© Verband Österreichischer Höhlenforscher, download unter www.biologiezentrum.at

Der neue Stammbaum der alpinen Höhlenbären

ZUSAMMENFASSUNG

Die Alpen wurden im Jungpleistozän von mindestens drei Taxa der Höhlenbären-Gruppe bewohnt, die sich sowohl nach der mitochondrialen DNA als nach metrischen und morphologischen Kriterien unterscheiden lassen. Die paläontologischen Möglichkeiten zur Unterscheidung der Evolutionslinien werden beschrieben und diskutiert. Zwei „hochalpine Kleinformen" gehören als Unterarten wahrscheinlich zu *Ursus spelaeus* (*U. s.? ladinicus und U. s.? eremus*), während das dritte Taxon als selbstständige Art (*U. ingressus*) betrachtet wird.

An Hand zahlreicher Vergleichs-Diagramme wird versucht, an den Zähnen und Extremitätenknochen metrische und morphologische Unterschiede zu finden, nach denen diese drei alpinen Taxa zu unterscheiden sind. Ein neuer Stammbaum wurde entworfen.

ABSTRACT

In the Upper Pleistocene the Alps were inhabited by at least three taxa of cave bear (group) which differ in their mitochondrial DNA as well as in metrical and morphological criteria. The possibilities of distinguishing these evolutionary lineages in the fossil record are described and discussed. Two „high Alpine dwarf forms" are described as possible subspecies of *U. spelaeus* (*U. s.? ladinicus and U. s.? eremus*), the third taxon is separated as an independent species (*U. ingressus*).

By means of numerous diagrams an attempt is made to find metrical and morphological differences in the teeth and limb bones in order to distinguish the three Alpine taxa. A new phylogenetic tree is drawn.

Gernot Rabeder
Institut für Paläontologie
der Universität Wien
Althanstraße 14, 1090 Wien
gernot.rabeder@univie.ac.at

Michael Hofreiter
Max-Planck-Gesellschaft
Institut für evolutionäre Anthropologie
Deutscher Platz 6, D-04103 Leipzig
hofreite@eva.mpg.de

Eingelangt: 28.01.2004
Angenommen: 23.04.2004

EINLEITUNG

Vor gut zwanzig Jahren erschien in der Zeitschrift „Die Höhle" ein Artikel unter dem Titel „Neues vom Höhlenbären: zur Morphogenetik der Backenzähne" (Rabeder, 1983). Es ging um die beträchtlichen morphologischen und metrischen Unterschiede zwischen den Höhlenbären der Ramesch-Knochenhöhle (damals lief noch die Grabung) und denen der Drachenhöhle bei Mixnitz. Die Mixnitzer Bärenzähne sind nicht nur wesentlich größer sondern auch morphologisch viel höher evoluiert als die Ramesch-Zähne. Diese Differenzen traten erst durch den Vergleich von größeren Mengen zu Tage. Im Vergleich von nur wenigen Stücken z.B. einzelnen Schädeln und Kiefern waren die Abweichungen wegen der großen Variabilität nicht erkennbar. Zur Erklärung der rätselhaften Unterschiede wurde das Modell der „hochalpinen Kleinform" von Ehrenberg (1929) herangezogen d.h. die kleineren Dimensionen und die primitivere Morphologie der Rameschbären wurden auf die schwierigen Lebensbedingungen im Hochgebirge (kürzere Sommer) zurückgeführt. Nun, nach zwanzig Jahren intensiver Grabungs- und Forschungstätigkeit haben sich die wissenschaftlichen Aspekte des Höhlenbären grundlegend verändert: einerseits wurden die morphologischen Methoden weiterentwickelt, andererseits kam die DNA-Analyse dazu, die es ermöglicht, stammesgeschichtliche Zusammenhänge von einer ganz anderen Warte aus zu betrachten.

© Verband Österreichischer Höhlenforscher, download unter www.biologiezentrum.at

DER ALTE STAMMBAUM

Die Abtrennung des fossilen Höhlenbären als eigenständige Art *Ursus spelaeus* erfolgte noch im 18. Jahrhundert durch J. C. Rosenmüller (1794), der die Bärenschädel der Zoolithenhöhle bei Burggaillenreuth in Oberfranken untersuchte. Die Verwandtschaft mit dem Braunbären wurde aber nie ernstlich in Frage gestellt. Die Höhlenbärenlinie, durch v. Reichenau (1906) um die Chronospezies *Ursus deningeri* erweitert, wurde immer als Seitenzweig der Braunbärenlinie gedeutet, der sich durch die allmähliche Anpassung an eine rein vegetarische Kost im Gebiss, im Schädelbau und in der zunehmenden Plumpheit der Extremitäten immer weiter von den urtümlich bleibenden Braunbären entfernt hat. Diesem Bild entspricht der einfache Stammbaum, der noch vor wenigen Jahren als gültig angesehen wurde (s. Rabeder & al., 2000: 23; Abb. 1).

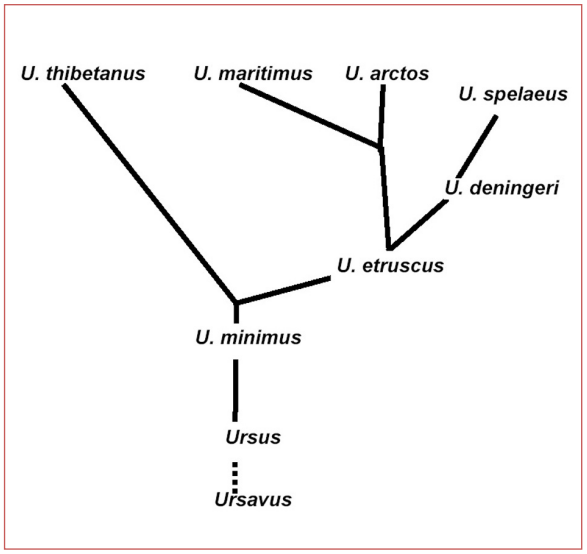

Abb. 1: Der „alte Stammbaum" der Höhlenbären (nach div. Autoren, vereinfacht).

DAS WIENER HÖHLENBÄREN-FORSCHUNGSPROGRAMM

Die Erforschung der alpinen Bärenhöhlen hat am Institut für Paläontologie der Universität Wien eine lange Tradition. Sie begann vor mehr als 80 Jahren unter Othenio Abel in der Drachenhöhle bei Mixnitz, setzte sich unter Kurt Ehrenberg fort in der Schreiberwandhöhle am Dachstein, der Merkensteinhöhle bei Baden, der Bärenhöhle von Winden, schließlich in der Salzofenhöhle im Toten Gebirge und der Schlenken-Durchgangshöhle in der Osterhorngruppe. Ab 1980 wurde die Grabungstätigkeit unter Leitung des Erstautors intensiviert. Es folgten z.T. vieljährige Grabungskampagnen in der Ramesch-Knochenhöhle, der Brieglersberghöhle, der Gamssulzenhöhle, der Brettsteinbärenhöhle und in der Ochsenhalthöhle, im Liegloch (alle im Toten Gebirge), in der Hartelsgrabenhöhle (Gesäuse), der Herdengelhöhle und der Schwabenreithhöhle bei Lunz, im Nixloch bei Losenstein-Ternberg in OÖ, in der Sulzfluhhöhle im Rätikon (Schweiz), der Conturineshöhle in den Dolomiten (Italien) sowie der Potočka zijalka in den Karawanken, der Križna jama im Klassischen Karst der Ajdovska jama bei Krsko und der Herkova jama bei Radelj an der Drau (Slowenien). Unter O. Abel standen Fragen der Funktionsmorphologie und Lebensweise der Höhlenbären im Vordergrund sowie die Gründe für ihr Aussterben (Abel & Kyrle, 1931), während Kurt Ehrenberg (1976) vor allem die Beziehungen zum paläolithischen Menschen (Stichwort: Höhlenbärenkult) faszinierten. In den letzten beiden Jahrzehnten konnte auf Grund der wesentlich verbesserten Grabungsmethoden auf Fragen der Evolution und Feinstratigraphie eingegangen werden, weil nun statistisch aussagekräftige Fossilmengen vorliegen und die Möglichkeiten der radiometrischen Datierung ganz andere Altersseinstufungen ergeben (Döppes & Rabeder, 1997). Nicht nur mit Höhlenbären sondern auch mit den Ursiden im Allgemeinen, besonders mit deren Phylogenie befasste sich Erich Thenius in zahlreichen Studien (Thenius, 1958, 1960, 1976, 1989). Vor allem durch die Analyse des Gebisses wurde die Stammesgeschichte und die systematische Stellung einiger Bärenformen (Brillenbär, Kragenbär, Eisbär, Großer Panda) erarbeitet. Die Ergebnisse dieser z.T. schon weit zurückliegenden Studien sind durch die DNA-Analysen bestätigt worden.

Nun aber zurück zum Höhlenbären: Schon K. Ehrenberg (1929) war aufgefallen, dass sich die Höhlenbärenreste aus verschiedenen alpinen Höhlen unterscheiden, wenn man die Variabilität der metrischen Werte vergleicht. Bei der ersten Beschreibung der sehr kleinen Bärenform aus der Schreiberwandhöhle schuf er den Ausdruck

© Verband Österreichischer Höhlenforscher, download unter www.biologiezentrum.at

„hochalpine Kleinform". Die Verringerung der Dimensionen wurde als Anpassung an das Hochgebirgsleben (kurze Sommer, lange nahrungslose Winter) gedeutet. Von anderen Autoren (s. Rabeder, 2001) wurden die durchschnittlich geringeren Dimensionen mit geschlechtsspezifischen Unterschieden erklärt: die kleineren Weibchen hätten bevorzugt in den hochgelegenen Höhlen überwintert. Diese scherzhaft „Pascha-Theorie" genannte Hypothese wurde vor kurzem ad absurdum geführt (Rabeder, 2001). Das Geschlechtsverhältnis ist in den meisten hochalpinen Höhlenfaunen ausgeglichen.

Die Grabung in der Ramesch-Knochenhöhle 1979 bis 1984 war der Schlüssel für die moderne Höhlenbärenforschung in den Alpen. Die bis dahin einzigartige Fundsituation in einem ungestörten, über zwei Meter mächtigen Sedimentprofil machte es möglich, Fragen der Evolution in metrischen und morphologischen Details nachzugehen. Der große Unterschied zu den Höhlenbärenresten aus der Drachenhöhle bei Mixnitz ließ zunächst den Schluss zu, dass die „hochalpine Kleinform" auch in der Ramesch-Knochenhöhle vorkommt (Hille & Rabeder, 1986). Der taxonomische Status dieser Hochgebirgsform konnte damals nicht näher erörtert werden. Erst die Grabungsergebnisse von der Gamssulzenhöhle (Rabeder, 1995: 76) brachten den Umschwung: *„Die sogenannte „hochalpine Kleinform", welche im Mittelwürm mindestens bis 31.000 Jahre v.h. das Hochplateau des Toten Gebirges bewohnt hat, war vom großwüchsigen Höhlenbären, der die Gamssulzenhöhle zumindest bis 38.000 Jahre v.h. bewohnt hat, artlich verschieden!"*

Schon damals wurde die Möglichkeit einer artlichen Trennung (Rameschbär und Gamssulzenbär als zwei Spezies) in Erwägung gezogen (Speziationshypothese). Als Erklärung wurden zwei Denkmodelle vorgestellt (Rabeder, 1995: 81) *„Auch zu anderen absolut datierten Bärenfaunen des Mittelwürm bestehen ungewöhnliche Evolutionsunterschiede, die nur dadurch erklärt werden können, daß entweder die Evolution in diesem Zeitbereich sprunghaft verlief (**Saltationshypothese**) oder eine hochevoluierte Bärenpopulation aus einem bisher noch unbekannten Areal in die Ostalpen vorstieß (**Immigrationshypothese**)."*

Eine andere hochalpine Kleinform wurde in den Dolomiten entdeckt. Aus der auf fast 2800 m hoch gelegenen Conturineshöhle wurde in den Jahren 1988 bis 2001 eine große Menge von Fossilien geborgen, die zuerst einem kleinen Höhlenbärenverwandten zugeordnet wurde. Wegen der Mischung von altertümlichen Merkmalen (kleine Dimensionen, P3 bei über 25% der Schädel noch vorhanden, i1 primitiv, m2-Trigonidtal primitiv) und progressiven (i2, m1- und m2-Enthypoconid hochevoluiert, ebenso das m2-Mesolophid, der M2-Metaloph und vor allem die P4) ist dem Conturinesbären eine Sonderstellung einzuräumen (Rabeder, 1999: 91) *„...was den Schluß zuläßt, daß sich diese hochalpine Bärengruppe wahrscheinlich direkt aus einer spätmittelpleistozänen U. deningeri-Gruppe herleiten lässt ...Eine genetische Verbindung mit den hochalpinen Höhlenbären der Nordalpen... ist auszuschließen"*.

Die evolutionsstatistische Bearbeitung der Metapodien durch Gerhard Withalm (2001), der Tibien durch Monika Froemel (2001), der Carpalia durch Desiree Billaudet (2003) sowie der Tarsalia durch Daniela Dobner (2002) und Petra Fleischmann (2004) hat die Sonderstellung der hochalpinen Bären auch beim postcranialen Skelett geklärt. Sie hatten stärker entwickelte erste Finger- und Zehenstrahlen, aber relativ längere und schlankere Tibien, was als Anpassung an das Hochgebirgsleben gedeutet wird.

In welcher Beziehung die anderen Höhlenbärenfaunen zu den drei genannten Gruppen stehen, kann nun auch diskutiert werden. Nach paläontologischen Daten kann mit hoher Wahrscheinlichkeit angenommen werden, dass der Gamssulzenbär folgende Höhlen bewohnt hat: Nixloch bei Losenstein-Ternberg und Liegloch (Österreich), Schnurenloch (Schweiz), Potočka zijalka, Mokriška jama und Križna jama (Slowenien) sowie Vindija (Kroatien), der Rameschbär ist auch in der Salzofenhöhle und der Ochsenhalthöhle sowie in der Schwabenreith- und der Herdengelhöhle (Österreich) belegt, während der Conturinesbär bisher nur aus der Dolomitenhöhle (Italien) bekannt war, aber auch in der Brieglersberghöhle (Österreich), in der Sulzfluhhöhle (Schweiz) und in der Ajdovska jama (Slowenien) vorkommt. Es bleiben noch zahlreiche Höhlenbärenfaunen, die bisher in dieses Schema nicht eingeordnet werden können z.B. die Faunen der meisten Schweizer Bärenhöhlen (Chilchli, Ranggiloch, Drachenloch bei Vättis, Wildkirchli), einiger italienischer Bärenhöhlen (Caverna

© Verband Österreichischer Höhlenforscher, download unter www.biologiezentrum.at

Generosa, Buco dell'Orso) sowie einiger österreichischer Höhlen (Drachenhöhle bei Mixnitz, Merkensteinhöhle bei Wien, Frauenhöhle im Grazer Bergland, Schottloch am Dachstein, Schlenken-Durchgangshöhle, Torrener Bärenhöhle, usw.; siehe Tabelle 1).

Mit der Analyse alter DNA haben wir nun eine völlig neue Möglichkeit, die Verwandtschaft von eiszeitlichen Tieren zu untersuchen. Schon lange ist bekannt, dass in den Sedimenten von Höhlen wegen der gleichbleibenden Temperatur und Feuchtigkeit organische Verbindungen wie Kollagen wesentlich länger erhalten werden als bei Fossilien aus Freilandfundstellen. Die Überlieferung von genetischem Material unterliegt den gleichen Regeln. Derzeit kann man davon ausgehen, dass die Methode der mitochondrialen DNA-Analyse bei Knochen angewendet werden kann, die bis zu 100.000 Jahre alt sind (das geht aus den Analysen der Bären aus der Schwabenreithhöhle hervor, die zwischen 110.000 und 72.000 Jahren datiert werden, unveröffentlichte Daten).

Die Zusammenarbeit zwischen Paläontologie und Genetik, in unserem Fall zwischen dem Institut für Paläontologie der Universität Wien und dem Institut für evolutionäre Anthropologie der Max-Planck-Gesellschaft in Leipzig hat die Frage der Phylogenie und der taxonomischen Stellung der Höhlenbären in vielen Punkten weitergebracht.

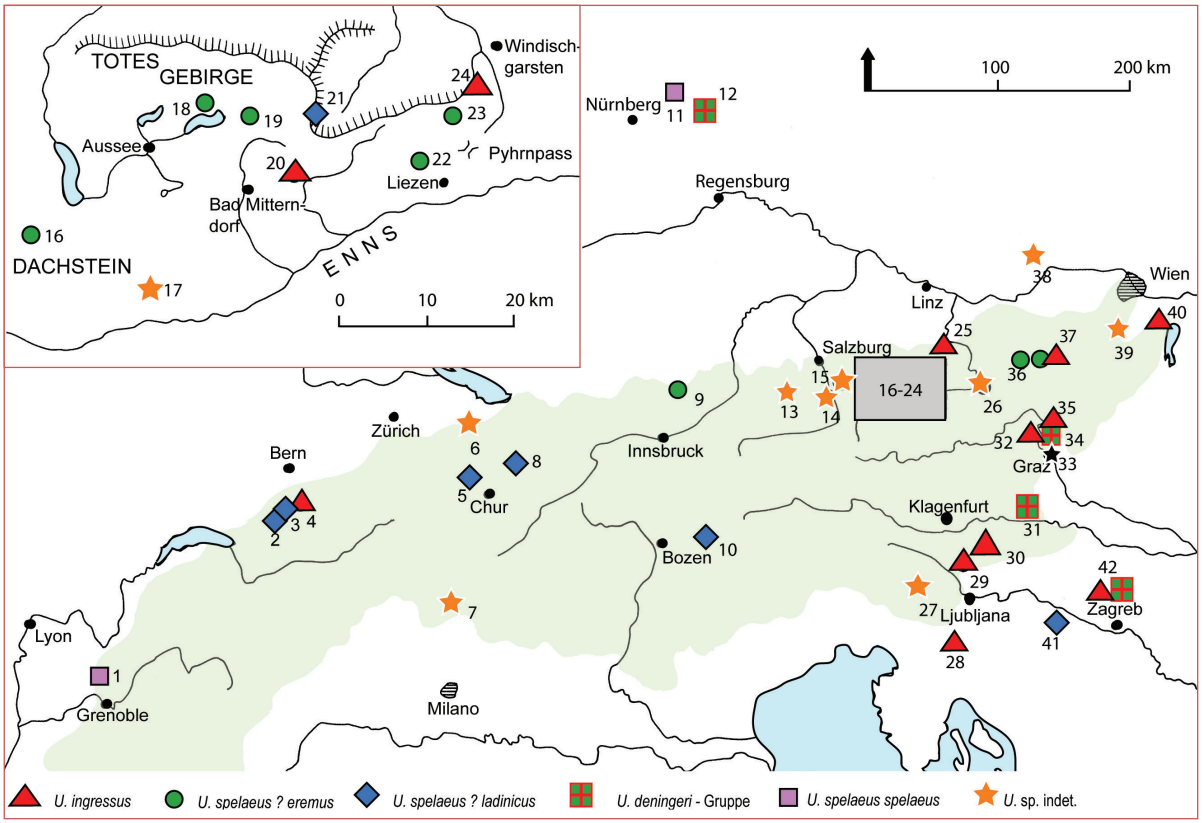

Abb. 2: Lage der wichtigsten alpinen Bärenhöhlen sowie einige außeralpine Vergleichs-Fundstellen.

1 Balme à Collomb
2 Ranggiloch
3 Chilchli
4 Schnurenloch
5 Drachenloch bei Vättis
6 Wildkirchli
7 Caverna Generosa und Buco dell'Orso
8 Sulzfluh-Höhlen
9 Neue Laubenstein-Bärenhöhle
10 Conturineshöhle
11 Zoolithenhöhle
12 Hunas
13 Äußere Hennenkopfhöhle
14 Torrener Bärenhöhle
15 Schlenken-Durchgangshöhle
16 Schreiberwandhöhle
17 Schottloch
18 Salzofen
19 Untere Brettsteinbärenhöhle
20 Liegloch
21 Bärenhöhle im Kl. Brieglersberg
22 Große Ochsenhalthöhle
23 Ramesch-Knochenhöhle
24 Gamssulzenhöhle
25 Nixloch
26 Bärenhöhle im Hartelsgraben
27 Divje babe
28 Križna jama
29 Mokriška jama
30 Potočka zijalka
31 Herkova jama
32 Kugelsteinhöhle II
33 Frauenhöhle
34 Repolusthöhle
35 Drachenhöhle bei Mixnitz
36 Schwabenreithhöhle
37 Herdengelhöhle
38 Schusterlucke
39 Merkensteinhöhle
40 Windener Bärenhöhle
41 Ajdovska jama
42 Vindija.

© Verband Österreichischer Höhlenforscher, download unter www.biologiezentrum.at

FUNDSTELLEN UND MATERIAL

Die Lage der wichtigsten Höhlenbären-Fundstellen in den Alpen ist der Abb. 2 zu entnehmen. Tabelle 1 gibt Aufschluss über alpine Bärenhöhlen sowie außeralpine Vergleiche.

Tabelle 1: Alpine Bärenhöhlen sowie außeralpine Vergleichshöhlen.

Name	Kat.Nr.	Symbol	Taxon	Gebirge	Land	Staat	Sh(m)	Lit.
a) Alpine Bärenhöhlen								
Badlhöhle, Große	2836/17	Ba	*ingressus?*	Grazer Bergland	Stmk	A	495	(1)
Brettsteinbärenhöhle, Untere	1625/33	BS	*eremus+ladin.*	Totes Gebirge	Stmk	A	1700	(1)
Buco dell'Orso		-	indet.	Südl. Voralpen	Lombardei	I	648	(12)
Bärenhöhle im Kl. Brieglersberg	1625/24	BB	*ladinicus*	Totes Gebirge	Stmk	A	2014	(1)
Caverna Genorosa		-	indet.	Südl. Voralpen	Lombardei	I	1450	(11)
Chilchlihöhli		Ch	*ladinicus?*	Berner Oberland	Bern	CH	1810	(2)
Conturineshöhle		Cu	*ladinicus*	Dolomiten	Südtirol	I	2800	(3)
Dive babe		Db	indet.	Julische Voralpen	Slowenien	SLO	450	(4)
Drachenloch bei Vättis		DL	*ladinicus?*	Glarner Alpen	St. Gallen	CH	2475	(5)
Frauenhöhle	2832/15	FL	indet.	Grazer Bergland	Stmk	A	600	(1)
Gamssulzen(höhle)	1637/3	GS1	*ingressus*	Totes Gebirge	OÖ	A	1300	(1)
Hartelsgraben, Bärenhöhle im	1714/1	HG	*ingressus*	Gesäuse	Stmk	A	1230	(1)
Hennenkopfhöhle, Äußere	1331/14	HK	indet.	Steinernes Meer	Sbg	A	2070	(1)
Herkova jama		Hj	*deningeroides?*	Possruck	Slowenien	SLO	530	(6)
Herdengelhöhle	1823/4	HD1	*eremus*	Lunzer Voralpen	NÖ	A	878	(1)
Kugelsteinhöhle II (=Tropfsteinhöhle)	2784/3	Ku2	*ingressus*	Grazer Bergland	Stmk	A	480	(1)
Laubenstein-Bärenhöhle, Neue	1341/33	NLB	*eremus*	Chiemgauer Alpen	Bayern	D	1500	(7)
Liegloch	1622/1	LL	*ingressus*	Totes Gebirge	Stmk	A	1290	(1)
Merkensteinhöhle	1911/32	Mst	indet.	Wiener Wald	NÖ	A	452	(1)
Mixnitz, Drachenhöhle bei	2839/1	Mix	*ingressus*	Grazer Bergland	Stmk	A	949	(1)
Mokriška jama		Mj	*ingressus*	Steiner Alpen	Slowenien	SLO	1500	(8)
Nixloch bei Losenstein/Ternb.	1665/1	NL	*ingressus*	Reichraminger Hg.	OÖ	A	770	(1)
Ochsenhalthöhle, Große	1634/40	OH	*eremus*	Totes Gebirge	Stmk	A	1660	(9)
Potočka zijalka		PZ	*ingressus*	Karawanken	Slowenien	SLO	1650	(10)
Ramesch-Knochenhöhle	1636/8	RK	*eremus*	Totes Gebirge	OÖ	A	1960	(1)
Ranggiloch		Rg	*ladinicus?*	Berner Oberland	Bern	CH	1845	(2)
Repolusthöhle	2837/1	Rep	*deningeroides*	Grazer Bergland	Stmk	A	525	(1)
Salzofenhöhle	1624/31	SO	*eremus*	Totes Gebirge	Stmk	A	2055	(1)

© Verband Österreichischer Höhlenforscher, download unter www.biologiezentrum.at

Name	Kat.Nr.	Symbol	Taxon	Gebirge	Land	Staat	Sh(m)	Lit.
Schlenkendurchgangshöhle	1525/20	SD	indet.	Osterhorngruppe	Sbg	A	1558	(1)
Schnurenloch		Snl	*ingressus*	Berner Oberland	Bern	CH	1230	(2)
Schottloch	1544/10	Sch	indet.	Dachstein	Stmk	A	1980	(1)
Schreiberwandhöhle	1543/27	Sr	*eremus*	Dachstein	OÖ	A	2250	(1)
Schwabenreithhöhle	1823/32	SW	*eremus*	Ybbstaler Alpen	NÖ	A	970	(1)
Sulzfluhhöhle		SF	*ladinicus*	Rätikon	Graubünden	CH	2300	(1)
Torrener Bärenhöhle	1335/1	TB	indet.	Hagengebirge	Sbg	A	810	(1)
Wildkirchli		WK	*ingressus*	Säntis	Appenzell	CH	1700	(5)
Windener Bärenhöhle	2911/1	Wi	*ingressus?*	Leithagebirge	Burgenland	A	190	(1)
b) außeralpine Vergleichsfaunen								
Ajdovska jama		Aj	*ladinicus?*	Hügelland E Krsko	Slowenien	SLO	227	(13)
Balme à Collomb		BàC	*spel. spelaeus*	Préalpes	Savoyen	F	1700	(14)
Hunas		Hun	*deningeri*	Fränkische Alb	Bayern	D	525	(3)
Križna jama		Kj	*ingressus*	Klassischer Karst	Slowenien	SLO	675	(15)
Schusterlucke	6845/12	SL	indet.	Waldviertel	NÖ	A	560	(1)
Vindija		Vi	*dening.+ingr.*	Zagorje N Zagreb	Kroatien	HR	379	(16)
Zoolithenhöhle Guloloch		ZG	*spel. spelaeus*	Fränkische Alb	Bayern	D	455	(17)
Zoolithenhöhle Spalte+Schacht		ZS	*spel. spelaeus*	Fränkische Alb	Bayern	D	455	(17)

Grundlegende oder jüngste Literatur zu den Fundstellen: (1) Döppes & Rabeder, 1997, (2) Andrist & al., 1964, (3) Rabeder, 1999, (4) Turk, 1997, (5) Bächler, 1940, (6) Pohar & al., 2003, (7) Darga & Rosendahl, 2001, (8) Brodar, 1960, (9) Rabeder, 2003, (10) Pacher & Rabeder, 2004, (11) Bona, 2003, (12) Santi & al., 2003, (13) Brodar & Korosek, 1953, (14) Philippe, 2003, (15) Rabeder & Withalm, 2001, (16) Wild & al., 2001, (17) Rosendahl, 2001.

GENETISCHE UNTERSUCHUNGEN: ANALYSE DER FOSSILEN DNA

Die Ergebnisse der morphologischen Studien der verschiedenen Höhlenbären-Populationen legten eine genetische Untersuchung mit Hilfe alter DNA-Techniken nahe. Ein Problem dabei ist, dass es nicht möglich ist, aufgrund von DNA-Sequenzanalysen alleine zu entscheiden, ob zwei Gruppen von Tieren zur gleichen Art oder zu zwei verschiedenen Arten gehören. Dies liegt zum einen daran, dass die Aufspaltung einer Art in zwei Tochterarten sehr unterschiedlich lange dauern kann, d.h. das Ausmaß an Unterschieden alleine erlaubt keine Aussage darüber, ob es sich nun um zwei Arten oder lediglich um zwei Unterarten (oder Formen) ein und derselben Art handelt. Zum anderen erlaubt auch eine Stammbaumanalyse von DNA-Sequenzen alleine noch keine eindeutige Entscheidung darüber, wie eine Artaufteilung erfolgen (oder nicht erfolgen) sollte. Das beste Beispiel hierfür stellt der Eisbär dar. In einer Stammbaumanalyse mitochondrialer DNA-Sequenzen (ein bestimmter Bereich von DNA-Sequenzen, der häufig für Stammbaumanalysen verwendet wird) fällt der Eisbär in die Variabilität des Braunbären, d.h. einige Braunbären sind mit dem Eisbären näher verwandt als mit anderen Braunbären. Dennoch werden alle Braunbären korrekterweise in einer Art zusammengefasst und der Eisbär aufgrund seiner zahlreichen Anpassungen an eine völlig andere Umgebung und Lebensweise in eine andere Art gestellt. Eine Stammbaumanalyse alleine lässt daher keine Entscheidung über eine Aufteilung in verschiedene Arten zu.

© Verband Österreichischer Höhlenforscher, download unter www.biologiezentrum.at

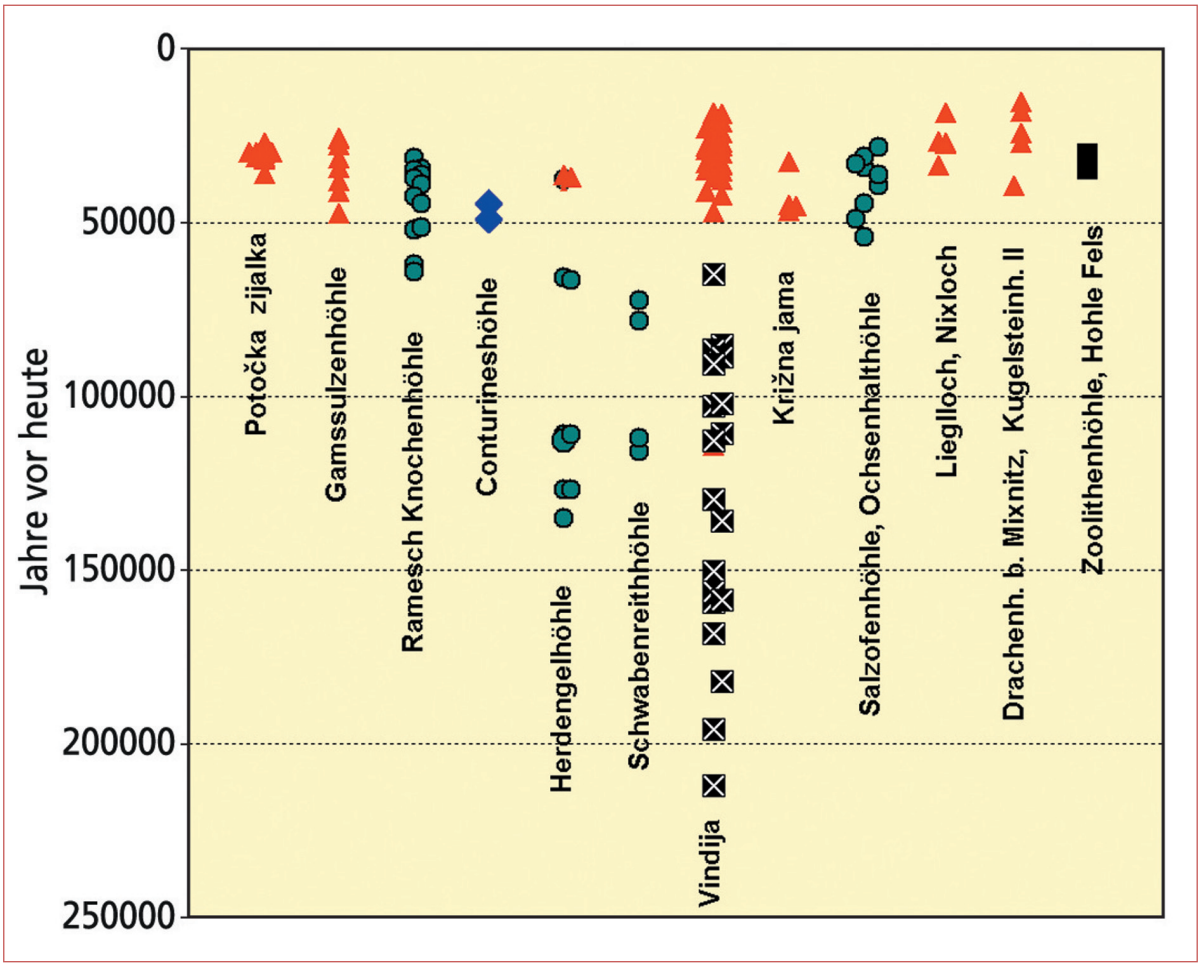

Abb. 3: Übersicht der radiometrischen Datierungen von Höhlenfaunen. Die Signaturen entsprechen den taxonomischen Zuordnungen der Abb. 13.

Mit dieser DNA-Stammbaumanalyse wurden die von E. Thenius schon vor 50 Jahren publizierten Ergebnisse der Gebiss-Analyse des Höhlenbären bestätigt: *„Stammesgeschichtlich gesehen ist der Eisbär eine relativ spät vom Braunbären abgegliederte Form und damit als erdgeschichtlich sehr junges boreales Element zu betrachten“* (Thenius, 1953: 7). Diese Ansicht, der sich Kurtèn (1964) angeschlossen hat, stand im krassen Widerspruch zur Meinung anderer Autoren, welche die Wurzel der Eisbären in das Pliozän oder Altpleistozän zurückverlegt haben (Uspenski, 1979). Als Vorläufer des Eisbären wurden primitive Bären angesehen, die *U. deningeri* ähnlich waren. Die Klassifikation als selbstständige Gattung *Thalarctos* Stone 1900 (=*Thalassarctos*) entspricht dieser heute überholten Hypothese.

Mit Hilfe von DNA-Sequenzen lassen sich aber nicht nur Stammbäume rekonstruieren, es ist auch möglich zu untersuchen, ob zwischen zwei Populationen Genfluss stattfand; mit anderen Worten, ob Paarungen zwischen Individuen verschiedener Populationen stattfanden oder stets nur zwischen Individuen einer Population. Ist letzteres der Fall, geht man davon aus (zumindest, wenn die Populationen so nahe beieinander lebten, dass Paarungen zwischen den Populationen möglich gewesen wären), dass die beiden Populationen zu verschiedenen Arten gehören. Dabei ist es ein großer Vorteil, dass die beiden Höhlen Ramesch und Gamssulzen so nahe beieinander liegen und beide Höhlen mindestens 15.000 Jahre lang (s. Abb. 3) bewohnt waren. Bestünden keine artspezifischen Barrieren, die Genfluss zwischen den beiden Populationen verhindern, müsste man in beiden Höhlen die gleichen DNA-Sequenzen finden. Handelt es sich bei den beiden Populationen dagegen um verschiedene Arten, zwischen denen keine Paarungen stattfinden, so besteht die Möglichkeit, dass man nur Sequenzen

© Verband Österreichischer Höhlenforscher, download unter www.biologiezentrum.at

einer Art in der einen Höhle und Sequenzen der anderen Art in der zweiten Höhle findet, zumindest dann, wenn aufgrund ökologischer Anpassungen die beiden Arten in verschiedenen Lebensräumen vorkommen.

Die Untersuchung einer Reihe von Knochen aus den beiden Höhlen ergab nun tatsächlich, dass sich die Sequenzen, die in den beiden Höhlen vorkamen, nicht nur unterscheiden, sondern auch dass tatsächlich nur ein Typ von Sequenzen im Rameschmaterial gefunden wurde und ein anderer Typ von Sequenzen im Gamssulzenmaterial - und zwar über den gesamten Zeitraum von 15.000 Jahren, währenddessen die beiden Höhlen im gleichen Zeitraum bewohnt waren. Mit anderen Worten, es hat über diesen langen Zeitraum (s. Abb. 3) kein Genfluss zwischen diesen beiden Höhlen stattgefunden. Nun bestünde natürlich die Möglichkeit, dass generell kaum Genfluss zwischen den Bären verschiedener Höhlen stattfindet, z.B. weil diese Tiere ungern wandern. Unter diesen Umständen würde man allerdings erwarten, dieselben Sequenzen niemals in verschiedenen Höhlen zu finden. Dem ist aber durchaus nicht so, die Gamssulzen-Sequenzen kommen auch in anderen Höhlen vor, sogar in einer Höhle etwa 250 km südlich, in Kroatien (Vindija). Dies bedeutet, dass Höhlenbären durchaus gewandert sind. Somit müssen intrinsische Barrieren den Genfluss zwischen den Bären der Gamssulzen- und der Ramesch-Höhle verhindert haben, was bedeutet, dass es sich mit großer Wahrscheinlichkeit um zwei verschiedene Arten gehandelt hat. Neben den morphologischen Ergebnissen wird diese Schlussfolgerung außerdem durch genetische Ergebnisse aus anderen Höhlen unterstützt. Für eine Reihe von Höhlen in den österreichischen Alpen wurden morphologische Untersuchungen durchgeführt, und diese Höhlen lassen sich grob in zwei Gruppen einteilen: Eine Gruppe, deren Bären morphologisch den Rameschbären mehr oder weniger ähnlich sind, und eine zweite, die den Gamssulzenbären entsprechen, wobei die Höhlen der ersten Gruppe meist über 1400 m Meereshöhe liegen und die zweiten darunter (das gilt zumindest für die Zeit zwischen 65.000 und 25.000 Jahre vor heute). Obwohl bisher nur vorläufige Ergebnisse existieren, scheint für die DNA-Sequenzen zu gelten, dass die Bären, die dem Rameschbären morphologisch entsprechen, auch diesen ähnliche DNA-Sequenzen haben, während die Bären, die den Gamssulzenbären morphologisch ähnlich sind, diesen in den DNA-Sequenzen nahe kommen. Es gab also während der letzten Phase des Eiszeitalters (Würm) in den Alpen offensichtlich zwei Arten von Höhlenbären, die in unterschiedlichen Lebensräumen (d.h. in verschiedenen Höhenlagen) gelebt haben und zwischen denen kein messbarer Genfluss stattgefunden hat. Wie der Stammbaum der bekannten Höhlenbären-Sequenzen (Abb. 4) zeigt, gab es noch eine Reihe anderer Sequenzen, die in Höhlenbären sowohl innerhalb als auch außerhalb der Alpen gefunden wurden (Hofreiter et al., 2002). Interessanterweise lassen sich bei den Sequenzen zwei Gruppen unterscheiden: Jene, die den Gamssulzenbären gleich oder sehr ähnlich sind, und alle anderen, die sich vom Gamssulzenbären relativ stark unterscheiden. Allerdings wissen wir momentan weder, ob zwischen den Gamssulzenbären und den anderen, den Rameschbären nahe stehenden Gruppen Genfluss stattgefunden hat, noch wie das Verhältnis dieser verschiedenen Gruppen zueinander war. Diese Fragen bleiben zukünftigen Untersuchungen vorbehalten.

PALÄONTOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN

Problemstellung

Von den ersten Ergebnissen der DNA-Analyse einiger jungpleistozäner Höhlenbärenvorkommen in den Alpen wissen wir, dass es mindestens vier verschiedene Höhlenbärengruppen in Mitteleuropa gab, die sich in der mitochondrialen DNA markant unterscheiden (Hofreiter & al., 2002, 2004). Die taxonomische Konsequenz wurde vor kurzem gezogen, indem drei neue Taxa errichtet wurden (Rabeder & al., 2004): ***Ursus ingressus*** (Typuslokalität: Gamssuzenhöhle), ***Ursus spelaeus? ladinicus*** (Typuslokalität: Conturineshöhle) und ***Ursus spelaeus? eremus*** (Typuslokalität: Ramesch-Knochenhöhle). Die Zugehörigkeit der beiden neuen Unterarten zur Spezies *U. spelaeus* ist unsicher; es besteht auch die Möglichkeit, dass die beiden alpinen Unterarten miteinander eine Art

© Verband Österreichischer Höhlenforscher, download unter www.biologiezentrum.at

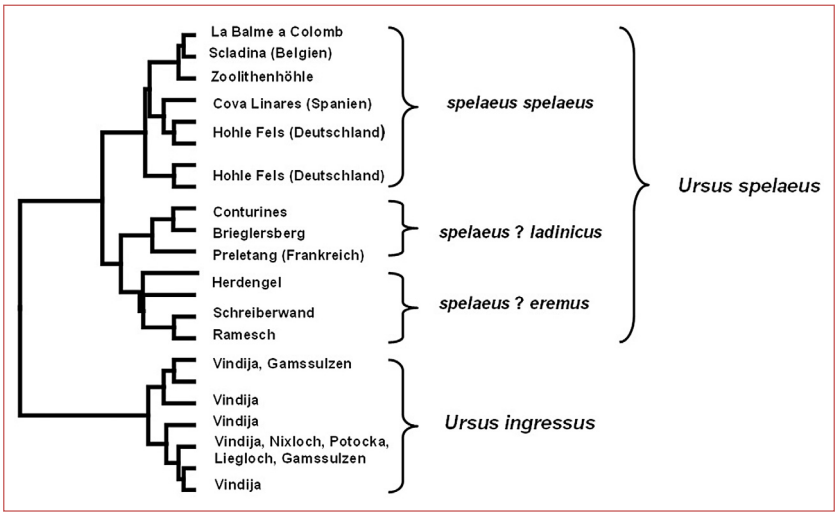

Abb. 4: Genetischer „Stammbaum“: Das Cladogramm zeigt die Beziehungen der mitochondrialen DNA-Sequenzen von mitteleuropäischen Höhlenbären.

bilden, die dann *U. ladinicus* heißen wird. Das vierte Taxon ist *Ursus spelaeus spelaeus* selbst, es kommt in zahlreichen Höhlen Frankreichs, Spaniens und Deutschlands vor, im Gebirge zum Beispiel in der Balme à Collomb in den Préalpes bei Grenoble, die geologisch jedoch nicht zu den Alpen gehören.

Zu diesen vier Taxa, deren DNA z.T. bekannt ist, kommt ein weiteres Taxon, dessen DNA wegen des hohen geologischen Alters bis jetzt nicht sequenziert werden konnte: ***Ursus deningeroides*** *Mottl* (als *Ursus spelaeus deningeroides* n. ssp. beschrieben s. Mottl, 1964) aus dem Mittelpleistozän der Repolusthöhle im Grazer Bergland. Wahrscheinlich gehören die Bärenreste der Herkova jama bei Radelj im Drautal (Slowenien) auch hier her.

Für diese Taxa werden im folgenden Text auch die Kurzbezeichnungen „Gamssulzenbär“, „Conturinesbär“, „Rameschbär“, „Repolustbär“ und „typischer Höhlenbär“ (= *U. spelaeus spelaeus*) verwendet. Mit paläontologischen Methoden soll geklärt werden, ob und in welchem Ausmaß sich die genetischen Unterschiede an der Morphologie des Skeletts nachvollziehen lassen.

Methodik

Nur mit statistisch relevanten Mengen (mehr als 30 Stück pro Element) sind die basalen Fragen nach Körpergröße, Evolutionshöhe und Geschlechterverhältnis zu beantworten. Probleme ergeben sich aus der Erkenntnis, dass die Phylogenie (Stammesgeschichte) dieser pflanzenfressenden Bären durch viele Parallel-Evolutionen (Parallelismen) geprägt wird z.B. allgemeine Größenzunahme, Vermehrung der Zahnhöcker und Verplumpung der Metapodien.

Aus allen drei alpinen Typus-Höhlen sowie aus den Vergleichs-Fundstellen liegen statistisch aussagekräftige Mengen an isolierten Zähnen und postcranialen Elementen vor. Das gilt bei der Conturineshöhle und der Gamssulzen für die Gesamtheit der Funde, bei der Ramesch-Knochenhöhle, der Herdengelhöhle und der Höhle von Vindija war es sogar möglich, statistisch ausreichende Mengen von Zähnen aus stratigraphisch gesicherten Bereichen zu Fundeinheiten zusammenzufassen. Auch von den meisten anderen alpinen und außeralpinen Höhlenbärenfaunen, die für diese Untersuchung herangezogen wurden konnten, liegen ausreichende Mengen vor.

Die metrischen und morphologischen Methoden wurden für alle Zähne vor kurzem ausführlich beschrieben siehe Rabeder (1999), für die Metapodien s. Withalm (2001), für die Tibien s. Froemel (2001). Folgende Schritte erfolgten:

Metrische Daten

Von allen Zähnen wurden die üblichen Maße, Länge und Breite, gemessen, bei den Langknochen Gesamtlänge, proximale und distale Breite und Tiefe sowie die kleinste Diaphysen-Breite und -Tiefe, also insgesamt 8 Messwerte pro Element. Von den großen Extremitätenknochen (Humerus, Radius, Ulna, Femur, Tibia und Fibula) sind nur in wenigen Fällen statistisch ausreichende Mengen überliefert, so dass die Aussagekraft beschränkt ist. Die besten Werte liegen von den Schienbeinen (Tibien) vor. Die kleineren Knochen, vor allem die

© Verband Österreichischer Höhlenforscher, download unter www.biologiezentrum.at

Mittelhand- und Mittelfuß-Knochen (Metapodien) aber auch die Hand- und Fußwurzel-Knochen, sind bei den meisten Höhlenfaunen in ausreichenden Maß vorhanden, so dass sie zu Fragen der Länge und Plumpheit der Extremitäten herangezogen werden können.

Metrische Indices

Als aussagekräftig erwies sich bei den Zähnen das m3/m2-Verhältnis der Zahnlänge; da die Unterkiefer-m3 nicht nur absolut, sondern auch relativ zu den anderen Zähnen immer größer wurden, vergrößert sich der Index im Laufe der Zeit. Bei den Extremitätenknochen geben die Verhältnisse „Breite zu Länge“ ein Maß für die Plumpheit oder Schlankheit der Extremitäten, was besonders bei den Indices der Tibia und der Metapodien der Fall ist.

Morphologische Indices

Von den vielen morphodynamischen Indices (s. Rabeder, 1999) der Zähne wurden für die taxonomischen Fragestellungen hier nur jene ausgewählt, die sich als die aussagekräftigsten im Bezug zur Stammesgeschichte erwiesen haben:

P4/4-Index

Als bei weitem bestes Instrument zur Fixierung des morphologischen Evolutionsniveaus hat sich der sog. P4/4-Index erwiesen, das geometrische Mittel aus dem Index der Unterkiefer-p4 und dem der Oberkiefer-P4. Die p4-Indices sind morphodynamische Indices, d.h. die Evolutionsschritte werden gegenüber einer altertümlichen Ausgangsform an den accessorischen Kauflächenelementen wie Höckern und Jochen gemessen: Jeder zusätzliche Höcker (z.B. Metaconulus, Metaloph, Protostyl, Paraloph am P4, Para-, Meta- und Hypoconide, Meta- und Hypolophid am p4) vergrößert den Faktor eines Morphotyps um eins. Die Zeitabhängigkeit der P4/4-Werte hat sich seit der Einführung dieses Index (Rabeder, 1983, 1999) immer wieder bewiesen.

Enthypoconid-Index des m1 und des m2

Als Enthypoconid wird die ein- oder mehrteilige Höckerbildung lingual des Hypoconids am m1 und am m2 bezeichnet. Das Enthypoconid entstand schrittweise aus der Innenflanke des Hypoconids, indem durch Furchen ein selbständiger Höcker abgetrennt wird, der sich in zwei oder drei Höcker unterteilen kann. Der Grund für diese Kauflächenkomplizierung ist offensichtlich die Verstärkung der Kaufläche gegen den Kaudruck der M1- bzw. M2-Außenhöcker. Die Morphotypen sind nach der Abb. 5 leicht zu eruieren: die Anzahl der entwickelten Enthypoconid-Höcker bestimmt den Wert der Faktoren (0 = ohne Enthypoconid), 1 = einhöckriges, 2 = zweihöckriges Enthypoconid usw.), der Index entspricht dem Mittelwert der zugeordneten Faktoren mal 100. Die Zunahme der Enthypoconid-Index-Werte erfolgt zeitabhängig (Rabeder 1999: 28), aber nicht konform mit dem P4/4-Index.

Paläontologische Ergebnisse

Verglichen werden die Daten von verschiedenen Höhlenbären-Assoziationen, d.h. der Gesamtheit der Höhlenbärenreste aus einer bestimmten Fundeinheit; das kann eine ganze Höhle sein oder eine bestimmte Fundschicht. Zum Vergleich herangezogen wurden nur Elemente, die in allen Fundeinheiten in ausreichendem Maß vorhanden sind, also besonders Zähne und Metapodien. Die Erhaltung der Langknochen und der Schädel ist besonders im Material der Ramesch-Knochenhöhle sehr mangelhaft, die Zahl der Einzelzähne und kleinen Knochen aber so hoch, dass es möglich war, das Fundgut nach der stratigraphischen

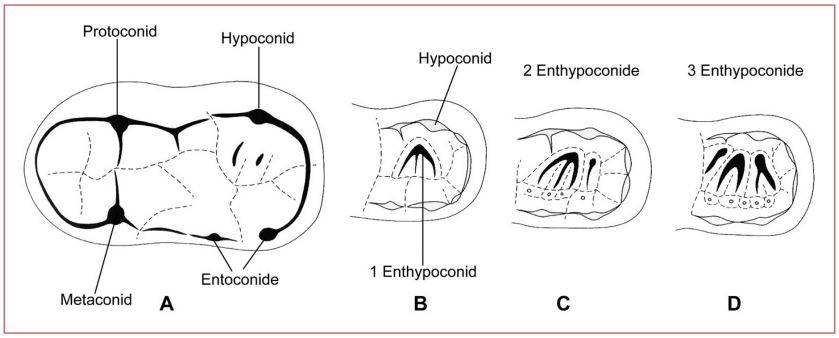

Abb. 5: Morphotypenschema des Enthypoconids am Beispiel eines m2 (dext.) in Occlusalansicht:
Morphotyp A: ohne Enthypoconid (Schwabenreith-Höhle),
Morphotyp B: Enthypoconid einhöckrig (Gamssulzenhöhle),
Morphotyp C: zweihöckrig (Gamssulzenhöhle),
Morphotyp D: Enthypoconid dreihöckrig (Conturineshöhle).

© Verband Österreichischer Höhlenforscher, download unter www.biologiezentrum.at

Lage in vier bzw. fünf Einheiten zu zerlegen, die vom Hangenden zum Liegenden lauten: RK1 (0-50 cm unter NN), RK2 (50-100 cm) RK3 (100-150 cm) RK4 (150-200 cm), RK5 (200-250 cm). Wegen der meist sehr geringen Stückzahl in den Einheiten RK4 und RK5 wurden diese zur Einheit RK4+5 (150-250) zusammengefasst (Rabeder, 1999). Chronologie s. Abb. 3.

Ähnliches gilt für die Herdengelhöhle (Frank & Rabeder, 1997). Es wurden vom Liegenden zum Hangenden sechs Fundschichten unterschieden, die folgendermaßen zusammengefasst werden: HD1 (Tiefe 420-380 cm unter Null) HD2 (380-360 cm, mit *U. s.? eremus*), HD3 (360-330 cm, *U. s.? eremus*), HD4 (330-300 cm, wahrscheinlich mit *U. s.? eremus* und *U. ingressus*, während der Bildungszeit dieser – vor ca. 50.000 Jahren – ist der Gamssulzenbär eingewandert) und HD 5-6 (300-200 cm, mit *U. ingressus*). Zur Chronologie siehe Abb. 3.

Das Profil von Vindija enthält in den hangenden Schichten (Vi-H bis Vi-E) Reste von *U. ingressus*. Unterhalb der Schicht H ist das 12 m mächtige Sedimentpaket durch einen Hiatus d.h. eine Erosionsphase unterbrochen. Wir wissen daher noch nicht, welchen Taxa die Bärenreste der liegenden Schichten Vi-J bis Vi-M zuzurechnen sind. Die Bärenzähne aus der Schicht Vi-M sind so primitiv, dass sie dem *U. deningeri*-Formenkreis nahestehen, was auch nach den radiometrischen Daten möglich wäre (Chronologie s. Abb. 3 und Wild & al., 2001)

Vergleich der Molaren-Maße (Abb. 6-7)

Die Mittelwerte der diversen Längen- und Breitenmaße haben eine außerordentlich hohe Variationsbreite; die Minima und die Maxima sind durchschnittlich um 15% des gemeinsamen Mittelwertes voneinander entfernt.

Die Mittelwerte der **Zahnlängen** werden nicht nur von der allgemeinen phylogenetischen Vergrößerung der Körperdimensionen (**Deperetismus**) und von der Tendenz zur Körperverkleinerung im Hochgebirge (**Gebirgsnanismus**) sondern auch von der Zugehörigkeit zu einer bestimmten Evolutionslinie gesteuert. Während die beiden ersten Faktoren schon ausführlich behandelt worden sind (Rabeder, 2001), ist die Erkenntnis des dritten Faktors neu; sie wurde erst durch die Einbeziehung genetischer Daten möglich. So sind alle mittleren Längenwerte des M1 sup. der „Gamssulzen-Bären“ (Gamssulzen, Potočka, Nixloch, Vindija Schicht: G) deutlich größer als die Durchschnittswerte der zur gleichen Zeit lebenden „Rameschbären“ (Ramesch, Salzofen, Ochsenhalt). Die beiden Gruppen sind genetisch verschieden (s. Kap. Genetische Analysen) und lebten z.T. in den gleichen Gebirgsregionen nebeneinander.

Die **Zahnbreiten** sind natürlich mit den Zahnlängen eng korreliert (Abb. 6), es gibt jedoch im Breiten-Längen-Index (=Breite/Länge x 100) eigentümliche Unterschiede. Aus dem Diagramm Abb. 7 geht eindeutig hervor, dass die relative Zahnbreite des M1 von der Höhenlage der Höhle abhängt. Je

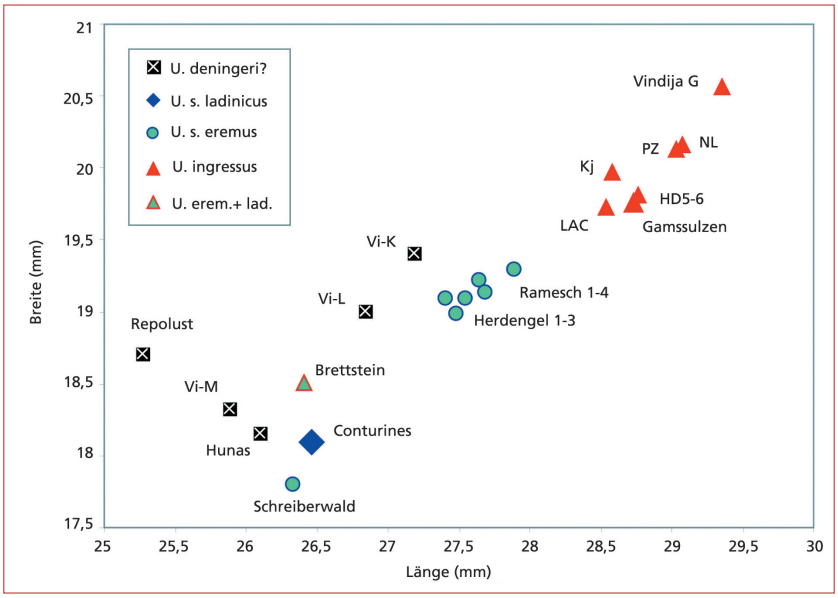

Abb. 6: Vergleich der M1 sup.-Dimensionen (Mittelwerte).

© Verband Österreichischer Höhlenforscher, download unter www.biologiezentrum.at

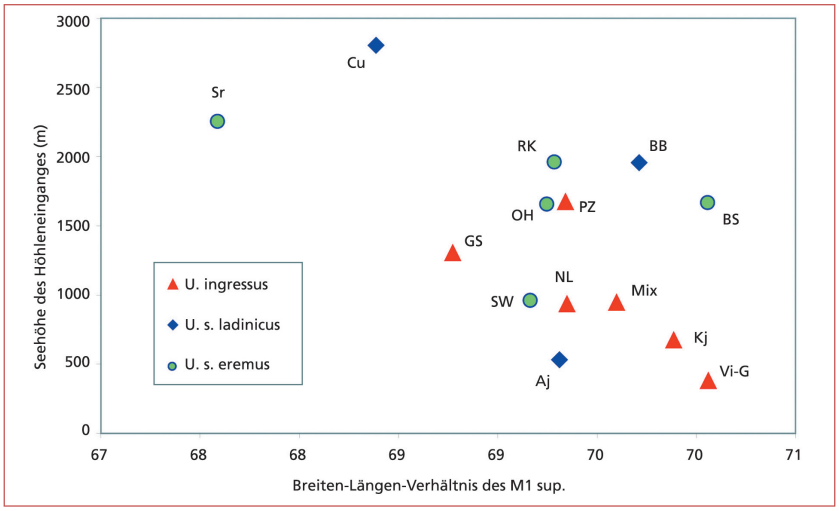

Abb. 7: Die Beziehung zwischen den M1-Breiten (Mittelwerten) und der Höhenlage der Fundstellen.

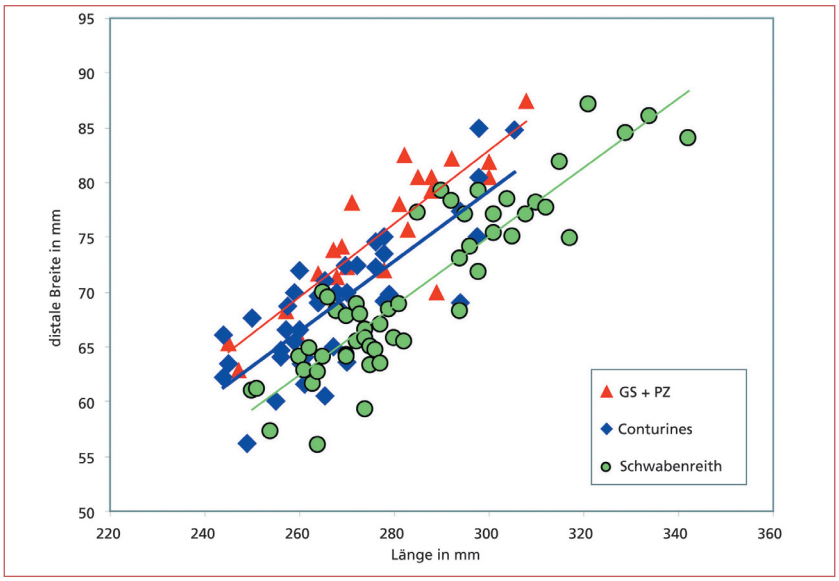

Abb. 8. Vergleich der Tibia-Dimensionen.

höher die Bärenhöhle liegt, desto kleiner sind die Index-Werte. Das ist in drei Evolutionslinien feststellbar (für die Conturines-Linie fehlen Daten aus tief gelegenen Höhlen). Eine Erklärung dieses Phänomens steht noch aus.

Vergleich der Tibien-Maße (Abb. 8-9)

Ausreichende Mengen von ganzen Tibien gibt es nur von wenigen Höhlen. In Abb. 8 werden die Individualwerte Länge und distale Breite aus vier Höhlen verglichen. Die Tibien der Gamssulzenhöhle werden mit jenen der Potočka-Höhle gemeinsam betrachtet, weil wir die nahe Verwandtschaft der beiden Bärenformen kennen. Die Verteilung der Messwerte sowie die Trendlinien zeigen uns, dass die Tibien aus der Gamssulzen- und der Potočka-Höhle plumper sind als die

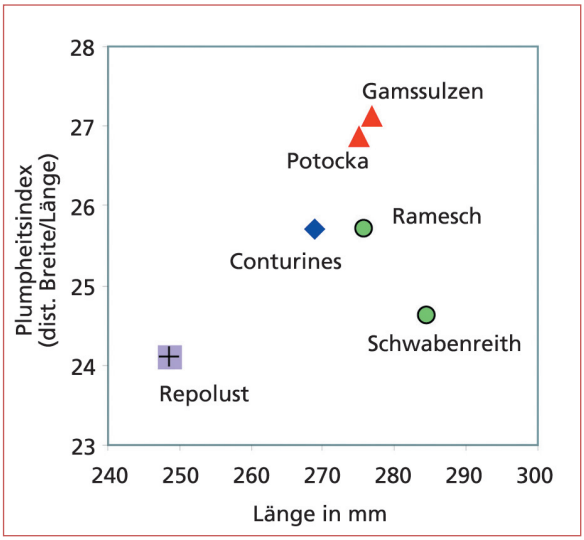

Abb. 9. Länge und Plumpheit der Tibia, Vergleich der Mittelwerte.

© Verband Österreichischer Höhlenforscher, download unter www.biologiezentrum.at

Schienbeine aus der Conturineshöhle und diese wieder kürzer und plumper als die Stücke aus der Schwabenreithhöhle. Nach den Mittelwerten (Abb. 9) waren die Tibien von mittelpleistozänen *U. deningeroides* viel schlanker als die der jungpleistozänen Höhlenbären. Die Schwabenreith-Bären hatten nicht nur schlankere, sondern vor allem längere Tibien, während die Hochgebirgs-

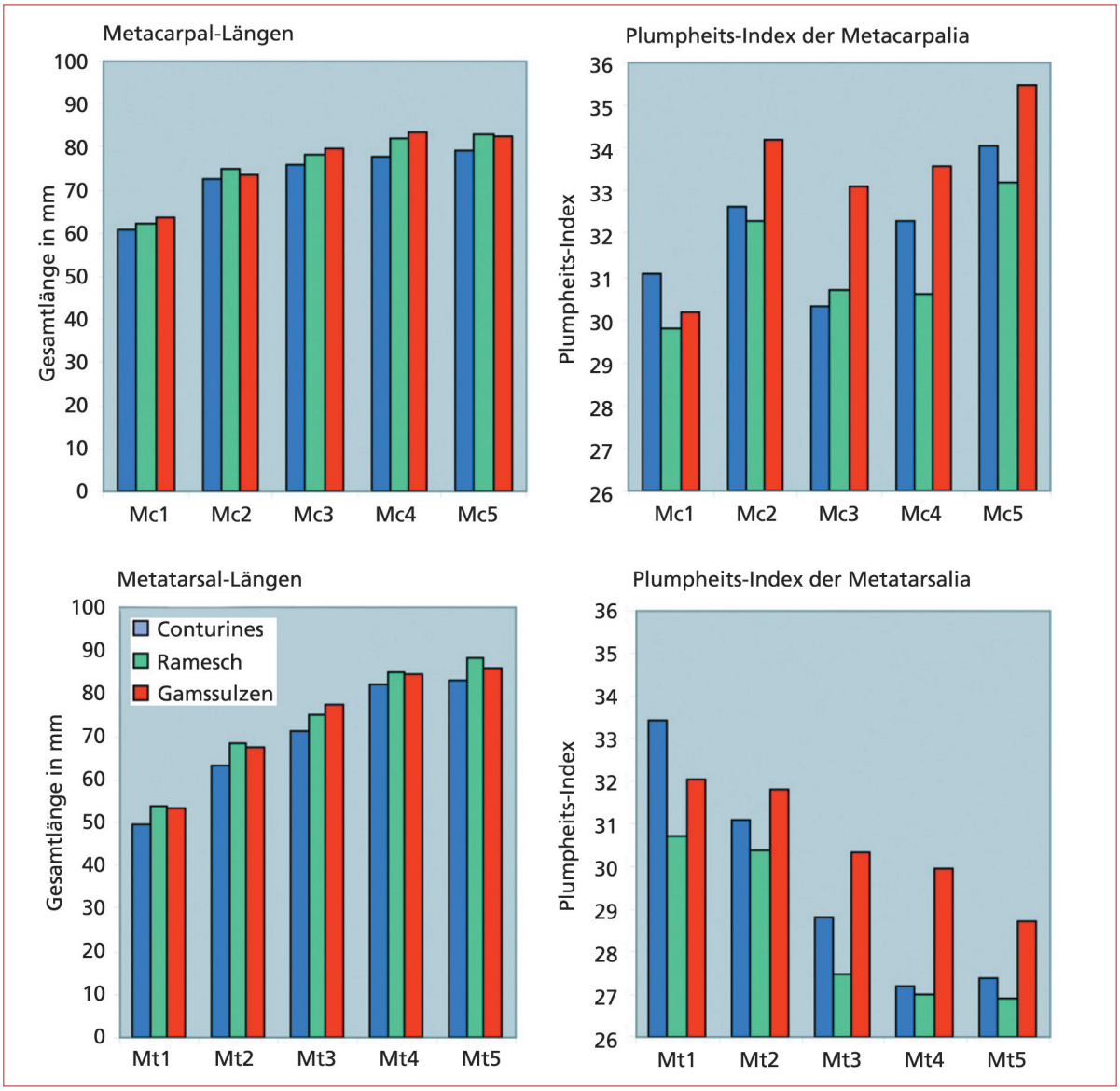

Abb. 10. Vergleich der Metapodien-Längen-Mittelwerte (links) und des Plumpheitsindex (rechts) von drei alpinen Bärenhöhlen. Folgende Aussagen können getroffen werden:

A. Aus den Längen-Diagrammen

Die Metacarpalia sind länger als die Metatarsalia

Die Länge nimmt vom 1. zum 5. Strahl zu

Die Gamssulzen-Metapodien sind kaum länger als die anderen im Gegensatz zu den Mittelwerten der Zahnmaße

Die Conturines-Metapodien sind die kürzesten

Die Ramesch-Metapodien sind z.T. deutlich länger als die Gamssulzen-Metapodien: Mc5, Mt5, Mc2 u. Mt2

B. Aus den Plumpheits-Diagrammen

Die Metacarpalia sind plumper als die Metatarsalia

Die Plumpheit nimmt bei den Metacarpalia von mesial nach lateral zu, bei den Metatarsalia ist es umgekehrt

Die Plumpheit des Mc2 ist auffällig

Die Gamssulzen-Metapodien sind plumper als die anderen; Ausnahmen: Mc1 und Mt1

Die Conturines-Metapodien sind plumper als die Ramesch-Metapodien; Ausnahme: Mc3

Die außergewöhnliche Plumpheit der Mc1 und Mt1 aus der Conturineshöhle beruht nicht auf Verkürzung dieser Metapodien sondern auf ihrer Verdickung

© Verband Österreichischer Höhlenforscher, download unter www.biologiezentrum.at

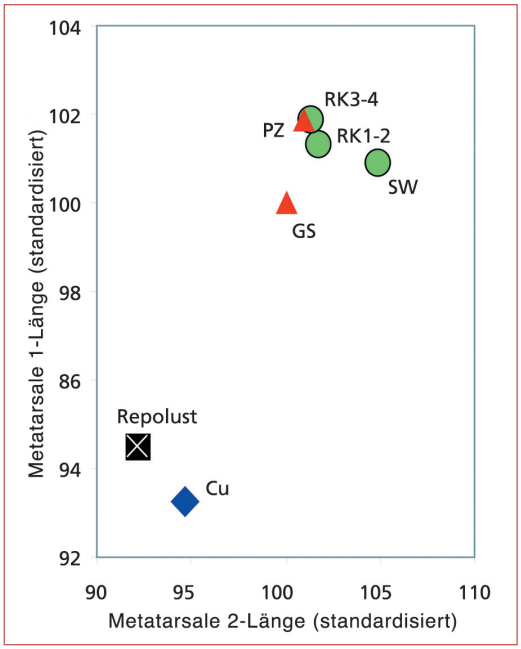

Abb. 11a: Vergleich der Längen-Mittelwerte des 1. und 2. Metatarsale.

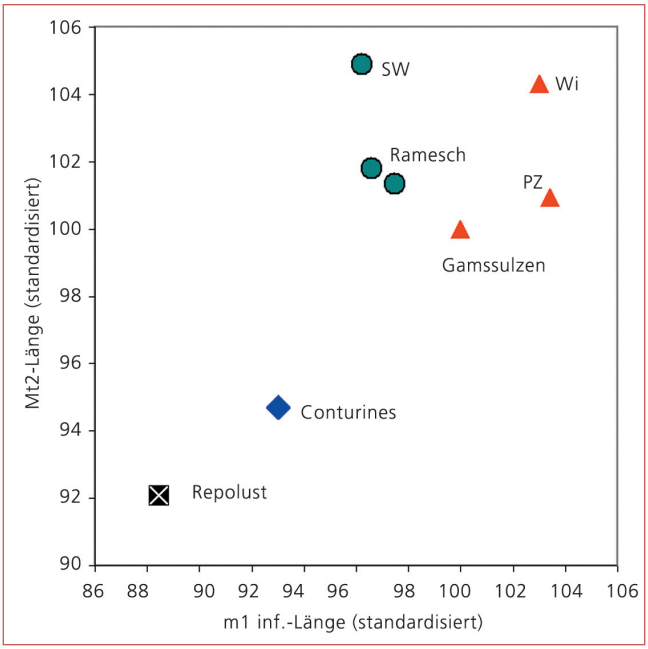

Abb. 11b: Vergleich der Relationen der Mt2-Länge mit der Länge des m1 von verschiedenen alpinen Höhlen. Signaturen wie in Abb. 6.

bären der Conturines- und der Ramesch-Höhle mit ihren Plumpheitswerten zwischen den Schwabenreith- und den Gamssulzenbären liegen.

Vergleich der Metapodien-Maße (Abb. 10-11)

Die Metrik der Metapodien aus mehreren alpinen Höhlen wurde kürzlich von Withalm (2001) ausführlich studiert. Für unsere Fragestellung sind vor allem die Unterschiede in den Dimensionen der einzelnen Finger- und Zehenstrahlen zueinander, insbesondere die Plumpheit aller oder bestimmter Metapodien, von Wichtigkeit. Aber auch die Relation zwischen Schädel- und Zahnmaßen einerseits und den Extremitäten-Maßen andererseits zeigen erstaunliche Differenzen.

Im Diagramm Abb. 11b werden die Mittelwerte der m1-Länge (als Maß für Schädel- und Gebiss-Dimensionen) mit der Länge des 2. Metatarsale (als Maß für die Länge der Extremitäten) verglichen. Der Conturinesbär bleibt in beiden Werten weit hinter den anderen „Höhlenbären“ zurück und steht in dieser Merkmalskombination näher zum *U. deningeroides* aus der Repolusthöhle, das Verhältnis von m1-Länge und Mt2-Länge entspricht aber ungefähr den Werten des *U. ingressus* aus der Gamssulzen- und Potočka-Höhle. Die Rameschbären hingegen haben relativ längere Metapodien.

Sehr aufschlussreich sind die Vergleiche der mittleren Längen und mittleren Plumpheits-Indices der drei Typusfaunen aus der Gamssulzen- (*U. ingressus*), der Ramesch- (*U. s.? eremus*) und der Conturines-Höhle (*U. s.? ladinicus*): s. Legende zu den Abb. 10a-d.

In den Diagrammen der Abb. 11a und 11b werden die Länge-Mittelwerte und die Plumpheitsindices von ausgewählten Metapodien auch mit anderen Faunen verglichen.

Die Metatarsalia der beiden ersten Strahlen sind beim Conturinesbär um mehr als 5% kürzer als beim Gamssulzenbären, was dem Größenunterschied anderer Skelett-Teile entspricht. Die Werte von *U. s.? eremus* sind jedoch beim Mt2 höher als beim Gamssulzenbären, obwohl auch diese Bärenform in der Körpergröße hinter *U. ingressus* weit zurückbleibt.

In der Plumpheit des ersten und fünften Mittelhandknochens ist der Gamsulzenbär extrem, während der Conturinesbär besonders durch die Plumpheit des Mc1 auffällt.

Vergleich der Autopodien-Maße (Abb. 12)

Die Evolution der Carpalia und Tarsalia von Höhlenbären wurde in zwei Diplomarbeiten am Institut für Paläontologie der Universität untersucht (Dobner, 2002; Billaudet, 2003). Statistisch

© Verband Österreichischer Höhlenforscher, download unter www.biologiezentrum.at

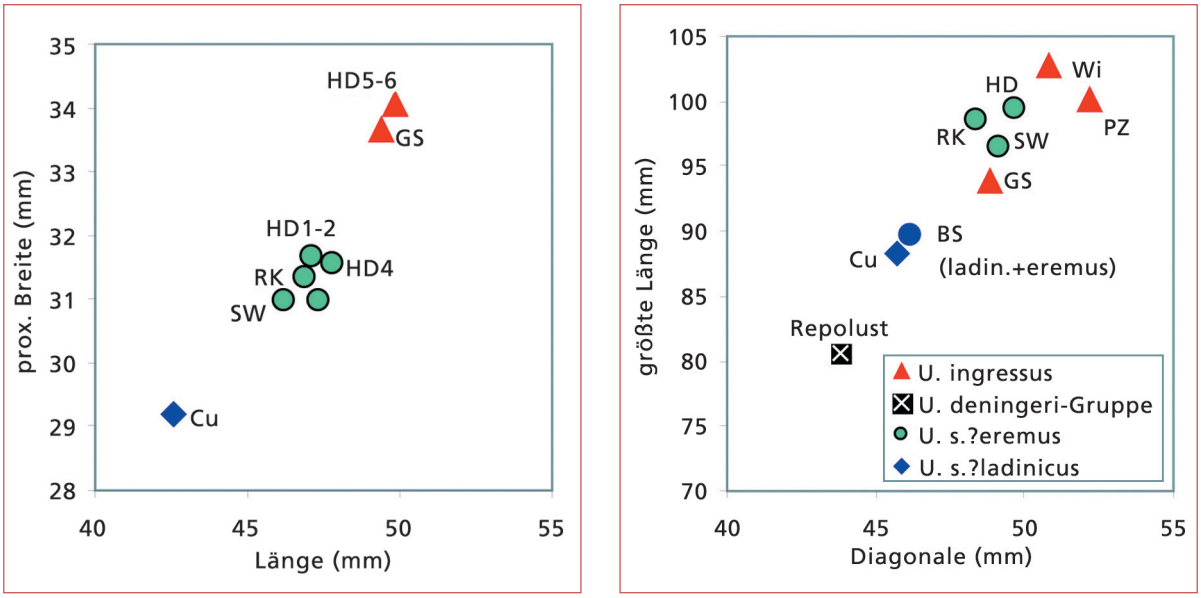

Abb. 12: Vergleich von Autopodien-Maßen: Links: Pisiforme-Mittelwerte. Rechts: Calcaneus-Mittelwerte.

aussagekräftige Materialien lagen von mehreren alpinen Höhlen vor. Die Unterschiede in den Dimensionen der verschiedenen Taxa sind z.T. beträchtlich. Als Beispiele wurden die Maße des Pisiforme und die des Calcaneus ausgewählt. Die Diagramme (Abb. 12) zeigen, dass der Conturinesbär viel kleinere Autopodien besaß als der Rameschbär, dessen Mittelwerte im Falle des Pisiforme zwischen *U. ladinicus* und *U. ingressus* liegen, beim Calcaneus hingegen gibt es Überschneidungen zwischen dem Ramesch- und dem Gamssulzenbären.

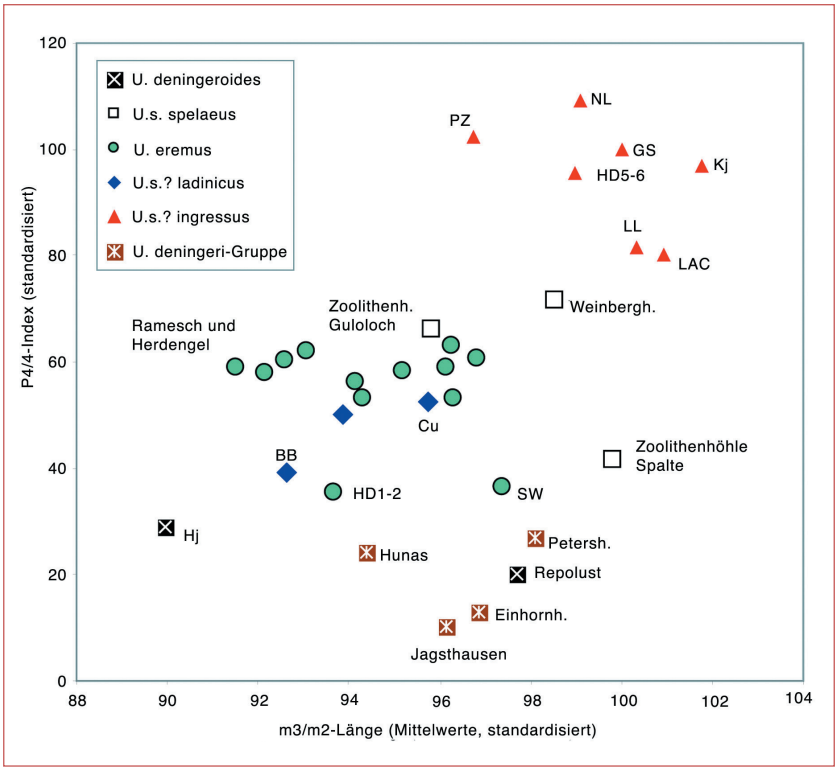

Abb. 13: m3/m2-Längenverhältnis und P4/4-Index.

© Verband Österreichischer Höhlenforscher, download unter www.biologiezentrum.at

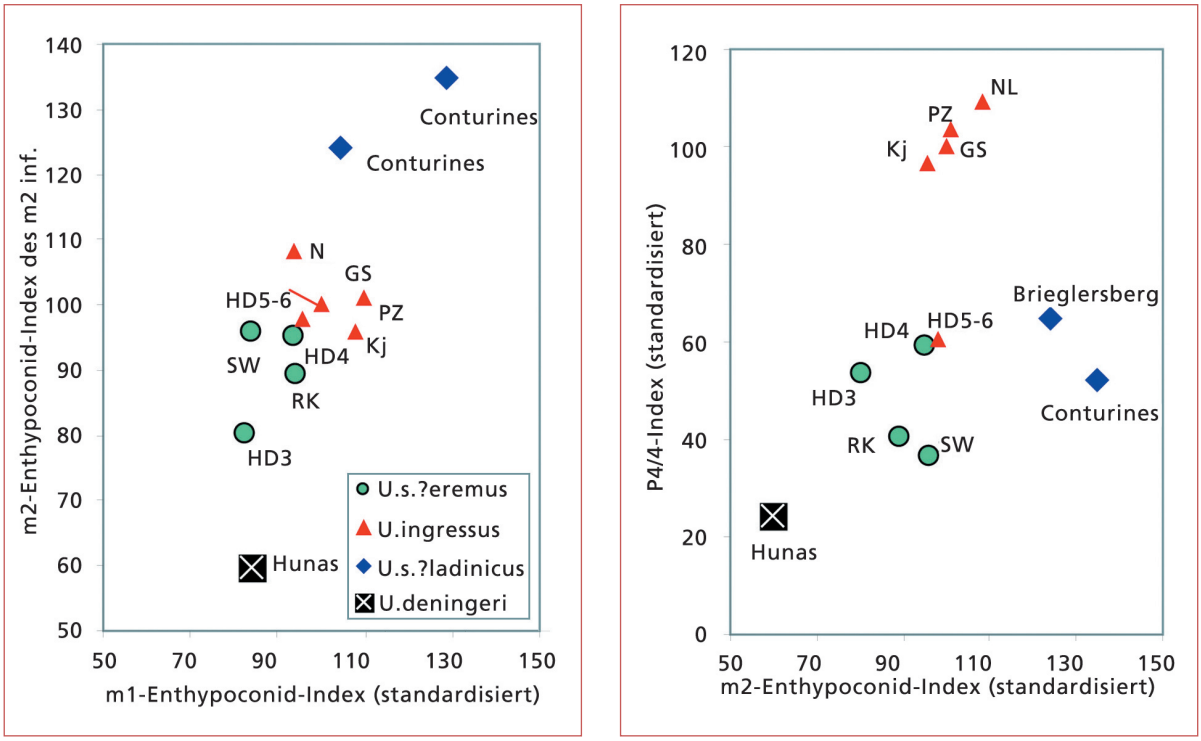

Abb. 14: Enthypoconid-Index des m1 und m2 inf (links). Enthypoconid-Index des m2 im Vergleich zum P4/4-Index (rechts).

Vergleich des P4/4-Index und des m3/m2-Längenverhältnisses (Abb. 13)

Die Zeitabhängigkeit der morphodynamischen Indices der Prämolaren (p4 inf.-, P4 sup.- und P4/4-Index) ist sowohl durch radiometrische Daten als auch durch die Abfolge in Höhlenprofilen (Ramesch, Vindija, Herdengel, Divje babe) immer wieder bestätigt worden (Rabeder, 1999). Für die Trennung der einzelnen Evolutionslinien sind diese Indices nur insofern von Bedeutung, dass die Werte von *U. ingressus* meist weit über den geologisch gleich alten Assoziationen von *U. s? ladinicus* und *U. s.? eremus* liegen. In Kombination mit dem Verhältnis von m3- und m2-Länge lassen sich die Faunen mit *U. ingressus* ebenso gut abtrennen wie die mittelpleistozänen Deningeri-Faunen. Die Fundschichten mit *U. s.? eremus* und *U. s? ladinicus* lassen sich hingegen nicht auseinander halten. Die Beziehungen zu Faunen mit dem klassischen *U. spelaeus* (Zoolithenhöhle und Weinberghöhle bei Mauern) können nur durch mehr Daten geklärt werden.

Vergleich des Enthypoconid-Index von m1 und m2 (Abb. 14)

Dieser relativ einfach zu ermittelnder Index liefert uns das bisher beste Mittel zur Trennung der Evolutionslinien nach morphologischen Merkmalen. Sowohl in der Kombination des Enthypoconid-Index des m1 und dem des m2 (Abb. 14) als auch in Verbindung mit dem P4/4-Index werden die Faunen nach den Evolutionslinien schön aufgetrennt. *U. s.? ladinicus* differiert stark durch sehr hohe Index-Werte besonders des m2. Die *U. ingressus*-Faunen setzen sich besonders in Kombination mit dem P4/4-Index weit ab. Eine Ausnahme bildet die Fauna der Schicht 5-6 in der Herdengelhöhle. Aus diesem jüngsten Bereich des Sedimentpaketes wurden Bärenzähne vom DNA-Typ *U. ingressus* festgestellt, es besteht aber der Verdacht, dass hier Vermischungen mit dem in den älteren Schichten vorkommenden *U. s.? eremus* vorliegen, so dass die morphologischen Indices zu kleine Werte liefern. Die übrigen *ingressus*-Faunen bilden einen klar abgesetzten Cluster.

Besonders brauchbar ist der Enthypoconid-Index für die Unterscheidung der *U. s.? eremus* und der *U. s.? ladinicus*-Linie. Die m2 des Conturinesbären sind im Bezug auf den Enthypoconid-Index wesentlich höher evoluiert als die des Ramschbären.

© Verband Österreichischer Höhlenforscher, download unter www.biologiezentrum.at

SCHLUSSFOLGERUNG

1. Die Alpen wurden im Jungpleistozän von mindestens drei Taxa der Höhlenbären-Gruppe bewohnt, die sich sowohl nach der mitochondrialen DNA als nach metrischen und morphologischen Kriterien unterscheiden lassen: *Ursus ingressus* Rabeder & al. 2004 (Gamssulzenbär), *Ursus spelaeus? ladinicus* Rabeder & al. 2004 (Conturinesbär) und *Ursus spelaeus? eremus* Rabeder & al. 2004 (Rameschbär).
2. Alle Fundassoziationen mit der neuen Spezies *Ursus ingressus* (Rabeder et al., 2004) lassen sich an den überaus großen Dimensionen, dem hohen Evolutionsniveau der Zähne und an den plumpen Extremitäten leicht erkennen. Sie bilden in fast allen Vergleichsdiagrammen gut abgrenzbare Cluster. Nach den bisher vorliegenden chronologischen Daten ist *U. ingressus* vor ca. 50.000 in die Alpen, aber auch in die Dinariden eingewandert.
3. Wesentlich schwieriger ist es, die beiden anderen Taxa, die deswegen auch nur als Unterarten bewertet werden, zu unterscheiden. In den meisten metrischen und morphologischen Vergleichen überlagern sich die Werte aus beiden Taxa. Nur an den Metapodien und an wenigen Molaren-Merkmalen fanden wir Unterschiede.
   Der Conturinesbär hatte kürzere und plumpere Metapodien als der Rameschbär. In der Verkürzung der medialen Metatarsalia gibt es Übereinstimmung mit dem Repolustbären. Besonders auffällige Differenzen sehen wird in der Verplumpung des 1. Zehenstrahls. Hier übertrifft der Conturinesbär sogar den Gamssulzenbären beträchtlich. Bei den Zähnen erweist sich der Enthypoconid-Index des m1, aber besonders des m2 als sehr gutes Unterscheidungskriteriem. Der Conturinesbär ist in diesem Merkmal wesentlich höher evoluiert als die anderen Taxa.
4. Die Vergleichsfaunen aus der *U. deningeri*-Gruppe sind nach den geringen P4/4-Werten gut abzugrenzen.
5. Für die morphologische Differenzierung der alpinen Taxa von der Nominat-Unterart *U. spelaeus spelaeus* fehlt uns derzeit noch das Datenmaterial.
6. Nach den jetzt zur Verfügung stehenden Daten wurde der neue Stammbaum der Höhlenbären entworfen (Abb. 15).

OFFENE FRAGEN

Bei der Erstellung des neuen Höhlenbärenstammbaumes tauchten zahlreiche Fragen auf, die neue Forschungsansätze verlangen:

1. Haben die Höhlenbären mit den DNA-Sequenzen des Conturinesbären und denen des Ramschbären im gleichen Gebiet zur selben Zeit gelebt oder sind diese Sequenzen zeitlich hintereinander aufgetreten? Im Toten Gebirge gibt es zwei Bärenhöhlen, die nur wenige Kilometer voneinander entfernt sind: die Brettsteinbärenhöhle mit DNA-Sequenzen beider Typen und die Brieglersberghöhle mit dem Conturines-Typ. Eine radiometrische Datierung der Bärenreste aus beiden Höhlen ist bisher nicht gelungen, weil das Alter der Bären außerhalb der Radiokarbon-Methode liegt. Datierungsversuche mit der Uran-Thorium-Methode scheiterten bisher an den Finanzierungsmöglichkeiten. Der Status der beiden Taxa (Subspezies oder Spezies?) hängt von der Lösung der chronologischen Frage ab.
2. Ist der mittelpleistozäne *U. deningeroides* ein Vorläufer der jungpleistozänen Taxa *U. s.? eremus* oder *U. s.? ladinicus*? Oder gehört er einem blind endenden Seitenzweig an?
3. Wie unterscheiden sich Rameschbär und Conturinesbär andererseits vom typischen Höhlenbären *U. spelaeus spelaeus* in der Morphologie der Zähne (m2-Enthypoconid), der Metapodien (Länge und Plumpheit) und der Autopodien? Eine hilfreiche und wichtige Grundlage wäre die komplette morphologische Datenaufnahme aller Höhlenbärenreste aus der Zoolithenhöhle.
4. Noch ungeklärt ist die Frage, wo *Ursus ingressus* entstanden ist. Die Vermutung, dass diese Art schon in den älteren Schichten des Vindija-Profils, z.B. in den Schichten K, L und M, die dem Riß oder dem Riß-Würm zuzurechnen sind, vorkommt, muss erst durch genetische Untersuchungen bestätigt oder verworfen werden.

© Verband Österreichischer Höhlenforscher, download unter www.biologiezentrum.at

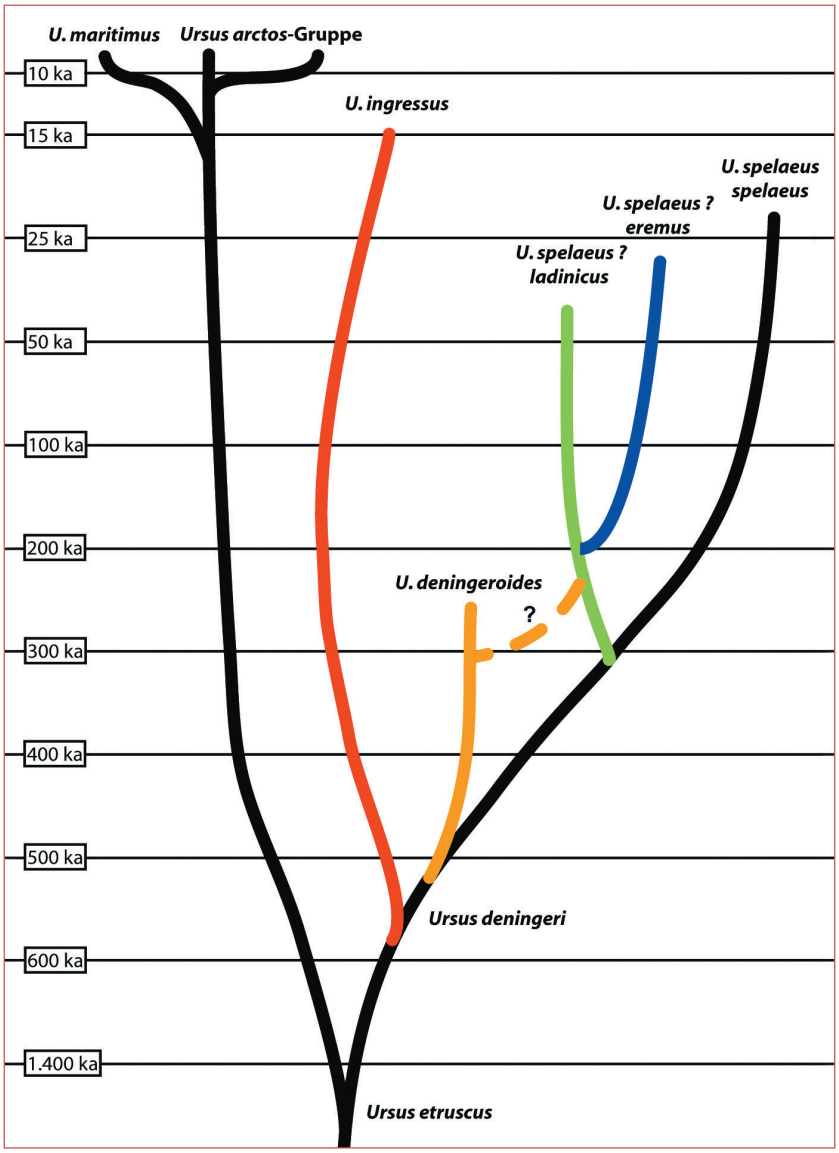

Abb. 15. Der neue Stammbaum der Höhlenbären: erstellt nach genetischen, morphologischen und chronologischen Daten.

DANK

Für die Erhebung der Daten, die dieser Untersuchung zu Grunde liegen, waren zahlreiche Grabungen, Präparationsarbeiten, metrische und morphologische Aufnahmen sowie Vergleiche notwendig, für die wir allen Mitarbeitern zu großem Dank verpflichtet sind. Es sind dies in erster Linie die Grabungsteilnehmer (Studierende der Universitäten Wien, Ljubljana, Bonn und Frankfurt) sowie die Präparatoren des Instituts für Paläontologie der Universität Wien. Frau Nadja Kavcik und Herrn Dr. Gerhard Withalm (beide Inst. Paläont. Univ. Wien) danken wir für die Hilfe bei der Gestaltung der Graphiken. Herrn Prof. David Ferguson für die Korrektur des englischen abstracts. Für wichtige Ergänzungen und Diskussionen sagen wir unseren herzlichen Dank an Herrn Prof. Dr. Erich Thenius (Inst. Paläont. Univ. Wien). Die Finanzierung der Grabungen erfolgte hauptsächlich aus Mitteln der Österreichischen Akademie der Wissenschaften und der Universität Wien, der Bundesländer Niederösterreich und Oberösterreich sowie aus Projektgeldern des Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung (FWF-Projekt 11019 BIO). Durch die slowenisch-österreichische Kooperation der Universitäten Ljubljana und Wien ergaben sich wichtige Impulse für die gemeinsamen Grabungen in slowenischen Höhlen.

© Verband Österreichischer Höhlenforscher, download unter www.biologiezentrum.at

LITERATUR

Abel, O. & Kyrle, G. (1931): Die Drachenhöhle bei Mixnitz. - Speläol. Monogr. 7-9.

Andrist, D., Flükiger, W. & Andrist, A. (1964): Das Simmental zur Steinzeit. - Acta Bernensia III: 1-210, 20 Taf.

Bächler, E. (1940): Das alpine Paläolithikum der Schweiz. Monogr. Ur- u. Frühgesch. Schweiz II: 1-263, Verlag Birkhäuser & Cie. Basel.

Billaudet, D. (2003): Die Evolution der Carpalia in der Höhlenbärengruppe. - Unveröff. Dipl.-Arbeit Univ. Wien.

Bona, F. (2003): Preliminary analysis on cave bear populations from „Caverna Generosa" (Como province-Western Lombardy-Italy. - 9ème Symp. Int. Ours des Cavernes Entremont-le-Vieux, Abstracts of lectures and posters: 53-54.

Brodar, S. & Korosek, J. (1953): Ajdovska jama pri Nemski Vasi. Slov. Akad. Znanosti in Umetnosti. Cl. I, Razprave, dissertationes III: 1-44.

Brodar, S. (1960): Die hochalpine Aurignac-Station Mokriska jama (1500 m). - Festschrift Lothar Zotz: 99-115, Bonn.

Darga, R. & Rosendahl, W. (2001): Die Neue Laubenstein-Bärenhöhle (1341/33) / Chiemgau - Entdeckung und erste Forschungsergebnisse.- Mitt. Verb. dt. Höhlen- und Karstforsch., 47 (3): 60-66.

Dobner, D. (2001): Die Evolution der proximalen Tarsalia in der Höhlenbären-Gruppe. - Unveröff. Dipl.-Arbeit Univ. Wien.

Döppes, D. & Rabeder, G. (Hrsg.) (1997): Pliozäne und pleistozäne Faunen Österreichs. Ein Katalog der wichtigsten Fossilfundstellen und ihrer Faunen. - Mitt. Komm. Quartärforsch. Österr. Akad. Wiss., 10: 1-411.

Ehrenberg, K. (1929): Die Ergebnisse der Ausgrabungen in der Schreiberwandhöhle am Dachstein. - Paläont. Z. 11 (3): 261-268.

Ehrenberg, K. (1976): Versuch einer Übersicht über die verschiedenen artefaktoiden Zahn- und Knochenfragmente aus alpinen Bärenhöhlen Österreichs. - Arch. Austr. 59-60: 1-20.

Fleischmann, P. (2004): Die Evolution der distalen Tarsalia in der Höhlenbären-Gruppe. - Unveröff. Dipl.-Arbeit Univ. Wien.

Frank, C. & Rabeder, G. (1997): Herdengelhöhle - In: Döppes, D. & Rabeder, G. (eds.) 1997. Pliozäne und pleistozäne Faunen Österreichs. Ein Katalog der wichtigsten Fossilfundstellen und ihrer Faunen. Mitt. Komm. Quartärforsch. Österr. Akad. Wiss. 10: 181-185 Wien.

Froemel, M. (2001): Die Evolution der Höhlenbärentibia aus sieben alpinen Höhlen. - Unveröff. Dipl.-Arbeit Univ. Wien.

Hille, P. & Rabeder, G., (Hrsg.) (1986): Die Ramesch-Knochenhöhle im Toten Gebirge. - Mitt. Komm. Quartärforsch. österr. Akad. Wiss., 6:1-66.

Hofreiter, M., Capelli, C., Krings, M., Waits, L., Conard, N., Münzel, S., Rabeder, G., Nagel, D., Paunovic, M., Jambresic, G., Meyer, S., Weiss, G. & Pääbo, S. (2002): Ancient DNA Analyses Reveal High Mitochondrial DNA Sequence Diversity and Parallel Morphological Evolution of Late Pleistocene Cave Bears. - Molecular Biology and Evolution 19 (8): 1244-1250.

Hofreiter, M., Rabeder, G., Jaenicke, V., Nagel, D., Paunovic, Weiss, M.G. & Svante Pääbo S. (2004): Reproductive isolation between large and small cave bears. - (in Druck, Doc. Labor.Géol. Lyon).

Kurtèn, B. (1964): The evolution of the Polar bear Ursus maritimus Phipps. - Acta zool. Fennica 108: 1-26.

Mottl, M. (1964): Bärenphylogenese in Südost-Österreich mit besonderer Berücksichtigung des neuen Grabungsmaterials aus Höhlen des Mittelsteirischen Karstes. - Mitt. Mus. Bergbau Geol. Techn. Landesmus. Joanneum 26: 1-55.

Pacher, M. & Rabeder, G. (2004): Potočka zijalka. Palaeontological and archaeological results of the campaigns 1997-2000. - Mitt. Komm. Quartärforsch. Österr. Akad. Wiss. 13 (in Druck).

Philippe, M. (2003): Excursion du 25 septembre 2003 à la Balme à Collomb. - 9ème Symposium International Ours des Cavernes, Entremont-le-Vieux (Savoie, France), Excursions: 17-31, Grenoble.

Pohar, V., Debeljak, I. & Rabeder, G. (2003): Cave bear site Jama pod Herkovina pecmi (N. Slovenia): preliminary study. - 9ème Symposium International Ours des Cavernes, Entremont-le-Vieux (Savoie, France), Abstr.: 70, Grenoble.

Rabeder, G., (1983): Neues vom Höhlenbären: zur Morphogenetik der Backenzähne. - Die Höhle, 34 (2): 67-85, Wien.

Rabeder G. (Hrsg.) (1995): Die Gamssulzenhöhle im Toten Gebirge. - Mitt. Komm. Quartärforsch. Österr. Akad. Wiss. 9: 1-133, Wien.

Rabeder, G. (1999): Die Evolution des Höhlenbärengebisses. - Mitt. Quartärkomm. Österr. Akad. Wiss. 11: 1-102.

Rabeder, G., Nagel, D. & Pacher, M. (2000): Der Höhlenbär. - Species 4: 1-111, Stuttgart (Jan Thorbecke Verl.).

Rabeder, G. (2001): Geschlechtsdimorphismus und Körpergröße bei hochalpinen Höhlenbärenfaunen. - Beitr. Paläont. 26: 117-132.

Rabeder, G. & Withalm, G. (2001): Die Križna jama bei Loz im Klassischen Karst. The Križna jama near Loz in the classic karst. - Exkursion guide to the 7th Internat. cave bear symposium: 1-4, Trieste.

Rabeder, G. (2003): Die Bärenhöhlen des Salzkammergutes und ihre Bedeutung für die Kenntnis der eiszeitlichen Tierwelt. - In: Weidinger, J. T. & Lobitzer, H. (eds.): Beiträge zur Geologie des Salzkammergutes, Geostudien 2: 247-254, Gmunden.

Rabeder, G., Hofreiter, M. Nagel, D. & Withalm G. (2004): New Taxa of Alpine Cave Bears (Ursidae, Carnivora). - Centre Conserv. l´Ètude Coll. cah. scient. (in Druck).

Reichenau, W. v. (1906): Beiträge zur Kenntnis der Carnivoren aus den Sanden von Mauer und Mosbach. - Abh. großherz. hess. geol. Landes-Anst., 4 (2): 189-313.

© Verband Österreichischer Höhlenforscher, download unter www.biologiezentrum.at

Rosendahl, W. (2001): Die Zoolithenhöhle bei Burggaillenreuth/Fränkische Schweiz. In: Weidert, W. K. (ed.): Klassische Fundstellen der Paläontologie 4: 235-244, Korb (Goldschneck-Verl.).

Rosenmüller, J. C. (1794): Quaedam de ossibus animalis cuiusdam, historiam eius et cognitionem accuiratiorem illustrantia, dissertatio, quam d. Heßberga-Francus, LL. AA. M. in Theatro anatomico Lipsiensi Prosector assumto socio Io. Chr. Aug. HEINROTH Lips. Med. Stud. Cum tabula aena.

Santi, G., Rossi, M. & Pomodoro, S. (2003): Cave bear remains from Buco dell'Orso (Lombardy - Italy). Part III - Morphometric analysis of metapodial bones. - Bull. Inst. Royal Sci. Natur. Belgique, 73: 195-219.

Thenius, E. (1953): Zur Analyse des Gebisses des Eisbären, Ursus (Thalarctos) maritimus Phipps, 1774. - Säugetierkundl. Mitt., 1: 1-7.

Thenius, E. (1958): Über eine Kleinbären aus dem Pleistozän von Slowenien. Nebst Bemerkungen zur Phylogenese der plio-pleistozänen Kleinbären. - Slov. Akad. Znan. Umetnosti, Razpr. dissert., 4: 366-346.

Thenius, E. (1960): Zur stammesgeschichtlichen Herkunft von Tremarctos (Ursidae, Mammalia). - Z. Säugetierkde, 41 (2): 109-114.

Thenius, E. (1976): Protein-Evolution und „adaptive" Evolution. - Natur u. Museum, 106.

Thenius, E. (1989): Molekulare und „adaptive" Evolution, Kladistik und Stammesgeschichte. Ergänzungen zu einer Arbeitshypothese. - Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. 27: 94-105.

Turk, I. (1997): Mousterian „bone flute" and other finds from Divje babe I cave site in Slovenia. Opera instituti Archaeologici Sloveniae 2: 1-223.

Usbinski, S. M. (1979): Der Eisbär. - Die neue Brehm-Bücherei, Wittenberg Lutherstadt (A. Ziemsen-Verl.).

Wild, E., Paunovic, M., Rabeder, G., Steffan I. & Steier, P. (2001): Age determination of fossil bones from the Vindija Neandertal site in Croatia. - Radiokarbon, 43 (2B): 1021-1028.

Withalm, G. (2001): Die Evolution der Metapodien in der Höhlenbären-Gruppe (Ursidae, Mammalia). - Beitr. Paläont. 26: 126-249.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Die Höhle

Jahr/Year: 2004

Band/Volume: 055

Autor(en)/Author(s): Rabeder Gernot, Hofreiter Michael

Artikel/Article: Der neue Stammbaum der alpinen Höhlenbären 58-77