

Die Bären der Brieglersberghöhle (1625/24)

ZUSAMMENFASSUNG

Neue genetische Analysen brachten das überraschende Ergebnis, dass die Bärenhöhle im Brieglersberg (Totes Gebirge, Stmk.) nicht, wie zu erwarten war, vom „Rameschbären“ (*Ursus spelaeus? eremus*) bewohnt worden war, sondern vom „Conturinesbären“ (*U. spelaeus? ladinicus*), der bisher nur von den Dolomiten bekannt war. Durch eine Neuaufnahme des Fossilmaterials wurde versucht herauszufinden, ob die taxonomischen Unterschiede auch morphologisch zu erkennen sind. Mit einer ¹⁴C-Altersbestimmung nach der AMS-Methode (rd. 50.000 Jahre v.h.) konnte auch der geologische Zeitrahmen abgesteckt werden, in dem die beiden Taxa nebeneinander im Toten Gebirge gelebt haben.

ABSTRACT

New genetic analyses yielded the surprising result that the cave „Brieglersberghöhle“ (Totes Gebirge, Styria) was inhabited by *Ursus s. ladinicus* (as yet known only from the Dolomites) and not by *Ursus s. eremus* as expected. An attempt is made to differentiate the new cave bear taxa morphologically. New ¹⁴C AMS dates of cave bear bone determine that the two taxa were living sympatrically in the same mountainous area in the Middle Würmian.

Gernot Rabeder

Institut für Paläontologie der Universität Wien, Althanstr. 14, A-1090 Wien
gernote.rabeder@univie.ac.at

Michael Hofreiter

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

Eva Maria Wild

Institut für Isotopenforschung und Kernphysik 1090 Wien, Währinger Straße 17
eva.maria.wild@univie.ac.at

Eingelangt: 22.3.2005

Angenommen: 2.7.2005

Die „Bärenhöhle im Kleinen Brieglersberg“, kurz Brieglersberghöhle genannt, liegt am Rande des großen Plateaus im zentralen Toten Gebirge in einer Seehöhe von 1960 m (Abb. 1). Nach ihrem Entdecker wird sie auch „Hermann Bock-Höhle“ genannt.

Nach der Entdeckung im Jahre 1951 gab es eine erste wissenschaftliche Grabung durch das Steiermärkische Landesmuseum Joanneum unter der Leitung von Karl Murban (Murban & Mottl, 1953). Wegen des extrem schlechten Wetters war die Ausbeute an Fossilien gering. Immerhin konnte festgestellt werden, dass diese Höhle einst von Höhlenbären bewohnt war, deren Reste im Fossilmaterial bei weitem dominieren. Eine zweite wissenschaftliche Grabung im August 1985, finanziert durch das Oberösterreichische Landesmuseum, brachte zwar eine wesentliche Vermehrung der Funde, vor allem von isolierten Zähnen und kleinen Knochen, aber kaum größere Knochen, Kiefer oder gar Schädel. In der Zeit zwischen den Grabungen war die Höhle von zahlreichen Besuchern fast ausgeplündert worden. Die Mehrheit

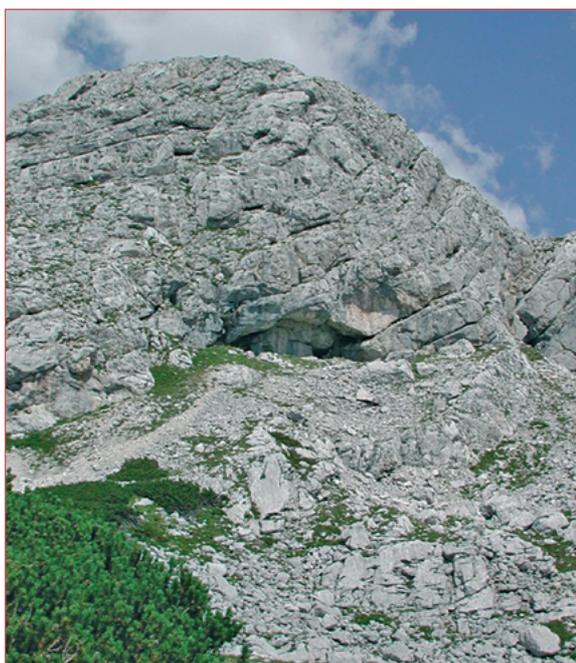


Abb. 1: Der Eingang in die Bärenhöhle im Kleinen Brieglersberg, Totes Gebirge (Foto: G. Rabeder).

der heute vorliegenden Zähne stammt aus dem Aushub dieser Grabungen (Rabeder, 1986; Döppes & Rabeder, 1997).

Bisherige Ergebnisse (aus Döppes & Rabeder, 1997: 165-166): „Die dominanten Höhlenbärenreste stammen nach Mottl (Murban & Mottl 1953) überwiegend von kräftig-großen adulten (männlichen?) Tieren, die kleineren (weiblichen?) Exemplare sind seltener. Die Mittelwerte der bei der zweiten Grabung geborgenen Einzelzähne liegen deutlich unter den Werten der Ramesch-Knochenhöhle (Rabeder, 1986) und weit unter den Werten der Mixnitzer Drachenhöhle. Funde von Milchmolaren und anderen juvenilen Resten sind

so zu interpretieren, daß die Höhle den Bären auch im Sommer als Zufluchtsort gedient hat.

Die morphodynamischen Indices der Prämolaren betragen für den P⁴ 61,7 (n=30) und für den P₁ 126,9 (n=27). Das Evolutionsniveau der Höhlenbären ist somit relativ niedrig, es liegt deutlich unter dem der Ramesch-, Salzofen- oder Conturines-Bären. Es ist anzunehmen, daß die Höhlenbären aus einer frühen Phase des Würm oder aus der Riß/Würm-Warmzeit stammen, sie haben vielleicht zeitgleich mit jenen Höhlenbären gelebt, die aus den tiefsten Lagen der Ramesch-Knochenhöhle (Schicht G) geborgen worden sind“.

NEUE DATEN

Die Analyse der fossilen DNA von einer Knochenprobe aus der Brieglersberghöhle und die Erkenntnis, dass im Jungpleistozän mindestens drei Taxa der Höhlenbären-Gruppe gelebt haben (Rabeder &

al., 2004) waren der Anlass, das fossile Bärenmaterial morphologisch neu zu bewerten und zu versuchen, mit der AMS-Methode ein ¹⁴C -Datum zu ermitteln.

FOSSILE DNA

DNA-Analysen wurden an drei Zähnen aus der Brieglersberghöhle vorgenommen. Allerdings konnte nur aus einem der Zähne DNA isoliert und sequenziert werden. DNA-Extraktion, PCR-Amplifikation und Sequenzierung wurden durchgeführt wie in Hofreiter & al. (2004) beschrieben. Insgesamt wurden 134 bp des variabelsten Bereichs der mitochondrialen Kontrollregion untersucht, eines genetischen Markers, der relativ schnell evolviert. Die Sequenz des Höhlenbärenzahnes aus der Brieglersberghöhle ist identisch mit einer der beiden in der Brettsteinhöhle gefundenen Sequenzen und bildet gemeinsam mit Sequenzen aus der Conturines Höhle (Italien, 2 Unterschiede), der Préletang und der Grotte Merveilleuse (beide Frankreich, 1 bzw. 2 Unterschiede) und aus der Sulzfluhöhle (Schweiz, 3 Unterschiede) in phylogenetischen Analysen eine monophyletische Gruppe. Von den Sequenzen der Bären aus der Rameschhöhle unterscheidet sich die Sequenz aus der Brieglersberghöhle an 5 Positionen. Interessanterweise finden sich in der Brettsteinhöhle neben Bären, deren mitochondriale DNA-Sequenz identisch zu der aus der Brieglersberghöhle ist, auch solche, deren mitochondriale DNA-Sequenz identisch mit denen aus der Rameschhöhle ist. Das bedeutet, dass die beiden phylogenetischen Gruppen *U. spelaeus eremus* und *U. s. ladinicus* (Rabeder et al., 2004) zumindest in einer Höhle in den Alpen gemein-

sam vorkamen. Da für diese beiden Proben keine radiometrischen Daten vorliegen, ist allerdings keine Aussage darüber möglich, ob es sich um eine zeitgleiche Besiedlung gehandelt hat oder ob die beiden Höhlenbärenformen sukzessive in der Brettsteinhöhle vorkamen. Wie bereits für *U. ingressus* gezeigt (Hofreiter & al. 2004), von dem identische Sequenzen sowohl in Kroatien als auch in den Alpen gefunden wurden, zeigt das Vorkommen von identischen Sequenzen von *U. s. ladinicus* in der Brettstein- wie der Brieglersberghöhle, dass Genfluss zwischen verschiedenen Höhlen durchaus stattgefunden hat und geographische Distanz somit kein Hindernis für genetischen Austausch zwischen Höhlenbärenpopulationen darstellt. Es wäre daher von größtem Interesse, mit Hilfe einer ausreichenden Anzahl an radiometrisch datierten und genetisch untersuchten Höhlenbärenproben der Frage nachzugehen, ob die beiden Formen *U. s. eremus* und *U. s. ladinicus* ebenfalls reproduktiv voneinander isoliert waren, wie es für *U. ingressus* und *U. s. eremus* aus der Gamssulzen- bzw. Ramesch-Höhle bereits gezeigt wurde. Als eine der, im Vergleich zur Anzahl an Höhlen, in denen *U. s. eremus* nachgewiesen werden konnte, vergleichsweise wenigen Höhlen in den Alpen, in denen *U. s. ladinicus* vorkam, wird die Brieglersberghöhle bei zukünftigen Untersuchungen zu dieser Frage mit Sicherheit eine zentrale Rolle spielen.

DATIERUNG EINES HÖHLENBÄRENKNOCHENS MIT DER ¹⁴C-METHODE

Am VERA (Vienna Environmental Research Accelerator)-Labor des Instituts für Isotopenforschung und Kernphysik der Universität Wien wurde ein Höhlenbärenknochen (*Os hamatum*) aus der Fossilschicht der Brieglersberghöhle mit der ¹⁴C-Methode mittels AMS (accelerator mass spectrometry = Beschleunigermassenspektrometrie) datiert.

Knochen gehören zu den häufigsten mit der ¹⁴C-Methode datierten Probenmaterialien. Aber im Gegensatz zu anderen mit der ¹⁴C-Methode datierbaren Materialien organischen Ursprungs (wie Holz, Holzkohle, Samenkörner etc.) ist eine erfolgreiche ¹⁴C-Datierung von Knochen nicht immer gewährleistet. Der Grund dafür liegt darin, dass für die Datierung von Knochen Kollagen, das einen Großteil der organischen Knochensubstanz ausmacht, verwendet wird. Da der organische Anteil des Knochens durch Verwesungsprozesse, deren Geschwindigkeit von den an der Fundstelle herrschenden Umweltbedingungen abhängt, im Laufe der Zeit abgebaut wird, kann es vorkommen, dass u.U. in einer Knochenprobe nicht mehr genügend Material für eine ¹⁴C-Datierung vorhanden ist. Für verlässliche Datierungen von Knochenproben ist aber nicht nur wichtig, dass noch genügend organische Substanz erhalten ist. Es muss auch in der Probe vorhandener probenfremder Kohlenstoff sehr effektiv entfernt werden können. Letzteres gilt generell für alle Probenmaterialien, die mit der ¹⁴C-Methode datiert werden. Bei Knochen hat dieser Punkt durch den Umstand, dass die organische Knochensubstanz im Laufe der Zeit abgebaut wird, eine besondere Bedeutung. Bei stark reduziertem Kollagengehalt kann in einem Knochen der Anteil von knocheneige-

nem datierbarem Material relativ zu Kontaminationen, die in den Knochen gelangt sind, sehr ungünstig werden. In der Literatur wird ein Kollagengehalt von >10 mg/g Knochen (entspricht >5% des Kollagengehaltes in rezenten Proben) als Voraussetzung für die Erstellung verlässlicher ¹⁴C-Alter angeführt (Hedges et al., 1992). Bei der Probe von der Brieglersberghöhle lag die Gelatineausbeute bei ~40 mg/g Knochen, d.h. wenn man die Verluste während des Handlings der Gelatine mitberücksichtigt, entspricht dies >20% des Kollagengehaltes von rezenten Knochen.

Die Datierung der Knochenprobe von der Brieglersberghöhle ergab einen Wert, der an der Grenze des mit der ¹⁴C-Methode erfassbaren Zeitbereichs liegt. Zur Absicherung des ersten erstellten Alters wurde daher eine weitere ¹⁴C-Datierung der Probe durchgeführt. Wie aus den in Tab. 1 angeführten Ergebnissen ersichtlich ist, stimmen beide Datierungsergebnisse sehr gut überein. Da beide Datierungen vollkommen unabhängig voneinander durchgeführt wurden und daher keine korrelierten Fehler zu berücksichtigen

Tabelle 1: Ergebnisse der ¹⁴C-Datierung eines Höhlenbärenknochens aus der Fossilschicht der Brieglersberghöhle mit der Probenbezeichnung BB 100, Labornummer VERA-2857. Alle Fehler sind 1σ-Fehler.

	δ ¹³ C [‰]	¹⁴ C-Gehalt [pMC]	¹⁴ C-Alter [BP]
1. Datierung	-19,7 ± 0,5	0,181 ± 0,074	50.700 +4200/-2700
2. Datierung	-20,7 ± 1,1	0,232 ± 0,075	48.700 +3200/-2300
Gewichteter Mittelwert	-20,2 ± 0,6	0,206 ± 0,053	49.700 +2400/-1800

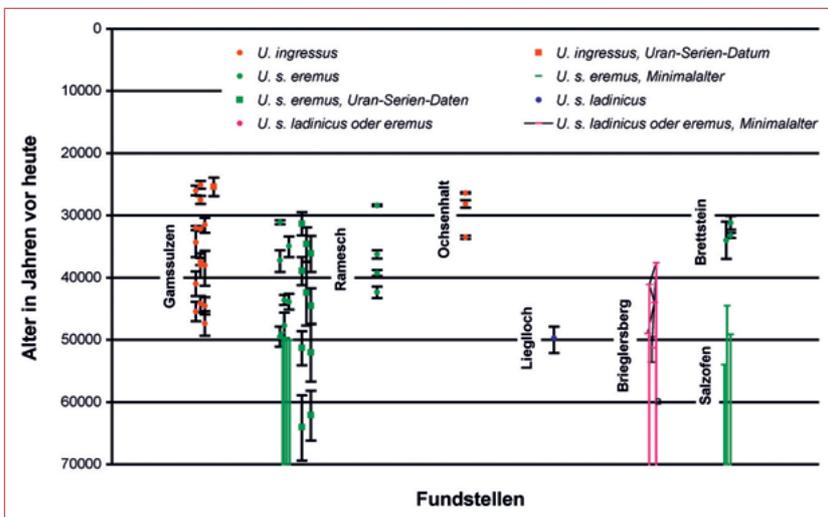


Abb. 2: ¹⁴C (unkalibriert) und Uran-Serien-Daten der Höhlen im Toten Gebirge. Die eingezeichneten Fehler sind 1σ Unsicherheiten. Proben, deren ¹⁴C-Alter größer ist als das durch die Messung bestimmten Minimalalter, sind mit einer durchgehenden Linie vom Minimalalter bis zur x-Achse gekennzeichnet. Die Zeitachse ist in ¹⁴C-Jahren BP gewählt. Die Uran-Serien-Daten wurden in dasselbe Diagramm eingetragen, ohne Unterschiede in den Zeitachsen zu berücksichtigen.

Höhle	Taxon	¹⁴ C-Alter [BP] ±1σ-Fehler	Labornr.	MT
Gamssulzen	<i>U. ingressus</i>	40.990 ±1970	Beta 15766	AMS
		44.160 +1400/-1190	KIA25287	AMS
		32.140 ±330	Beta 157659	AMS
		32.010 ±320	Beta 157660	AMS
		37.410 ±580	Beta 157661	AMS
		44.500 ±1380	Beta 157662	AMS
		45.450 ±1560	Beta 157663	AMS
		25.090 ±640	VRI-1159	konv.
Lieglloch		47.370 ±1970	Beta-157665	AMS
		26.390 ±110	VERA-2184	AMS
		33.500 ±240	VERA-2185	AMS
Ramesch	<i>U. spelaeus? eremus</i>	28.130 ±600	Ua 15978	AMS
		31.090 ±31	Beta 157670	AMS
		43.590 ±800	Beta 143242	AMS
		43.870 ±1270	Beta 157667	AMS
		47.690 ±2060	Beta 157669	AMS
		49.480 ±1600	Beta 143241	AMS
		>48.840*	Beta 157666	AMS
		>49.670*	Beta 157672	AMS
		>50.010*	Beta 157671	AMS
		>49.880*	Beta 157666	AMS
SO		>49.100*	VERA-1285	AMS
Ochsenhalt		39.260 +500/-470	VERA-2190	AMS
		28.370 ±140	VERA-2191	AMS
		36.240 +670/-620	VERA-1602	AMS
		42.290 +970/-870	KIA25283	AMS
BB	<i>U.s. ladinicus</i>	49.700 +2400/-1800	VERA-2857	AMS
Brettstein	<i>U. s.? ladinicus</i> oder <i>eremus</i>	51.300 +2300/-1800	VERA-2186	AMS
		>37 600*	GrN 23502	konv.
		>41 100*	GrN 23503	konv.
		>44 000*	GrN 9428	konv.
		>49 000*	GrN 9429	konv.

Tabelle 2a: ¹⁴C-Datierungsergebnisse von Höhlenbärenknochen aus Höhlen des Toten Gebirges.

Abkürzungen:
SO: Salzofenhöhle
BB: Brieglersberghöhle

Die angegebenen Daten sind unkalibrierte ¹⁴C-Alter. Neben Fundstelle und Höhlenbärenspezies sind auch die Labornummern der Proben angegeben, die eine Identifikation des Labors, das die Datierung durchgeführt hat, unter www.radiocarbon.org/Info/labcodes.html ermöglichen. In der letzten Spalte (MT) ist ersichtlich, welche Messtechnik (radiometrische Methode oder AMS-Technik) für die Datierung verwendet wurde.

* bei Proben, deren pMC (percent Modern Carbon)-Wert kleiner ist als der 2 σ-Fehler dieses Wertes, wird zum pMC-Wert der 2σ-Fehler addiert und aus diesem Wert ein Minimalalter errechnet. Das Alter der Probe wird als älter (>) als dieses Minimalalter.

sind, ist eine direkte Mittelwertbildung aus den beiden Einzelergebnissen gerechtfertigt. Es wurde der gewichtete Mittelwert des ¹⁴C-Gehaltes des Kohlenstoffs der Probe berechnet und daraus das ¹⁴C-Alter ermittelt. Das konventionelle (unkalibrierte) ¹⁴C-Alter der Brieglersbergprobe kann daher mit 49.700 (+2400/-1800) Jahren BP (0 Jahre before present = 1950 AD) angegeben werden.

Eine Transformation des ¹⁴C-Alters der Probe in Kalenderzeitbereiche ist zur Zeit nicht möglich, da es in eine Zeitperiode fällt, für die noch keine geeignete, generell akzeptierte Kalibrationskurve verfügbar ist. Die momentan empfohlene ¹⁴C-Kalibrationskurve INTCAL 04 (Reimer, 2005) reicht bis 26.000 Kalenderjahre zurück. Es gibt zwar einige Datensätze aus unterschiedlichen ¹⁴C-Archiven, die den datierbaren Zeitbereich älter als 26.000 Jahre erfassen, aber bis jetzt konnten Diskrepanzen, die zwischen den verschiedenen Datensätzen aufgetreten sind, noch nicht geklärt werden. Es wird daher empfohlen, aus diesen

Datensätzen konstruierte „Kalibrationskurven“ als „¹⁴C-Vergleichskurven“ zu bezeichnen und, um Missverständnissen vorzubeugen, solche Kurven nicht für eine Kalibration zu verwenden (van der Plicht et al., 2005).

Das für die Knochenprobe aus der Brieglersberghöhle ermittelte ¹⁴C-Alter wird in Abb. 2 den Datierungsergebnissen von Höhlenbären-Proben anderer Fundstellen gegenüber gestellt. Der Großteil dieser Daten wurde bereits in Döppes, D. & Rabeder, G, 1997 veröffentlicht. Der hier vorliegende Datensatz ist um einige ¹⁴C-Daten erweitert. Die neueren Datierungsergebnisse sind in Tabelle 2a aufgelistet. Weiters ist aus dieser Tabelle auch ersichtlich, von welchen Labors die einzelnen Datierungen durchgeführt wurden. Alle in Abb. 2 eingezeichneten ¹⁴C-Alter sind aus den bereits oben erwähnten Gründen unkalibriert. Für die Ramesch-Höhle ist zusätzlich zu den verfügbaren ¹⁴C-Daten auch noch eine Vielzahl von Uran-Serien-Daten (Tab. 2b) eingezeichnet. Diese Datierungen

wurden ebenso wie ein einzelnes Uran-Serien-Alter von der Gamssulzenhöhle mittels Alpha-Spektrometrie erstellt (Leitner-Wild & Steffan, 1993). Sie weisen daher im Vergleich zu Uran-Serien-Altern, die unter der Verwendung von modernen Massenspektrometern (TIMS = Thermionenmassenspektrometer oder MC-ICP-MS = Multi-Collector-Inductively Coupled Plasma- Mass Spectrometry) bestimmt wurden, eine relativ große statistische Unsicherheit auf. Die Gegenüberstellung von Uran-Serien-Daten und unkalibrierten ^{14}C -Altern ist im Rahmen der hier gegebenen Präzision durchaus zulässig, da zu erwarten ist, dass eine Kalibrierung zu einer Verschiebung der ^{14}C -Daten führen würde, die innerhalb der Unsicherheiten liegt.

PHYLOMORPHOLOGIE

Dass im Bereich der Alpen nebeneinander zwei oder mehrere Evolutionslinien der Höhlenbären gelebt haben, konnte früher nur vermutet werden (Rabeder 1995); durch die moderne Genetik wurde dieser Ansatz nun bestätigt (Hofreiter & al., 2004, Rabeder & Hofreiter, 2004). Die Möglichkeit, die mitochondriale DNA aus fossilen Knochen zu analysieren und für phylogenetische Aussagen zu benutzen, verdanken wir den guten Erhaltungsbedingungen von organischen Verbindungen im Höhlenmilieu (gleichbleibende Temperatur und Feuchtigkeit über lange Zeiträume). Die Bedeutung der Höhlenfossilien für die Erforschung ausgestorbener Tier- und Menschen-Taxa kann nicht genug betont werden.

Ein Bündel von Fragestellungen drängt sich aber nun auf. Im Zentrum stehen die Fragen:

- Wie unterscheiden sich die einzelnen Linien morphologisch?
- Gibt es alternative Merkmale zur Bestimmung der Taxa oder
- unterscheiden sie sich nur in den Frequenzen bestimmter Merkmale, die in unterschiedlicher Geschwindigkeit evoluiert sind?

Wir fassen diesen Problemkreis mit dem Terminus „Phylomorphologie“ zusammen.

Die Evolution der pflanzenfressenden Höhlenbären ist durch viele Parallel-Evolutionen geprägt, die sich in einer breiten Palette von Variationen besonders an den Zähnen zeigen. Die Unterschiede zwischen den zeitgleichen Populationen der verschiedenen Taxa können wir bestenfalls nur in metrischen und morphologischen Daten aussagekräftiger Mengen finden. Das soll nun im Folgenden an dem relativ

Tabelle 2b: Uran-Serien-Daten von Knochenproben aus der Rameschhöhle und der Gamssulzenhöhle (GS); *U.i.* = *Ursus ingressus*.

Höhle	Taxon	Uran-Serien-Alter Jahre $\pm 1\sigma$ -Fehler
Ramesch	<i>U. s. eremus</i>	31.300 +1900/-1800
		34.600 +2800/-2700
		36.100 +3000/-2800
		38.900 +2300/-2200
		42.400 +5300/-4900
		44.500 +2900/-2800
		51.300 +2800/-2700
		52.000 +4700/-4500
		62.100 +4100/-4100
64.000 +5400/-5100		
GS	<i>U.i.</i>	25.400 ± 1500

kleinen Material aus der Brieglersberghöhle im Vergleich zu den umfangreichen Materialien aus den Typuslokalitäten der drei neuen Taxa (Conturines-, Ramesch- und Gamssulzenhöhle) und den anderen Höhlenbärenvorkommen im Toten Gebirge (Brettstein-Bärenhöhle, Salzofen, Liegloch, Ochsenhalthöhle) versucht werden:

Material und Funddefizit:

Im Vergleich zur Stückzahl des häufigsten Elements kann erkannt werden, welche Knochen und Zähne bevorzugt im Gesamtinventar vorkommen und welche selten sind oder fehlen. Im vorliegenden Material ist das Missverhältnis der Häufigkeit von Knochen und Zähnen besonders krass: Während die einzelnen Zahnpositionen mit Stückzahlen zwischen 19 und 53 vertreten sind (Tab. 3), gibt es nur wenige ganz erhaltene Knochen: 1 Radius, 1 Femur, 1 Tibia, 8 Patellae. Alle anderen Elemente sind nur durch Bruchstücke vertreten oder fehlen. Diese Funddefizite sind hier nicht nur auf die Korrosion zurückzuführen sondern auch auf die Selektion durch unbefugte Grabungen (Rabeder, 2001: 120-121).

Körpergröße:

Für den Vergleich der Körpergrößen sind in unserem Material die Molaren am aussagekräftigsten, weil das Geschlechtsverhältnis bei den Molaren am wenigsten ins Gewicht fällt (Kurtén, 1955, Rabeder, 2001). Nach den Mittelwerten der M1- und m2-Längen (Tab. 3) liegen die Brieglersbergbären zwischen den Werten der *U. s. eremus*-Vertreter aus der Ramesch-,

Tabelle 3. Zahn-Maße von *Ursus ladinicus* Rabeder & al. 2004 aus der Brieglersberghöhle.

	Mittel	Streuung	max.	min.	n
I1,2-Länge	9,61	0,902	11,5	7,5	61
I1,2-Breite	10,58	0,831	12,5	8,4	60
I3-Länge	17,92	1,569	20,8	14,5	32
I3-Breite	14,09	1,281	16,1	10,8	33
I1-Länge	6,30	0,395	7,3	5,7	22
I1-Breite	8,50	0,576	9,6	7,7	22
I2-Länge	9,59	0,558	10,8	8,6	40
I2-Breite	10,31	0,797	12,2	9,0	44
I3-Länge	12,69	0,780	15,4	11,0	53
I3-Breite	11,49	0,870	13,5	9,8	52
weibl. C-Länge	19,91	1,430	22,2	17,4	22
weibl. C-Breite	14,88	0,869	17,0	13,6	22
männl. C-Länge	25,24	1,568	27,3	23,3	7
männl. C-Breite	20,27	1,310	22,4	18,9	7
P4-Länge	19,17	0,887	21,1	17,5	25
P4-Breite	12,81	0,830	15,0	11,7	25
P4-Index	152,27	-	-	-	22
P4/4-Index	145,71	-	-	-	-
P4-Länge	15,06	1,057	17,1	13,0	24
P4-Breite	10,01	0,811	12,3	8,2	25
P4-Index	139,42	-	-	-	-
M1-Länge	27,45	1,416	31,0	24,1	23
M1-Breite	19,14	1,123	21,6	16,4	24
M2-Länge	43,03	3,054	43,0	38,2	19
M2-Breite	21,99	1,243	22,0	19,7	18
Metaloph-Index	350,00	-	-	-	22
Posteroloph-Index	170,59	-	-	-	17
M1-Länge	29,21	1,521	32,0	26,0	23
M1-Breite	14,00	0,869	16,2	12,3	54
Enthyponid-Index	136,49	-	-	-	35
M2-Länge	29,45	1,614	32,5	26,0	34
M2-Breite	18,33	1,257	20,4	15,7	34
Enthyponid-Index	218,52	-	-	-	27
M3-Länge	24,47	1,545	28,1	22,3	31
M3-Breite	17,95	1,183	20,7	16,0	31

Salzofen- und Ochsenhalthöhle, die *U. ingressus*-Mittelwerte sind hingegen größer. Dies wird beim Vergleich der M2 und m3 viel deutlicher: Die Werte aus der Gamssulzenhöhle und dem Liegloch sind unverhältnismäßig viel größer, d.h. bei *Ursus ingressus* sind die distalen Molaren relativ viel größer, während zwischen *U. s. eremus* und *U. s. ladinicus* im Toten Gebirge keine Differenzierung nach den Dimensionen erkennbar ist.

Geschlechtsverhältnis

Die von Mottl (s. Einleitung) vermutete Dominanz männlicher Bärenreste (s.o.) hat sich nicht bestätigt. Nach der Größenverteilung der Eckzähne (Abb. 3) dominieren die weiblichen Exemplare deutlich: die sex-ratio (female:male) beträgt 3,14, der sex-Index (Prozentzahl der weiblichen Exemplare) = 75,86%, dies bei einer Gesamtzahl der messbaren Canini von

29. Allerdings darf hier die selektive Wirkung der „Raubgräber“ nicht außer Acht gelassen werden. Die großen männlichen Eckzähne werden eher gefunden und mitgenommen als die kleineren weiblichen – dies besonders in Scharrgruben bei schwacher Beleuchtung.

Evolutionsniveaus

Prämolaren

Nach den morphologischen Indices (P4 sup.-, p4 inf.-Index, P4/4-Index, Abb. 4) unterscheidet sich der Bär aus der Brieglersberghöhle zwar sehr deutlich von *U. ingressus* der Gamssulzenhöhle, aber nicht von *U. s. eremus* aus der Ramesch-, Salzofen- und Ochsenhalthöhle. In der Brettsteinhöhle wurden durch die DNA-Analyse beide letztgenannte Taxa festgestellt, also *U. s. eremus* und *U. s. ladinicus*; die Frage, ob hier beide Taxa zur etwa gleichen Zeit gelebt haben, ließ sich bisher nicht klären, weil die fossilführenden Sedimente der Brettsteinhöhle allesamt umgelagert sind und von den Knochen selbst keine brauchbaren radiometrischen Daten zu ermitteln waren.

2. Unterkiefermolar

In der Entwicklung des Enthyponids, eines ein- bis mehrhöckerigen Gebildes innerhalb des Hypoconids, weist die *ladinicus*-Linie höhere Index-Werte auf als die anderen Gruppen. Auch in diesem Merkmal steht der Brieglersberg-Bär dem *Conturines*bären am nächsten (Abb. 5 und 7).

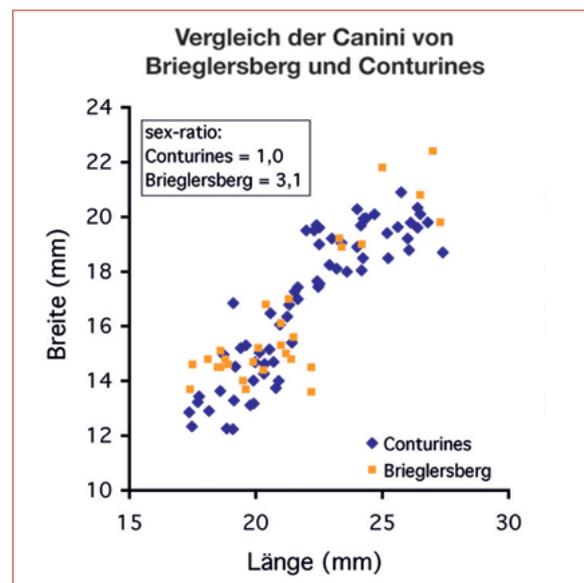


Abb. 3: Längen-Breiten-Diagramm der Höhlenbären-Eckzähne aus der Brieglersberghöhle im Vergleich mit den Werten von *U. s. ladinicus* aus der Conturineshöhle.

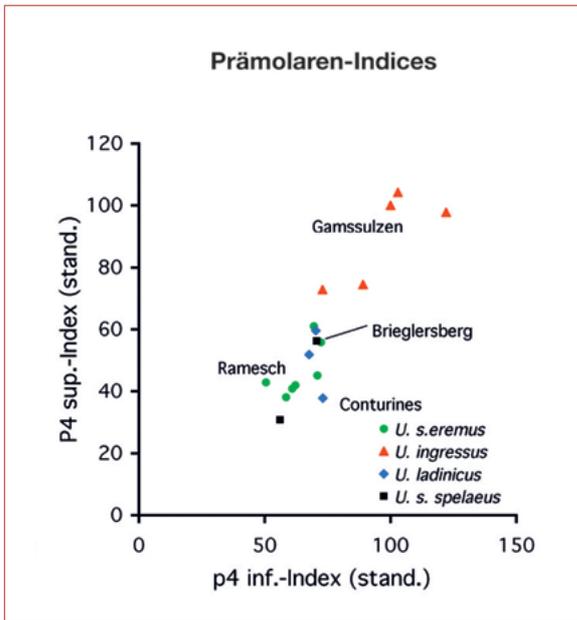


Abb. 4: Vergleich der morphodynamischen Indices der 4. Prämolaren im Unterkiefer (p4 inf.) und im Oberkiefer (P4 sup.). Die Werte der Brieglersberg-Bären liegen im Verteilungsareal von *U. s. ladinicus* und *U. s. eremus*, aber außerhalb der *U. ingressus*-Verteilung.

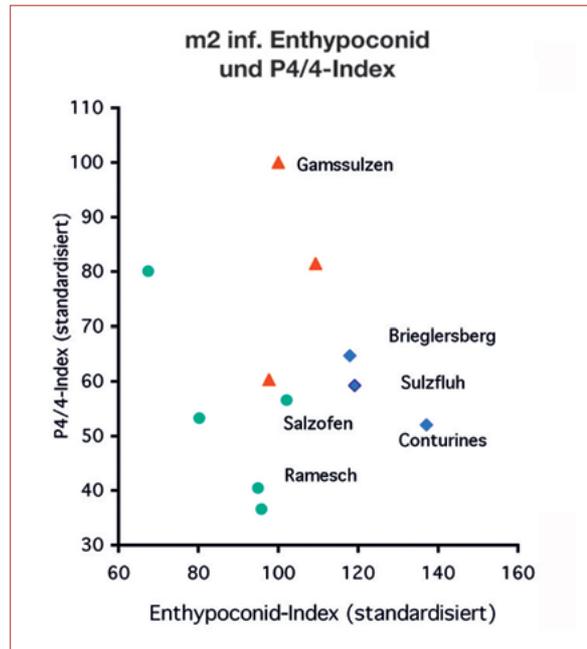


Abb. 5: Nach dem Enthyponid-Index stehen die Brieglersberg-Bären den *U. s. ladinicus*-Vertretern am nächsten.

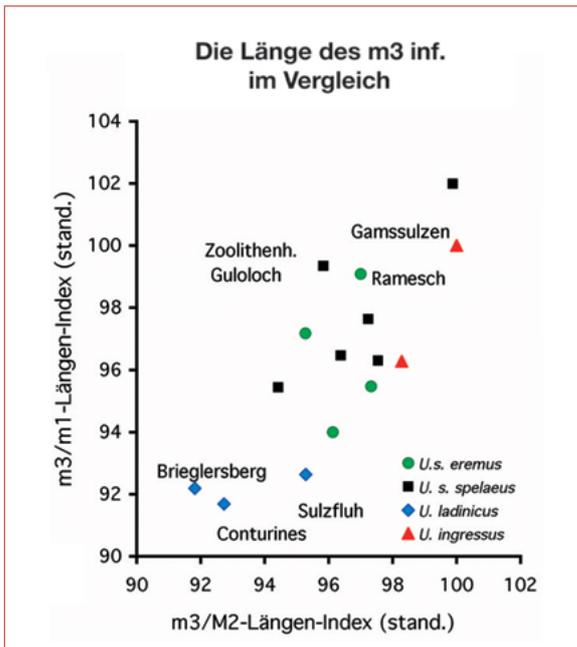


Abb. 6: Auch in der Entwicklung des m3 inf. (3. Unterkiefermolar) schließen sich die Brieglersberg-Bären an die bisher bekannten *U. s. ladinicus*-Faunen an und sind von den anderen Taxa deutlich abgetrennt.

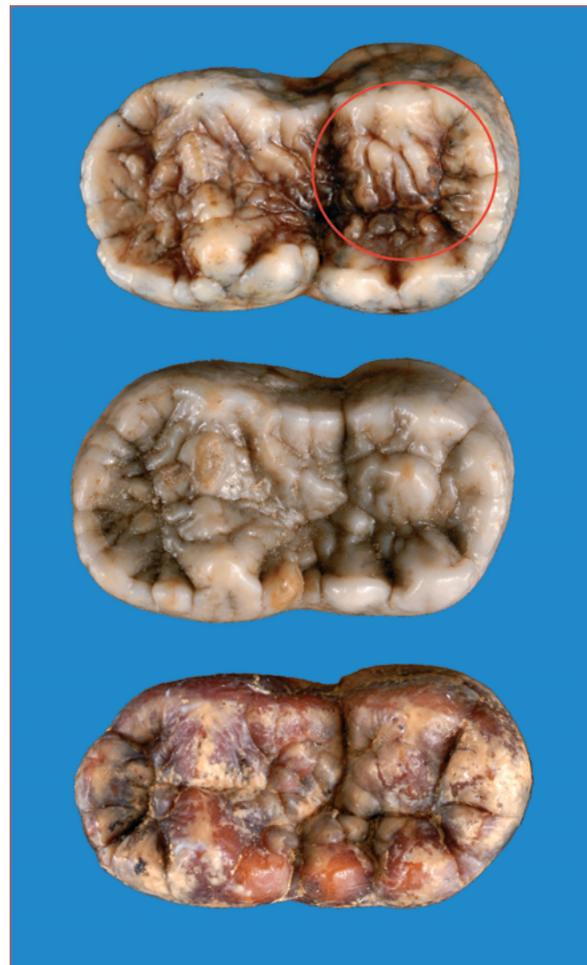


Abb. 7 (rechts): Drei Entwicklungsstadien des zweiten Unterkiefermahlzahn (m2) von unten nach oben: aus der Herkova jama (Mittelpleistozän), von der Ramechhöhle und der Brieglersberghöhle. Man beachte die Vermehrung der Höcker im Bereich des Hypoconids (roter Kreis).

3. Unterkiefermolar

Besonders aussagekräftig für eine taxonomische Zuordnung erscheint uns nun die unterschiedliche Evolutionsgeschwindigkeit in der Vergrößerung des m3 inf. Die *ladinicus*-Gruppe und mit ihr

auch der Brieglersberg-Bär bleiben in dieser Entwicklung weit hinter den anderen Linien zurück (Abb. 6); im Vergleich mit den Längen des M2 sup. und des m1 inf. wird das besonders deutlich.

CONCLUSIO

Aus den neuen chronologischen, morphologischen und genetischen Daten kann gefolgert werden, dass die Möglichkeit besteht, dass in der Zeit um 50.000 Jahre vor heute im Toten Gebirge nebeneinander zwei Höhlenbärengruppen gelebt haben, die sich offensichtlich nicht miteinander gekreuzt haben: der aus der Ramesch-, der Salzofen- und der Ochsenhalt-Höhle gut bekannte *Ursus spelaeus eremus* und der bisher nur aus der Conturines-

und der Sulzfluh-Höhle (Rabeder, 1991 und 2004) beschriebene *Ursus spelaeus? ladinicus*. Damit ist auch das Problem mit dem Status dieser beiden Taxa (Species oder Subspecies?) weiter zu diskutieren. Weitere Untersuchungen sind auch notwendig, um die Frage zu klären, ob das Einwandern von *Ursus ingressus* (ältestes Datum Beta-157665: 47.370 J.BP.) das Verschwinden von *U. s. ladinicus* bewirkt hat.

LITERATUR

- 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: 1-411.
- Hedges, R.E.M & van Klinken, G.J. (1992) A review of current approaches in the pre-treatment of bone for radiocarbon dating by AMS. *Radiocarbon* 34/3: 279-291.
- Hofreiter, M., Rabeder, G., Jaenicke-Després, V., Withalm, G., Nagel, D., Paunovic, M., Jambresic, G. & Pääbo, S. (2004). Evidence for Reproductive Isolation between Cave Bear Populations. - *Current Biol.* 14: 40-43, Elsevier Sci. Ltd.
- Leitner-Wild, E. & Steffan, I. (1993) Uranium-Series Dating of fossil bones from Alpine Caves, *Archaeometry* 35: 137-146.
- Murban, K. & Mottl, M. (1953). Die Bärenhöhle (Hermann Bock-Höhle) im Kleinen Brieglersberg, Totes Gebirge. - *Mitt. Mus. Bergbau, Geol. Techn. Joanneum* 9: 1-19.
- Kurtén, B. (1955). Sex Dimorphism and Size Trends in the Cave Bear. - *Acta Zool. Fennica* 90: 1-48, Helsinki
- Rabeder, G. (1986). Neue Grabungsergebnisse aus der Bärenhöhle im Brieglersberg (Totes Gebirge). - *Jb. Oberösterreich. Mus. Ver.* 131: 107-116.
- Rabeder, G., (1991): Die Höhlenbären von Conturines. Entdeckung und Erforschung einer Dolomiten-Höhle in 2800 m Höhe. - (Athesia-Verl.), Bozen.
- Rabeder G. (1995) (ed.) Die Gamssulzenhöhle im Toten Gebirge. - Mitt. Komm. Quartärforsch. Österr. Akad. Wiss. 9: 1-133.
- Rabeder, G. (2001). Geschlechtsdimorphismus und Körpergröße bei hochalpinen Höhlenbärenfaunen. - *Beitr. Paläont.* 26: 117-132.
- Rabeder, G. (2004). Die Höhlenbären der Sulzfluh-Höhlen. - *Vorarlberger Naturschau* 15: 103-114.
- Rabeder, G. & Hofreiter, M. (2004). Der neue Stammbaum der Höhlenbären. - *Die Höhle* 55, 1-4: 58-77.
- Rabeder, G., Hofreiter, M., Nagel, D. & Withalm G. (2004): New Taxa of Alpine Cave Bears (Ursidae, Carnivora). - *Cahiers scientif. / Dép. Rhône - Mus. Lyon, Hors série n° 2* (2004): 49-67.
- Reimer, P.J. (2005) (ed.) *IntCal04: Calibration issue, Radiocarbon* 46/3.
- van der Plicht, J., Beck, J.W., Bard, E., Baillie, M.G. L., Blackwell, P.G., Buck, C.E., Friedrich, M., Guilderson, T.P., Hughen, K.A., Kromer, B., McCormac, F.G., Bronk Ramsey, C., Reimer, P.J., Reimer, R.W., Remmele, S., Richards, D.A., Southon, J.R., Stuiver, M., Weyhenmeyer, C.E., (2005) *NOTCAL04-Comparison/calibration 14C records 26-50 cal kyr BP, Radiocarbon* 46/3 : 1-14.