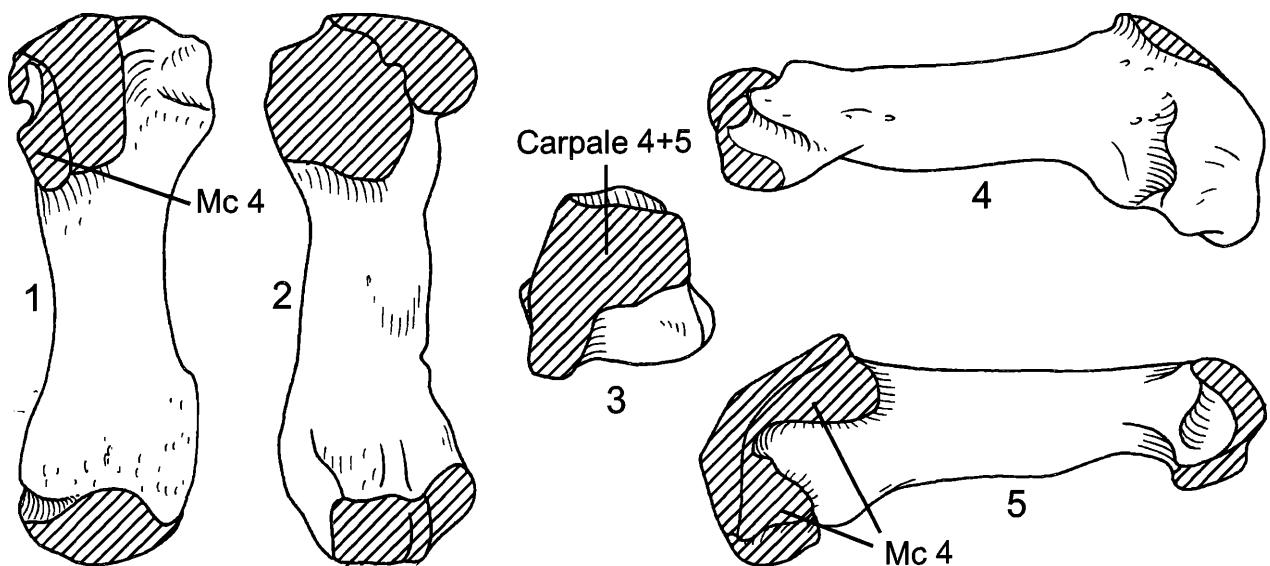


Abbildung 34: Das Metacarpale 5 sin. eines typischen Höhlenbüren in fünf Ansichten: 1 – dorsal, 2 – palmar, 3 – proximal, 4 – lateral, 5 – medial. Darstellung nicht maßstäblich, Grafik: N. Frotzler.

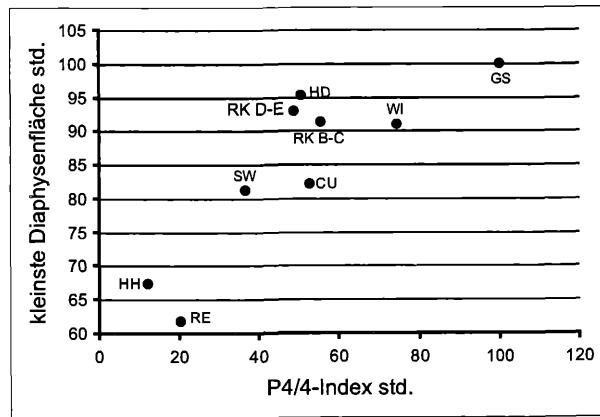
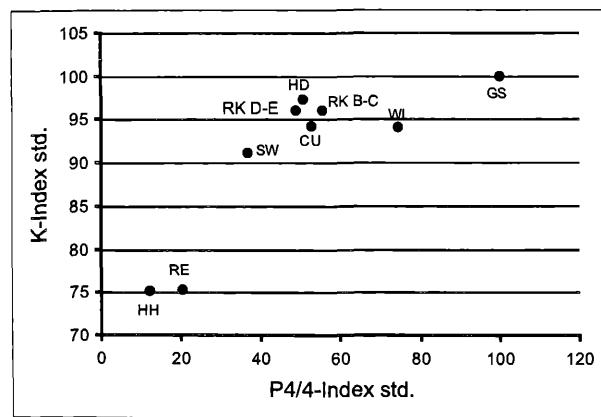
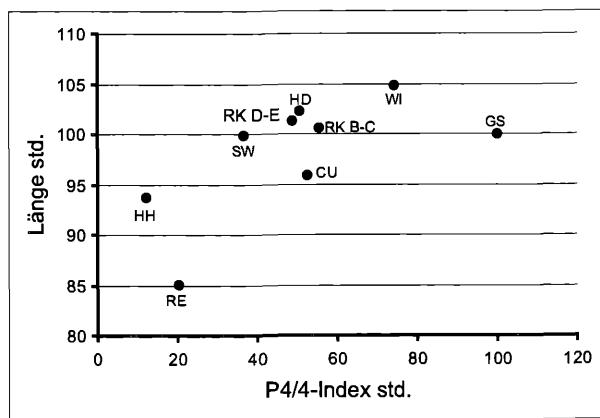
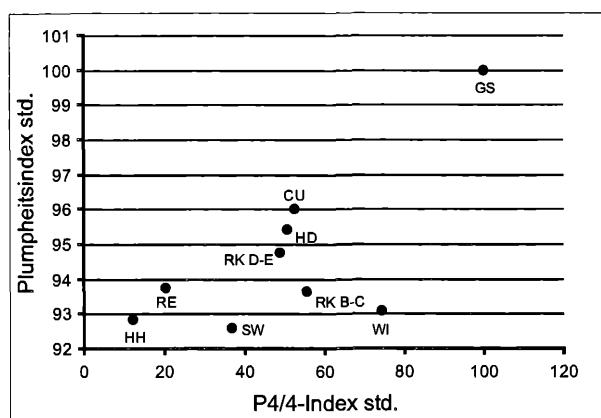


Abbildung 35: Metacarpale 5 — Streudiagramm von Plumpheitsindex (links oben), Länge (rechts oben), K-Index (links unten) und kleinsten Diaphysenfläche (rechts unten) gegen den standardisierten P4/4-Index. HH – Hundsheim, RE – Repolusthöhle, SW – Schwabenreithöhle, RK D-E – Ramesch-Knochenhöhle (basale Schichten), HD – Herdengelhöhle, CU – Conturineshöhle, RK B-C – Ramesch-Knochenhöhle (obere Schichten), WI – Windener Bärenhöhle, GS – Gamssulzenhöhle, std. – standarisert. Man beachte v.a. den durchschnittlichen Längenunterschied zwischen HH und RE (< 9 %), sowie die Tendenz der Conturineshöhle, plumper Metacarpalia 5 auszubilden, als man aufgrund von Alter und Körpergröße vermuten würde. Umgekehrtes gilt für die Windener Bärenhöhle.

Metrik:

Der Plumpheitsindex des Metacarpale 5 liegt im Bereich von 92,5 % bis 100 %, wobei zwischen der Gamssulzenhöhle und der zweitplumpsten Fauna, der aus der Conturineshöhle, bereits ein Abstand von 4 Prozentpunkten liegt. Auf ganz niedrigem Niveau liegen interessanterweise nicht nur die *deningeri*-Faunen, sondern auch die Faunen der Schwabenreithöhle und der Windener Bärenhöhle, wobei der niedrigste Wert aus der Schwabenreithöhle stammt. Die beiden Niveaus der Ramesch-Knochenhöhle erscheinen in der gewohnten Reihenfolge, d.h. das ältere Niveau ist plumper. Noch anzumerken wäre der große Unterschied in der Plumpheit zwischen *U. spelaeus* und *U. arctos priscus* aus der Windener Bärenhöhle, der eine Differentialdiagnose ermöglicht. Das Streudiagramm der größten Länge zeigt nicht eine so ungewöhnliche Verteilung der Fundstellen, sondern entspricht ganz dem gewohnten Bild. Auch hier stammen aus der Gamssulzenhöhle nicht die größten Metacarpalia 5, sondern aus der Windener Bärenhöhle, die fast 105 % erreichen. Die Hundsheimer Spalte und die Repolusthöhle liegen wieder am unteren Ende der Verteilung, Hundsheim wird von der Conturineshöhle nur wenig übertragen.

Die Verteilung des K-Index zeigt wieder eine deutliche Auf trennung in Deninger- und Höhlenbären. Erstere liegen bei knapp über 75 % auf nahezu gleichem Niveau in großer Entfernung von der tiefsten Höhlenbärenpopulation, derjenigen der Schwabenreithöhle. Diese zentrale Gruppe, der auch die Population der Conturineshöhle angehört, bildet ein recht dicht gepacktes Konglomerat, das durch die etwas tiefer liegende Population der Windener Bärenhöhle an die Gamssulzen Population angebunden wird.

Auffällig ist auch, daß sich die beiden Niveaus der Ramesch-Knochenhöhle auf gleichem Niveau befinden, was auch für die Conturineshöhle und die Windener Bärenhöhle gilt. Die Verteilung der kleinsten Diaphysenfläche zeigt ebenfalls eine große Differenz (> 10 %) zwischen den Deninger- und den Höhlenbären. Hundsheimer Spalte und Repolusthöhle unterscheiden sich hingegen nur um etwa 5 %. Das niedrigste Höhlenbärenniveau wird durch die Schwabenreithöhle vertreten, gleich gefolgt von der Bärenpopulation der Conturineshöhle. An zweithöchster Stelle liegt wieder die Herdengelhöhle, die Windener Bärenhöhle fällt dagegen um nicht ganz 5 % ab.

Zusammenfassung:

Die Entwicklung des Metacarpale 5 zeigt einige Eigenheiten, v.a. bei der Entwicklung des Plumpheitsindex. Hier erstaunen die überraschend niedrigen Werte der Schwabenreith- und der Windener Bärenhöhle. Letztere zerfallen in zwei Gruppen, die den beiden in dieser Fundstellen vertretenen Arten entsprechen. Die Conturinesbären zeigen dagegen wieder sehr plumpe Metacarpalia 5. Beim K-Index fällt wiederum das Nichtabfallen der Werte von den älteren zu den jüngeren Partien des Profiles in der Ramesch Knochenhöhle auf.

6.6. Das Metatarsale 1

Morphologie:

Das Metatarsale 1 ist das Knochenelement mit den geringsten Werten für die größten Länge und scheint für die Fortbewegung eine nur untergeordnete Rolle zu spielen. Seine Morphologie ist nur durch einige grundlegende Merkmale zu umreißen und die Variationsbreite ist enorm.

An proximaler Position findet sich eine einheitliche sattelförmig gestaltete Gelenkfacette für das Tarsale 1, deren Umriß zumeist annähernd gleich ist, im Gegensatz zum Metacarpale 1 hingegen deutlich steiler steht. Der ganze proximale Teil des Metatarsale 1 ist im Gegensatz zum Metacarpale 1 viel kastenförmiger gebaut und verbreitert sich gegen distal weniger stark. Variationen finden sich auch im anterioren Bereich der Gelenkfacette, wo sie mehr oder weniger spitz zuläuft, wenngleich auch die Variation geringer ist als beim Metacarpale 1. Doch auch der nach posterior weisende Rand der Gelenkfacette zeigt unterschiedliche Ausprägungen. Entweder läuft er in einen verschieden gestalteten Wulst aus, oder er ist von diesem deutlich abgesetzt. Je nachdem, ob sich die proximale Gelenkfacette nach links oder rechts neigt, kann man die Zugehörigkeit zur linken oder rechten Körperhälfte bestimmen: Eine in Blickrichtung von proximal nach distal gesehen nach links, d.h. nach medial weisende Gelenkfacette zeigt ein Metatarsale 1 sin. an und umgekehrt. Medial und lateral dieser Gelenkfacette finden sich rauhe, sehr variabel gestaltete Ansatzflächen. In der Ausprägung dieser Flächen, v. a. der sie einschließenden Grate, kann man Unterschiede zwischen den Bärenarten erkennen: Die deutlichste Skulpturierung dieser Region wird beim Höhlenbärenmaterial sichtbar, bei den Deningerbären sind diese Bereiche üblicherweise flacher skulpturiert und die sie begrenzenden Grate sind vielfach runder gestaltet. Der posteriore Teil des proximalen Endes ist ebenfalls sehr variabel, dennoch finden sich einige konstante Merkmale: Es gibt einen proximalen, lateral verlaufenden Wulst und links und rechts davon zwei Protruberanzen, die durch eine oder auch zwei Incisuren getrennt werden.

An den proximalen Teil schließt sich die Diaphyse an, deren kleinste Diaphysenbreite, so wie auch beim Metacarpale 1, frühestens in der halben Länge und deren kleinste Diaphysentiefe knapp proximal der Epicondylus distales erreicht wird.

An diese schließt sich die ziemlich einheitlich gestaltete distale Gelenkfläche an, die als ziemlich stark abgeplattete Gelenkkrolle ausgebildet ist und in der Mitte eine nach posterior zeigende, ebenfalls sehr variabel gestaltete Crista aufweist. Diese setzt zumeist medial der Medianebene der Gelenkkrolle an, und erreicht dann, nach posterior ziehend, ihre größte Höhe.

Typisch ist auch, daß die mediale Hälfte der Gelenkkrolle höher ist als die laterale, was ebenfalls eine Zuordnung des Knochenelements zu einer Körperhälfte ermöglicht.

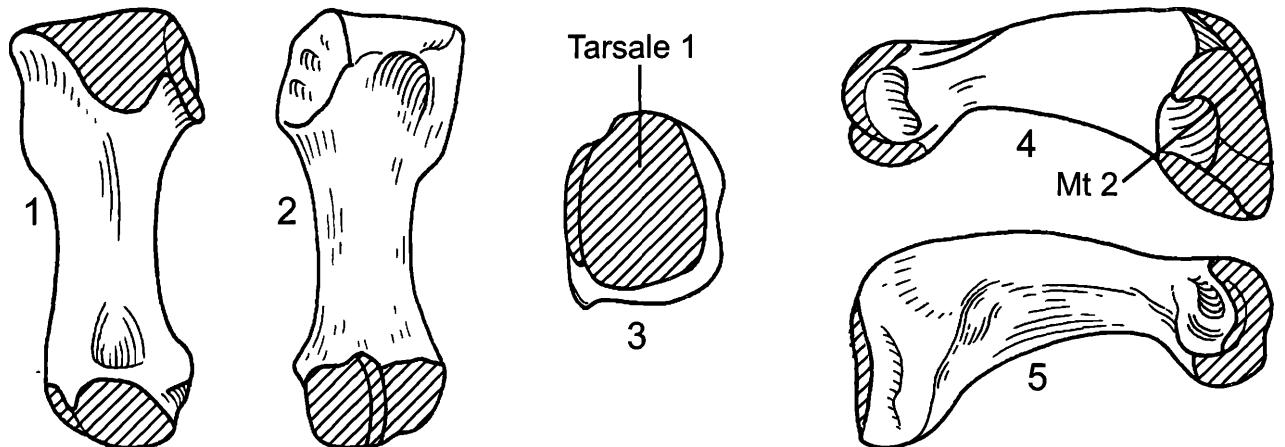


Abbildung 36: Das Metatarsale 1, sin. eines typischen Höhlenbären in fünf Ansichten: 1 – dorsal, 2 – palmar, 3 – proximal, 4 – lateral, 5 – medial. Darstellung nicht maßstäblich, Grafik: N. Frotzler.

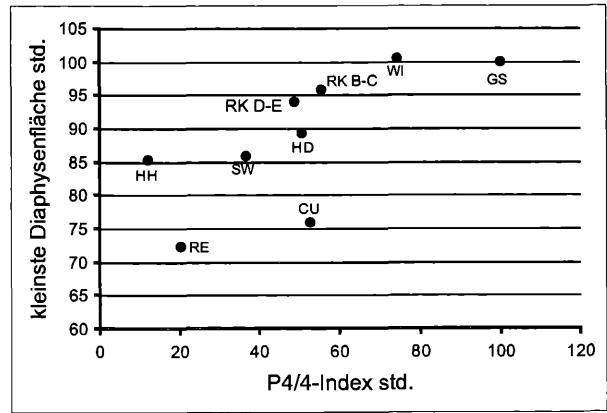
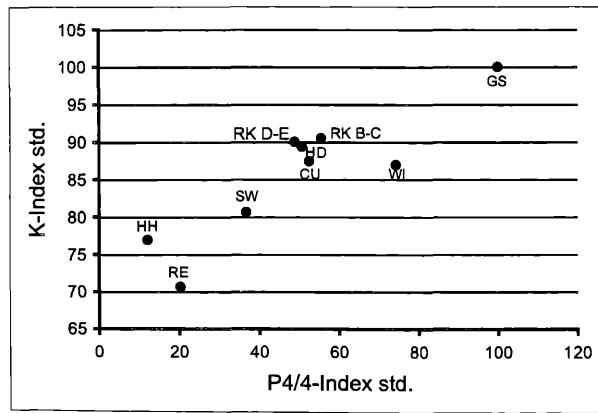
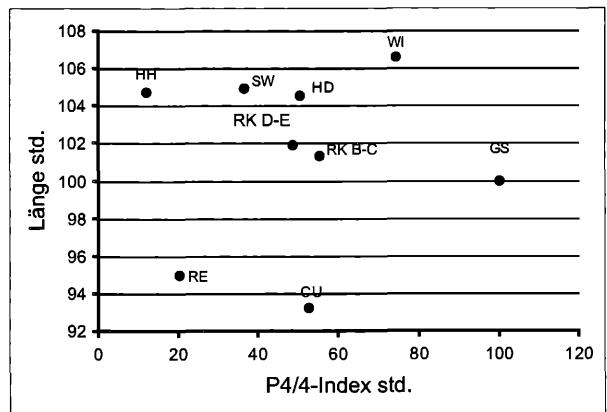
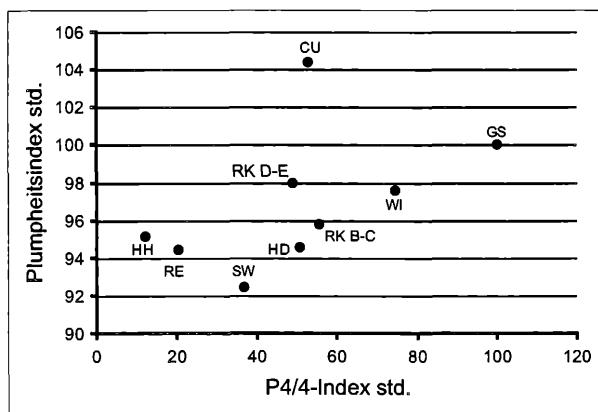


Abbildung 37: Metatarsale 1 – Streudiagramm von Plumheitsindex (links oben), Länge (rechts oben), K-Index (links unten) und kleinsten Diaphysenfläche (rechts unten) gegen den standardisierten P4/4-Index. HH – Hundsheim, RE – Repolusthöhle, SW – Schwabenreithhöhle, RK D-E – Ramesch-Knochenhöhle (basale Schichten), HD – Herdengelhöhle, CU – Conturineshöhle, RK B-C – Ramesch-Knochenhöhle (obere Schichten), WI – Windener Bärenhöhle, GS – Gamssulzenhöhle, std. – standarisert. Man beachte v.a. den durchschnittlichen Längenunterschied zwischen HH und RE (< 9 %), sowie die Tendenz der Conturineshöhle, plumper Metatarsalia 1 auszubilden, als man aufgrund von Alter und Körpergröße vermuten würde. Die kürzesten Metatarsalia 1 stammen aus der Conturines- und der Repolusthöhle.

Metrik:

Die Verteilung des Plumpeheitsindex vom Metatarsale 1 ist insofern sehr auffällig, als die Population der Schwabenreithöhle die schlanksten Metatarsalia 1 aufweist, noch schlanker als die der *deningeri*-Populationen. Auch die Herdengelhöhle kommt nicht über die beiden *U. deningeri* Fundstellen hinaus. Die bei weitem plumpsten Metatarsalia 1 stammen aber aus der Conturineshöhle und übertreffen die der Gamssulzenhöhle um mehr als 4 %. Der Rest der Fundstellen findet sich an einigermaßen gewohnten Stellen wieder. Noch interessanter ist die Verteilung der größten Länge. Es kommt dabei zu einer Umkehr der sonst üblichen Verhältnisse. Die kleinsten Metatarsalia 1 stammen aus der Conturineshöhle, gleich gefolgt von denen aus der Repolusthöhle. Mit großem Abstand folgt dann als drittkleinste Population, die der Gamssulzenhöhle. Die Hundsheimer Spalte als älteste Fauna liegt mit fast 105 % noch deutlich darüber, in etwa in einer Linie mit der Schwabenreith- und Herdengelhöhle. An oberster Stelle findet sich die Windener Bärenhöhle, die mit mehr als 106 % die größten Metatarsalia 1 aufweist. Die Gamssulzenhöhle wird bei den Metatarsalia 1 größtmäßig nur von zwei Populationen unterboten: der Conturines- und der Repolusthöhle, alle anderen Populationen liegen darüber. Der K-Index zeigt wieder die übliche Verteilung der Fundstellen, wobei vor allem auffällt, daß Conturineshöhle und die Windener Bärenhöhle auf einem Niveau liegen. Es ist auch so, daß das obere Ramesch-Niveau das untere sowohl beim K-Index als auch bei der kleinsten Diaphysenfläche übertrifft. Die Verteilung der kleinsten Diaphysenfläche zeigt ebenso ein recht gewohntes Bild. Die Conturines Population hat nach der aus der Repolusthöhle die zweitkleinste Diaphysenfläche, die Windener Höhlenbären haben im Mittel die größten Diaphysenflächen.

Zusammenfassung:

Die Entwicklung des Metatarsale 1 zeigt sehr viele Abweichungen von dem, was man üblicherweise auf den Streudiagrammen sieht. Vor allem sind es der Plumpeheitsindex und die größte Länge, die besonders stark von der ansonsten zu beobachtenden Entwicklung abweichen, während die beiden anderen Parameter nur weniger stark abweichen. Besonders auffällig ist die überdurchschnittliche Plumpeheit der Conturinesbären, die bei der Länge erwartungsgemäß nach unten herausfallen. Es ist jedenfalls so, daß der erste Strahl eine von den übrigen Strahlen deutlich abweichende Evolution durchmacht, deren Ursache noch zu klären sein wird.

6.7. Das Metatarsale 2

Morphologie:

Das Metatarsale 2 ist ein relativ zartes Knochenelement und schließt medial an das Metatarsale 1 an. Der proximalen Kontakt mit dem Metatarsale 1 erfolgt nicht über eine schöne Gelenkfacette, sondern, so wie auch beim Metacarpale 2, lediglich über eine rauhe, nicht deutlich abgegrenzte Fläche, die intra vitam zwar durch eine Knorpelschicht geplättet war, aber nicht die geschmeidige Beweglichkeit einer echten Gelenkfacette erreichen konnte und mußte. Der Kontakt zum Metatarsale 3 hingegen erfolgt über eine Gelenkfacette, deren vorderer Teil eine mehr oder weniger stark ausgeprägte und halbkreis- bis ohrenartig geformte Ausbuchtung nach distal hin zeigt und an die sich eine weitere solche Ausbuchtung im posterioren Teil anschließt. Der posteriore Teil knickt dann etwa in halber Höhe der Facettenlänge nach lateral ein und läuft in eine nach posterior gerichtete Gelenkfacette von variablem Umriß aus.

Der Kontakt zum Tarsale 2 wird durch eine sehr variabel gestaltete, sattelförmige Gelenkfacette vermittelt, deren anteriorer Rand verschieden gestaltet sein kann. Häufig beschreibt er eine Kurve, die nach anterior zeigt. Es kann aber auch sein, daß er gerade verläuft oder daß er nach posterior einen Knick aufweist, was seltener vorkommt. Anteriorwärts verbreitert sich die proximale Gelenkfläche, und es ist vielfach so, daß die mediale Seite die laterale an Höhe überragt und auch weiter nach proximal, also in Richtung der distalen Handwurzelknochenreihe ausgreift. Diesen Umstand kann man auch zur Bestimmung der Zugehörigkeit zu einer Körperseite ausnutzen, da bei einem Metatarsale 2 dext., mit Blickrichtung von proximal nach distal, der weiter in den Metacarpus reichende Teil der proximalen Gelenkfacette ebenfalls rechts liegt. Posteriorseits verschmälert sie sich durch Einziehen der Lateralseite und läuft, durch einen mehr oder weniger deutlichen Knick abgesetzt, in die vorerwähnte, nach posterior weisende Gelenkfacette ein. Distal des proximalen Gelenkes schließen sich lateral und medial je ein individuell stark variierendes Feld mit Protruberanzen an, die als Ansatzstellen für die Flexoren und den Bandapparat dienen.

Darauf folgt die eigentliche Diaphyse, deren kleinste Diaphysenbreite bereits gegen Ende des ersten proximalen Drittels erreicht wird, die kleinste Diaphysenhöhe wird jedoch erst knapp proximal des distalen Gelenkes erreicht. Die distale Gelenkkrolle wird, so wie auch beim Metacarpale 2, durch eine nach plantar ausgreifende Crista geteilt. Vielfach ist auch hier der mediale Teil der Gelenkkrolle höher als der laterale, sodaß man damit, wie bereits beim Metacarpale 2 beschrieben, die Zugehörigkeit zu einer Körperhälfte bestimmen kann. Eindeutige morphologische Merkmale zur artlichen Zuordnung von Metatarsalia 2 konnten nicht gefunden werden.

Metrik:

Der Plumpeheitsindex des Metatarsale 2 streut ziemlich weit und zeigt, so wie bereits der des Metatarsale 1, einige Besonderheiten. Auffällig ist, daß die Schwabenreith-Bären an zweitiefster Position im Streudiagramm zu liegen kommen. Die Repolustpopulation liegt an dritt-höchster Stelle, die Windener Bärenhöhle kommt verhältnismäßig tief zu liegen und Ramesch B-C liegt hö-

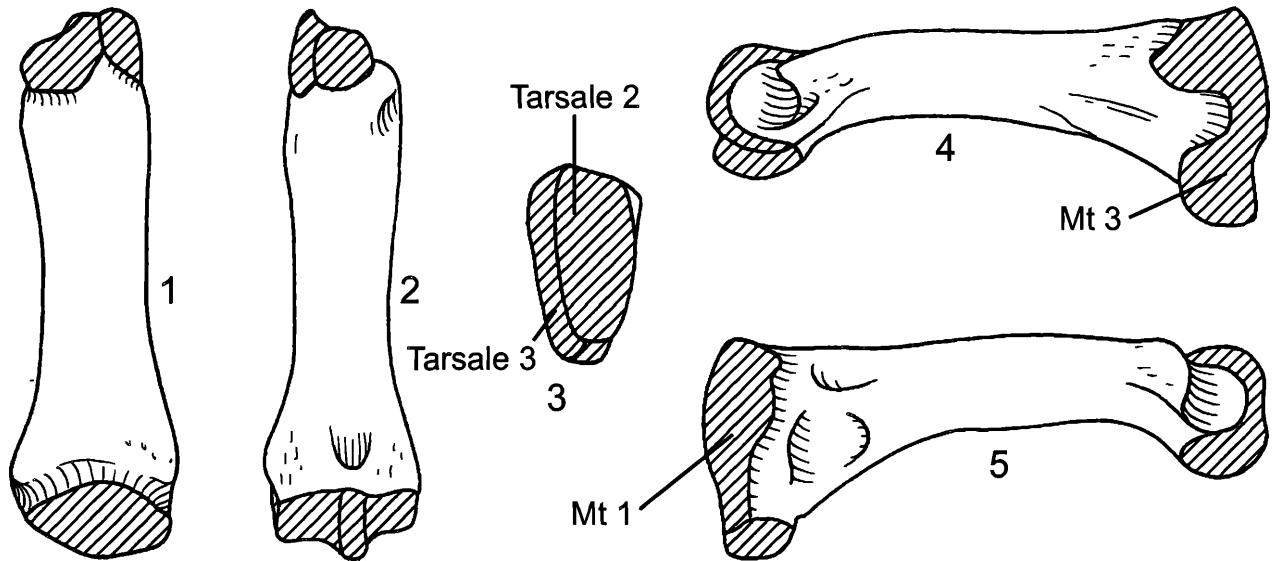


Abbildung 38: Das Metatarsale 2, sin. eines typischen Höhlenbären in fünf Ansichten: 1 – dorsal, 2 – palmar, 3 – proximal, 4 – lateral, 5 – medial. Darstellung nicht maßstäblich, Grafik: N. Frotzler.

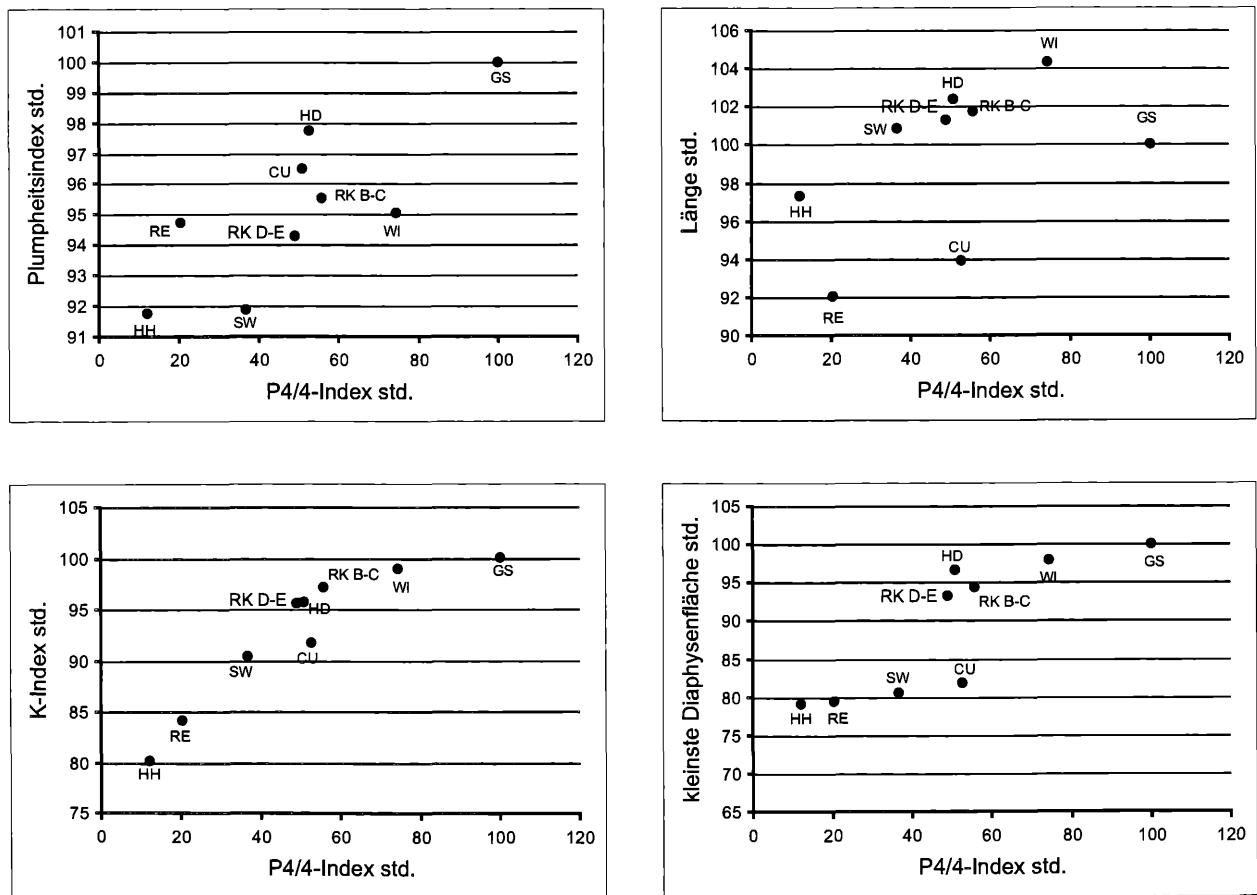


Abbildung 39: Metatarsale 2 — Streudiagramm von Plumpheitsindex (links oben), Länge (rechts oben), K-Index (links unten) und kleinsten Diaphysenfläche (rechts unten) gegen den standardisierten P4/4-Index. HH – Hundsheim, RE – Repolusthöhle, SW – Schwabenreithöhle, RK D-E – Ramesch-Knochenhöhle (basale Schichten), HD – Herdengelhöhle, CU – Conturineshöhle, RK B-C – Ramesch-Knochenhöhle (obere Schichten), WI – Windener Bärenhöhle, GS – Gamssulzenhöhle, std. – standarisert. Man beachte v.a. den durchschnittlichen Längenunterschied zwischen HH und RE (< 9 %), sowie die Tendenz der Conturineshöhle, plumper Metatarsalia 2 auszubilden, als man aufgrund von Alter und Körpergröße vermuten würde. Umgekehrtes gilt für die Windener Bärenhöhle.

her als Ramsch D–E. Die Conturineshöhle liegt in mittlerer Position. Die größte Länge zeigt, klar abgesetzt von den klassischen Höhlenbärenfundstellen, eine Gruppe mit Metatarsalia 2 kleiner 100 %. Das sind: die Deningerbären der Repolusthöhle als kleinste Vertreter, gefolgt von den Conturinesbären und den Bären aus der Hundsheimer Spalte. Die übrigen Fundstellen kommen über der Gamssulzenhöhle zu liegen, die größten Metatarsalia 2 stammen aus der Windener Bärenhöhle und Ramesch B–C liegt, so wie auch beim Metatarsale 1, über Ramesch D–E. Eine besonders schöne Entwicklung zeigt der K–Index, der beim Metatarsale 2 genau der chronologischen Reihenfolge entsprechend eine schöne Kurve bildet. Die einzige Ausnahme stellen die Bären der Conturineshöhle dar, die sich aber auch sonst in ihrer Sonderstellung zu behaupten vermögen. Damit eröffnet die Entwicklung des K–Index des Metatarsale 2 die Möglichkeit, ein weiteres Mittel zur biostratigraphischen Einstufung einer Bärenpopulation zu etablieren.

Das Streudiagramm der kleinsten Diaphysenfläche zeigt, daß Hundsheimer Spalte und Repolusthöhle auf nahezu gleichem Niveau liegen, unmittelbar gefolgt von Schwabenreithöhle und Conturineshöhle. Ramesch D–E liegt wieder unter Ramesch B–C, gefolgt von Herdengelhöhle, Windener Bärenhöhle und Gamssulzenhöhle.

Zusammenfassung:

Das Metatarsale 2 zeigt in vielen Hinsichten eine ähnliche Entwicklung wie das Metatarsale 1. Im Gegensatz dazu wird der günstige Verlauf der Entwicklung des K–Index aber voraussichtlich eine Verwendung als biostratigraphisches Zeitmaß erlauben. Bei der größten Länge zeigt sich eine schöne Abtrennung der *deningeri*–Fauen und der Bären der Conturineshöhle. Bei der größten Länge des Metatarsale 2 fällt auf, daß die Bären der Gams-

sulzenhöhle nur noch von den *deningeri*–Formen sowie den Conturinesbären untertroffen werden.

6.8. Das Metatarsale 3

Morphologie:

Das Metatarsale 3 liegt medial des Metatarsale 4 und lateral des Metatarsale 2. Es hat an seinem proximalen Ende eine große Gelenkfläche, die mit dem Tarsale 3 artikuliert. Ihre laterale Seite reicht weiter in die Fußwurzel als die mediale, d.h., daß bei Betrachtung von Posterior diese Gelenkfläche von lateral nach medial abfällt und über eine mehr oder weniger ausgeprägte Kante in die medialen Gelenkflächen übergeht. Diese sind zumeist in der Hälfte durch eine verschiedentlich stark ausgeprägte Incisur voneinander getrennt. Der anteriore Teil ist meist ohrenartig ausgeprägt, kann aber auch zu einem verdickten Rand der proximalen Gelenkfläche reduziert sein. Der posteriore Teil der medialen Gelenkfläche präsentiert sich als nach posterior breiter werdender Rand der proximalen Gelenkfläche, der seine maximale Breite in etwa auf halber Höhe erreicht.

Hier läßt sich auch ein artlicher Unterschied feststellen, denn beim Deningerbären sind die medialen Gelenkflächen zumeist nur sehr undeutlich ausgeprägt und sind, falls sie ausgeprägt werden, im Vergleich zu denen des Höhlenbären nur sehr schmal angelegt. Die lateralen Gelenkflächen von proximal sind ebenfalls in zwei ungleich große Teile gegliedert, wobei die anterior gelegene Gelenkfläche größer ist und weiter nach distal ausgreift als die posterior gelegene. Beide sind annähernd halbkreisförmig, können aber auch mehr oder weniger stark angespitzt an ihrem distalsten Punkt zusammen treffen.

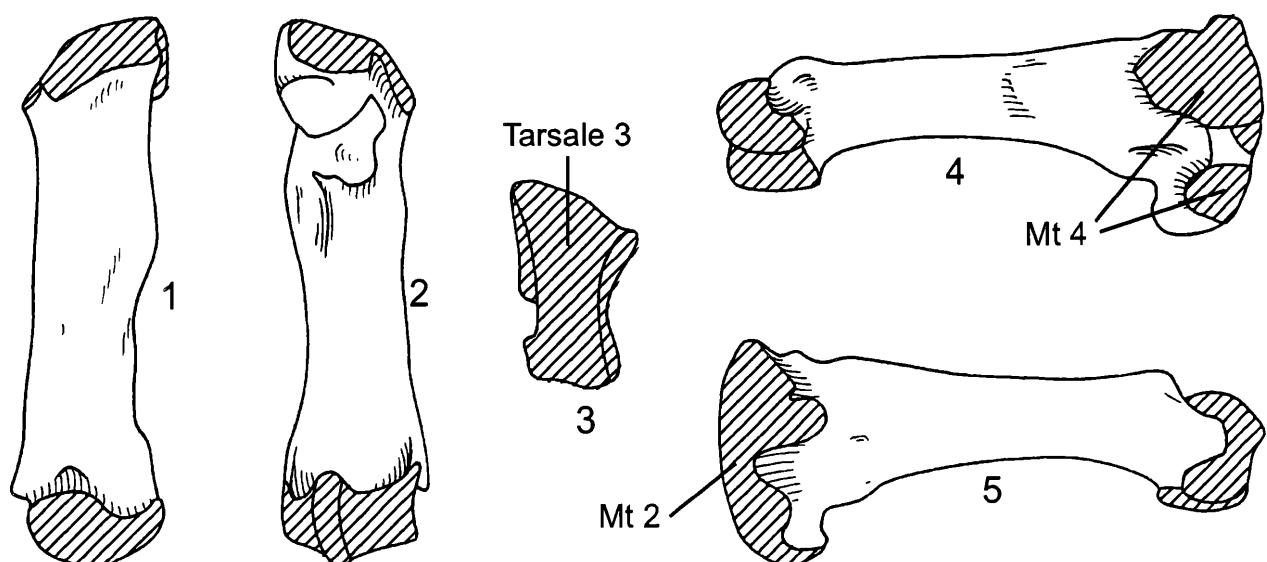


Abbildung 40: Das Metatarsale 3, sin. eines typischen Höhlenbären in fünf Ansichten: 1 – dorsal, 2 – palmar, 3 – proximal, 4 – lateral, 5 – medial. Darstellung nicht maßstäblich, Grafik: N. Frotzler.

Getrennt werden diese beiden Gelenkflächen durch eine unterschiedlich stark angelegte Incisur, die als Durchtrittsöffnung für Nerven und Blutgefäße dient. Diese erweitert sich gegen distal und läuft in ein rauhes Feld aus, dessen Länge wenigstens ein Viertel der Gesamtlänge beträgt und maximal bis knapp zu ihrer Hälfte heranreicht und so große Teile der Facies lateralis einnehmen kann. Die Diaphyse selbst ist geradegestreckt und zeigt die kleinste Diaphysenbreite distal des vorerwähnten rauhen Feldes, das sich, von a/p betrachtet, lateral seitig immer durch eine kleine Stufe zu erkennen gibt. Von da an verbreitert sich die Diaphyse ständig und geht distal seitig in die Epicondyli laterales über, die so, wie auch die proximale Gelenkfläche nicht auf gleicher Höhe liegen, sondern die proximale Schiefe in unterschiedlichen Graden widerspiegeln. Ein Phänomen, das bei den Deningerbären weniger deutlich ausgeprägt ist.

An die Epicondyli laterales schließt sich die distale Gelenkfläche an, die wiederum asymmetrisch ausgeprägt ist und an ihrer Lateralseite höher ist als an der Medial-

seite. Die Crista, welche die distale Gelenkfläche unterteilt, neigt sich zur Medialseite hin.

Für die Bestimmung der Zugehörigkeit zur linken oder rechten Körperhälfte ergeben sich also, bei anatomisch richtiger Lage des Knochenelements, die folgenden Anhaltspunkte: sofern die weiter nach proximal, also in den Tarsus reichende, Seite der proximalen Gelenkfläche links liegt, handelt es sich um ein Metatarsale 3 sin. und umgekehrt. An der Distalseite kann man sich die Lagebeziehung der Epicondyli laterales und/oder die Neigung der Crista, wie zuvor beschrieben, zunutzen machen.

Metrik:

Die Verteilung des Plumheitsindex des Metatarsale 3 zeigt als Besonderheit einen sprunghaften Anstieg von der Hundsheimer Spalte zur Repolusthöhle, die noch über Ramesch B-C zu liegen kommt. Ganz im Mittelfeld liegt auch die Conturineshöhle, die damit wieder höhere Werte als erwartet erreicht.

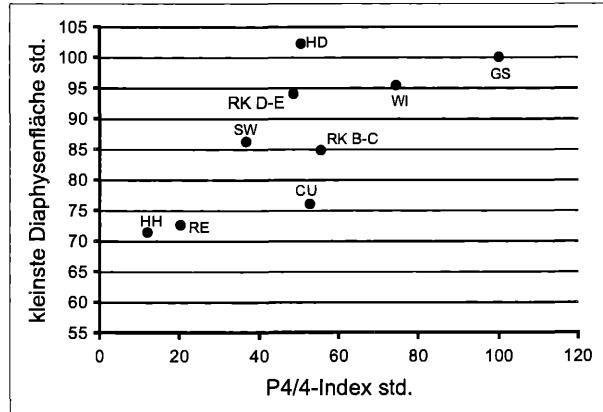
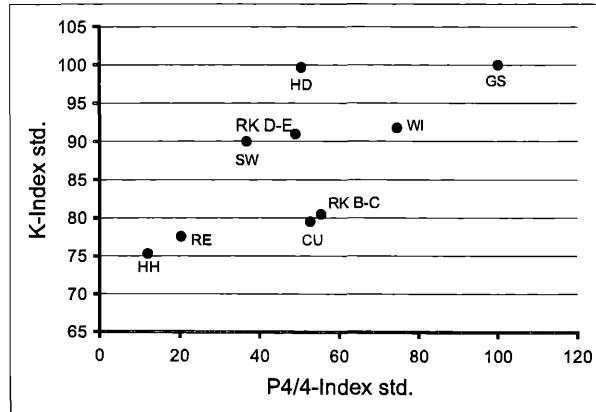
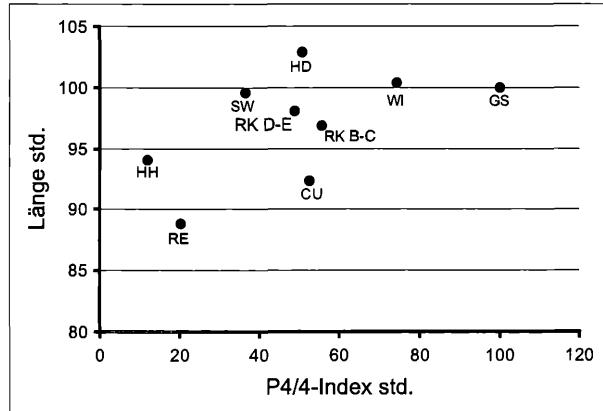
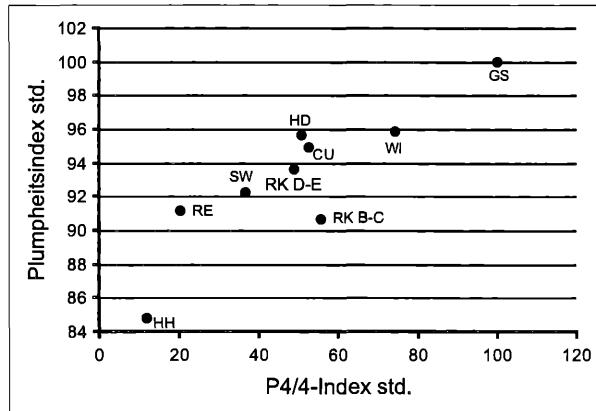


Abbildung 41: Metatarsale 3 — Streudiagramm von Plumheitsindex (links oben), Länge (rechts oben), K-Index (links unten) und kleinsten Diaphysenfläche (rechts unten) gegen den standardisierten P4/4-Index. HH – Hundsheim, RE – Repolusthöhle, SW – Schwabenreithöhle, RK D-E – Ramesch-Knochenhöhle (basale Schichten), HD – Herdengelhöhle, CU – Conturineshöhle, RK B-C – Ramesch-Knochenhöhle (obere Schichten), WI – Windener Bärenhöhle, GS – Gamssulzenhöhle, std. – standardisiert. Man beachte v.a. den durchschnittlichen Längenunterschied zwischen HH und RE (6,4 %), wobei RE größer ist, sowie die Tendenz der Conturineshöhle, plumper Metatarsalia 3 auszubilden, als man aufgrund von Alter und Körpergröße vermuten würde, wohingegen die übrigen Parameter im zu erwartenden Bereich liegen.

Die Verteilung der größten Länge zeigt an ihrem unteren Ende wieder das Dreieck aus Repolusthöhle, Conturineshöhle und Hundsheimer Spalte, an höchster Position liegt die Herdengelhöhle, Ramesch B-C hat wieder kürzere Metatarsalia 3 als Ramesch D-E und setzt damit den Trend fort, der sich bereits abzuzeichnen begonnen hat. Anders als beim Metatarsale 2 ist der K-Index nicht mehr so gut an einer Kurve ausgerichtet, besonders groß ist der Unterschied zwischen Ramesch D-E und Ramesch B-C; er beträgt fast 10 % ! Conturineshöhle und Ramesch B-C liegen nur 2,9 % auseinander. Sie fallen also deutlich aus der Linie der anderen Bärenpopulationen nach unten heraus. Wie auch bereits bei der Länge weist die Schwabenreithöhle ungewöhnlich hohe Werte vor. Die kleinste Diaphysenfläche erreicht ihre höchsten Werte bei der Herdenengelhöhle, ihre kleinsten bei der Hundsheimer Spalte. Ramesch D-E und Ramesch B-C liegen wieder um etwa 10 % auseinander. Die Conturineshöhle übertrifft mit 75,9 % die Werte der *deningeri*-Faunen nur wenig, die Schwabenreithöhle zeigt auch bei der kleinsten Diaphysenfläche eine Tendenz zu hohen Werten.

Zusammenfassung:

Das Metatarsale 3 zeigt auch einige Besonderheiten wie z.B. die großen Differenzen zwischen den beiden Ramesch-Niveaus. Im Gegensatz zum Metatarsale 2 ist beim Metatarsale 3 wieder eine deutliche Abnahme von den älteren zu den jüngeren Bereichen des Ramesch-Profiles erkennbar. Diese beträgt bis zu 10 %. Die Bären aus Ramesch B-C und der Conturineshöhle fallen beim K-Index deutlich nach unten heraus, was tendenziell auch für die kleinste Diaphysenfläche zutrifft, jedoch in deutlich schwächerem Maße. Mit Ausnahme des Plumpeheitsindex und des K-Index übertreffen die Höhlenbären der Herdengelhöhle alle übrigen Faunen. Die Bären der Conturineshöhle stehen, mit Ausnahme des Plumpeheitsindex, den *deningeri*-Faunen wieder deutlich näher.

6.9. Das Metatarsale 4

Morphologie:

Das Metatarsale 4 ist medialseitig mit dem Metatarsale 3 gelenkig verbunden, nach lateral hingegen mit dem Metatarsale 5. Die nach proximal orientierte Gelenkfläche ist mit dem Tarsale 4 verbunden. Die mit dem Tarsale 4 artikulierende, proximale Gelenkfläche ist eine Sattelfläche, die einem schiefen Rechteck gleicht, das seine größte Verzerrung posterioreitig hat und medialseitig nach distal hin zieht.

An diese Gelenkfläche schließen sich medial zwei Gelenkfacetten an, die durch eine Incisur voneinander getrennt sind. Dabei ist immer die in anteriorer Position liegende Gelenkfacette die flächenmäßig Größere. Ihr Umriß ist sehr variabel und reicht von nahezu kreisförmig bis annähernd rautenförmig. Die in posteriorer Position befindliche Gelenkfacette ist deutlich kleiner und ist in ihrer Form noch viel variabler als die anteriore Gelenkfacette. Sie kann dreieckig, vier- oder vieleckig sein und entweder direkt an die proximale Gelenkfläche anschließen oder aber, in seltenen Fällen, über eine kleine dazwischen liegende längliche Gelenkfläche. Nach posterior weist eine Protuberanz, die einteilig sein kann, in vielen Fällen aber auch untergeordnete Protuberanzen aufweisen kann, die teils auch wie Gelenkflächen ausgebildet sein können. Lateral der proximalen Gelenkfläche ist eine Incisur, die sowohl in anteriorer als auch in posteriorer Richtung von zwei Gelenkfacetten begrenzt wird. Diese dient zur Aufnahme der medialen Gelenkfacette des Metatarsale 5 und kann so zur Bestimmung der Zugehörigkeit zu einer Körperhälfte herangezogen werden. Auch hier ist es so, daß die anteriore Gelenkfläche größer ist als die posteriore. Dabei zieht erstere immer bis zur halben proximalen Tiefe und geht dann entweder fließend in die posteriore Gelenkfacette über,

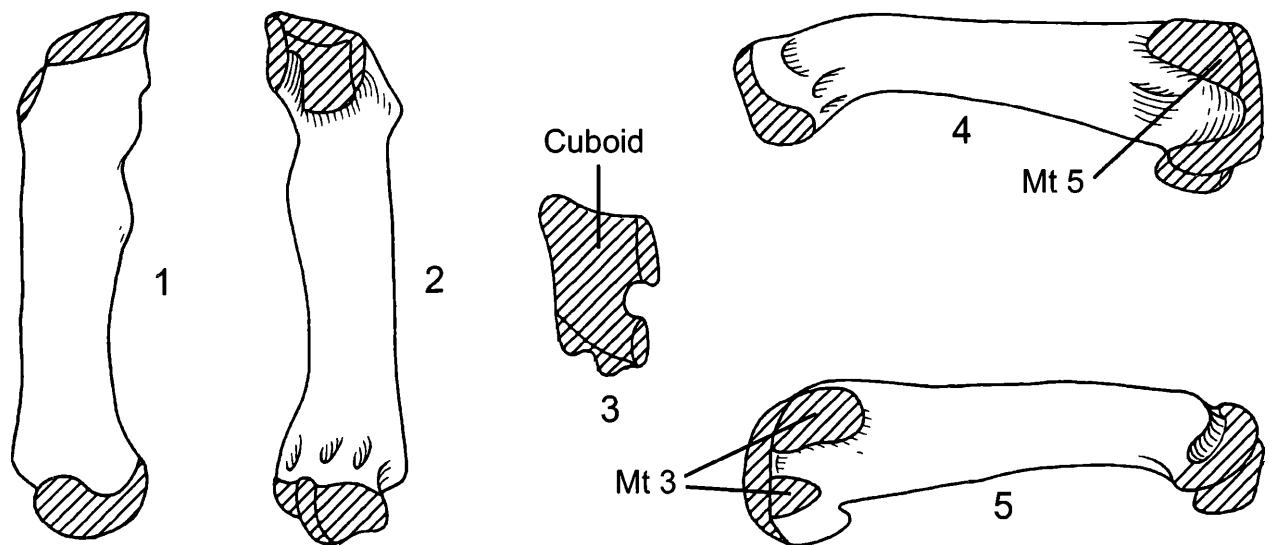


Abbildung 43: Das Metatarsale 4, sin. eines typischen Höhlenbären in fünf Ansichten: 1 – dorsal, 2 – palmar, 3 – proximal, 4 – lateral, 5 – medial. Darstellung nicht maßstäblich, Grafik: N. Frotzler.

oder es ist die letztere von der anterioren Facette deutlich abgesetzt. Die anteriore Gelenkfacette ist entweder dreieckig oder ohrenförmig angelegt und variiert nicht so stark wie die posterior gelegene Gelenkfacette. Diese variiert nicht nur in ihrer Form sehr stark, sondern auch in ihrer Größe. Im Anschluß daran befindet sich die Diaphyse, die gleich distal der proximalen Gelenkflächen mit großflächigen Ansatzstellen für den Bandapparat und die Muskulatur beginnt. Diese finden sich auf der Facies lateralis, der Facies medialis und der Facies posterior der Diaphyse. Kleinste Diaphysenbreite und kleinste Diaphysentiefe liegen innerhalb der proximalen Diaphysenhälften, meistens jedoch näher bei der Diaphysenmitte. Danach verbreitert und vertieft sich die Diaphyse wieder, um distal in die distale Gelenkkrolle und die lateral und medial davon gelegenen Epicondylen überzugehen. Die Anlage der distalen Gelenkkrolle ist annähernd symmetrisch, jedoch weist die Crista, so wie auch beim Metatarsale 3, immer nach der medialen Seite. Dies ist eine Eigenheit, die man sich ebenso für die Bestimmung der Zugehörigkeit zu einer Körperhälfte zunutze machen kann.

Metrik:

Die Verteilung des Plumpeheitsindex des Metatarsale 4 liegt in einem Bereich zwischen 90 % und 100 %. Der Abstand zwischen der Hundsheimer Spalte und den deutlich plumperen Bären aus der Repolusthöhle ist augenfällig. Noch immer sehr groß ist die Differenz zwischen unterem und oberem Ramesch-Niveau, Conturines, Ramesch B-C und Schwabenreithöhle liegen recht dicht am unteren Ende der Verteilung beisammen. Die größte Länge zeigt wiederum eine Verteilung, wie man sie bereits von den Metacarpalia kennt: die Bären der Hundsheimer Spalte liegen deutlich über denen der Repolusthöhle und die aus dem unteren über dem oberen Ramesch-Niveau, die Conturineshöhle liegt recht tief. Die längsten Metatarsalia 4 stammen aus der Windener Bärenhöhle. Die Verteilung des K-Index zeigt Hundsheimer Spalte, Repolusthöhle und Conturineshöhle in etwa auf einem Niveau, wobei die Bären der Conturineshöhle aber den niedrigsten K-Index haben. Der höchste K-Index wird von der Herdengelhöhle beigesteuert.

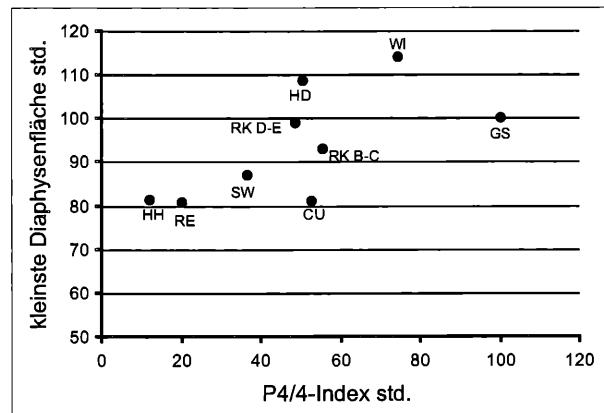
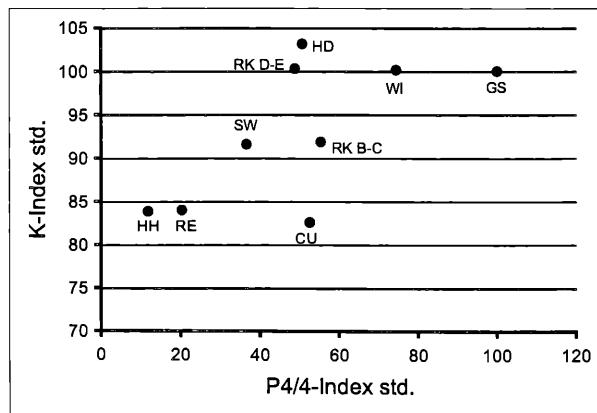
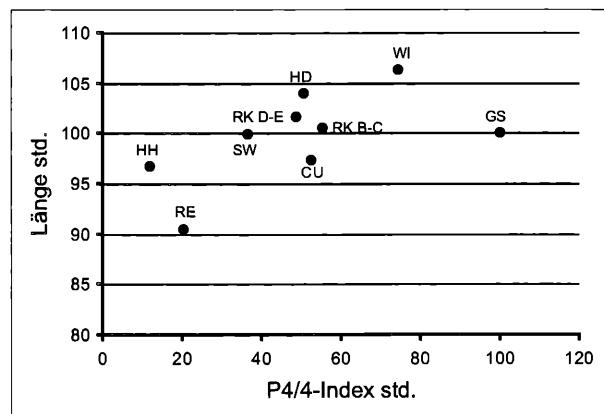
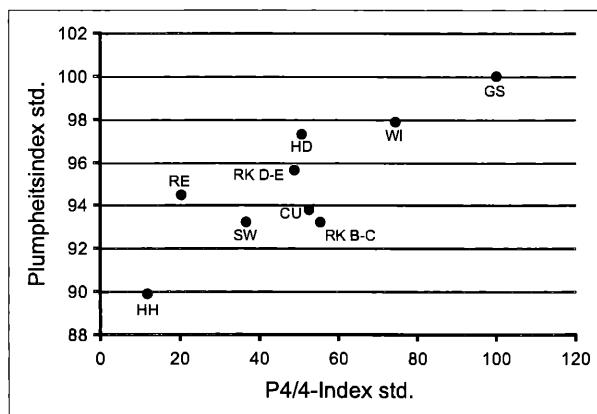


Abbildung 42: Metatarsale 4 — Streudiagramm von Plumpeheitsindex (links oben), Länge (rechts oben), K-Index (links unten) und kleinsten Diaphysenfläche (rechts unten) gegen den standardisierten P4/4-Index. HH – Hundsheim, RE – Repolusthöhle, SW – Schwabenreithöhle, RK D-E – Ramesch-Knochenhöhle (basale Schichten), HD – Herdengelhöhle, CU – Conturineshöhle, RK B-C – Ramesch-Knochenhöhle (obere Schichten), WI – Windener Bärenhöhle, GS – Gamssulzenhöhle, std. – standardisiert. Man beachte v.a. die nahezu gleichen Werte von HH und RE bei K-Index und kleinsten Diaphysenfläche, wobei RE plumper und kleiner als HH ist, sowie die Tendenz der Conturineshöhle, ein im ganzen kleiner dimensioniertes Metatarsale 4 zu entwickeln, da, wie man sieht, alle Werte niedriger als gewöhnlich sind.

Die kleinste Diaphysenfläche bietet ein ähnliches Bild wie die Verteilung des K–Index mit dem Unterschied, daß der höchste Wert von den Bären der Windener Bärenhöhle stammt. Hundsheimer Spalte, Repolusthöhle und Conturineshöhle liegen wieder auf einem Niveau, sind aber der Schwabenreithöhle näher als beim K–Index.

Zusammenfassung:

Die Entwicklung des Metatarsale 4 ähnelt wieder mehr dem Modus, der bereits bei den Metacarpalia gut zu erkennen war. Interessant ist, daß die *deningeri*–Faunen und die Conturineshöhle hier einander so nahe stehen, was durch das Ausscheren der Bären dieser Fundstelle bei K–Index und kleinsten Diaphysenfläche verdeutlicht wird. Auch bei der größten Länge liegen die Conturinesbären auf dem Niveau von den Deningerbären aus der Hundsheimer Spalte. Die Gamssulzenhöhle liegt beim Metatarsale 4 nur beim Plumpeheitsindex mit 100 % an der Spitze der Verteilung, bei allen anderen Parametern wird sie teils bei weitem übertroffen.

6.10. Das Metatarsale 5

Morphologie:

Das Metatarsale 5 übertrifft hinsichtlich der größten Länge alle übrigen Metatarsalia. Es ist auch dasjenige Knochen-element, das durch seine Proportionen am ehesten eine Unterscheidung zwischen Bären der Höhlenbären–Gruppe und *arctos*–Formenkreis gestattet. An medialer Position befindet sich das Metatarsale 4, das über zwei Gelenkfacetten mit dem Metatarsale 5 gelenkig verbunden ist. Dabei liegt die größere und immer deutlich ausgeprägte Gelenkfacette anteromedial, während die kleinere und in den verschiedensten Ausprägungsgraden angelegte Gelenkfacette posteromedial gelegen ist.

An proximaler Position liegt zumeist eine annähernd halbkreisförmige Gelenkfläche, die aber auch einem kleineren oder größeren Kreissegment – üblicherweise in etwa einem Viertelkreis – ähneln kann. Posteriorseitig davon liegt eine wulstartig verbreiterte Sehnenansatzfläche, die weit nach lateral ausgreift: die Tuberrositas ossis metacarpalis V, die Ansatzstelle des M. peronaeus brevis, die bei *U. spelaeus* und *U. deningeri* weiter nach lateral ausgreifen kann als etwa bei *U. arctos*. Distal der Tuberrositas liegt noch eine breite Fovea, die v. a. bei *U. spelaeus* tief eingesenkt ist und viele Foramina nutritia zeigt. Etwas anders stellt sich diese Region bei *U. deningeri* dar, wo die Fovea zumeist nur schwach, oder aber gar nicht ausgebildet ist. Es ist auffällig, daß sich die Metatarsalia 5 aus der Conturineshöhle hinsichtlich dieses Merkmalskomplexes wie Deningerbären verhalten.

Distal der proximalen Gelenkflächen schließt sich die Diaphyse an, die etwa auf halber Länge oder etwas proximal davon die kleinste Breite aufweist. Die kleinste Tiefe wird unmittelbar proximal der distalen Epicondylen

erreicht. Die Facies posterior weist bei Höhlenbären und Deningerbären immer eine wenn auch noch so kleine Tuberrositas auf, die beispielsweise dem Braunbären völlig fehlt, oder aber nur als rauhes Feld tastbar ist. Distal davon schließt die distale Gelenkkrolle, das Caput metatarsale, an, die beim Metatarsale 5 immer sehr breit angelegt ist. Die sie unterteilende Crista weist immer nach medial und ist für gewöhnlich nicht sehr hoch ausgebildet.

Metrik:

Die Verteilung des Plumpeheitsindex verläuft von den Bären der Hundsheimer Spalte bis zu denen der Gamssulzenhöhle einigermaßen linear. Vor allem diejenigen aus der Repolusthöhle und auch die der Conturineshöhle fallen mit deutlich höheren Plumpeheitsindices aus dieser Entwicklung heraus. Die Bären aus der Schwabenreithöhle liegen hier an zweitlfster Stelle. Die Population aus Ramesch D–E, hier bemerkenswerterweise genau so plump wie die Bären der Herdengelhöhle, kommt hier wieder, entgegen der ansonsten üblichen Tendenz, unterhalb von der aus Ramesch B–C zu liegen. Abgeschlossen wird diese Linie bei der 100 % Marke durch die Bären der Gamssulzenhöhle.

Das Streudiagramm der größten Länge zeigt in seiner unteren Hälfte wieder ein Dreieck, bestehend aus Hundsheimer Spalte, Repolust- und Conturineshöhle, etwas abgesetzt von den *spelaeus*–Fundstellen. Die übrigen Bärenhöhlen liegen allesamt überhalb des Gamssulzen–Referenzwertes, der hier nur knapp über dem der *deningeri*–Fundstellen und der Conturinesbären zu liegen kommt. Auch bei diesem Maß werden die Bären des unteren von denen des oberen Bereichs des Ramesch–Profiles übertroffen. Die Bären aus der Schwabenreithöhle, die beim Plumpeheitsindex so tief gelegen sind, stehen bei der größten Länge auf Platz drei, also nur noch unter den Bären der Windener Bärenhöhle und denen der Herdengelhöhle. Die im Mittel längsten Metatarsalia 5 stammen wieder von den Höhlenbären der Windener Bärenhöhle.

Der K–Index zeigt eine besonders große Differenz zwischen den *deningeri*–Populationen und den übrigen Bärenpopulationen. Er scheint besonders gut zu einer Differentialdiagnose *spelaeus* oder *deningeri* geeignet zu sein. Die Conturineshöhle liegt in diesem Fall den *spelaeus*–Populationen näher, d.h. an deren unterem Rand. Ramesch D–E ist deutlich größer als Ramesch B–C, während die Höhlenbären der Windener Bärenhöhle nur knapp unter denen der Gamssulzenhöhle zu liegen kommen. Die Verteilung der kleinsten Diaphysenfläche umschreibt eine Kurve, an deren Wendepunkt die Population der Windener Bärenhöhle steht. Hundsheimer Spalte und Repolusthöhle sind auch bei diesem Maß, wenn auch nicht so deutlich wie beim K–Index, von den übrigen Populationen abgesetzt. Die Bären aus dem oberen Bereich des Ramesch–Profiles übertreffen die aus dem basalen Bereich um etwa 5 %. Die Bären aus der Conturineshöhle zeigen eine recht große kleinste Diaphysenfläche. Über dem Gamssulzen–Niveau befinden sich lediglich die Bären der Herdengel– und der Windener Bärenhöhle.

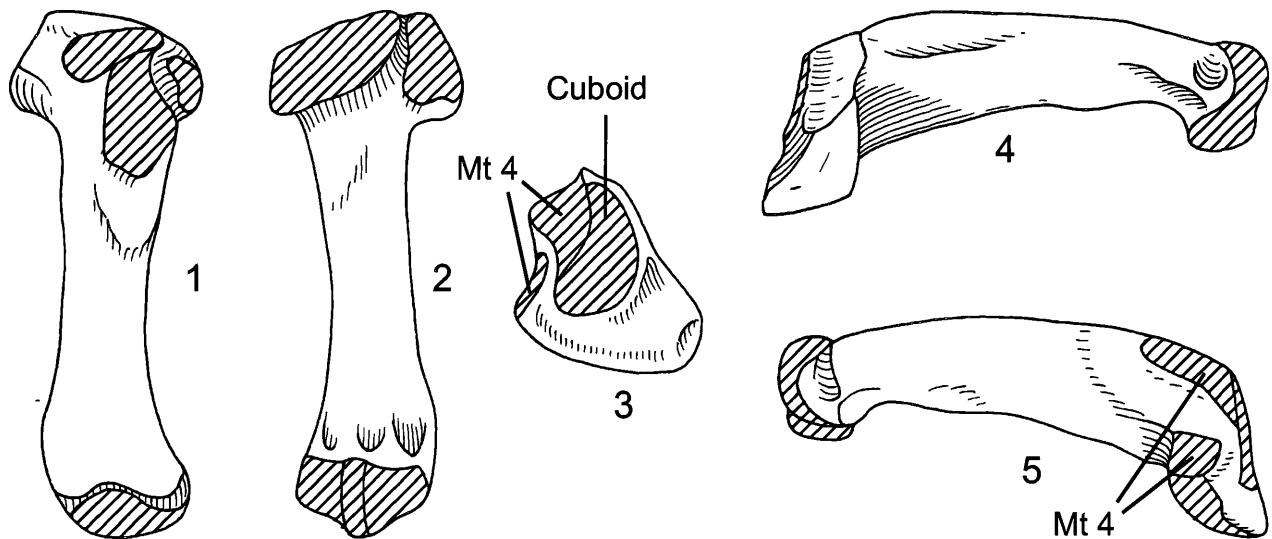


Abbildung 44: Das Metatarsale 5, dext. eines typischen Höhlenbären in fünf Ansichten: 1 – dorsal, 2 – palmar, 3 – proximal, 4 – lateral, 5 – medial. Darstellung nicht maßstabsmäßig, Grafik: N. Frotzler.

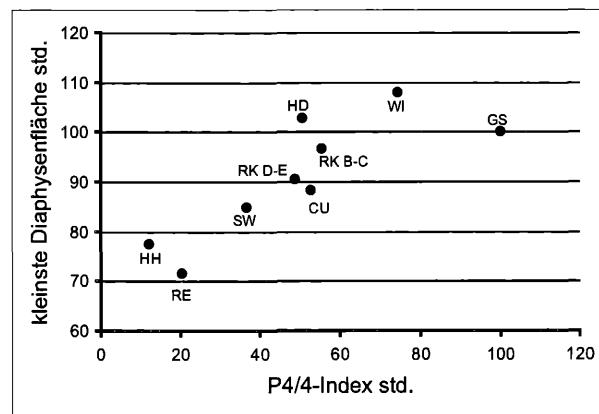
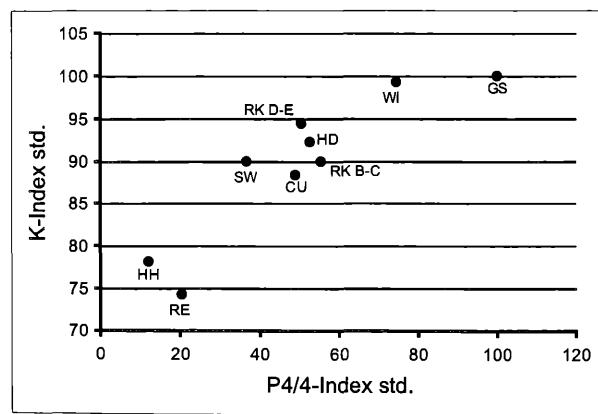
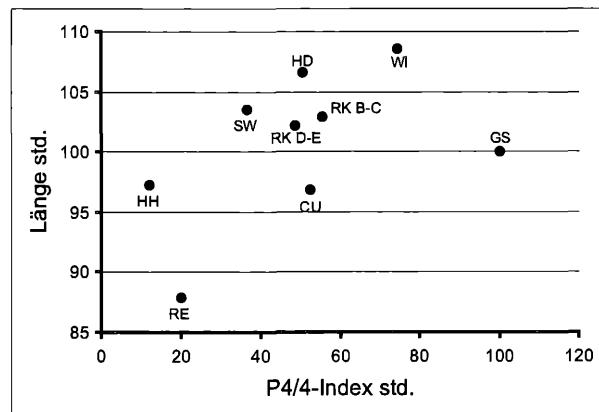
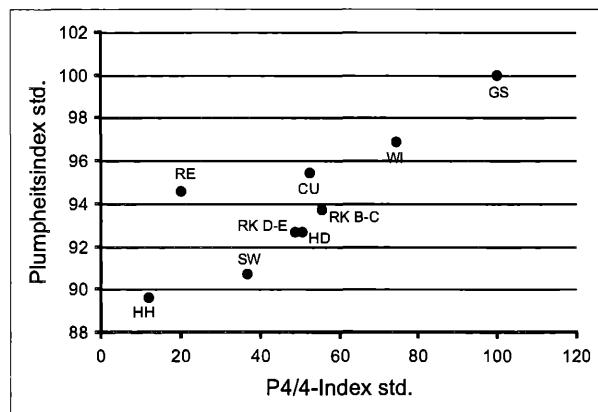


Abbildung 45: Metatarsale 5 — Streudiagramm von Plumpheitsindex (links oben), Länge (rechts oben), K-Index (links unten) und kleinsten Diaphysenfläche (rechts unten) gegen den standardisierten P4/4-Index. HH – Hundsheim, RE – Repolusthöhle, SW – Schwabenreithöhle, RK D-E – Ramesch-Knochenhöhle (basale Schichten), HD – Herdengelhöhle, CU – Conturineshöhle, RK B-C – Ramesch-Knochenhöhle (obere Schichten), WI – Windener Bärenhöhle, GS – Gamssulzenhöhle, std. – standardisiert. Man beachte v.a. die deutlich unterschiedlichen Werte von HH und RE bei Plumpheitsindex und größter Länge. Der Plumpheitsindex zeigt eine annähernd lineare Entwicklung, lediglich RE und CU scheren aus dieser Entwicklung aus und zeigen deutlich höhere Plumpheitsindices.

Zusammenfassung:

Auch das Metatarsale 5 scheint, wenngleich auch nur bedingt, für biostratigraphische Zwecke geeignet. Beeindruckend ist der hohe Plumpeheitsindex der Repolusthöhle, die nach der Conturineshöhle bereits an vierter Position steht. Bei allen Parametern mit Ausnahme des K-Index liegt Ramesch B-C über Ramesch D-E. Die Gamsulzenhöhle kann sich nur bei den Indices als Referenz über die anderen Populationen behaupten. Bei den Maßen ist die Bärenpopulation aus dieser Höhle um rund 8 % abgeschlagen. Das Metatarsale 5 ist auch gut für die spezifische Differentialdiagnose geeignet. Einerseits durch die gute Differenzierbarkeit die der K-Index gewährleistet, und andererseits durch einige morphologische Merkmale der Diaphyse und der Basis metatarsalis. Wesentlich sind dabei der Querschnitt der Diaphyse und das Vorhandensein einer Fovea distal der Tuberrositas ossis metatarsalis V, sowie deren Ausprägung. Hinzu kommt noch der Ausprägungsgrad der im distalen Drittel an der Facies posterior gelegenen Tuberrositas, die bei *U. deningeri* zumeist nur schwach, und bei *U. spelaeus* zumeist deutlich ausgebildet ist. Bei *U. arctos* fehlt diese Tuberrositas, oder sie ist lediglich als kleines rauhes Feld an der Facies posterior tastbar.

Synopsis

Die einzelnen Metapodien geben aufgrund ihrer Entwicklung im Lauf der Zeit, bedingt auch durch allometrische Verschiebungen zwischen den einzelnen Populationen, nur einige wirklich brauchbare Parameter für eine biostratigraphische Einstufung einer Höhlenbärenpopulation her. Diese stammen interessanterweise fast zur Gänze von den Metatarsalia. Besonders gut geeignet sind dabei der K-Index des Metatarsale 2 und der Plumpeheitsindex des Metatarsale 5, sowie der K-Index des Metacarpale 2.

6.11. Zusammenfassung der Ergebnisse

Die Entwicklung der Metapodien erfolgt innerhalb der Höhlenbärengruppe sehr uneinheitlich. Es ist zwar immer eine Tendenz zu einer Vergrößerung resp. Verplumpfung zu beobachten, doch gibt es immer wieder Ausnahmen, die die Interpretation der Befunde verkomplizieren. Um dem Ziel einer biostratigraphischen Verwertbarkeit näher zu kommen, wird es nötig sein, sich auf spezielle Maße besonders aussagekräftiger Knochenelemente zu konzentrieren.

Die Metapodien von *U. deningeri* und *U. spelaeus* unterscheiden sich dimensionell um ca. 10 %. Die Deningerbären aus der Repolusthöhle sind kleiner als die aus Hundsheim, und zwar um bis zu 20 %.

Die weitere Entwicklung der Metapodien soll nun, in zwei Teile untergliedert, besprochen werden. Nicht nur der Übersichtlichkeit halber, sondern v.a. deshalb, weil die Metacarpalia und die Metatarsalia sich zu je einer funktionellen Einheit zusammenfügen, nämlich Metacarpus und

Metatarsus. Diese funktionellen Einheiten werden in erster Linie durch einen komplexen Bandapparat zusammengehalten, und erst in zweiter Linie durch Muskelmassen, die vorwiegend auf der Plantarseite situiert sind. Es ist daher sinnvoll und notwendig, eine Entwicklung nicht nur auf der Ebene des einzelnen Knochenelements nachzu vollziehen, sondern es ist besonders wichtig, dies auch auf der nächsthöheren Ebene zu tun.

6.11.1. Metacarpus

Die Summe der Metacarpalia, also die daraus resultierende, übergeordnete funktionelle Einheit, wird als Metacarpus bezeichnet.

An der proximalen Plantarseite werden die Metacarpalia einerseits durch die Ligg. metacarpalia palmaria, und andererseits durch die Ligg. carpometacarpalia mit der distalen Handwurzelreihe verbunden. Zusätzlich dazu verfügt die Basis des Metacarpale 5 über eine eigene Anbindung an die Sehne des M. flexor carpi ulnaris, das sog. Lig. pisometacarpale. Die Verbindung mit den Beugersehnen erfolgt durch das Retinaculum flexorum, das im Canalis carpi Platz findet. Zusätzlich werden die Metacarpalia und die umgebende Tiefenmuskulatur durch die verbreiterte Flächensehne des M. palmaris long., der Aponeurosis palmaris und deren Querzüge, die Fasciculi transversi, zusammengebunden.

Auf der Distalseite werden die Metacarpalia v.a. durch das Lig. metacarpale transversum profundum zusammen gehalten. Die Verbindung zu den Grundphalangen, die Articulationes metacarpophalangeales, werden durch die Ligg. palmaria und Ligg. collateralia geschaffen.

Auf der proximalen Dorsalseite werden die Metacarpalia durch kurze, straffe Bänder zusammengehalten: die Ligg. metacarpalia interossea, die intrakapsulär zwischen den Ligg. metacarpalia dorsalia und palmaria liegen. Die Verbindung mit der distalen Handwurzelreihe erfolgt über die Ligg. carpometacarpalia dorsalia.

Dieser einigermaßen komplexe Band- und Sehnenapparat verbindet die Metacarpalia und macht sie zu einer funktionellen Einheit im übergeordneten Verband der Manus.

Der Metacarpus dominiert in der Höhlenbärengruppe über den Metatarsus. Diese Größendifferenz ist bereits mit freiem Auge sichtbar und liegt in einem Bereich zwischen 2% und 5%. Der Grund dafür ist wohl in der generellen Dominanz der Vorder- über die Hinterextremität begründet, ein Phänomen, das seit langem als „Überbauung“ bezeichnet wird.

Um nun etwas über die dimensionellen Veränderungen der Mittelhand im Lauf der Zeit herauszufinden, wurde über die standardisierten Werte der Metacarpalia nach verschiedenen Gesichtspunkten gemittelt. Dabei hat sich folgendes gezeigt:

Wie man in Abb. 46 unschwer erkennen kann, gibt es eine mehr oder weniger kontinuierliche Weiterentwicklung des Metacarpus. Dieses Bild wird durch einen geringgradigen Einbruch bei den Werten der Windener Bärenhöhle getrübt, sowie durch die Verhältnismehrkehrs bei den Relationen zwischen den Populationen aus der

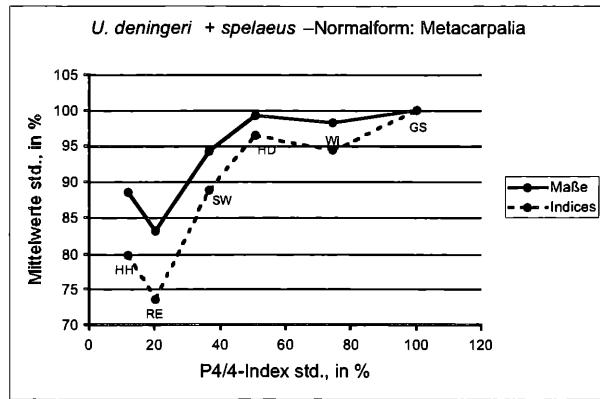


Abbildung 46: Entwicklung der gemittelten Maße und Indices des Metacarpus. HH – Hundsheim, RE – Repolusthöhle, SW – Schwabenreithhöhle, HD – Herdengelhöhle, WI – Windener Bärenhöhle, GS – Gamssulzenhöhle, std. – standardisiert. Man beachte v.a. den Abfall von der älteren Hundsheimer zur jüngeren Population der Repolusthöhle sowie den kleinen Einbruch bei der Windener Bärenhöhle. Auch hier zeigt sich die Sonderstellung der Deningerbären aus der Repolusthöhle, die durch ihre geringen Dimensionen auffallen.

Hundsheimer Spalte und der Repolusthöhle. Hier sind die deutlich älteren Bären aus der Hundsheimer Spalte um etwa 6 % größer als die der Repolusthöhle. Diese Differenz lässt sich aber nicht durch eine deutlich unterschiedliche Höhenlage erklären, da auch die Repolusthöhle nur in submontaner Lage liegt. Die nächste, naheliegende Erklärung für dieses Phänomen könnte aus der Paläoklimatologie hergeleitet werden. Da es zur Zeit der Aktivität der Hundsheimer Spalte als Fossilfalle deutlich wärmer als heute gewesen sein muß – die besten Beweise dafür liefert ja die Zusammensetzung der Fauna – könnte man vermuten, daß auch die *U. deningeri* aus der Hundsheimer Spalte größere Dimensionen erreichen konnten, als dies für die Deningerbären der Repolusthöhle nach

der Temperaturabsenkung je möglich gewesen wäre. Dieser Erklärungsansatz muß aber erst noch geprüft werden. Überraschend ist auch, daß die Bärenpopulation der Conturineshöhle um so vieles plumper ist, als man aufgrund der Altersstellung hätte vermuten können. Das nächste überraschende Faktum ist die vergleichsweise schlanke Ausbildung der Metacarpalia aus der Windener Bärenhöhle. Dies dürfte dadurch bedingt sein, daß die Bären aus dieser Fundstelle bei der größten Länge fast immer im obersten Bereich der Verteilung liegen oder aber ganz zu oberst, siehe auch Abb. 38. Wenn dabei, was der Fall ist, die distale Epicondylenbreite etwas hinten bleibt, führt das zu schlankeren Metapodien. Es dürfte sich in diesem Fall um eine Anpassung an das offene und relativ flache Gelände handeln – mit einem Wort – um eine Anpassung an eine mobilere Lebensweise.

Interessant ist auch die Entwicklung des K-Index, die einen ähnlichen Verlauf nimmt wie die des Plumpheitsindex. Zwei Dinge fallen dabei besonders auf: das sind einerseits die besonders hohen Werte der Herdengelhöhle, die fast an die der Gamssulzenhöhle heranreichen und andererseits die Conturineshöhle, die wie der Augenschein zeigt, stark nach unten herausfällt. Wenn man in Rechnung stellt, daß die Conturinesbären zumeist nur sehr geringe Längen erreichen, so fällt auf, daß die proximalen Maße in noch stärkerem Maße reduziert worden sein müssen. Dadurch wurde diesen Bären unter Umständen eine etwas größere Bewegungsfreiheit im Bereich der Manus ermöglicht, was im hochalpinen Gelände einen selektiven Vorteil darstellen könnte. Daneben ist bei der fast deningeroiden Größe der Bären aus der Conturineshöhle auch keine große Gelenkfläche vonnöten, die ein besonders großes Gewicht tragen hätte können.

Die Entwicklung des Plumpheitsindex im Diagramm gegen die Zeit aufgetragen (siehe Abb. 37) veranschaulicht die Beschleunigung der Evolutionsgeschwindigkeit im Lauf der Zeit. Die starke Abweichung der Bären aus der Herdengelhöhle ist zu einem gewissen Grad auch auf den Umstand zurückzuführen, daß das Material aus dieser

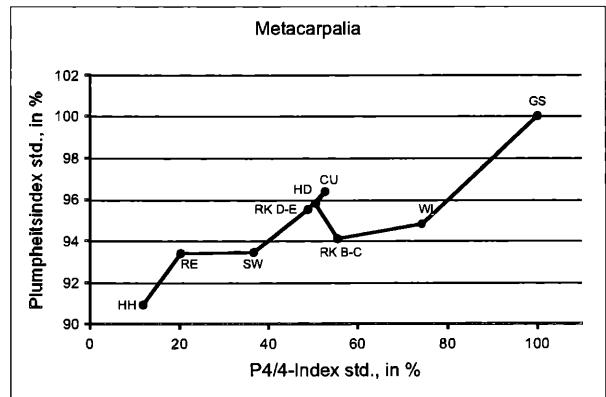
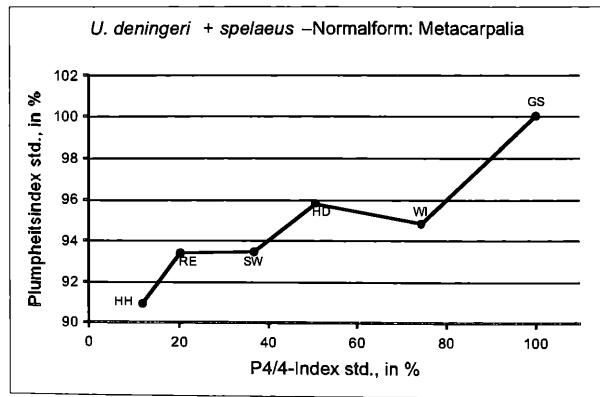


Abbildung 47: Entwicklung des mittleren Plumpheitsindex des Metacarpus für *Ursus deningeri* und die Normalform von *Ursus spelaeus* (links) und für sämtliche Fundstellen (rechts). HH – Hundsheim, RE – Repolusthöhle, SW – Schwabenreithhöhle, RK D-E – Ramesch-Knochenhöhle (basale Schichten), HD – Herdengelhöhle, CU – Conturineshöhle, RK B-C – Ramesch-Knochenhöhle (obere Schichten), WI – Windener Bärenhöhle, GS – Gamssulzenhöhle, std. – standardisiert. Man beachte den Anstieg des Plumpheitsindex von der Hundsheimer Spalte zur Repolusthöhle. Interessant auch der Abfall der Werte bei der Windener Bärenhöhle (links) und die Positionen der hochalpinen Faunen (rechts).

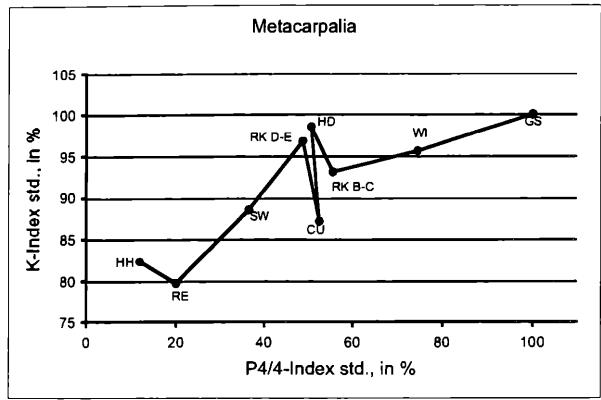
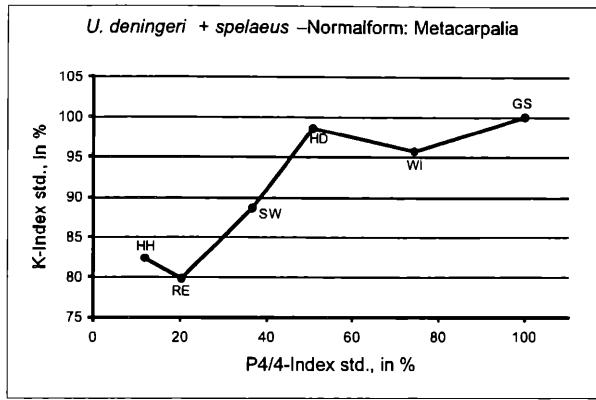


Abbildung 48: Entwicklung des mittleren K-Index des Metacarpus für *Ursus deningeri* und die Normalform von *Ursus spelaeus* (links) und für sämtliche Fundstellen (rechts). HH – Hundshheim, RE – Repolusthöhle, SW – Schwabenreithhöhle, RK D-E – Ramesch–Knochenhöhle (basale Schichten), HD – Herdengelhöhle, CU – Conturineshöhle, RK B-C – Ramesch–Knochenhöhle (obere Schichten), WI – Windener Bärenhöhle, GS – Gamssulzenhöhle, std. – standardisiert. Man beachte den der Deperet'schen Regel zuwiderlaufenden Abfall des K-Index von der Hundsheimer Spalte zur Repolusthöhle. Interessant auch der Abfall der Werte bei der Windener Bärenhöhle (links) und die Positionen der hochalpinen Faunen (rechts).

Höhle nicht ausreicht um sich auf zwei, oder noch besser auf drei Einheiten aufteilen zu lassen. Das ergäbe nämlich eine zeitliche Splitting, von der bei dem großen zeitlichen Umfang dieses Profiles bessere, d.h. der Theorie konformere Ergebnisse zu erwarten wären. Besonders stark fällt dann der Sprung von der Windener Bärenhöhle zur Gamssulzenhöhle aus.

Eine bei weitem weniger gut verständliche Entwicklung zeigt die größte Länge (siehe Abb. 38). Sowohl im Auftrag gegen den P4/4-Index als auch gegen das radiometrische Alter in ka b.p. zeigt sich eine recht sprunghafte Evolution. Während der Plumpeitsindex von Hundsheimer Spalte zur Repolusthöhle hin zunimmt, zeigt sich bei der größten Länge das umgekehrte Phänomen; die Abnahme beträgt ca. 8 %. Auch bei diesem Maß fällt die Population der Conturineshöhle mit einem sehr geringen Wert heraus und erreicht einen Wert noch unter dem Niveau der Hundsheimer Spalte. Bei den beiden Ramesch

Niveaus sieht man sowohl bei der größten Länge als auch beim Plumpeitsindex eine merkbare Abnahme der Werte von der unteren zur oberen Einheit hin, was der Regel von der Größenzunahme einer Art im Laufe ihrer Evolution widerspricht. Da es ja zu keiner Umkehrung der Evolution kommen kann, handelt es sich wohl um eine Anpassung an geänderte Umweltbedingungen, die zu einer Größenreduktion geführt hat.

Die längsten Metacarpalia stammen, wie bereits erwähnt, aus der Windener Bärenhöhle. Aber auch die Bärenpopulationen aus der Schwabenreithhöhle, der tieferen Einheit der Ramesch–Knochenhöhle und der Herdengelhöhle übertreffen den Standard Gamssulzenhöhle deutlich. Die Entwicklung der größten Länge folgt also nicht direkt einem zeitlichen Schema, sondern dürfte von anderen ökologischen Einflüssen abhängen.

Für diese eine entsprechende Erklärung zu finden war bislang nicht möglich, da auch eine Korrelation mit der

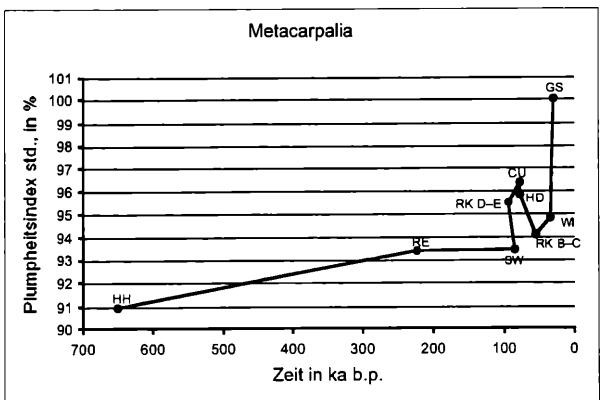
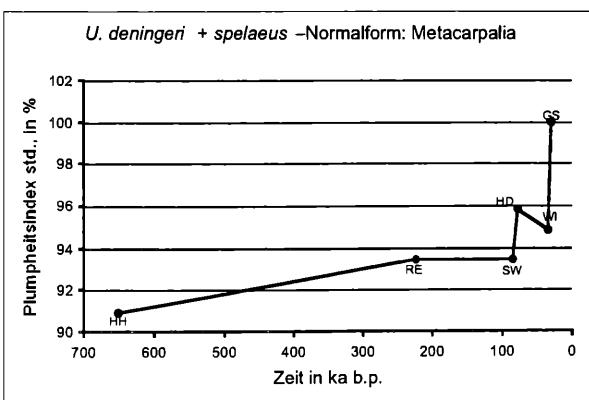


Abbildung 49: Entwicklung des mittleren Plumpeitsindex des Metacarpus für *Ursus deningeri* und die Normalform von *Ursus spelaeus* (links) und für sämtliche Fundstellen (rechts). HH – Hundshheim, RE – Repolusthöhle, SW – Schwabenreithhöhle, RK D-E – Ramesch–Knochenhöhle (basale Schichten), HD – Herdengelhöhle, CU – Conturineshöhle, RK B-C – Ramesch–Knochenhöhle (obere Schichten), WI – Windener Bärenhöhle, GS – Gamssulzenhöhle, std. – standardisiert. Man beachte den der Theorie gemäß Anstieg des Plumpeitsindex von der Hundsheimer Spalte zur Repolusthöhle. Interessant auch der Abfall der Werte bei der Windener Bärenhöhle (links) und die Positionen der hochalpinen Faunen (rechts). Beachtenswert auch die große Plumpeitheit der HD.

Höhenlage der jeweiligen Fundstelle nicht zu erkennen ist.

6.11.2. Metatarsus

Die Summe der Metatarsalia, also die daraus resultierende, übergeordnete funktionelle Einheit wird als Metatarsus bezeichnet.

An der proximalen Plantarseite werden die Metatarsalia einerseits durch die Ligg. metatarsalia plantaria, und andererseits durch die Ligg. tarsi plantaria und Ligg. tarsometatarsalia plantaria mit der distalen Fußwurzelreihe verbunden. Zusätzlich dazu verfügt die Basis der Metatarsalia 2 und 5 über eine eigene Anbindung an den Tuber calcanei, das sog. Lig. plantare longum, welches das Längsgewölbe verspannt. Zusätzlich werden die Metatarsalia und die umgebende Tiefenmuskulatur durch eine derbe, sehnige Platte, ausgehend vom Tuber calcanei, der Aponeurosis plantaris, zusammengebunden.

Auf der Distalseite werden die Metacarpalia v.a. durch das Lig. metatarsale transversum superficiale, einem quer Faserzug in der Nähe der quer verlaufenden Plantaraponeurosen zusammengehalten. Die Verbindung zu den Grundphalangen, die Articulationes metatarsophalangeales, werden durch die Ligg. plantaria und Ligg. collateralia geschaffen.

Auf der proximalen Dorsalseite werden die Metacarpalia durch kurze, straffe Bänder zusammengehalten: die Ligg. metatarsalia interossea, die intrakapsulär zwischen den Ligg. metatarsalia dorsalia und plantaria liegen. Die Verbindung mit der distalen Handwurzelreihe erfolgt über die Ligg. tarsometatarsalia dorsalia.

Dieser einigermaßen komplexe Band- und Sehnenapparat verbindet die Metatarsalia und macht sie zu einer funktionellen Einheit im übergeordneten Verband Pes. Wie bereits erwähnt, ist aufgrund der Überbauung der Pes dimensionell weniger stark entwickelt als die Manus. Um nun etwas über die Entwicklung des Metatarsus herauszufinden, ist es nötig, die gemittelten Werte der Metatarsalia im Streudiagramm zu betrachten, und so ihre Entwicklung nachzuvollziehen. Wie man aus der Abb. 40 ersehen kann, unterscheidet sich der Evolutionsmodus der Maße von denen der Indices. Während die Indices immer mehr ansteigen – bis auf die Ausnahme der Windener Bärenhöhle – zeigen die Maße ein sprunghafes Ansteigen und Abfallen der Werte. Sie unterscheiden sich insofern von den Metacarpalia, wo sich Maße und Indices einigermaßen parallel entwickeln.

Wie bereits beim Metacarpus besprochen, ist auch hier die recht große mittlere Differenz zwischen der *deningeri*-Population der Hundsheimer Spalte und der aus der Repolusthöhle gut zu beobachten. Die Differenz beträgt bei den Maßen etwa 4 % und bei den Indices in etwa 7 %. Obwohl die Maße der Bären der Windener Bärenhöhle im Mittel größer werden, zeigt sich bei den gemittelten

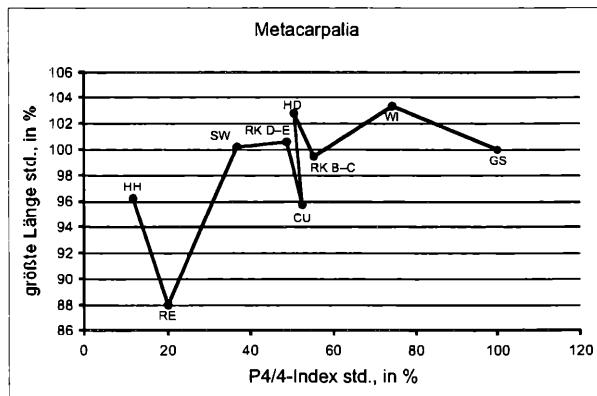
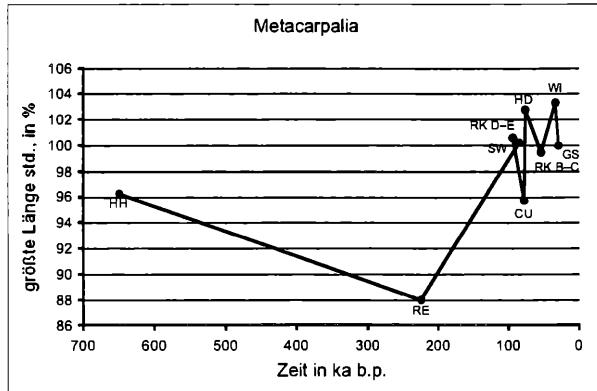


Abbildung 50: Entwicklung der mittleren größten Länge des Metacarpus für sämtliche Fundstellen, oben: aufgetragen gegen ka b.p. und unten: aufgetragen gegen den standardisierten P4/4-Index. HH – Hundsheim, RE – Repolusthöhle, SW – Schwabenreithhöhle, RK D-E – Ramesch-Knochenhöhle (basale Schichten), HD – Herdengelhöhle, CU – Conturines-höhle, RK B-C – Ramesch-Knochenhöhle (obere Schichten), WI – Windener Bärenhöhle, GS – Gamssulzenhöhle, std. – standarisert. Man beachte die sprunghaften Änderungen der größten Länge im Lauf der Zeit (oben) und das etwas weniger regellose Bild im Auftrag gegen den P4/4-Index, wo der Einbruch bei der Conturineshöhle besonders schön zur Geltung kommt.

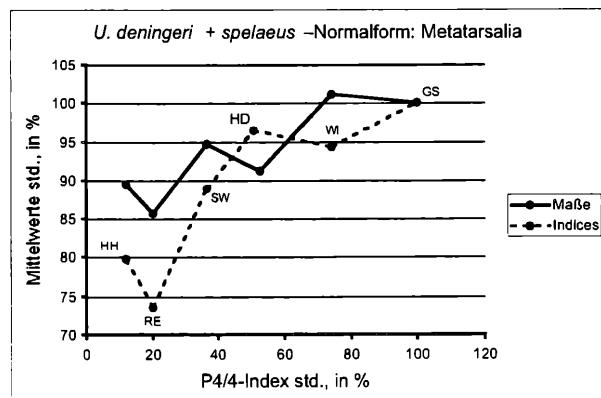


Abbildung 51: Entwicklung der gemittelten Maße und Indices des Metacarpus. HH – Hundsheim, RE – Repolusthöhle, SW – Schwabenreithhöhle, RK D-E – Ramesch-Knochenhöhle (basale Schichten), HD – Herdengelhöhle, CU – Conturines-höhle, RK B-C – Ramesch-Knochenhöhle (obere Schichten), WI – Windener Bärenhöhle, GS – Gamssulzenhöhle, std. – standarisert. Man beachte v.a. den Abfall von der älteren Hundsheimer zur jüngeren Population der Repolusthöhle sowie den kleinen Einbruch der Indices bei der Windener Bärenhöhle.

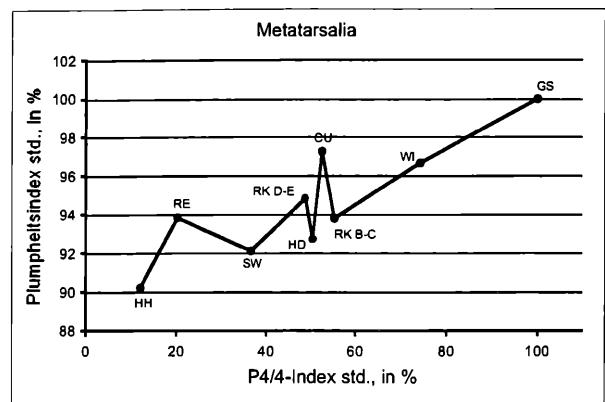
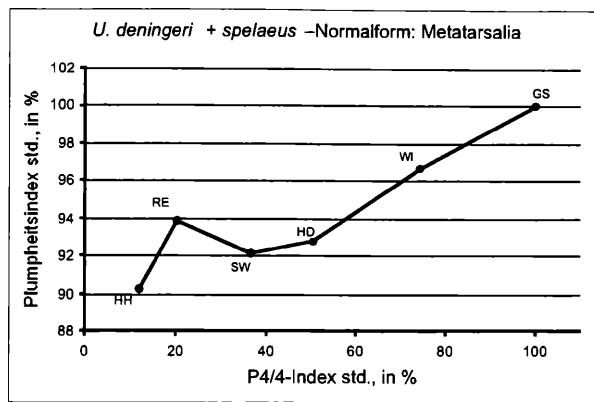


Abbildung 52: Entwicklung des mittleren Plumphheitsindex des Metatarsus für *Ursus deningeri* und die Normalform von *Ursus spelaeus* (links) und für sämtliche Fundstellen (rechts). HH – Hundsheim, RE – Repolusthöhle, SW – Schwabenreithöhle, RK D–E – Ramesch–Knochenhöhle (basale Schichten), HD – Herdengelhöhle, CU – Conturineshöhle, RK B–C – Ramesch–Knochenhöhle (obere Schichten), WI – Windener Bärenhöhle, GS – Gamssulzenhöhle, std. – standardisiert. Man beachte den Anstieg des Plumphheitsindex von der Hundsheimer Spalte zur Repolusthöhle. Interessant auch der Abfall der Werte bei der Windener Bärenhöhle (links) und die Positionen der hochalpinen Faunen (rechts). Beachtenswert auch die große Plumphheit der HD.

Indices der Metatarsalia eine Abnahme. Diese Abnahme ist durch die starke Zunahme der größten Länge bedingt, die, bei durchaus großen Dimensionen, zu einer recht schlanken Bauweise führt. Es ist interessant, daß auch die Metatarsalia der Braunbären aus der Windener Bärenhöhle diese Tendenz zu einem starken Längenwachstum zeigen, was sich darin widerspiegelt, daß die größte Länge kaum von denen der Höhlenbären unterschieden sind. Um die beiden Bärenarten zu trennen, muß man sehr genau auf die Proportionierung der Metapodien achten, da die größte Länge keinen Hinweis liefert. Die zweite Möglichkeit besteht darin, die Plumphheitsindices zu berechnen und sie damit zu unterscheiden. Um hier keine Fehlbestimmungen zu erhalten, muß man auch immer die Feinmorphologie der Diaphyse mit einbeziehen, da die Ausprägung der distalen und v.a. der proximalen Gelenk-

flächen in der Höhlenbärengruppe zu variabel ist, um eine sichere Differentialdiagnose zu erhalten.

Die Entwicklung des Plumphheitsindex gestaltet sich bei den Metatarsalia etwas anders als bei den Metacarpalia. Wenn man den linken Teil von Abb. 41 betrachtet, fällt einem auf, daß eine lineare Entwicklung vorliegt, aus der lediglich die Repolusthöhle nach oben hin ausreißt. Wenn man diesen Trend mit dem rechten Teil von Abb. 41 vergleicht, wird augenscheinlich, daß auch die Conturineshöhle diesem Trend zu höheren Plumphheitsindices folgt. Auch Ramesch D–E liegt etwas höher, während Ramesch B–C nur das Niveau der normalen Höhlenbären erreicht. Interessant ist auch, daß die Herdengelhöhle hier die Position einnimmt, die man ihr – bei Annahme einer Durchschnittspopulation aus dem ganzen Profil – zubilligen würde. Anders verhält sich die Population der Herdengel-

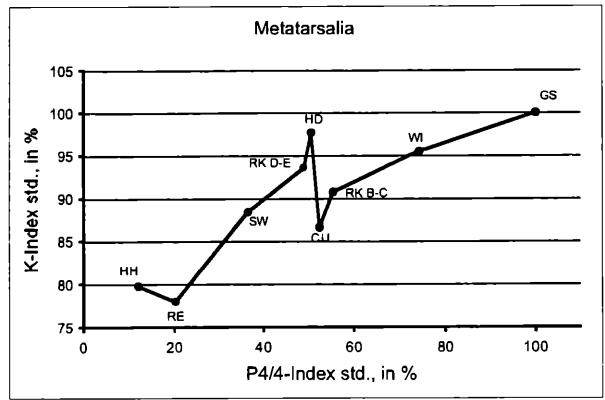
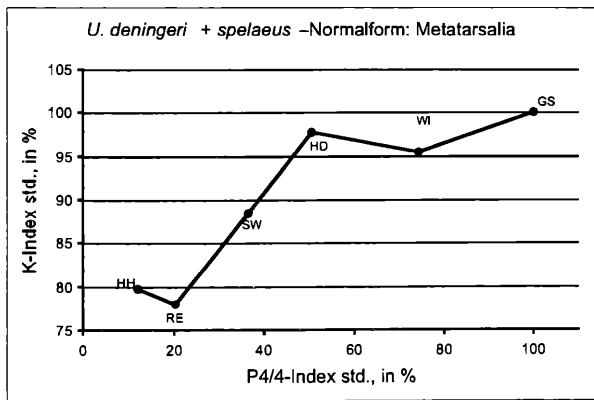


Abbildung 53: Entwicklung des mittleren K–Index des Metatarsus für *Ursus deningeri* und die Normalform von *Ursus spelaeus* (links) und für sämtliche Fundstellen (rechts). HH – Hundsheim, RE – Repolusthöhle, SW – Schwabenreithöhle, RK D–E – Ramesch–Knochenhöhle (basale Schichten), HD – Herdengelhöhle, CU – Conturineshöhle, RK B–C – Ramesch–Knochenhöhle (obere Schichten), WI – Windener Bärenhöhle, GS – Gamssulzenhöhle, std. – standardisiert. Man beachte den Anstieg des Plumphheitsindex von der Hundsheimer Spalte zur Repolusthöhle. Interessant auch der Abfall der Werte bei der Windener Bärenhöhle (links) und die Positionen der hochalpinen Faunen (rechts). Beachtenswert auch die große Plumphheit der HD.

höhle beim K–Index (siehe Abb. 42), wo sie, wie bei vielen Parametern, über dem zu erwartenden Durchschnitt liegt. Die Entwicklung des K–Index (Abb. 42 links) verläuft von der Hundsheimer Spalte abfallend zur Repolusthöhle hin, gefolgt von einem steilen linearen Anstieg über die Schwabenreithöhle zur Herdengelhöhle. Dann fällt der K–Index zur Windener Bärenhöhle hin ab, um wiederum zum höchsten Niveau, dem der Gamssulzenhöhle, hin anzusteigen.

Unter Berücksichtigung sämtlicher Faunen ändert sich das Bild ein wenig: einerseits gibt es den starken Abfall von der Herdengelhöhle zur Conturineshöhle hin, die noch unter dem Schwabenreith–Niveau zu finden ist, und andererseits ist da wieder ein deutlicher Rückschritt vom tieferen zum höheren Abschnitt des Ramesch–Profiles zu beobachten (siehe Abb. 42, rechts). Damit entsprechen die Gegebenheiten des Metatarsus in etwa denen des

Metacarpus. Von besonderer Sprunghaftigkeit ist die Entwicklung der größten Länge geprägt, siehe Abb. 43. Dieses Maß ist bereits beim Material der Hundsheimer Spalte gut entwickelt und erreicht bereits spelaeoide Dimensionen. Es kommt wieder der Rückschritt zum Material der Repolusthöhle hin, das den Tiefpunkt darstellt. Es folgt ein starker Anstieg zu Ramesch D–E und Schwabenreithöhle, die außer der Windener Bärenhöhle alle anderen Fundstellen zu übertreffen vermögen. Ungewöhnlich ist auch, daß sich die Herdengelhöhle auf demselben Niveau befindet wie die Population der Hundsheimer Spalte, die Conturinesbären haben wieder eine Position zwischen den beiden *deningeri*–Populationen eingenommen. Die weitaus größten Metatarsalia stammen jedoch aus der Windener Bärenhöhle, die den Standard Gamssulzenhöhle um gute 5 % übertreffen. Die Darstellung mit der Zeitachse in ka b.p. (siehe Abb. 43, oben) verdeutlicht

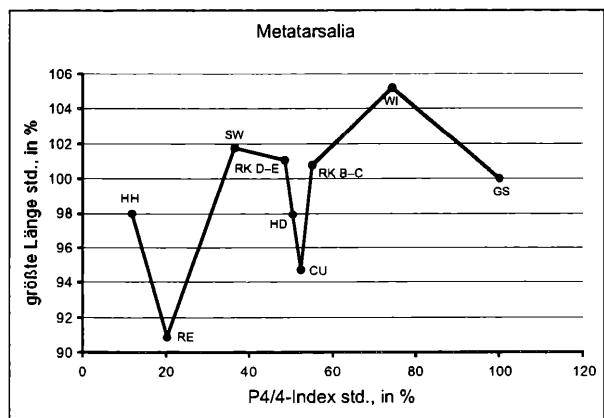
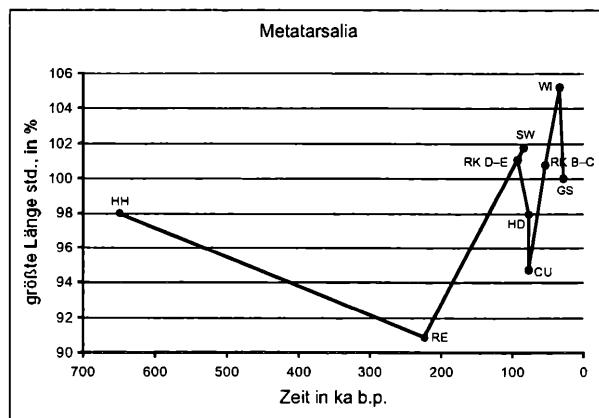


Abbildung 54: Entwicklung der mittleren größten Länge des Metacarpus für sämtliche Fundstellen, oben: aufgetragen gegen das radiometrische Alter in ka b.p. und rechts: aufgetragen gegen den standardisierten P4/4–Index. HH – Hundsheim, RE – Repolusthöhle, SW – Schwabenreithöhle, RK D–E – Ramesch–Knochenhöhle (basale Schichten), HD – Herdengelhöhle, CU – Conturineshöhle, RK B–C – Ramesch–Knochenhöhle (obere Schichten), WI – Windener Bärenhöhle, GS – Gamssulzenhöhle, std. – standardisiert. Man beachte die sprunghaften Änderungen der größten Länge im Lauf der Zeit (links) und das etwas weniger regellose Bild im Auftrag gegen den P4/4–Index, wo der Einbruch bei der Conturineshöhle besonders schön zur Geltung kommt.

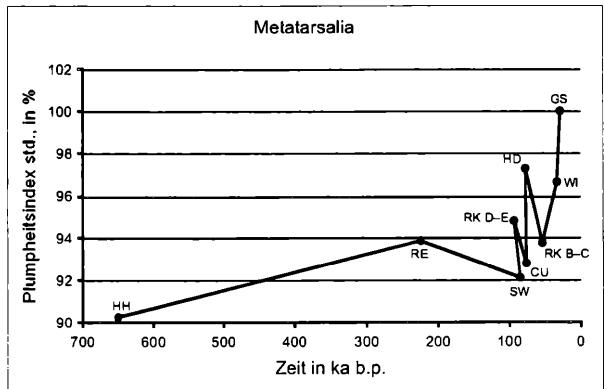
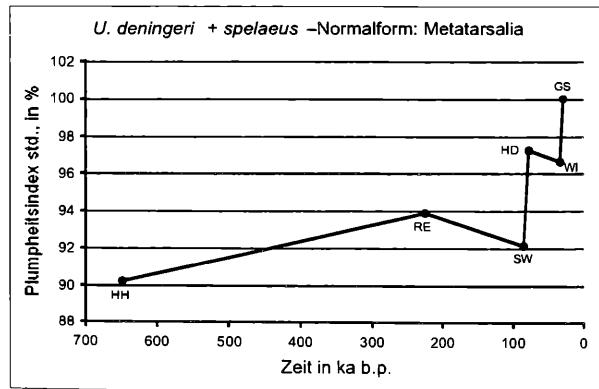


Abbildung 55: Entwicklung des mittleren Plumphheitsindex des Metacarpus für *Ursus deningeri* und die Normalform von *Ursus spelaeus* (links) und für sämtliche Fundstellen (rechts). HH – Hundsheim, RE – Repolusthöhle, SW – Schwabenreithöhle, RK D–E – Ramesch–Knochenhöhle (basale Schichten), HD – Herdengelhöhle, CU – Conturineshöhle, RK B–C – Ramesch–Knochenhöhle (obere Schichten), WI – Windener Bärenhöhle, GS – Gamssulzenhöhle, std. – standardisiert. Man beachte den Anstieg des Plumphheitsindex von der Hundsheimer Spalte zur Repolusthöhle. Interessant auch der Abfall der Werte bei der Windener Bärenhöhle (links) und die Positionen der hochalpinen Faunen (rechts). Beachtenswert auch die große Plumphheit der HD.

besonders gut die äußerst uneinheitliche, ja sprunghafte Entwicklung der größten Länge v.a. im jüngeren Bereich der Verteilung.

Auch der Plumpheitsindex zeigt beim Metatarsus eine sehr sprunghafte Entwicklung, wobei im Bereich von 250 ka b.p. und jünger ein treppenartiger Anstieg mit mehr oder weniger kleinen Rückschritten festzustellen ist, siehe Abb. 44, links. Auffällig ist, daß die Bären der Repolusthöhle plumper Metatarsalia haben als die der Schwabenreithöhle.

Aufgetragen gegen das absolute Alter zeigt sich, daß auch die Entwicklung des Plumpheitsindex eine sehr wechselvolle Geschichte ist. Die Bären der Conturineshöhle sind nur ein wenig plumper als die aus der Schwabenreithöhle. Die Entwicklung des Metatarsus läßt in dieser Form keine Einstufung in biostratigraphischer Hinsicht erwarten, da die mannigfältigen Überschneidungen eine eindeutige Zuordnung nahezu unmöglich machen. Dies gilt für den Plumpheitsindex. Etwas besser ist die Situation beim K-Index, der sich doch etwas regelhafter entwickelt und nicht ganz so viele Überschneidungen aufweist.

7. Entwicklung von Metacarpus und Metatarsus

Im nun folgenden Abschnitt soll eine zusammenfassende Beschreibung der Entwicklung der Metapodien erfolgen. Dazu wurden die verschiedenen Werte von Metacarpus und Metatarsus gemittelt.

Bereits bei den ältesten, d.h. bei den *deningeri*-Faunen, findet man beträchtliche Unterschiede bei den Dimensionen. Das ältere Material aus Hundsheim, ursprünglich als *Ursus deningeri hundsheimensis* beschrieben, ist bereits deutlich größer und gleicht viel eher einem echten Höhlenbären als etwa die aus der Repolusthöhle beschriebene *deningeri*-Form, die von MOTTL, M. (1964) den Namen *U. spelaeus deningeroides* MOTTL 1964 erhalten hat. Die Ergebnisse von Rabeder bezüglich der systematischen Stellung der Deningerbären aus der Repolusthöhle konnten mittlerweile von TEMMEL, H (1996) bestätigt werden.

Der dimensionelle Unterschied bei den Metapodien zwischen den beiden *deningeri*-Faunen ist so groß, daß man an einer Aufrechterhaltung der unterartlichen Identität zweifeln muß, siehe Abb. 56. Es wird daher vorgeschlagen, den Bären der Repolusthöhle, den Angaben von TEMMEL, H. (1996) folgend, artlich als *Ursus deningeri* anzusprechen. Darüber hinausgehend scheint es sinnvoll, ihn wegen seiner deutlich kleineren Maße subspezifisch als *U. deningeri „deningeroides“* von den übrigen *deningeri*-Formen abzutrennen. Die Bären der Hundsheimer Spalte hingegen sollten als *U. deningeri* bezeichnet werden. Ich schlage daher vor, die aus der Repolusthöhle stammenden Bären, die dem Schädel- und Zahnbau nach als *Ursus deningeri* einzustufen sind, v.a. wegen der dimensionellen Differenzen, unterartlich von dem aus der Hundsheimer Spalte stammenden *Ursus deningeri* abzutrennen und, in Anlehnung an den alten Begriff

Mottl's, als *Ursus deningeri „deningeroides“* zu bezeichnen.

Auch bei der Zusammenfassung aller Ergebnisse bleibt das bereits von der Besprechung von Metacarpus und Metatarsus bekannte Bild bestehen: Wie aus Abb. 57 ersichtlich, steigen Plumpheitsindex und K-Index recht kontinuierlich an, durchbrochen nur von der Abweichung der Conturineshöhle und von der Herdengelhöhle. Wie schon in den vorigen Abschnitten dargestellt, präsentiert sich auch hier ein Absinken des K-Index, während der Plumpheitsindex ansteigt.

Noch deutlicher ist die Kurve, die in Abb. 58 wiedergegeben ist und die Entwicklung der kleinsten Diaphysenfläche zeigt. Besonders gut zu sehen ist der starke Abfall der kleinsten Diaphysenfläche der Bären aus der Conturineshöhle und die nach oben weisende Zacke der Herdengelhöhle. Die Normalform des Höhlenbären und der Deningerbär der Repolusthöhle zeigen bei der Entwicklung der kleinsten Diaphysenfläche eine parabelähnliche Kurve (siehe auch Abb. 48), aus der die alpine Kleinform sensu Ehrenberg nur z.T. ausschert, da beispielsweise Ramesch D-E durchaus auf der gedachten Kurve zu liegen kommt. Ramesch B-C würde ein wenig nach unten herausfallen, die Conturineshöhle jedoch zur Gänze. Letzteres gilt auch für die Bären der Hundsheimer Spalte. Anhand dieser Kurven wäre es durchaus denkbar, den Versuch einer biostratigraphischen Einstufung einer Höhlenbärenfauna vorzunehmen.

Man kann die zusammengefaßten Maße der Metapodien aber auch zu einer Gruppierung der Bärenfaunen heranziehen, wie das in den Abb. 60 und 61 ersichtlich ist. Besonders schön trennen sich *U. deningeri* und *U. spelaeus* in Abb. 60, wo der K-Index gegen das radiometrische Alter der Fundstellen aufgetragen ist. Es ergeben sich zwei Gruppen, deren eine etwa bei 80 % liegt und die Deningerbären repräsentiert; die andere umfaßt die Höhlenbärenfaunen inklusive der Conturineshöhle. Eine eigene Position bezieht *U. arctos priscus* aus der Windener Bärenhöhle.

Ein durchaus ähnliches Bild ergibt sich auch, wenn man anhand des Plumpheitsindex oder der kleinsten Diaphysenfläche trennt, siehe dazu Abb. 61. Es gibt immer die Gruppe der Höhlenbären und die der Deningerbären, Conturineshöhle und *U. a. priscus* stehen etwas abseits, wobei die Bären der Conturineshöhle den Höhlenbären näher stehen als den Deningerbären; *U. a. priscus* hingegen bezieht dabei immer unterschiedliche Positionen. Besonders deutlich wird die Andersartigkeit dieser Bären beim Plumpheitsindex, wo sie, bedingt durch die Schlankheit ihrer Metapodien, eine sehr tiefe Position einnehmen. Hinsichtlich der kleinsten Diaphysenfläche liegt *U. arctos priscus* zwischen *U. spelaeus* und *U. deningeri*.

Die Unterschiede zwischen *U. spelaeus* und *U. arctos priscus* beschränken sich aber nicht auf die angeführten Maße, sondern umfassen, wie in Abb. 62 angegeben, alle Meßstrecken sämtlicher Metapodien.

Besonders auffällig ist dabei die größte Länge, denn es zeigt sich, daß die Werte im Bereich der Höhlenbären liegen und bei Metacarpale 2 und 5 sowie bei Metatarsale

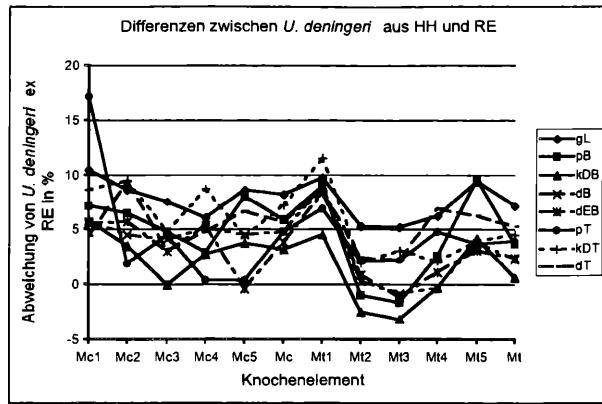


Abbildung 56: Vergleich von *Ursus deningeri „hundsheimensis“* aus der Hundsheimer Spalte und *Ursus deningeri „deningeroides“* aus der Repolusthöhle. Die Null-Linie markiert das Niveau der Bären aus der Repolusthöhle, Angaben in % von GS.

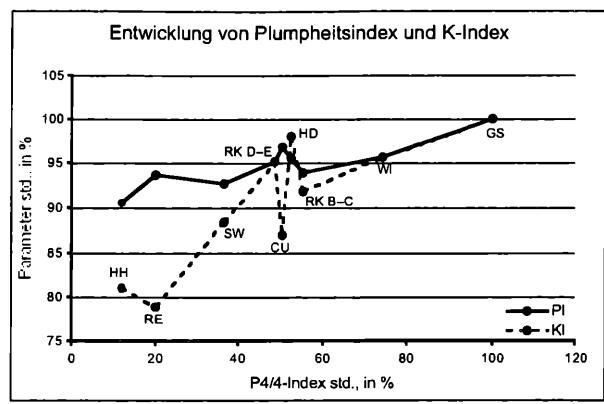


Abbildung 57: Entwicklung von Plumpheitsindex und K-Index für alle Fundstellen. HH – Hundsheim, RE – Repolusthöhle, SW – Schwabenreithöhle, RK D-E – Ramesch-Knochenhöhle (basale Schichten), HD – Herdengelhöhle, CU – Conturines-höhle, RK B-C – Ramesch-Knochenhöhle (obere Schichten), WI – Windener Bärenhöhle, GS – Gamssulzenhöhle, std. – standardisiert.

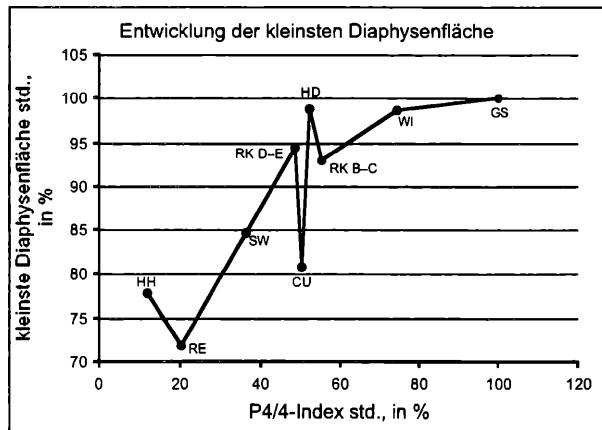


Abbildung 58: Entwicklung der kleinsten Diaphysenfläche für alle Fundstellen. HH – Hundsheim, RE – Repolusthöhle, SW – Schwabenreithöhle, RK D-E – Ramesch-Knochenhöhle (basale Schichten), HD – Herdengelhöhle, CU – Conturines-höhle, RK B-C – Ramesch-Knochenhöhle (obere Schichten), WI – Windener Bärenhöhle, GS – Gamssulzenhöhle, std. – standardisiert.

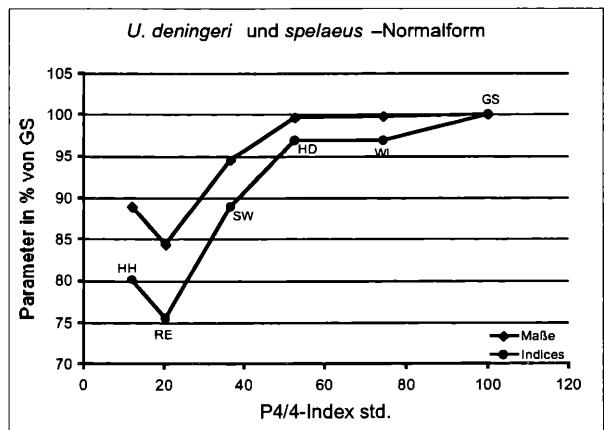


Abbildung 59: Entwicklung der Maße und Indices der Metapodien von *U. deningeri* und *U. spelaeus*, Normalform, aufgetragen gegen den P4/4-Index. Dabei zeigt sich ein Anstieg der Werte entlang einer nach oben hin abgeflachten Kurve. HH – Hundsheim, RE – Repolusthöhle, SW – Schwabenreithöhle, HD – Herdengelhöhle, WI – Windener Bärenhöhle, GS – Gamskulzenhöhle, std. – standardisiert.

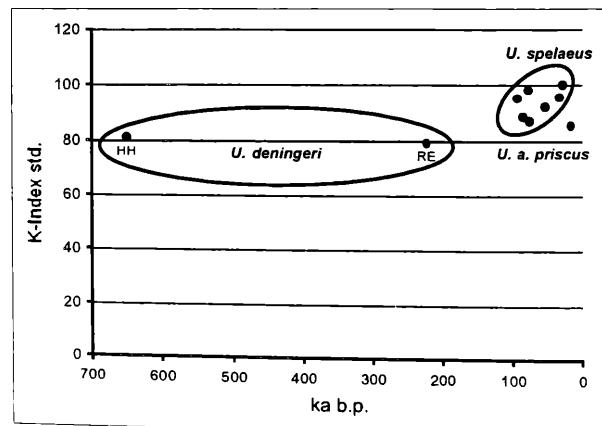


Abbildung 60: Entwicklung des über alle Metapodien gemittelten K-Index sämtlicher Faunen. Ganz deutlich sichtbar wird dabei die Trennung von *U. deningeri* und *U. spelaeus* anhand des K-Index, aufgetragen gegen das Alter der Populationen, wobei zwei separate Gruppen entstehen. Einen eigenen Platz nimmt auch *U. arctos priscus* ein. HH – Hundsheim, RE – Repolusthöhle, std. – standardisiert.

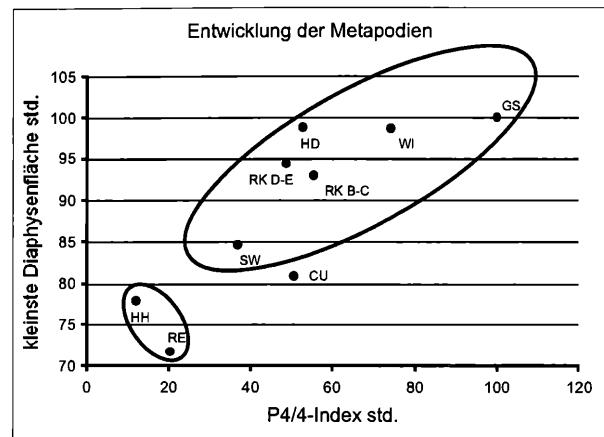
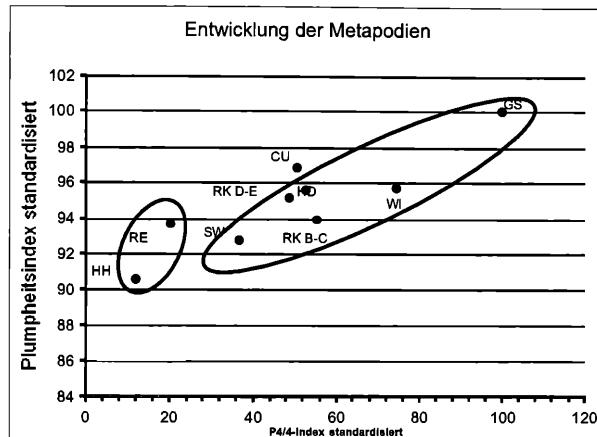


Abbildung 61: Entwicklung des über alle Metapodien gemittelten Plumfheitsindex (links) und der kleinsten Diaphysenfläche (rechts) sämtlicher Faunen. HH – Hundsheim, RE – Repolusthöhle, SW – Schwabenreithöhle, RK D-E – Ramesch–Knochenhöhle (basale Schichten), HD – Herdengelhöhle, CU – Conturineshöhle, RK B-C – Ramesch–Knochenhöhle (obere Schichten), WI – Windener Bärenhöhle, GS – Gamssulzenhöhle, std. – standardisiert.

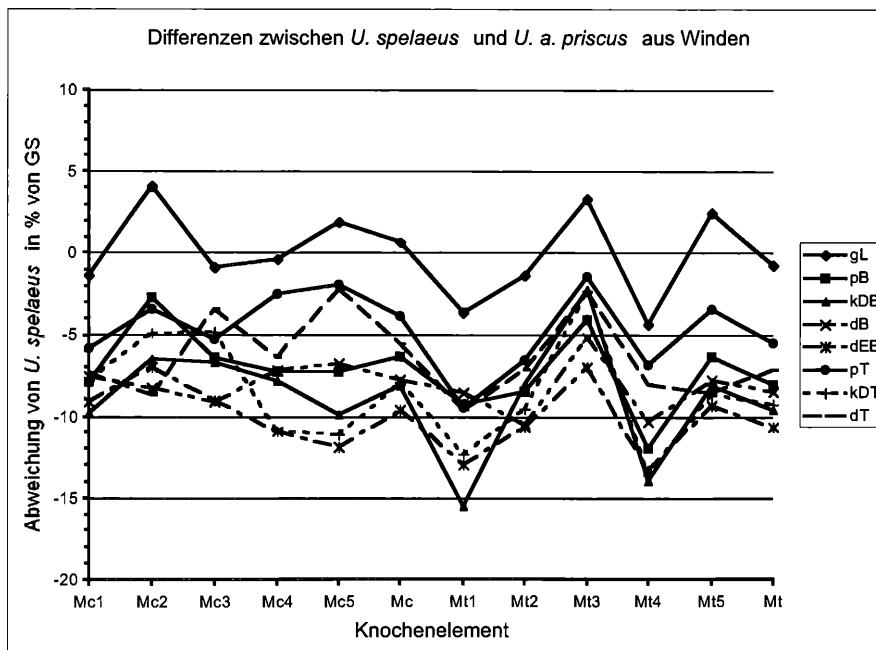


Abbildung 62: Vergleich von *Ursus spelaeus* und *Ursus arctos priscus* aus der Windener Bärenhöhle. Die Null-Linie markiert das Niveau von *U. spelaeus* aus der Windener Bärenhöhle, Angaben in % von GS. Es ist auffällig, daß die Länge von *U. arctos priscus* z.T. die der Höhlenbären übertrifft, während die übrigen Maße alle unter dem Niveau der Höhlenbären liegen.

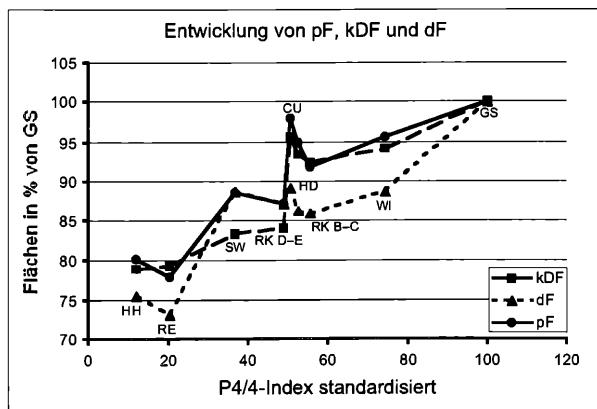


Abbildung 63: Vergleichende Übersicht über die Entwicklung der Flächenindizes von sämtlichen Bärenpopulationen. Dabei ergeben sich immer wieder Überkreuzungen, d.h. Verschiebungen in den Proportionen der Metapodien. Starke Änderungen gehen im Bereich Herdengelhöhle, Ramesch B–C und Windener Bärenhöhle vor sich. Abkürzungen: kDF – kleinste Diaphysenfläche, dF – distale Fläche, pF – proximale Fläche, HH – Hundsheim, RE – Repolusthöhle, SW – Schwabenreithöhle, RK D-E – Ramesch–Knochenhöhle (basale Schichten), HD – Herdengelhöhle, CU – Conturineshöhle, RK B-C – Ramesch–Knochenhöhle (obere Schichten), WI – Windener Bärenhöhle, GS – Gamssulzenhöhle.

3 und 5 die Werte der Höhlenären sogar noch übertrofen werden. Die übrigen Werte liegen alle deutlich unter dem Niveau der Höhlenären. Besonders groß ist das Metatarsale 2, weshalb der Mittelwert der Manus noch über dem der Gamssulzenhöhle liegt.

Besonders klein sind bei *U. arctos priscus* die Metatarsalia 1 und 4 ausgebildet. Die größte Abweichung ist bei der kleinsten Diaphysenbreite zu beobachten: sie beträgt etwas mehr als -15 % und bewegt sich damit in einer Größenordnung, die durchaus auch als Unterschied zwischen den *deningeri*-Formen aus der Hundsheimer Spalte und der Repolusthöhle vorkommt.

8. Allometrien

Unter allometrischem Wachstum versteht man die Proportionsänderung eines Merkmals im Verhältnis zu einem gewählten Maßstab, z.B. zur Körpergröße. Entscheidend dabei ist, daß sich das betrachtete Merkmal einigermaßen rasch an eine veränderte Lebensweise oder eine Funktionsänderung anpassen kann. In diesem Abschnitt soll die Veränderung der Verhältnisse, der Proportionen, von Mittelhand und Mittelfuß dargestellt werden. Es geht also darum, die mittleren Wachstumsverschiebungen der einzelnen Thanatocoenosen im Vergleich zu beschreiben.

8.1. Methode

Als Mittel dafür bieten sich wiederum Diagramme – Stabdiagramme – an, welche die einzelnen Strahlen nebeneinander darstellen und auf diese Weise einen Eindruck über die Proportionen von Metacarpus und Metatarsus der jeweils betrachteten Thanatocoenose vermitteln. Da es aus räumlichen Gründen leider nicht möglich ist, die Veränderungen aller Maße für sämtliche Fundstellen abzubilden, beschränke ich mich hier auf zwei wesentliche Parameter: die größte Länge und den Plumpheitsindex. Anhand dieser beiden Parameter soll ein kurzer Überblick über die Verhältnisse von Mittelhand und Mittelfuß der einzelnen Thanatocoenosen gegeben werden. Aus der Zusammenschau dieser Ergebnisse kann man dann einen Überblick über die Veränderungen im Lauf der Zeit erstellen, siehe dazu die Abb. 64 bis 72. Die Abb. 73 liefert zum Vergleich die Verhältnisse einiger rezenter Vertreter des Genus *Ursus*.

8.2. Beschreibung

Bevor nun näher auf die Stabdiagramme eingegangen werden soll, möchte ich noch auf die Abb. 63 hinweisen, die eine Übersicht über die Verschiebungen der Flächenindices im Lauf der Zeit gibt. Dabei ergeben sich besonders viele Veränderungen im Bereich von der Herdengelhöhle bis inklusive Ramesch B–C.

Wenn man nun die Abb. 64 bis 72 betrachtet, die als zusammenhängender Block gesetzt sind, fällt auf, daß die größten Längen der Metacarpalia immer ein ähnliches

Bild ergeben, das eine recht kontinuierliche Abnahme der Länge vom fünften bis zum ersten Strahl zeigt. Das gilt für alle Fundstellen, die hier bearbeitet werden. Ein vergleichbar stabiles Bild bieten auch die größten Längen der Metatarsalia. Es ist jedoch so, daß der Grad der Längenabnahme vom fünften zum ersten Strahl hin stärker variiert, als das bei den Metacarpalia der Fall ist. Eine weitergehende Steigerung in der Variation findet sich bei Betrachtung des Plumpheitsindex. Die Plumpheitsindices der Metacarpalia sind dabei das stabile Element. Es zeigt sich nämlich, daß zweiter und fünfster Strahl der fossilen Bärenpopulationen bei der Plumpheit dominieren. Darauf folgen in absteigender Reihung zumeist der vierte, dritte und erste Strahl. Dabei kann die Stärke der Abnahme wieder schwanken. Dieses Bild bietet sich wiederum bei allen betrachteten Fundstellen, mit Ausnahme von Ramesch B–C, wo der dritte Strahl um 0,1 plumper als der vierte Strahl ist.

Die größten Veränderungen finden sich jedoch bei den Plumpheitsindices des Metatarsus. Es gibt dabei ganz augenscheinlich drei verschiedene Konstellationen, die eventuell einen weiteren Hinweis auf mögliche genetische Zusammenhänge darstellen:

Konstellation 1:

Die erste Konstellation zeigt eine mehr oder weniger regelmäßige Abnahme der Plumpheit vom ersten bis zum fünften Strahl hin. Dies ist das häufigste Bild, denn es tritt bei fünf von neun Fundstellen auf. Das sind: Schwanenreithöhle, Ramesch D–E, Herdengelhöhle, Windener Bärenhöhle und bei der Gamssulzenhöhle.

Konstellation 2:

Die zweit und ex aequo mit der dritten am zweithäufigsten auftretende der drei Konstellationen zeigt eine Abnahme des Plumpheitsindex vom ersten zum dritten Strahl, gefolgt von einem Einbruch zum vierten Strahl, der am schlanksten ausgebildet ist. Zum fünften Strahl hin steigt der Plumpheitsindex wiederum an. Diese Konstellation zeigt sich beim Material der Hundsheimer Spalte und – in abgeschwächter Form – bei dem der Conturineshöhle

Konstellation 3:

Die dritte und letzte Konstellation ist eine Variation der ersten und zwar insofern, als eine Abnahme der Plumpheit vom ersten zum zweiten Strahl erfolgt wie bei Konstellation 1. Danach folgt aber eine Stufe vom zweiten zum dritten, vierten und fünften Strahl hin. Diese Konstellation findet sich bei zwei Fundstellen, nämlich bei der Repolusthöhle und dem oberen Niveau der Ramesch-Knochenhöhle (B–C). Es fragt sich nun, ob diese unterschiedlichen Konstellationen der Plumpheit des Metatarsus einen phylogenetischen Zusammenhang aufdecken. Es passen die selteneren Konstellationen 2 und 3 gut zu den Besonderheiten, welche die unter Konstellation 2 und 3 zusammengefaßten Bärenpopulationen auch in anderer Hinsicht aufweisen. Zum Vergleich dazu seien auch noch die Verhältnisse bei rezenter Ursiden exemplarisch dargestellt. Es zeigt sich, daß jede hier vertretene Art eine typische Konstellation der Verhältnisse zwischen den einzelnen Strahlen aufweist, die sich v.a. beim Plumpheitsindex von denen der Höhlenären-Gruppe unterscheidet. Siehe Abb. 73 und 74 !

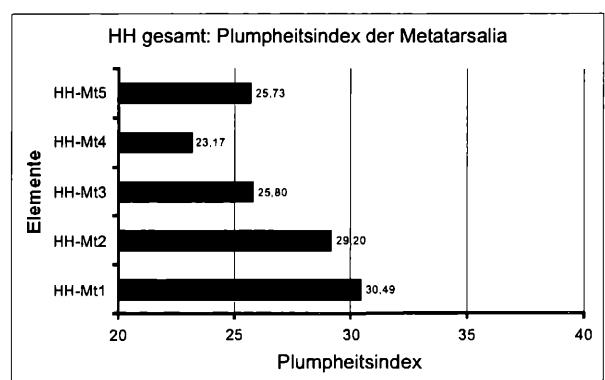
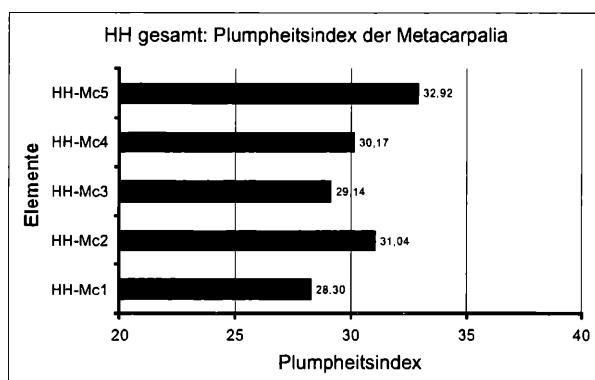
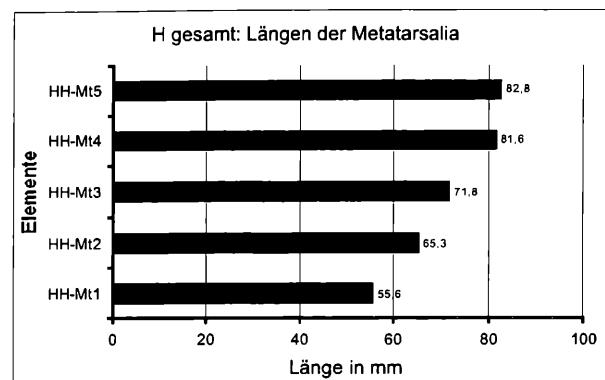
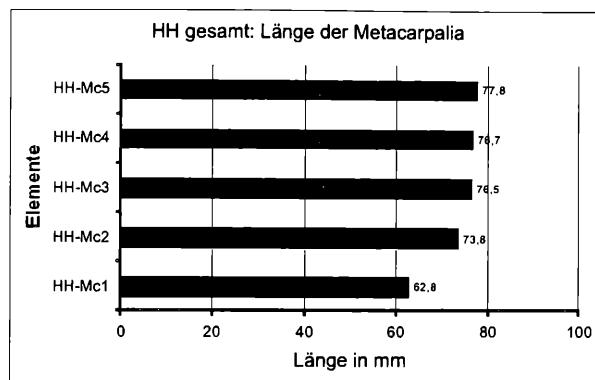


Abbildung 64: Darstellung der Verhältnisse von größter Länge und Plumpheit von Metacarpus und Metatarsus der Deningerbären aus der Hundsheimer Spalte. Längenangaben in mm, Plumpheit in PI-Einheiten, Mc – Metacarpale, Mt – Metatarsale.

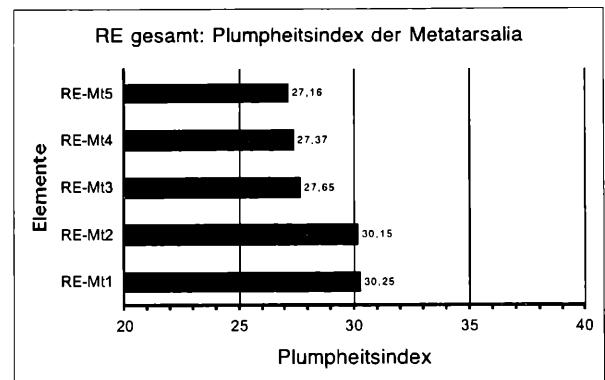
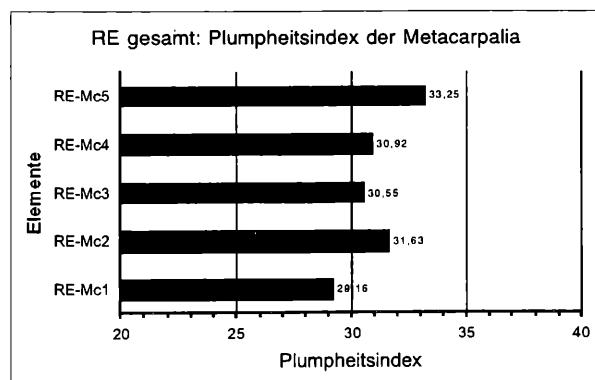
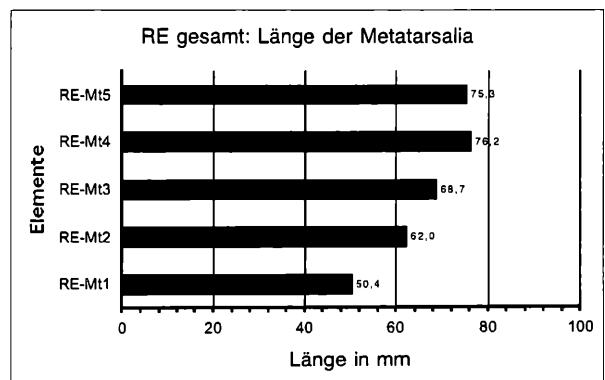
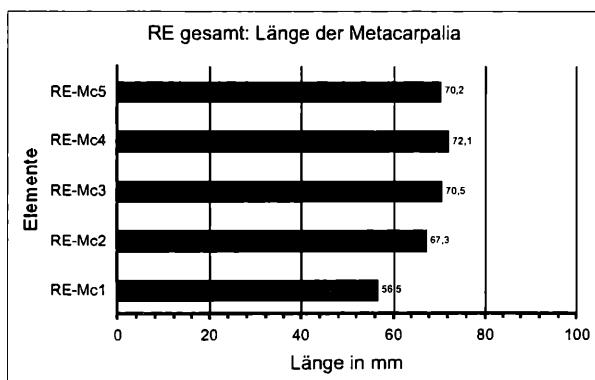


Abbildung 65: Darstellung der Verhältnisse von größter Länge und Plumpheit von Metacarpus und Metatarsus der Deningerbären aus der Repolusthöhle. Beachtenswert ist v.a. die Reduktion der Plumpheit bei den Metatarsalia 3 bis 5 und die damit verbundene Differenz zum Metacarpus. Atypisch ist auch der Umstand, daß die Metatarsalia bis auf das Metatarsale 1 länger als die entsprechenden Metacarpalia sind. Längenangaben in mm, Plumpheit in PI-Einheiten, Mc – Metacarpale, Mt – Metatarsale.

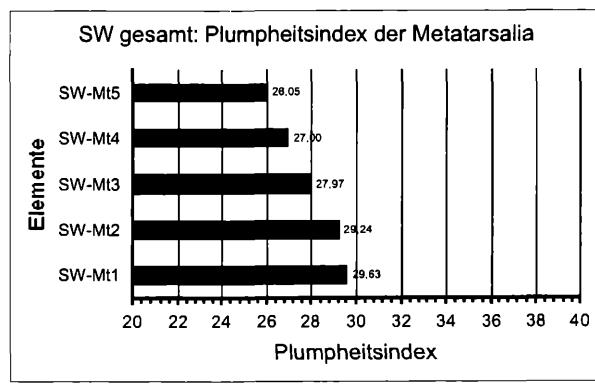
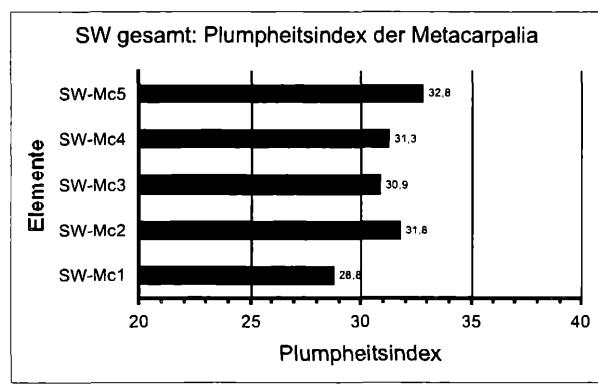
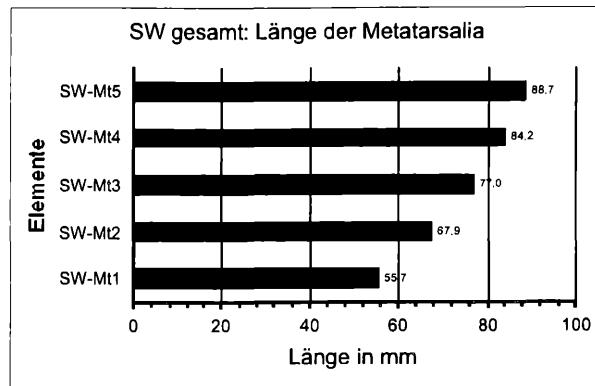
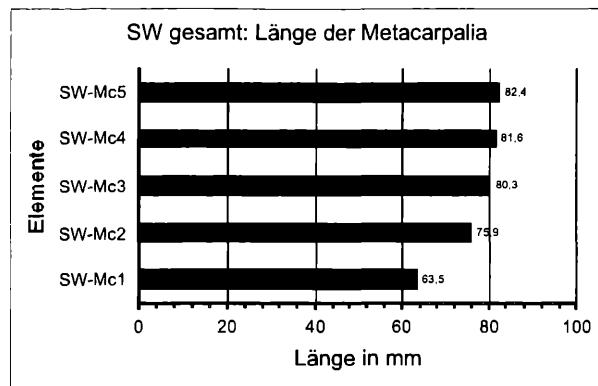


Abbildung 66: Darstellung der Verhältnisse von größter Länge und Plumpheit von Metacarpus und Metatarsus der Höhlenbären aus der Schwabenreithöhle. Längenangaben in mm, Plumpheit in PI-Einheiten, Mc – Metacarpale, Mt – Metatarsale.

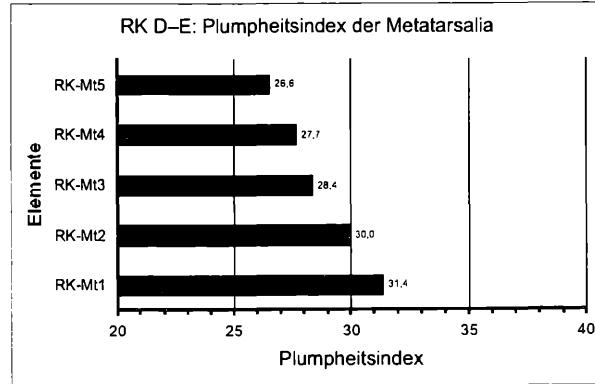
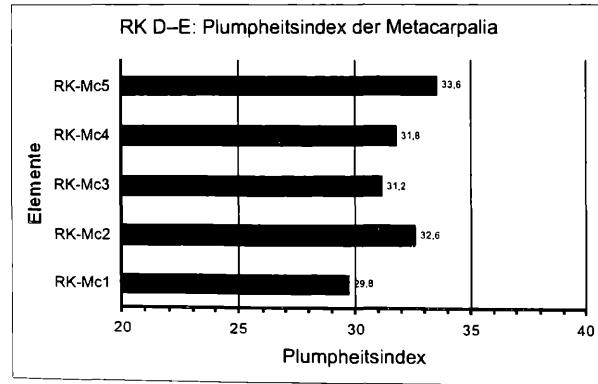
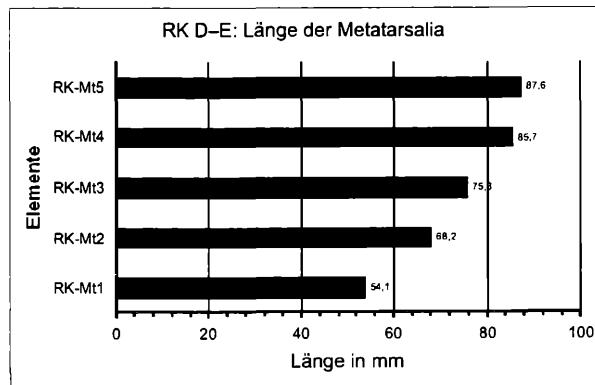
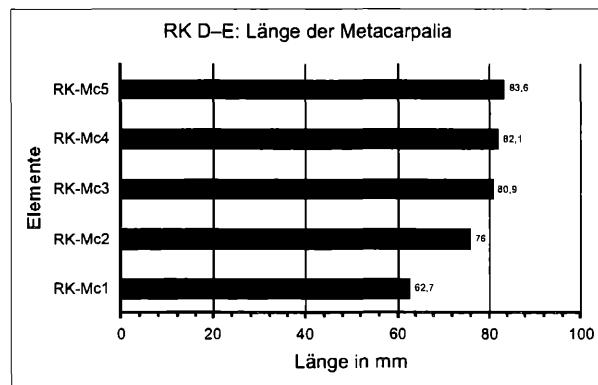


Abbildung 67: Darstellung der Verhältnisse von größter Länge und Plumpheit von Metacarpus und Metatarsus der Höhlenbären aus der Ramesch-Knochenhöhle, D–E. Beachtenswert ist v.a. die Reduktion, d.h. das kontinuierliche Abnehmen der Plumpheit bei den Metatarsalia und die damit verbundenen Differenzen zum Metacarpus. Längenangaben in mm, Plumpheit in PI-Einheiten, Mc – Metacarpale, Mt – Metatarsale.

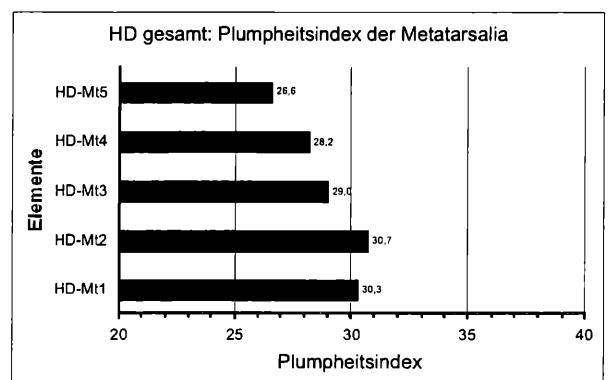
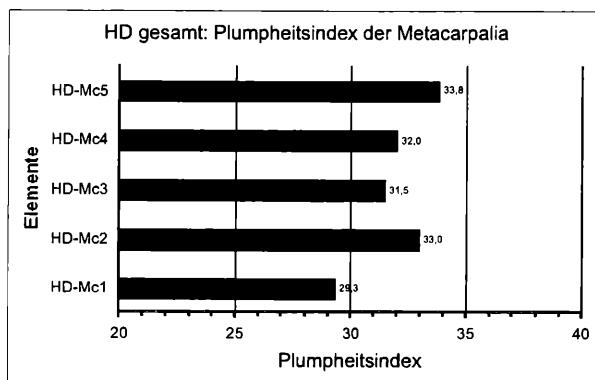
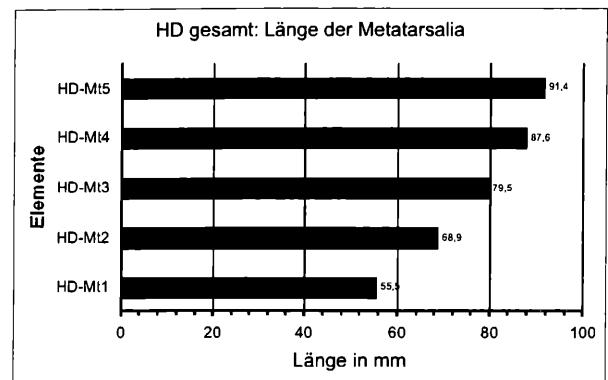
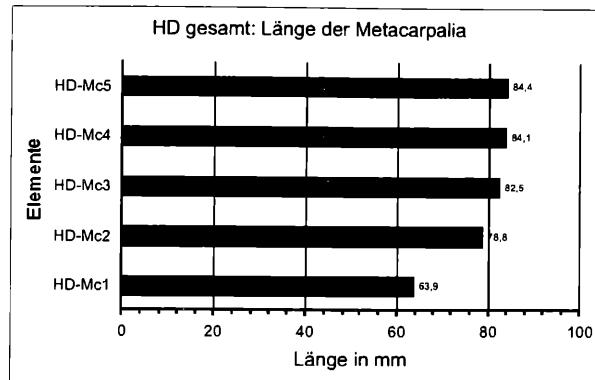


Abbildung 68: Darstellung der Verhältnisse von größter Länge und Plumpheit von Metacarpus und Metatarsus der Höhlenbären aus der Herdengelhöhle. Längenangaben in mm, Plumpheit in PI-Einheiten, Mc – Metacarpale, Mt – Metatarsale.

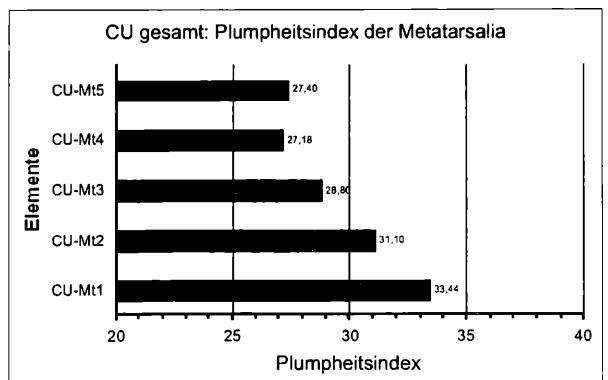
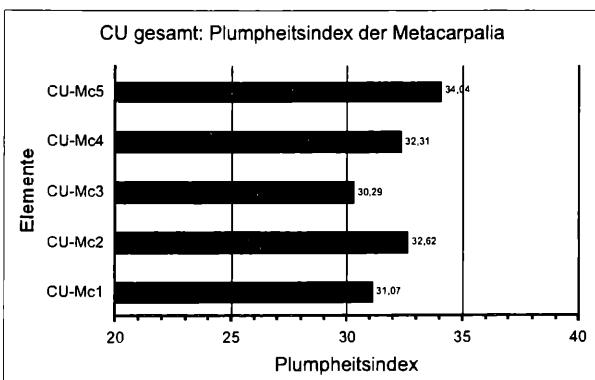
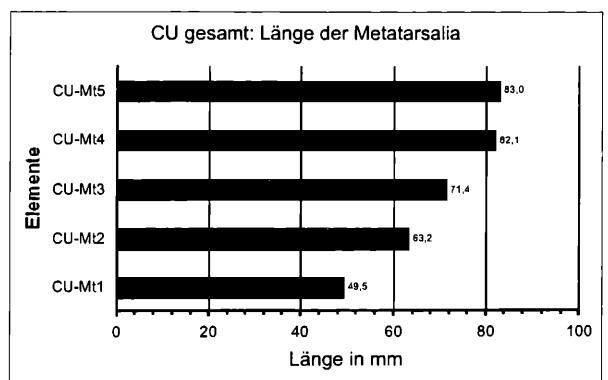
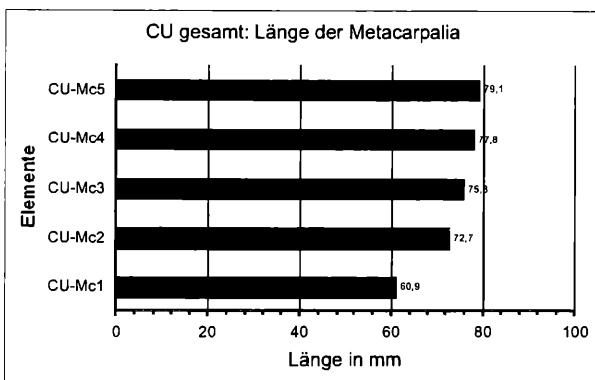


Abbildung 69: Darstellung der Verhältnisse von größter Länge und Plumpheit von Metacarpus und Metatarsus der Bären aus der Conturineshöhle. Beachtenswert ist v.a. die Reduktion der Plumpheit bei den Metatarsalia 2 und 3 und die damit verbundene Differenz zum Metacarpus. Atypisch ist auch der Umstand, daß die Metatarsalia 4 und 5 länger als die entsprechenden Metacarpalia sind. Längenangaben in mm, Plumpheit in PI-Einheiten, Mc – Metacarpale, Mt – Metatarsale.

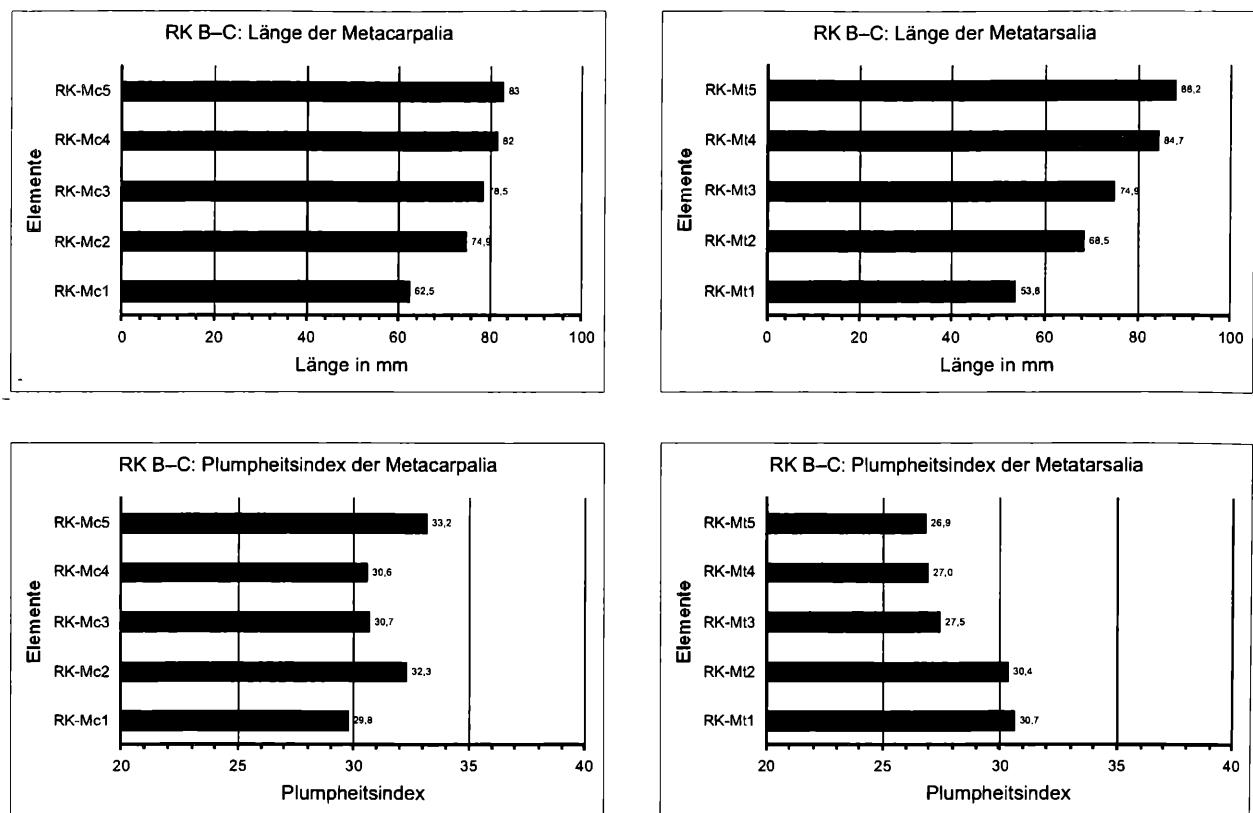


Abbildung 70: Darstellung der Verhältnisse von größter Länge und Plumpheit von Metacarpus und Metatarsus der Höhlenbären aus der Ramesch-Knochenhöhle, B-C. Beachtenswert ist v.a. die Reduktion der Plumpheit bei den Metatarsalia 2 und 3 und die damit verbundenen Differenzen zum Metacarpus. Längenangaben in mm, Plumpheit in PI-Einheiten, Mc – Metacarpale, Mt – Metatarsale.

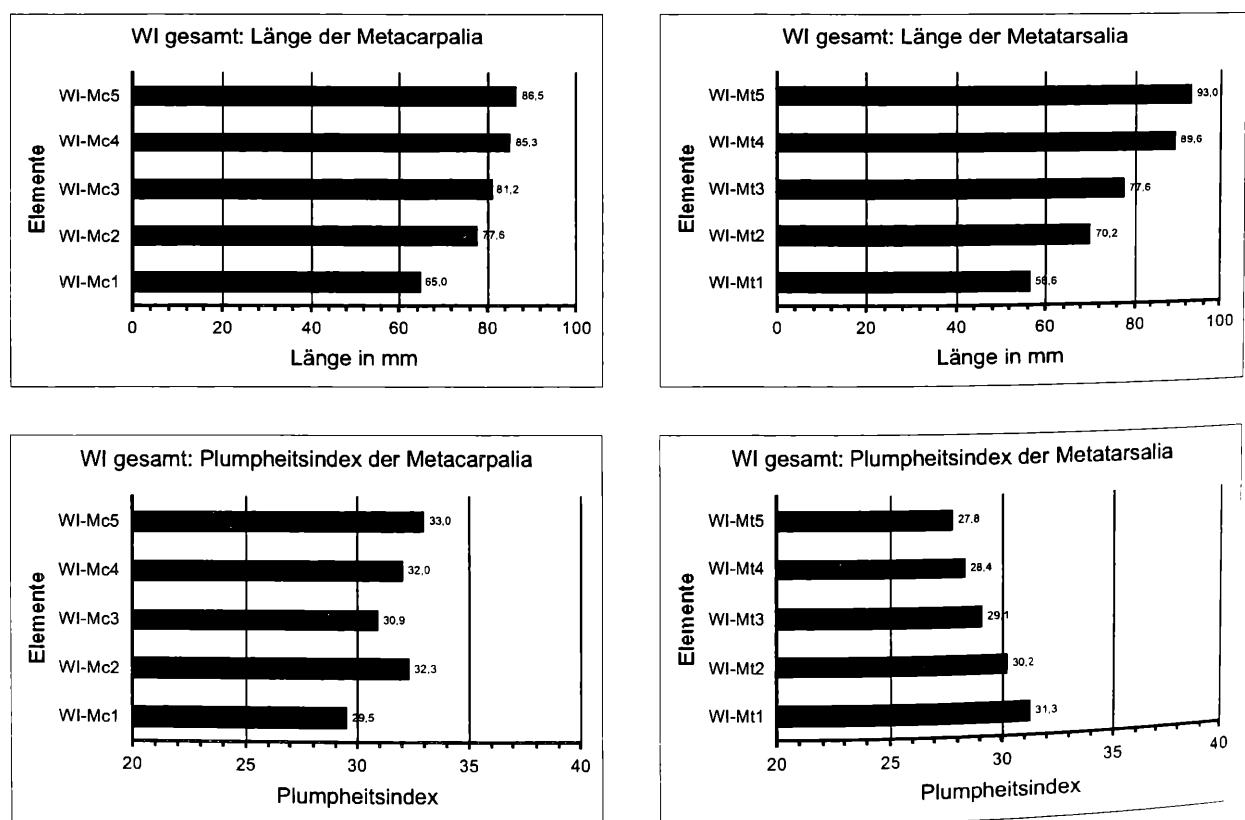


Abbildung 71: Darstellung der Verhältnisse von größter Länge und Plumpheit von Metacarpus und Metatarsus der Höhlenbären aus der Windener Bärenhöhle. Längenangaben in mm, Plumpheit in PI-Einheiten, Mc – Metacarpale, Mt – Metatarsale.

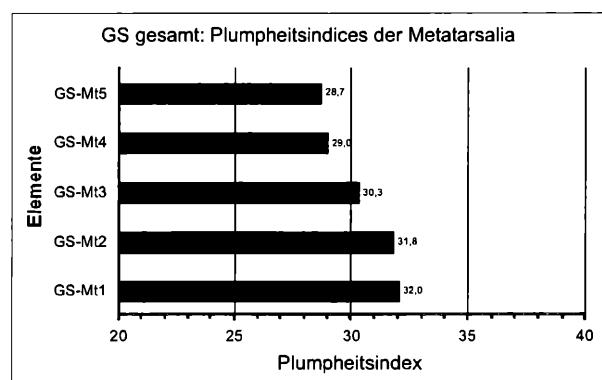
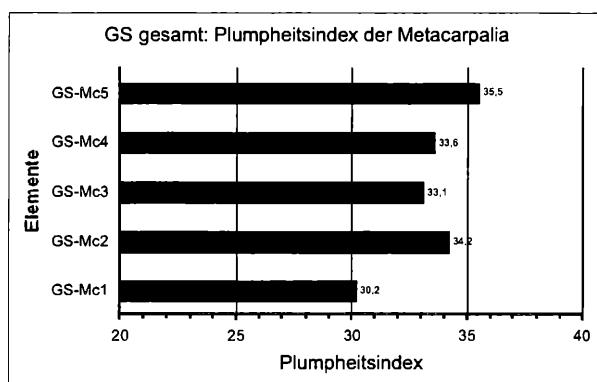
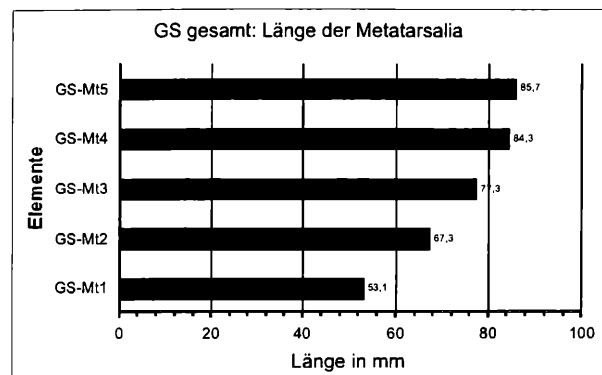
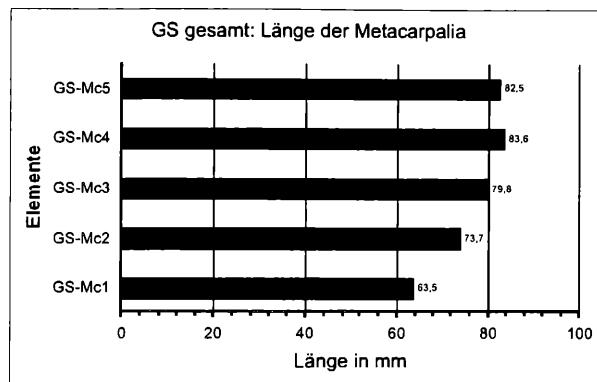
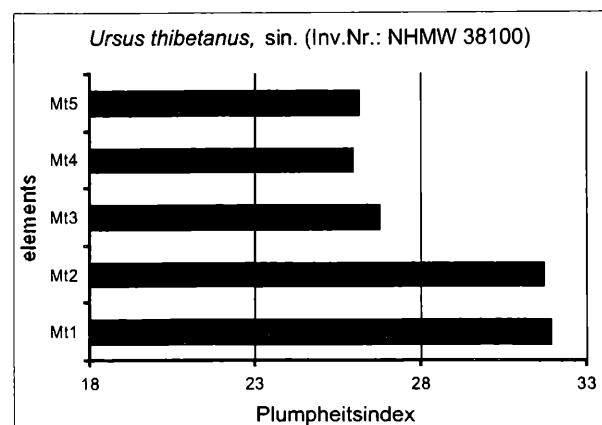
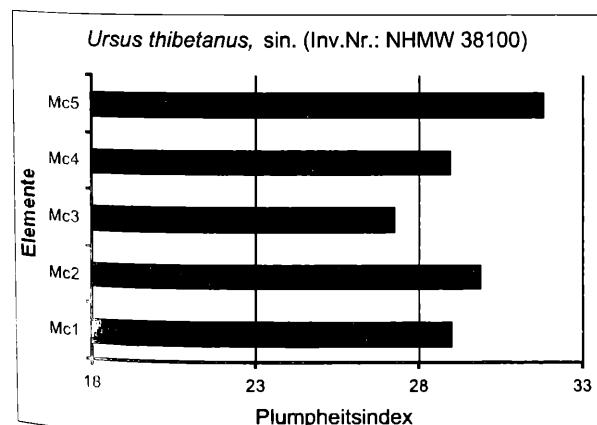
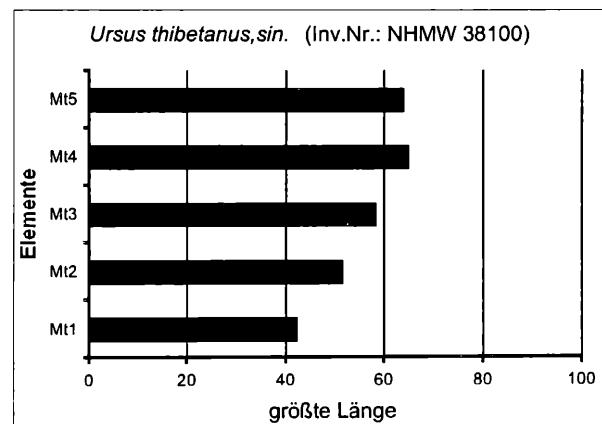
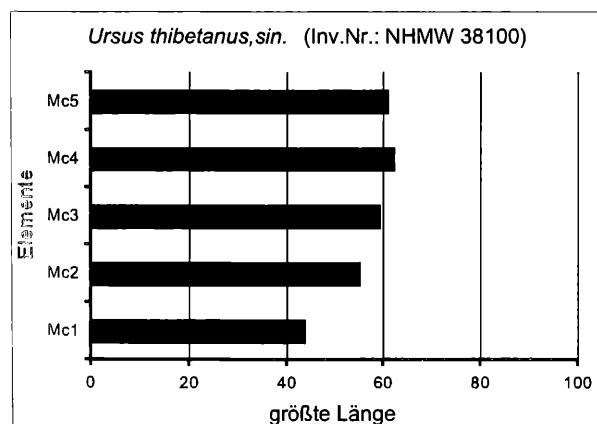


Abbildung 72: Darstellung der Verhältnisse von größter Länge und Plumpheit von Metacarpus und Metatarsus der Höhlenbären aus der Gamssulzenhöhle. Beachtenswert ist v.a. die Reduktion der Plumpheit bei den Metatarsalia 4 und 5 und die damit verbundene Differenz zum Metacarpus. Längenangaben in mm, Plumpheit in PI-Einheiten, Mc – Metacarpale, Mt – Metatarsale.



Nachtrag 21 Abbildung 73 und 74: Ergänzung der beiden nachfolgenden Abbildungen um die Diagramme von *Ursus thibetanus*.

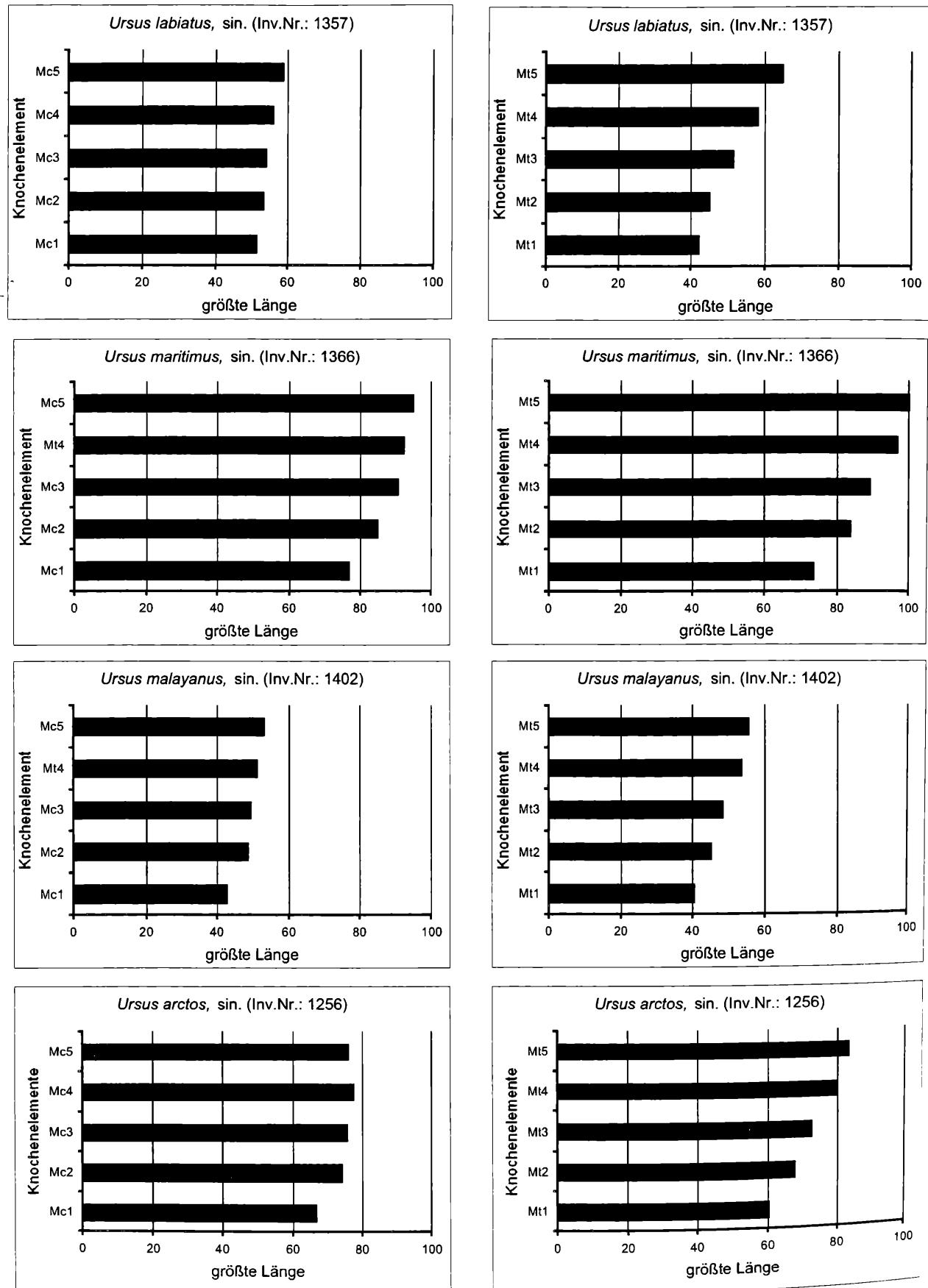


Abbildung 73: Balkendiagramme der größten Länge von Metacarpus (links) und Metatarsus (rechts) bei rezenten Ursiden. Die Werte stammen von adulten rezenten Ursiden, wo die Zusammenghörigkeit der einzelnen Metapodien zu einem Individuum sicher ist. Es zeigt sich dabei, daß jede der hier exemplarisch angeführten Bärenarten eine arttypische Gewichtung des jeweiligen Strahles aufweist. Es gibt durchaus Variationen in einer Art bezüglich der absoluten Größen, die Relationen zwischen den einzelnen Strahlen bleiben aber in gewissen Grenzen konstant. Insofern werden also artspezifische Bauplaneigenschaften durch diese Darstellung wiedergegeben.

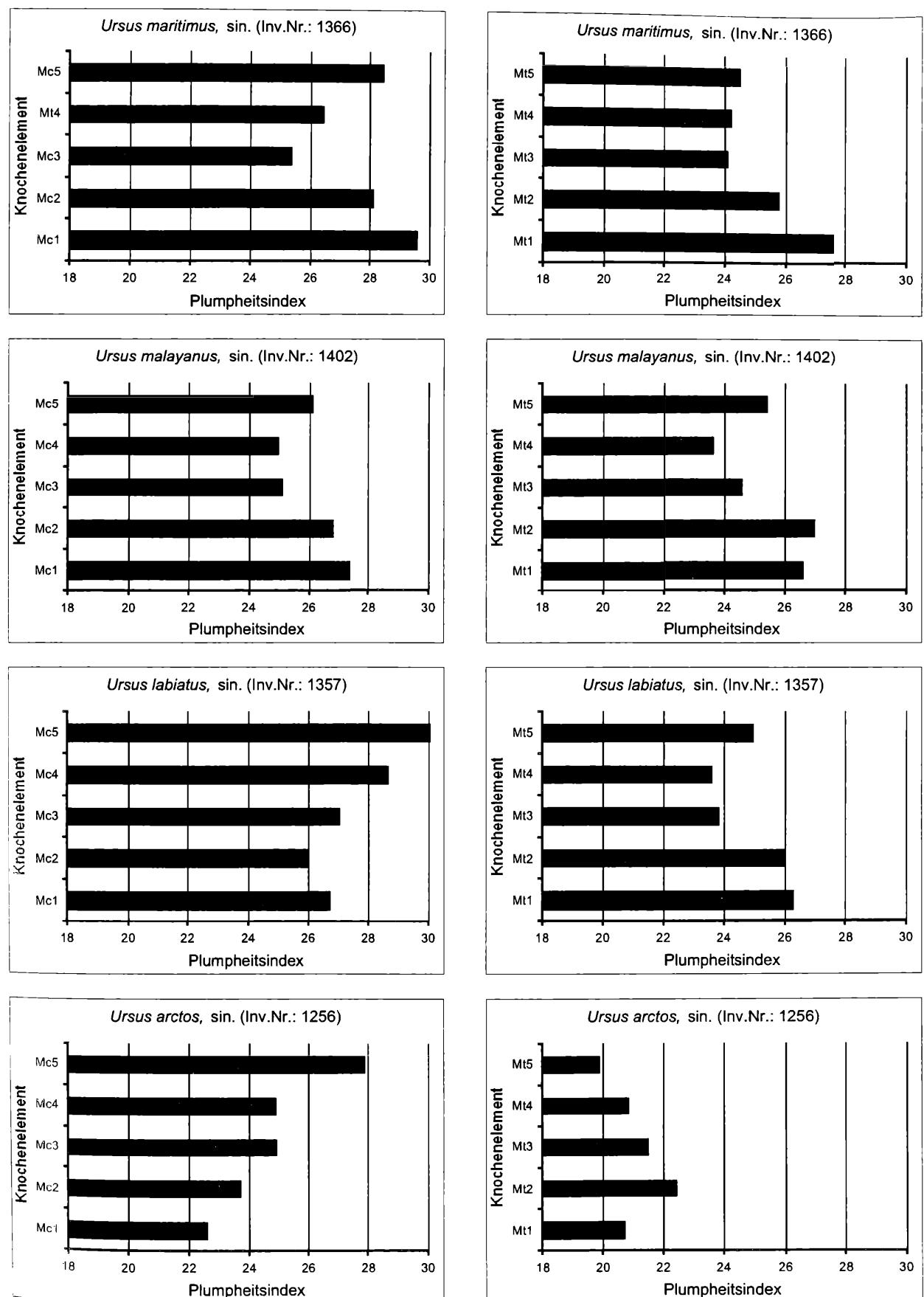


Abbildung 74: Balkendiagramme des Plumbeheitsindex von Metacarpus (links) und Metatarsus (rechts) bei rezenten Ursiden. Die Werte stammen von adulten rezenten Ursiden, wo die Zusammengehörigkeit der einzelnen Metapodien zu einem Individuum sicher ist. Es zeigt sich dabei, daß jede der hier exemplarisch angeführten Bärenarten eine arttypische Gewichtung des jeweiligen Strahles aufweist. Es gibt durchaus Variationen in einer Art bezüglich der absoluten Werte, die Relationen zwischen den einzelnen Strahlen bleiben aber in gewissen Grenzen konstant. Insofern werden also artspezifische Bauplaneigenschaften durch diese Darstellung wiedergegeben.

9. Sexing mit Metapodien

Ein weiterer Punkt von Interesse ist die Frage, ob ein Sexing mit Hilfe der Metapodien möglich ist. Dieses wird beim Höhlenbären am besten mit den Canini durchgeführt und liefert die besten, d.h. glaubhaftesten Ergebnisse. Die ersten Ansätze dazu finden sich bereits in den 40-iger Jahren des 20. Jahrhunderts in einer Arbeit von BACHOFEN-ECHT (1931) in der Monographie über das Drachenloch bei Mixnitz (siehe: ABEL, O., et al., 1931) und wurde seit damals zur Standardmethode des Sexing für Höhlenbärenfaunen weiter entwickelt. Die letzte umfassende Arbeit über und mit Hilfe dieser Methode war die Diplomarbeit von OSWALD, J. (1999), welche die sex-ratios für einige der wichtigsten Höhlenbärenfaunen Österreichs zusammenfaßt.

Es wurde ja auch bereits mehrfach versucht, sex-ratios anhand von Langknochen zu erfassen, ein Unterfangen, das wegen der zumeist geringen Stückzahlen bereits problematisch erscheint. Man denke beispielsweise an die Arbeit von REISINGER, Ch. & HOHENECKER, J. (1998) oder an JAMBRESIC, G. (2000), die versuchen, mit Hilfe diffiziler statistischer Methoden und leider sehr geringen Stückzahlen sex-ratios anzugeben.

Ein Versuch, der gerade im Lichte der vorliegenden Arbeit über die zahlenmäßig doch deutlich stärker vertretenen Metapodien, den kleinsten Langknochen im Skelett, immer fragwürdiger erscheint.

Wenn man nämlich die Histogramme der einzelnen Maße selbst der stückmäßig umfassendsten Höhlenbärenfaunen vergleicht, fällt einem auf, daß selbst innerhalb eines einzelnen Strahles keine einheitliche Linie hinsichtlich der Verteilung zu finden ist. Bei den verschiedenen Metapodien kann man bei verschiedenen Maßen eine zwei-

gipelige Verteilung vermuten, eine scharfe Trennung in zwei Größenklassen läßt sich aber in kaum einem Fall überschneidungsfrei herstellen. Andere Maße wiederum scheinen annähernd normalverteilt zu sein und scheiden daher für ein Sexing vollkommen aus. Interessant ist auch zu beobachten, daß der Plumheitsindex jedenfalls normalverteilt und nicht vom Geschlecht abhängig ist. Dies gilt aber nicht für die übrigen Indices.

Die besten Möglichkeiten, eine bimodale Verteilung bei den Metapodien zu finden, bietet der fünfte Strahl der Mittelhand. Da aber gelegentlich auch der erste und zweite Strahl des Metacarpus eine einigermaßen bimodale Verteilung liefern, die aber anders auszusehen pflegen als die des fünften Strahls, wird die Aussagemöglichkeit dadurch sehr stark ausgehöhlt. Wie man an den vorangegangenen Histo- und Diagrammen unschwer sehen kann, sind die Metapodien für ein Sexing einer Höhlenbärenpopulation ungeeignet, siehe dazu Abb. 7 bis 25. Selbst bei großen Stückzahlen, d.h. bei 100 Stück pro Metapodium und mehr, zeichnet sich keine schöne zweigipelige Kurve ab, es bleibt fast immer ein mehr oder weniger breites Übergangsfeld, das eine eindeutige Zuweisung zu einem der beiden Geschlechter unmöglich macht. Auch die Streudiagramme, von denen zwei der aussagekräftigsten in Abb. 75 und Abb. 76 wiedergegeben sind, ermöglichen keine eindeutige Diagnose des Geschlechtes, da auch hier die Ergebnisse der fünf Strahlen stark variieren.

Um wieviel unplausibler daher die Sexing-Versuche an den nur in deutlich geringeren Mengen vorhandenen Langknochen sind, kann man sich leicht ausrechnen. Die einzige ernstzunehmende Sexing-Methode für Höhlenbärenpopulationen bleibt also nach wie vor die traditionelle Methode mit den Eckzähnen.

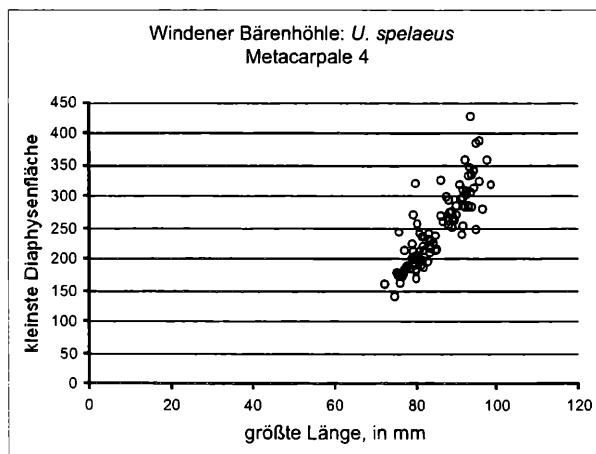


Abbildung 75: Streudiagramm der kleinsten Diaphysenflächen der Metacarpalia 4 von *U. spelaeus* aus der Windener Bärenhöhle. Man beachte die bemerkenswert schone Trennung einer großen und einer kleineren Untergruppe, die man evtl. als Ausdruck des Sexualdimorphismus bewerten könnte. Zweifel kommen auch angesichts der Tatsache auf, daß nicht jedes Metapodium vergleichbar schone Trennungen liefert.

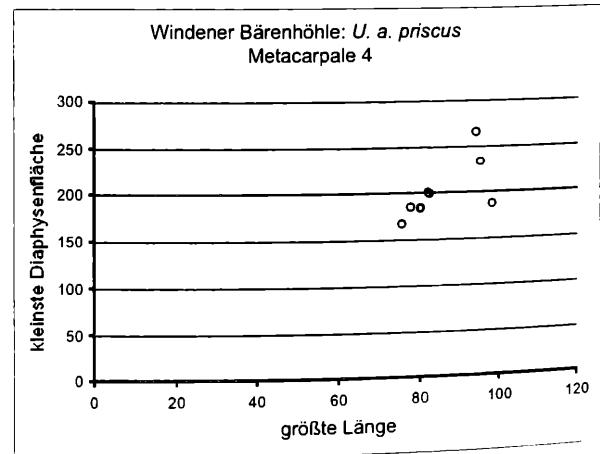


Abbildung 76: Streudiagramm der kleinsten Diaphysenflächen der Metacarpalia 4 von *U. a. priscus* aus der Windener Bärenhöhle. Man beachte die bemerkenswert schone Trennung einer großen und einer kleineren Untergruppe, die man evtl. als Ausdruck des Sexualdimorphismus bewerten könnte. Zweifel kommen auch angesichts der Tatsache auf, daß nicht jedes Metapodium vergleichbar schone Trennungen liefert.

10. Diskussion

Bei Betrachtung der Entwicklung der Metapodien muß zunächst eine Unterscheidung zwischen den Fundstellen, die Deningerbären, die Höhlenbären der Normalform, oder schließlich denen die solche der alpinen Kleinform sensu Ehrenberg enthalten, treffen. Dies ist deshalb nötig, weil sich zwischen diesen Formen teils unterschiedliche Evolutionstendenzen zeigen. Wenn man die Entwicklung der Metapodien in der Höhlenbärengruppe in einem Diagramm darstellt, auf dessen Ordinate der P4/4-Index gegen einen der auf der Abszisse eingetragenen, standardisierten Parameter aufgetragen ist, so verläuft diese teils in einigermaßen regelhafter, teil sprunghafter Art und Weise. Einen für biostratigraphische Zwecke günstigen Verlauf zeigt die in Abb. 77 dargestellte Kurve der gemittelten Maße. Die Kurve der gemittelten Indices zeigt eine Stagnation von den Höhlenbären der Herdengelhöhle zu denen der Windener Bärenhöhle. Die *deningeri*-Fundstellen wurden zur Illustration der eigentümlichen Entwicklung in das Diagramm mit aufgenommen, doch dazu später mehr.

Die Besonderheiten

Wenn man auch noch die Diagramme mit den Verteilungen für die anderen Parameter mitberücksichtigt, fallen dabei gewisse Regelmäßigkeiten besonders auf: die Fauna der Hundsheimer Spalte, die in besagten Diagrammen oftmals zu hoch liegt, die Bären der Conturineshöhle, die je nach betrachtetem Maß entweder deutlich unter oder, im Falle des Plumpheitsindex, über der aufgrund der Alterstellung zu erwartenden Position liegen, die Bären der Herdengelhöhle, die ebenfalls oft über der zu erwartenden Position liegen und zu guter Letzt auch die Bären der Ramesch Knochenhöhle, die mit abnehmendem Alter immer kleiner und schlanker werden. Zuletzt auch noch die Höhlenbären der Windener Bärenhöhle, die bei der größten Länge oft weit vorne liegen, während

sie beim Plumpheitsindex etwas zurückzubleiben pflegen.

Die Deningerbären der Repolusthöhle stehen an der Basis, v. a. größtmäßig – denn plumpheitsmäßig stehen sie bereits etwas höher – an die sich dann zwanglos die Faunen der übrigen Normalform-Faunen anschließen lassen (siehe Abb. 47, 50, 52, 54).

Eine weitere Ausnahme repräsentiert die Fauna der Deningerbären aus der Repolusthöhle, die sich in den Mittelwerten dimensionell bis zu 17 % (sic !), bezogen auf die Werte der Gamssulzenhöhle, von ihren niederösterreichischen Artgenossen aus der Hundsheimer Spalte unterscheiden. Diese Differenz lässt sich auch nicht durch die unterschiedliche Höhenlage der beiden Fundstellen erklären. Es wird daher weiter zu untersuchen und abzuklären sein, ob die Repolustbären wirklich weiterhin so wie die Bären der Hundsheimer Spalte als Deningerbären einzustufen sind, oder ob ihnen nicht eine eigene systematische Stellung zukommt, z.B. als besonders kleine Unterart von *Ursus deningeri*.

Denn selbst wenn sich die Hundsheimer Bären nur in der Größe ihrer Metapodien so stark von den Deningerbären der Repolusthöhle unterscheiden sollten, was a priori nicht zu erwarten ist, so wäre es dennoch ein Grund, diesen Bären eine distinkte systematische Position auf unterartlichem Niveau zuzuweisen. Es muß für diese unterschiedliche Merkmalsausprägung ja einen plausiblen Grund geben. Dazu kommt auch die recht große altersmäßige Differenz zwischen diesen beiden Fundstellen, die ebenfalls eher für eine systematische Abgrenzung dieser beiden Bärenformen spricht. Diese sollte, wie bereits in Kapitel 7 dargelegt, auf subspezifischem Niveau stattfinden, da, wenn man die große Variabilität innerhalb des Genus *Ursus* mitberücksichtigt, nach Ansicht des Autors nicht ausreichend Differenzen für einen spezifische Trennung der beiden *deningeri*-Formen bestehen. Ich schlafe daher vor, die aus der Repolusthöhle stammenden Bären, die dem Schädel- und Zahnbau nach als *Ursus deningeri* einzustufen sind, unterartlich von dem aus der Hundsheimer Spalte stammenden *Ursus deningeri* abzutrennen und als *Ursus deningeri „deningeroides“* zu bezeichnen. Der Begriff bietet sich deshalb an, weil bereits Maria Mottl die Sonderstellung dieser Bären erkannt, aber fälschlicherweise als *U. spelaeus „deningeroides“* eingestuft hat.

Das aus dem Material der Hundsheimer Spalte vorliegende Metatarsale 5 eines deutlich schlanker gebauten Ursiden kann nicht der Art *U. deningeri* zugeordnet werden, siehe Abb. 5 und 6. *Ursus deningeri* scheidet v.a. wegen der völlig anderen Proportionen und der Diaphysenmorphologie aus, siehe dazu Tafel 1 und 2. Bedauerlich ist auch der Umstand, daß von den in Betracht kommenden altpaläolithischen Bären Europas leider kein oder kaum postcraniales Material vorhanden ist, sodaß eine eindeutige Bestimmung dieses Fundes nicht möglich ist. *Plionarctos stehlini* KRETZOI (=schertzi) ist nach THENIUS, E. (1959:80) als *U. (Euarctos) mediterraneus* MAJOR zu bezeichnen. Der gültige Namen dieser Form lautet jetzt *U. thibetanus mediterraneus*. Diese Form kommt als altpaläolithischer, europäischer Vertreter des

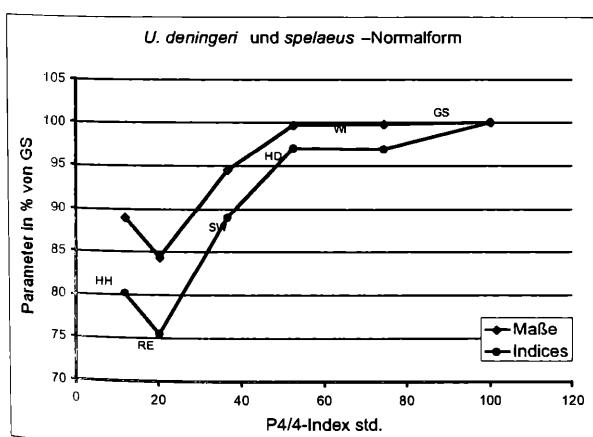


Abbildung 77: Entwicklung von *U. deningeri* und der Normalform von *U. spelaeus* anhand der mittleren Maße und Indices in % von GS, Abkürzungen siehe Abb. 63.

Subgenus *Euarctos* zur Bestimmung des fraglichen Metatarsale 5 in Betracht, dies scheitert aber daran, daß keine Metapodien von diesem Bären bekannt sind. *Ursus (Euarctos) thibetanus* scheidet aufgrund der großen metrischen und morphologischen Differenzen, die das recente Vergleichsmaterial aufweist, gänzlich aus, und so bleibt als letzte Möglichkeit noch die Bestimmung als *U. cf. arctos*, resp. *U. cf. arctos*. Das ist insofern nicht unproblematisch, da die gängige Lehrmeinung besagt, daß im Altpleistozän noch keine Braunbären nachzuweisen sind. Problematisch ist auch der Umstand, daß bislang nur das besagte Metatarsale 5 vorhanden ist und keinerlei Zahnrückstände, die den Befund hätten absichern können. Dennoch stelle ich dieses Metatarsale 5 wegen seiner Metrik, Morphologie und auch wegen seiner Proportionen zum *arctos*-Formenkreis und zwar als *Ursus cf. arctos*.

Das nach den Deningerbären der Repolusthöhle nächsthöhere Evolutionsniveau wird von den Höhlenbären der Schwabenreithhöhle besetzt. Diese Bären sind im Schnitt recht klein und zeigen, dazu passend, einen im Mittel recht kleinen Plumpeitsindex, der sogar unter dem der Repolusthöhle liegen kann (siehe Tabelle 11).

Bei manchen Maßen zeigt die Fauna der Herdengelhöhle die Tendenz, eine höhere als die zu erwartende Position einzunehmen, d.h. größere Durchschnittswerte aufzuweisen. Der Grund dafür liegt wohl in der deutlich höheren Funddichte in den jüngeren und jüngsten Bereichen des Herdengel-Profiles, die zu einer Dominanz der größeren und plumperen Individuen führt und damit zur Anhebung der Mittelwerte. Ein Versuch, das Material der Herdengelhöhle stratigraphisch zu teilen, was aufgrund des großen zeitlichen Umfangs dieses Profiles sehr sinnvoll gewesen wäre, ist wegen des geringen Materialumfangs nicht gelungen. Eine erste Vorab-Analyse mit einer Zweiteilung des Materials hat interessanterweise ergeben, daß die Bären aus den unteren und mittleren Bereichen des Herdengel-Profiles größer sind als die aus den jüngsten Abschnitten, siehe RABEDER (1999:94 ff.). Die von RABEDER (1999:95) gefundenen Rückschlüsse in der Zahntwicklung der Bären aus der Herdengelhöhle um etwa 70 ka b.p. sind wegen des vorerwähnten Materialmangels leider nicht nachzuweisen. Dieser Befund würde auch gut zu den Ergebnissen der Ramesch-Knochenhöhle passen, die ebenfalls eine Abnahme der größten Länge und des Plumpeitsindex zu den jüngeren Bereichen hin zeigt. Aufgrund des nur sehr geringen Materials muß dieser Befund stark bezweifelt werden, da er auch zufällig zustande gekommen sein könnte.

Die Gruppe der alpinen Kleinform des Höhlenbären umfaßt die beiden in dieser Arbeit unterschiedenen Niveaus des Profiles der Ramesch-Knochenhöhle, und, so man die Bären der Conturineshöhle noch dazu rechnet, auch diese bislang höchstgelegene aller bekannten Bärenfundstellen. Während die Höhlenbären aus dem unteren Bereich des Ramesch-Profiles noch ganz der aufgrund des Alters zu erwartenden Position im Diagramm entsprechen, zeigt sich eine Abnahme der Dimensionen und auch der Plumpheit in den oberen Bereichen dieses Profiles (siehe z.B. Abb. 33). Diese bislang einzigartige Umkehrung des ansonsten üblichen Trends zur Größenzunahme

und Verplumpfung ist aber mit Sicherheit kein methodisches Artefakt, sondern ist einer tatsächlichen Trendumkehr zuzuschreiben, die auch von den jüngsten Ergebnissen von RABEDER (1999:93), der erst unlängst die Zahntwicklung der Bären aus dem Ramesch-Profil, nach Grabungstiefen unterschieden, neu ausgearbeitet hat, untermauert wird.

Durch welche äußeren Zwänge eine solche Trendwende eingeleitet werden kann, ist noch abzuklären, es kommt dafür aber wohl am ehesten eine klimatische Verschlechterung in Frage, doch ist fraglich, warum so mobile Tiere wie Bären nicht einfach abgewandert sind um dem etwa 35 ka b.p. vermutlich rauher werdenden Klima zu entgehen. RABEDER (1999:94) stellt damals noch einen eventuellen Zusammenhang von Evolutionsrückschritt im Gebiß und einer Verringerung der Körperdimensionen in Frage, da er schreibt: „Ob der Evolutions-Rückschritt auch tatsächlich mit einer Verringerung der Dimensionen einhergegangen ist, muß hier noch eine Vermutung bleiben.“ Der bei den Metapodien festgestellte Rückschritt betrifft v. a. die Größe und auch die Plumpheit der Metapodien, sodaß die von RABEDER geäußerte Vermutung bezüglich einer Größenabnahme dieser Höhlenbären durchaus richtig sein dürfte.

Auch ist es nicht wahrscheinlich und es fehlt dafür auch jeglicher Hinweis, daß im Laufe der Zeit immer mehr Weibchen die Ramesch-Knochenhöhle aufgesucht haben sollten und es dadurch zu einer dimensionellen Abnahme gekommen ist. Hier, wie auch im Falle der Conturineshöhle, ist die von REISINGER, Ch. & HOHENEGGER, J. (1998) wiederbelebte Hypothese bezüglich einer geschlechterspezifischen Belegung der Höhlen entsprechend ihrer Höhenlage, die besagt, daß eher die Weibchen hochgelegene Höhlen aufgesucht hätten, zu verwerfen (siehe auch RABEDER, dieser Band). Das wird nicht nur durch die Eckzahn-Analyse am Material der Conturinesbären, durchgeführt von G. Rabeder, sondern auch durch die Verteilungen belegt, die auf der Gesamtheit der in diesen Fundstellen gefundenen Metapodien beruhen. Die höchstgelegene Fundstelle von Vertretern der Höhlenbären-Gruppe stellt die Conturineshöhle in Südtirol dar. Die dort gefundene Taphocoenose zeigt eine interessante Mischung altertümlicher und fortschrittlicher Merkmale, was sich nicht nur im Gebiß manifestiert, sondern auch bei den Metapodien seinen Niederschlag findet. Bei der Analyse der Diagramme hat sich nämlich gezeigt, daß die recht klein gebauten Conturinesbären auch bei den Metapodien diese intermediaire Position zwischen *U. deningeri* und *U. spelaeus* einnehmen, mit einer verstärkten Tendenz zu *U. deningeri*. Diese Affinität zu *deningeri* besteht nicht nur bei der Metrik, sondern setzt sich auch in der Morphologie fort.

Vor allem das Metatarsale 5 zeigt entsprechende Merkmale, wie z.B. die nicht weit nach lateral ausgreifende Tuberrositas ossis metatarsalis V und die zumeist nur schwach ausgeprägte Fovea. Der Querschnitt der Diaphyse zeigt etwa bei der Hälfte der Metatarsale 5 *deningeri*-artige und bei der anderen Hälfte *spelaeus*-artige Züge. Die Ausprägung der Tuberrositas an der Facies posterior ist wieder mehr deningeroid. Nach Ansicht des Autors

WITHALM, G., Die Evolution der Metapodien

handelt es sich bei diesem hochalpinen Vertreter der Höhlenbären-Gruppe um einen persistierenden Zweig der *deningeri*-Linie, der bezüglich seines Gebisses auch fortschrittliche Merkmale erworben hat, wie sie sonst nur in der *spelaeus*-Linie gefunden werden, siehe NAGEL & RABEDER (2001). Dieser Mischung aus alttümlichen und fortschrittlichen Merkmalen sollte auch in taxonomischer Hinsicht Rechnung getragen werden, wofür sich eine subspezifische Abtrennung von *U. deningeri* anbietet. Diese Differenzen müssen aber noch durch weitere Analysen des Schädels und des postcranialen Skelettes untermauert werden. In Abb. 78 und 79 wurde eine Auf trennung der untersuchten Fundstellen nach K-Index und nach Plumpeitsindex vorgenommen. Besonders schön lassen sich anhand des Plumpeitsindex zwei Linien innerhalb der Höhlenbären-Gruppe darstellen, siehe Abb. 78. Die eine verläuft ausgehend von den Deningerbären der Hundsheimer Spalte über die aus der Repolusthöhle weiter zu den Bären aus der Conturineshöhle. Die zweite beginnt mit den recht primitiven Bären der Schwabenreithhöhle und zieht über diejenigen aus Ramesch D-E weiter über die Herdengelhöhle bis hin zur Population der Gamssulzenhöhle. Ramesch B-C zweigt als Seitenlinie davon ab und stellt eine eigene Entwicklung dar. Etwas weniger schön wird diese Entwicklung durch den K-Index wiedergegeben, siehe Abb. 77. Hier zeigt sich wieder der Abfall des K-Index von den Bären der Hundsheimer Spalte zu denen der Repolusthöhle, um dann zu den Conturinesbären anzusteigen. Der andere Zweig verläuft ähnlich wie bereits beim Plumpeitsindex, mit dem Unterschied, daß bei der Windener Bärenhöhle ein deutlicher Einbruch erfolgt. Auch hier zweigen die Höhlenbären von Ramesch B-C als eigene Seitenlinie ab. Die Trennung der beiden Linien hätte theoretisch irgendwo zwischen Hundsheimer Spalte und Repolusthöhle stattfinden können.

Die tiefstgelegene aller alpinen Bärenhöhlen ist die Windener Bärenhöhle. Die Metapodien dieser Höhlen-

bären sind sehr groß und kommen, wohl aus diesem Grund, beim Plumpeitsindex nur bis knapp 96 % an die Gamssulzenbären heran, obwohl sie die Bären der Gamssulzenhöhle bei vielen Maßen übertreffen. Die größte zu verzeichnenden Differenz beträgt +10,8 % bei der distalen Fläche des Metatarsale 5. Ebenfalls von großem Interesse ist die Begleitfauna zu den Höhlenbären der Windener Bärenhöhle: *Gulo gulo* und ein spätpleistozäner Braunbär, der nach THENIUS, E. (1956:170) als *Ursus arctos priscus* zu bezeichnen ist. Die Beschreibung dieser Braunbärenunterart basiert auf zwei fast vollständigen Schädeln, die früher zur Entstehung der Bastardierungshypothese – fertile Nachkommen zwischen Höhlen- und Braunbär – geführt haben. Diese wurde aber spätestens durch die Untersuchung von THENIUS obsolet. Das Gebiß von *U. arctos priscus* zeigt eine Ausprägung, die am ehesten jener asiatischer Braunbären entspricht. Das paßt durchaus auch zu den an den Metapodien angestellten Befunden, die hinsichtlich der Ausprägung der Diaphysen eine entfernte Ähnlichkeit mit *U. maritimus* zeigen. Auch die Zahnmaße fallen in die Variationsbreite von *U. arctos*, wenn auch in den oberen Bereich. Für eine Zuordnung zum *arctos*-Formenkreis spricht auch das kurze Diastem und das Vorhandensein der vorderen Prämolaren sowie das Fehlen einer Glabella. Das verleiht den beiden Schädeln bereits ein sehr braunbärenartiges Äußeres. Eine gewisse morphologische Nähe besteht laut THENIUS (1956) auch zu den rezenten asiatischen Steppenbraunbären wie *U. a. piscator* bzw. *U. a. isabellinus* (= *pruinosus*).

Des weiteren zeichnet sich dieser braune Bär durch seine außerordentliche Größe aus – er ist bei schlankerem Bau der Metapodien nahezu gleich groß wie der Höhlenbär, ja er übertrifft, hinsichtlich der größten Länge, deren Mittelwerte sogar bei vier Metapodien: nämlich dem Metacarpale 2, Metacarpale 5, Metatarsale 3 und Metatarsale 5, siehe dazu Abb. 62. Weitere Unterschiede bestehen hinsichtlich der Feinmorphologie von v.a. der Di-

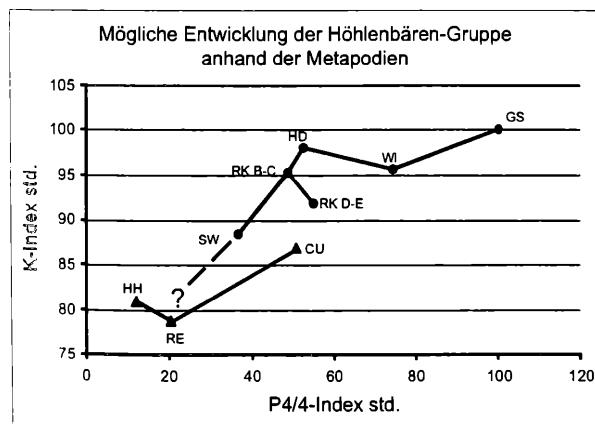


Abbildung 78: Mögliche Entwicklung der Höhlenbären-Gruppe anhand des K-Index. Es bilden sich zwei Gruppen heraus, die sich aber nicht so zwangsläufig als zu einer Linie gehörig darstellen lassen, wie das etwa bei Verwendung des Plumpeitsindex möglich ist. Gut kommt die Nähe der Bären von CU und RK B-C heraus. Abkürzungen siehe Abb. 63.

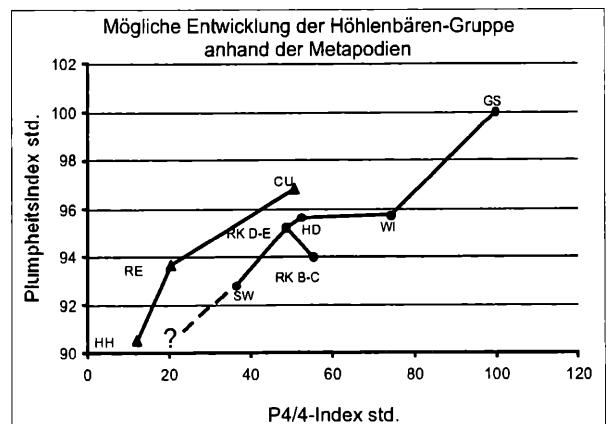


Abbildung 79: Mögliche Entwicklung der Höhlenbären-Gruppe anhand des Plumpeitsindex. Hier zeigt sich ein durchaus deutlicher Trend von Hundsheimer Spalte, Repolust- und Conturineshöhle plumperen Metapodien auszubilden. Demzufolge stehen die Rameschbären in einer Reihe mit den Bären der *spelaeus*-Normalform. Abkürzungen siehe Abb. 63.

aphyse. Die Differenzen bei der Ausprägung der Gelenkflächen sind minimal und erlauben keine sichere Differentialdiagnose.

Ursus arctos priscus war wahrscheinlich kein Zeitgenosse des Höhlenbären wie THENIUS, E. (1956:170) noch annahm, sondern ist vermutlich erst mehr als 13 ka später in die Windener Bärenhöhle gekommen. Das hat eine radiometrische Datierung ergeben, die in DÖPPES, D. & RABEDER, G. (1997:282) publiziert worden ist. In nächster Zeit sollen noch weitere ^{14}C -Daten von *U. a. priscus* erstellt werden, sowie eine DNA-Analyse, die seine genetische Verbindung zu den rezenten Braunbären erheiter soll. Diese Untersuchungen werden es hoffentlich ermöglichen, den nächsten lebenden Verwandten des großen Windener Braunbären zu finden und ihn so taxonomisch besser einzustufen.

Den aufgrund empirisch gewonnener Erkenntnisse gewählten Kulminationspunkt stellen die Höhlenbären der Gamssulzenhöhle dar. Es ist nicht bloß die jüngste der hier behandelten Höhlenbärenfaunen, sie weist nicht nur ein entsprechendes Evolutionsniveau bei den Zähnen auf, sondern auch hinsichtlich der Entwicklung der Metapodien liegt sie, von einigen Ausnahmen abgesehen, an oberster Position. Übertragen werden die Mittelwerte der Gamssulzenhöhle v.a. bei der Plumpeit von Metacarpale 1 und Metatarsale 1 aus der Conturineshöhle, sowie von etlichen Maßen der Metatarsalia der Windener Bärenhöhle. Bei den Metacarpalia schafft es nur der erste Strahl deutlich über das Gamssulzenniveau hinauszukommen. Bei der größten Länge bleibt die Gamssulzenhöhle generell etwas hinten. Bei den Indices jedoch ergibt es sich, daß die Thanatocoenose der Gamssulzenhöhle immer an höchster Stelle steht.

Differentialdiagnose:

Das wohl schwierigste Kapitel bei der Bearbeitung von Metapodien, die von Bären der Höhlenbären-Gruppe und nahe verwandten Formen stammen, ist die sichere artliche Bestimmung. Dies ergibt sich vor allem daraus, weil die Metapodien einer ganz beachtlichen Variabilität unterworfen sind. Der Vorgang der Bestimmung von Metapodien ist nicht als trivial zu bezeichnen.

Zum Zweck der artlichen Bestimmung eines beliebigen Metapodiums einzelne Merkmale an diesem zu betrachten, ist völlig zwecklos. Die Merkmale müssen immer in Kombination betrachtet werden. Die Ausprägung der Diaphysen ist bei Deninger- und Höhlenbär nicht unterscheidbar, das gilt auch für alle Tuberkel, Protuberanzen und Foveae. Nicht stichhaltig ist auch die Ausprägung sowohl der distalen als auch der proximalen Gelenkfläche. Es gibt keine Gelenkfacettenform, die nicht bei beiden Bärenarten vorkommen würde. Ja selbst die metrische Erfassung des Metapodiums gibt uns kein Mittel in die Hand, das eine eindeutige Zuordnung zu der einen oder zu der anderen Art gestatten würde. Auch die Analyse der Metapodien zeigt, daß der Übergang von *Ursus deningeri* zu *Ursus spelaeus* ein fließender, und als solcher von einer Verschiebung der Meßwerte gekennzeichnet ist. Dabei bleibt immer eine Überschneidungszone.

Selbst die Proportionen der Metapodien sind kein sicheres Hilfsmittel, da sich die *deningeri*-Formen mit dem unteren Bereich der *spelaeus*-Formen überschneiden. Etwas leichter wird die Differentialdiagnose, wenn das betrachtete Metapodium zu einer etwas weiter entfernt verwandten Form, aber durchaus noch immer im Genus *Ursus* stehend, gehört. Bereits zu dem doch nahe verwandten *U. arctos* bestehen bereits Unterschiede bei der Proportionierung der Metapodien, die eine Verwechslung nahezu unmöglich machen. Diese sind in jedem Fall deutlich schlanker gebaut und unterscheiden sich um rund 4 Plumpeit-Einheiten von *U. deningeri* und *U. spelaeus*. Das gilt für nahezu alle Vertreter des Genus *Ursus*, mit Ausnahme von *U. maritimus*, der hinsichtlich der Plumpeit zwischen *U. arctos* und *U. spelaeus* steht. Darüber hinaus sind der erste bis vierte Strahl bei *U. arctos* gerader gebaut als bei den Vertretern der Höhlenbären-Gruppe. Das gilt allerdings nicht für den fünften Strahl. Noch größer werden die Differenzen, die beispielsweise zu den asiatischen und amerikanischen Vertretern, STOCK & MERRIAM (1925), hin bestehen. Hier finden sich erstmals auch deutliche Unterschiede bei der Ausgestaltung der Gelenkflächen an den Bases metapodiales. Dazu kommt dann auch noch – zumindestens bei einigen Arten – eine deutlich stärkere Krümmung der Metapodien in antero-posteriorer Richtung, sowie signifikante Größenunterschiede.

11. Conclusiones

1. In der Höhlenbären-Gruppe sind die Metapodien einer Evolution unterworfen, die im Großen und Ganzen der Deperet'schen Regel entsprechend verläuft. Es ist allerdings kein linearer Trend zu größeren Dimensionen, sondern der Anstieg erfolgt ab etwa 100 ka exponentiell.
2. Eine zeitliche Einstufung einer Höhlenbären-Fauna ist anhand des K-Index des Metatarsale 2 möglich. Auch einige Parameter anderer Metapodien zeigen eine entsprechende Entwicklung, sind aber nicht ganz so gut dafür geeignet wie das Metatarsale 2.
3. Wenn man Metacarpus und Metatarsus betrachtet, wird die Entwicklung am besten durch den Plumpeit- und den K-Index, aufgetragen entweder gegen den P4/4-Index oder das radiometrische Alter, beschrieben. Das gilt auf der Ebene des einzelnen Metapodiums genauso wie auf der Ebene von Metacarpus und Metatarsus.
4. Im Profil der Ramesch Knochenhöhle zeigt sich eine rückläufige Entwicklungstendenz, die zu kleineren und schlankeren Metapodien in den jungen Abschnitten des Profiles (0-70 cm unter NN) führt. Als möglicher Auslöser einer solchen Entwicklung wird eine Klimaver schlechterung diskutiert.
5. Im Material der Hundsheimer Spalte war es möglich, eine weitere Bärenart anhand eines Metatarsale 5 nachzuweisen. Dieses Element wird als *U. cf. arctos* beschrieben und abgebildet.
6. Es besteht bei den alpinen Höhlenbären ein Trend zur Verplumpfung des ersten Strahles, der bei denen des Tieflandes nicht nachweisbar ist.

7. Die aus dem Material der Windener Bärenhöhle von THENIUS (1956) beschriebene Art *U. arctos priscus* kann auch anhand der Metapodien nachgewiesen werden. Diese Braunbären unterscheiden sich in der Länge nur unwe sentlich von den Höhlenbären, sind aber deutlich schlanker und haben einige Eigenheiten im Bau der Diaphyse, anhand derer sie unterschieden werden können.

8. Gravierend sind die metrischen, weniger die morphologischen Unterschiede zwischen *U. deningeri* aus der Hundsheimer Spalte und aus der deutlich jüngeren Repolusthöhle. Die Deningerbären der Repolusthöhle sind bis zu 17 % (von GS) kleiner dimensioniert. Deshalb wird der Sonderstellung dieser Bären durch eine unterartliche Abgrenzung als *U. deningeri deningeroides* Rechnung getragen.

9. Zwischen den Bären der Höhlenbären-Gruppe und einigen rezenten Ursiden besteht ein Unterschied hinsichtlich der Plumpheit des Metacarpale 2. Dieses ist in der Höhlenbären-Gruppe im Mittel deutlich plumper als Metacarpale 1 und 3, wodurch es sich von dem *U. arctos*, *U. arctos syriacus*, *U. maritimus*, *U. malayanus* und *U. labiatus* unterscheidet.

10. Ein verlässliches Sexing einer Bärenpopulation mit Hilfe der Metapodien ist nicht möglich.

Conclusions

1. Within the cave bear group the evolution of metapodial bones took place according to the rule of Deperet. This trend is not linear and the exponential increase began about 100 ka b.p.

2. It is possible to determine the age of a cave bear population by means of the K-index of the metatarsal 2. There are some more parameters which enable us to make comparable determinations, but the best results come from the K-index of metatarsal 2.

3. If the development of metacarpus and metatarsus are considered, the best results will be obtained by diagrams with index of robustness or K-index plotted against the P4/4-index or the radiometric age. This is true for the level of the single metapodial bone as well as for the average of metacarpus and metatarsus.

4. In the profile of the Ramesch cave there is a tendency towards recurring averages from the layers D and E to B and C (depth of separation is -70 cm beneath 0). As a possible reason for this extraordinary tendency a worsening of climatic conditions is discussed.

5. Based on the finding of a single 5th metatarsal bone the existence of another species of bear is proven for the Hundsheimer Spalte. Due to its morphological and metrical characters, this bone is described as *Ursus cf. arctos*.

6. In alpine cave bears there is a tendency towards an increase of robustness of the first metacarpal and metatarsal bone, which is not visible in the material of the cave bears from lower regions.

7. Taking into consideration the fact that there are two known bears from the Windener Bärenhöhle, *U. spelaeus* and *U. arctos priscus* (THENIUS, 1956), there also is

evidence for their existence by the analysis of the metapodial bones too. It is exceptional that these brown bears do not differ from cave bears in greatest length but only in robustness and in the morphology of the diaphysis. There is a ¹⁴C-dating showing that *U. a. priscus* lived in the area of Winden about 17 ka b.p.

8. There is a severe difference in the metrical characters of the older but bigger deninger bears of the Hundsheimer Spalte and the younger but significantly smaller bears of the Repolust cave. The maximum difference is about 17 % (in comparison to the Gamssulzen cave)! For the sake of these differences it is proposed to separate the deninger bears from the Repolust cave subspecifically as *Ursus deningeri deningeroides* from the other deninger bears.

9. There is an interesting divergence between members of the cave bear group and recent bears in respect to the robustness of the metacarpal 2. In the cave bear group it is always plumper than metacarpal 1 und metacarpal 3, but this is not true for the recent *U. arctos*, *U. arctos syriacus*, *U. maritimus*, *U. malayanus* and *U. labiatus*.

10. It is not possible to sex a cave bear population by means of metapodials due to inhomogenous results.

12. Dank

Mein Dank gilt in besonderer Weise meinem Dissertationsvater, Herrn o.-Univ. Prof. Dr. Gernot Rabeder, den Leihgebern, Herrn Dr. Harald Temmel (Weiz), dem Landesmuseum Joanneum, Graz (Dr. Ingomar Fritz) sowie dem Burgenländischen Landesmuseum, Eisenstadt (Dr. Maria Tschach).

Des weiteren gilt mein Dank meiner Familie, die mich in großer Geduld über lange Zeit hinweg in vieler Hinsicht unterstützt und so maßgeblich zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen hat.

13. Literatur

- ABEL, O. & KYRLE, G., eds., 1931. Die Drachenhöhle bei Mixnitz. — Speläol. Monographien, VII, VIII; Verlag Österr. Staatsdruckerei, Wien.
- BACHOFEN-ECHT, A. von, 1931. Beobachtungen über die Entwicklung und Abnutzung der Eckzähne bei *Ursus spelaeus* und seiner Urform. — in ABEL, O. & KYRLE, G., [eds.] 1931:574–580, Wien.
- BAUER, K., 1996. unveröff. Bestimmungsprotokoll H 1996–42. — Säugetiersammlung, Naturhist. Mus., 3 S., Wien.
- BÜRGL, H., 1933. Zur Frage der Schädelhaltung des Höhlenbären. — Palaeobiologica, 5:65–83, Wien.
- BÜRGL, H., 1938. Morphologische und funktionelle Analyse der Wirbelsäule des Höhlenbären. I. — Palaeobiologica, 6:65–113, Wien.
- DEGERBØL, M., 1933. Danmarks pattedyr i fortiden i sammenligning med recente former I. — Videnskab. Meddeldels. Danks. Naturhist. Foren, 96, Kopenhagen.
- DÖPPES, D. & RABEDER, G. (1997). Windener Bärenhöhle.

- in: DÖPPES, D. & RABEDER, G. [eds.], 1997. Pliozäne und pleistozäne Faunen Österreichs – Ein Katalog der wichtigsten Fossilfundstellen und ihrer Faunen. — Mitt. Komm. Quartärforsch., **10**:280–283, Wien.
- DÖPPES, D. & RABEDER, G. [eds.], 1997. Pliozäne und pleistozäne Faunen Österreichs – Ein Katalog der wichtigsten Fossilfundstellen und ihrer Faunen. — Mitt. Komm. Quartärforsch., **10**:1–411, Wien.
- DRIESCH, A. von den, 1982. Das Vermessen von Tierknochen aus Vor- und Frühgeschichtlichen Siedlungen. — Eigenverlag des Institutes für Paläoanatomie, Domestikationsforschung und Geschichte der Tiermedizin, 2. Aufl., München.
- EHRENBERG, K., 1928. *Ursus deningeri* v. Reich. und *Ursus spelaeus* Rosenm. — Anz. Österr. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl., Abt. I, **10**:1–4, Wien.
- EHRENBERG, K., 1929. Über einen bemerkenswerten Bärenschädel aus der Bärenhöhle von Winden. — Anz. Österr. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl. vom 5.12.1926, Wien.
- EHRENBERG, K., 1929. Zur Frage der systematischen und phylogenetischen Stellung der Bärenreste von Hundsheim und Deutsch-Altenburg. — Palaeobiologica, **2**:213–221, Wien.
- EHRENBERG, K., 1933. Ein fast vollständiges Bärenskelett aus dem Alt-Diluvium von Hundsheim in Niederösterreich. — Verh. Zool. Bot. Ges. Wien, **83**:48–52, Wien.
- ERDRINK, P. D., 1953. A review of the fossil and recent bears of the Old World with remarks on their phylogeny based upon their dentition. — Dissertation, 2 Bde., 597 S., 61 Abb., 7 Tab., 5 Verbreitungskarten, 22 Tafeln; Utrecht, Deventer.
- FRANK, Ch. & RABEDER, G. (1997a). Deutsch-Altenburg. — in: DÖPPES, D. & RABEDER, G. [eds.], 1997. Pliozäne und pleistozäne Faunen Österreichs – Ein Katalog der wichtigsten Fossilfundstellen und ihrer Faunen. — Mitt. Komm. Quartärforsch., **10**:238–240, Wien.
- FRANK, Ch. & RABEDER, G. (1997b). Hundsheim. — in: DÖPPES, D. & RABEDER, G. [eds.], 1997. Pliozäne und pleistozäne Faunen Österreichs – Ein Katalog der wichtigsten Fossilfundstellen und ihrer Faunen. — Mitt. Komm. Quartärforsch., **10**:270–274, Wien.
- FRANK, Ch. & RABEDER, G. (1997c). Schwabenreith-Höhle. — in: DÖPPES, D. & RABEDER, G. [eds.], 1997. Pliozäne und pleistozäne Faunen Österreichs – Ein Katalog der wichtigsten Fossilfundstellen und ihrer Faunen. — Mitt. Komm. Quartärforsch., **10**:227–231, Wien.
- FRANK, Ch. & RABEDER, G. (1997d). Gamssulzenhöhle. — in: DÖPPES, D. & RABEDER, G. [eds.], 1997. Pliozäne und pleistozäne Faunen Österreichs – Ein Katalog der wichtigsten Fossilfundstellen und ihrer Faunen. — Mitt. Komm. Quartärforsch., **10**:171–176, Wien.
- FRANK, Ch. & RABEDER, G. (1997e). Herdengelhöhle. — in: DÖPPES, D. & RABEDER, G. [eds.], 1997. Pliozäne und pleistozäne Faunen Österreichs – Ein Katalog der wichtigsten Fossilfundstellen und ihrer Faunen. — Mitt. Komm. Quartärforsch., **10**:181–185, Wien.
- FRANK, Ch. & RABEDER, G. (1997f). Ramesch-Knochenhöhle. — in: DÖPPES, D. & RABEDER, G. [eds.], 1997. Pliozäne und pleistozäne Faunen Österreichs – Ein Katalog der wichtigsten Fossilfundstellen und ihrer Faunen. — Mitt. Komm. Quartärforsch., **10**:209–213, Wien.
- FREUDENBERG, W., 1908. Die Fauna von Hundsheim in Niederösterreich. — Jb. k.k. geol. Reichsanst., **58** (2):197–222, Wien.
- FREUDENBERG, W., 1914. Die Säugetiere des älteren Quartärs von Mitteleuropa mit besonderer Berücksichtigung der Fauna von Hundsheim und Deutsch-Altenburg in Niederösterreich. — Geol. Palaeont. Abh., NF, **12**(16), 4–5:375–391, Jena.
- FURNHOLZER, J., 1996. Zum Versuch einer Revision der Ausgrabungen in der Repolusthöhle (Kat.-Nr. 2837/1) von 1947 bis 1955. — Die Höhle, **47** (2):45–50, Wien.
- GOLDFUSS, A., 1810. Die Umgebung von Muggendorf. Erlangen.
- GUZVICA, G. & RADANOVIC-GUZVICA, B., 2000. Comparative-evolutionary Analyses of Cave Bear Metapodial Bones from North-Western Croatia. — Geol. zbor., **15**:17–19, Ljubljana.
- KUNST, G. K., 1992. Hoch- und spätglaziale Großsäugerreste aus dem Nixloch bei Losenstein-Ternberg (O.O.). — Mitt. Komm. Quartärforsch., **8**:83–127, Wien.
- MAIS, K., 1973. Das Karstgebiet Pfaffenbergs bei Bad Deutsch-Altenburg (Niederösterreich) – ein vorläufiger Überblick. — Die Höhle, **24** (1):1–8, Wien.
- MAIS, K. & RABEDER, G., 1977. Eine pliozäne Höhlenfüllung im Pfaffenbergs bei Bad Deutsch-Altenburg (Niederösterreich). — Die Höhle, **28** (1):1–7, Wien.
- MAIS, K. & RABEDER, G., 1979. Das Karstgebiet der Hainburger Berge. — in: Höhlenforschung in Österreich. — Veröff. Naturhist. Mus. Wien, Neue Folge, **17**:51–63, Wien.
- MERRIAM, J. C. & STOCK, CH., 1925. Relationships and Structure of the Short-Faced Bear, *Arctotherium*, from the Pleistocene of California. — Contributions to Palaeontology from the Carnegie Institution of Washington, Carnegie Institution of Washington, Publication No. 347:1–35, Washington, D.C.
- MOTTL, M., 1933. Die arctoiden und speläoiden Merkmale der Bären. — Földtani Közlöny, **62**:165–177, Budapest.
- MOTTL, M., 1947. Die Repolusthöhle, eine Protoaurignacienstation bei Peggau in der Steiermark. — Wiss. Geol. Bundesanst., **1947**:200–205, Wien.
- NAGEL, D. & RABEDER, G., 1997. Revision der mittelpliestozänen Großsäugerfauna von Deutsch-Altenburg 1. — Wiss. Mitt. Niederösterr. Landesmus., **10**:231–249, St. Pölten.
- NAGEL, D. & RABEDER, G., 2001. Phylogeny and new Taxonomy of Alpine Cave Bears. — in Druck.
- OSWALD, J., 1999. Geschlechtsdimorphismen an den Eckzähnen von Höhlenbären. — unpubl. Diplomarbeit, 51 S., Formal- und Naturwiss. Fakultät, Universität Wien.
- PACHER, M., 2000. Taphonomische Untersuchungen der Höhlenbären-Fundstellen in der Schwabenreith-Höhle bei Lunz am See (Niederösterreich). — Beitr. Paläont., **25**:11–85, Wien.
- RABEDER, G., 1972. Eine fossile Höhlenfauna aus dem Steinbruch Hollitzer bei Bad Deutsch-Altenburg (NÖ.). — Die Höhle, **23** (3):89–95, Wien.
- RABEDER, G., 1973. Weitere Grabungsergebnisse von der altpliestozänen Wirbeltierfundstelle Deutsch-Altenburg 2. — Die Höhle, **24** (1):8–15, Wien.

WITHALM, G., Die Evolution der Metapodien ...

- RABEDER, G., 1976. Die Carnivoren (Mammalia) aus dem Altpleistozän von Deutsch-Altenburg 2. Mit Beiträgen zur Systematik einiger Musteliden und Caniden. — Beitr. Paläont. Österr., **1**:1–119, Wien.
- RABEDER, G., 1983. Neues vom Höhlenbären: Zur Morphogenetik der Backenzähne. — Die Höhle, **34** (2):67–85, Wien.
- RABEDER, G., 1991. Die Höhlenbären der Conturines – Entdeckung und Erforschung einer Dolomiten-Höhle in 2800 m Höhe. — Verlagsanstalt Athesia, Bozen.
- RABEDER, G. 1999. Die Evolution des Höhlenbärengebisses. — Mitt. Komm. Quartärforsch., **11**:1–102, Wien.
- RABEDER, G. & TEMMEL, H., 1997. Repolusthöhle. — in: DÖPPES, D. & RABEDER, G. [eds.], 1997. Pliozäne und pleistozäne Faunen Österreichs – Ein Katalog der wichtigsten Fossilfundstellen und ihrer Faunen. — Mitt. Komm. Quartärforsch., **10**:328–334, Wien.
- RODE, K., 1931. Über die Bären von Taubach und Ehringsdorf. — Palaeont. Z., **13**:61–72, Berlin.
- RODE, K., 1933. Über die Bärenreste von Steinheim an der Murr. — Z. Säugetierkde., **8**:73–86, Berlin.
- RODE, K., 1935. Untersuchungen über das Gebiß der Bären. — Monographien z. Geol. u. Palaeont., Ser. II, **7**:1–179, Leipzig.
- SCHÄFF, E., 1889. Über den Schädel von *Ursus arctos*. — Archiv f. Naturg., **55**:244–267.
- SICKENBERG, O., 1933. Neue Ausgrabungen im Alt-plistozän von Hundsheim. — Verh. Zool. Bot. Ges. Wien, **83**:46–48, Wien.
- SIVERS, W. v., 1931. Die Struktur der Hand- und Fußwurzel des Höhlenbären von Mixnitz. — Palaeobiologica, **IV**: 257–304, Wien.
- SOERGEL, W., 1926. Der Bär von Süßenborn. — N. Jb. f. Min. etc. Beil., Abt. B, **54**:115–156, Stuttgart.
- SOERGEL, W., 1927. Exkursion ins Travertingebiet von Ehringsdorf. — Palaeont. Z., **8**:7–33, Berlin.
- TEMMEL, H., 1996. Die mittelpaläozänen Bären (Ursidae, Mammalia) aus der Schachtfüllung der Repolusthöhle bei Peggau in der Steiermark (Österreich). — unpubl. Diss., Formal- und Naturwiss. Fakultät, Univ. Wien, **1–258**, 68 Abb., 99 Tab., Wien.
- THENIUS, E., 1947. Ergebnisse neuer Ausgrabungen im Alt-pleistozän von Hundsheim bei Deutsch-Altenburg. — Anz. Österr. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl., Abt. I, **6**:1–4, Wien.
- THENIUS, E., 1947. Bemerkungen über fossile Ursiden. — Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl., Wien.
- THENIUS, E., 1956. Zur Kenntnis der fossilen Braubären (Ursidae, Mammalia). — Anz. Österr. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl., Abt. I, **165**:153–172, Wien.
- THENIUS, E., 1959. Ursidenphylogenie und Biostratigraphie. — Z. Säugetierkde., **24**:78–84, Berlin.
- TORRES PEREZ-HIDALGO, T. de, 1988. Osos (Mammalia, Carnivora, Ursidae) del Pleistoceno de la Peninsula Ibérica. — Bol. Geol. Min., **XCIX/I–VI**:1–316, Madrid.
- TOULA, F., 1902. Das Nashorn von Hundsheim, *Rhino-ceros (Ceratotherinus) hundsheimensis* nov. form. — Mit Ausführungen über die Verhältnisse von elf Schädeln von *Rhinoceros (Ceratotherinus) sumatrensis*. — Abh. k.k. geol. Reichsanst. Wien, **XIX**:1–92, 12 Tafeln, 25 Abb., Wien.
- TOULA, F., 1907. Über die Resultate der von Dr. Wilhelm Freudenberg ausgeführten Untersuchungen der fossilen Fauna von Hundsheim in Niederösterreich. — Verh. k.k. geol. Reichsanst., **XIII**:305–307, Wien.
- WESSELY, G., 1961. Geologie der Hainburger Berge. — Jb. Geol. Bundesanst., **104**:273–349, Wien.
- ZAPFE, H. 1939. Über das Bärenskelett aus dem Altplis-tozän von Hundsheim. — Verh. Zool. Bot. Ges. Wien, **88/89**:239–245, Wien.
- ZAPFE, H. 1948: Die altpaläozänen Bären von Hundsheim in Niederösterreich. — Jb. Geol. Bundesanst., 1946, **91**:95–164, Wien.

TAFEL 1

Vergleich des Metatarsale 5 sin. von *Ursus cf. arctos*, Inv.Nr.: 1889/5/184, Inst. f. Paläontologie, Universität Wien, aus der Hundsheimer Spalte mit dem eines rezenten *Ursus arctos* (Rumänien) und dem eines *Ursus deningeri*, Inv.Nr.: 1889/5/140, aus der Hundsheimer Spalte. Man beachte die große morphologische Nähe von *U. cf. arctos* und *U. arctos*, die sowohl in den Dimensionen auch in den Proportionen ihren Niederschlag findet. Das Metatarsale 5 von *U. deningeri* ist bereits deutlich plumper ausgebildet, außerdem ist das Caput metatarsale deutlich stärker nach medial gebogen. Von Bedeutung ist auch die Fovea distal der Tuber osseus metatarsalis V, die eine bestechende Ähnlichkeit zu *U. arctos* zeigt. Fotos: R. Gold.

a: von dorsal b: von plantar

Fig. 1: *Ursus arctos* rezent

Fig. 2: *Ursus cf. arctos*

Fig. 3: *Ursus deningeri*

TAFEL 1



TAFEL 2

Vergleich des Metatarsale 5 sin. von *Ursus cf. arctos*, Inv.Nr.: 1889/5/184, Inst. f. Paläontologie, Universität Wien, aus der Hundsheimer Spalte mit dem eines rezenten *Ursus arctos* (Rumänien) und dem eines *Ursus deningeri*, Inv.Nr.: 1889/5/140, aus der Hundsheimer Spalte. Man beachte die große morphologische Nähe von *U. cf. arctos* und *U. arctos*, die auch in den Dimensionen ihren Niederschlag findet. Fotos: R. Gold.

a: von lateral

b: von medial

c: von distal

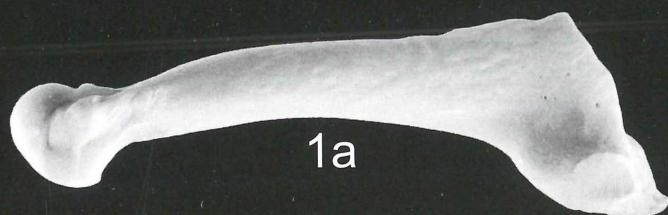
d: von proximal

Fig. 1: *U. arctos*

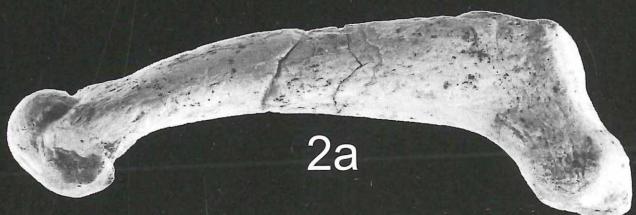
Fig. 2: *U. cf. arctos*

Fig. 3: *U. deningeri*

TAFEL 2



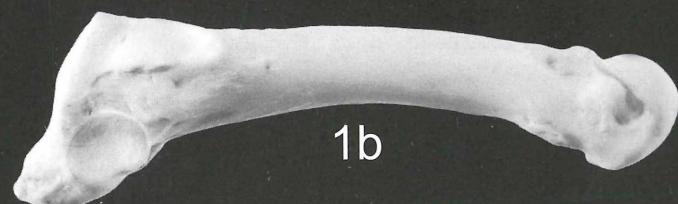
1c



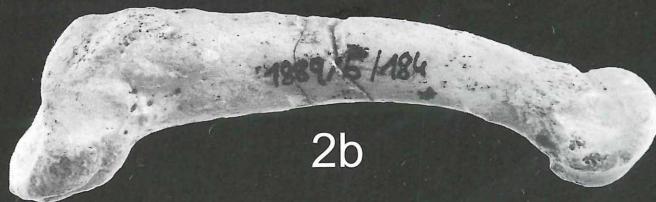
2c



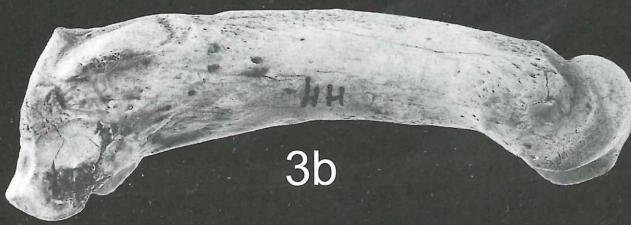
3c



1b



2b



3b

5 cm

