



# DIPLOMARBEIT

Titel der Diplomarbeit

**Evolutionsbiologische Studien an Zähnen und Extremitäten der  
Höhlenbären in der Ramesch - Knochenhöhle (Totes Gebirge,  
Oberösterreich)**

verfasst von

**Dabrowska Paulina Joanna**

angestrebter akademischer Grad

**Magistra der Naturwissenschaften (Mag.rer.nat.)**

Wien, 2015

Studienkennzahl lt. Studienblatt: A 190 445 406

Studienrichtung lt. Studienblatt: Lehramtsstudium UF Biologie und Umweltkunde UF Mathematik

Betreut von: emer. o. Univ.-Prof. Mag. Dr. Gernot Rabeder

Dabrowska Paulina, Evolutionsbiologische Studien an Zähnen und Extremitäten der Höhlenbären in der Ramesch Knochenhöhle (Totes Gebirge, Oberösterreich)

## Inhaltsverzeichnis

<b>Dank</b> .....	4
<b>Vorwort</b> .....	5
<b>1. Einleitung</b> .....	6
1.1 Fundstelle und Profil.....	6
<b>2. Material</b> .....	13
<b>3. Methodik</b> .....	16
<b>4. Resultate</b> .....	20
4.1 Resultate der Metapodien.....	21
4.2 Resultate der Zähne .....	22
4.3 Resultate der Morphologie der Zähne .....	33
4.4 Gesamtvergleiche der Resultate der Morphologie der Metapodien mit den Resultaten der Zähne .....	35
<b>5. Diskussion</b> .....	39
5. 1 Evolution der Zähne.....	39
5.2 Diskussion der Veränderungen des Sex- Index.....	40
5.3. Evolution der Metapodien .....	41
5.4 Diskussion der allgemeinen Gründe .....	42
5.4.1 Chronologie der Schichteinheiten .....	44
<b>6. Conclusio</b> .....	47
<b>7. Zusammenfassung</b> .....	48
<b>8. Abstract</b> .....	49
<b>9. Literaturverzeichnis</b> .....	50
<b>10. Tabellenverzeichnis</b> .....	52
<b>11. Abbildungsverzeichnis</b> .....	52
<b>12. Curriculum vitae</b> .....	54
<b>13 Anhang</b> .....	55

## Dank

Zu Beginn möchte ich meinen besonderen Dank an Herrn Univ. Prof. Dr. Gernot Rabeder aussprechen, der mir, während meiner gesamten Arbeitszeit an der Diplomarbeit, als Ansprechperson bereitgestanden und mich mit enormem Engagement unterstützt hat. Ich danke ihm besonders für die Motivation, mich mit diesem Thema so intensiv auseinander zu setzen und für die Faszination, die das Arbeiten in diesem Fachgebiet in mir ausgelöst hat.

Ein großer Dank geht an meine Familie!

Ohne den enormen emotionalen Rückhalt wäre es sicherlich deutlich schwieriger gewesen, diesen Lebensabschnitt abzuschließen. Ich danke besonders meiner Mutter Iwona Placzkowska- Dabrowska und meinem Vater Rudolf Heindl, die mir in den schwierigsten Phasen meines Studiums beigestanden haben. Meinen Geschwistern Leonie- Sophie und Tobias- Rudolf Heindl danke ich für die Aufmunterung und Motivation und auch teilweise für die tatkräftige Mitarbeit bei der Eingabe der Daten. Ohne euch wäre so vieles nicht möglich gewesen.

Weiter danke ich meinen Freunden, die mich durch das Studium begleitet haben. Ich hatte das Glück, wunderbare Menschen kennenzulernen, mit denen mich einzigartige Erlebnisse verbinden. Ich wünsche, dass sie mich noch lange in meinem Leben begleiten werden.

An diesem Punkt spreche ich besonderen Dank an Ramona Gockert aus, unter anderem für die gegenseitige Motivation während des Schreibens.

Zum Schluss möchte ich mich bei allen bedanken, die mir, besonders in der Zeit enormer Veränderungen, beigestanden und mich unterstützt haben. Insbesondere in der Zeit kurz vor meinem Studienende häuften sich viele Ereignisse. Danke für die Ablenkung, den Spaß und die zahlreichen unvergesslichen Momente!

Wenn sich eine Tür schließt, öffnet sich eine andere.

## Vorwort

Die Ramesch- Knochenhöhle gehört zu einer der wenigen Höhlen, in denen ungestörte Sedimente in derartiger Dimension vorliegen und umfasst dabei einen sehr großen Zeitumfang.

Das Fossilmaterial ist sehr umfangreich und besonders häufig sind kleine Elemente, wie Metapodien und Zähne. Diese liegen in statistisch auswertbaren Mengen vor, wenn man sie vor der Auswertung zu Fundeinheiten von je 50cm zusammenfasst. Das Ziel der Studie, ist zu untersuchen, ob sich die Höhlenbären in diesem Zeitabschnitt von etwa 130 000- bis ca. 35 000 Jahren vor heute in Bezug auf unterschiedliche Aspekte verändert haben. Zu diesen zu untersuchenden Aspekten gehören Körpergröße, Evolution des Gebisses, die Allometrie bei den Extremitäten, die eventuell als Gebirgsanpassungen gedeutet werden können, und Änderungen im Geschlechtsverhältnis.

Änderungen von Dimensionen und Evolutionsniveau des Gebisses im Verlauf des Profils sind aus Vorstudien bekannt (Rabeder 1999; Rabeder et al. 2008) Bei dieser Arbeit war es die Aufgabe, die Forschung zu präzisieren und die Metapodien sowie das Geschlechtsverhältnis einzubeziehen.

Aufgrund des - gegenüber den Vorstudien - deutlich größeren Materialbestands, der Zuordnung zu den Schichten und der Einbeziehung der tiefsten Schicht, die aufgrund der radiometrischen Daten dem Riss- Würm Interglazial zuzuordnen ist, können neue Erkenntnisse bezüglich der Evolution des Höhlenbären gewonnen werden.

Nach einer Überarbeitung der vorliegenden Daten sowie der Präzisierung der Schichtzugehörigkeit der Elemente, soll versucht werden, die Änderungen im Profilverlauf zu deuten.

Dabei sollen Überlegungen angestellt werden, ob und wie die Änderungen in den, aus den Fossilien gewonnenen Daten mit den Wechsel von Klima und Vegetation erklärt werden können.

## 1. Einleitung

### 1.1 Fundstelle und Profil

Der Haupteingang der Ramesch-Knochenhöhle ist auf 1960 m über dem Meeresspiegel gelegen und befindet sich in der oberösterreichischen Gemeinde Spital am Pyhrn. Der Name „Ramesch“ ist auf das lateinische Wort *eremus* zurückzuführen (Mader in: Hille & Rabeder 1986): es bedeutet „ der Alleinstehende“ und bezieht sich auf die frei im Kar stehende Felsgestalt, die nach Norden mit einer sehr steilen, fast senkrechten Felswand abfällt, in der die Höhle liegt. Auch die nach Süden gerichtete Flanke ist steil und felsig. Anhand der Abb.1 kann verdeutlicht werden, dass diese Formation ihrer Bezeichnung gerecht wird.

Der Ramesch gehört geologisch der Warscheneck-Masse an und setzt sich großteils aus mächtigen Dachsteinkalkbänken (Obertrias) zusammen. Er ist vom Warscheneckgipfel durch ein Schuttkar getrennt, aus dem der Höhleneingang nur durch eine leichte Kletterei erreicht werden kann.

Trotz der steil aufragenden Gestalt kann der Ramesch gut erreicht werden. Mittels einer Seilbahn, die ihre Talstation an der Pyhrnpass-Bundesstraße hat, erreicht man die Wurzeralm. Nach einem Fußmarsch von ca. 10 Minuten gelangt man zur Talstation der Frauenkarbahn und mit dieser zur Bergstation auf 1860m. Weglos geht es durch den Schutt des Frauenkares in den Sattel zwischen Ramesch und Warscheneck (Frauenscharte) und entlang des Wandfußes unter die gut sichtbare Höhle. Über eine spärlich mit Rasen bewachsene 30 m hohe Felswand gelangt man in leichter Kletterei zum Höhleneingang.

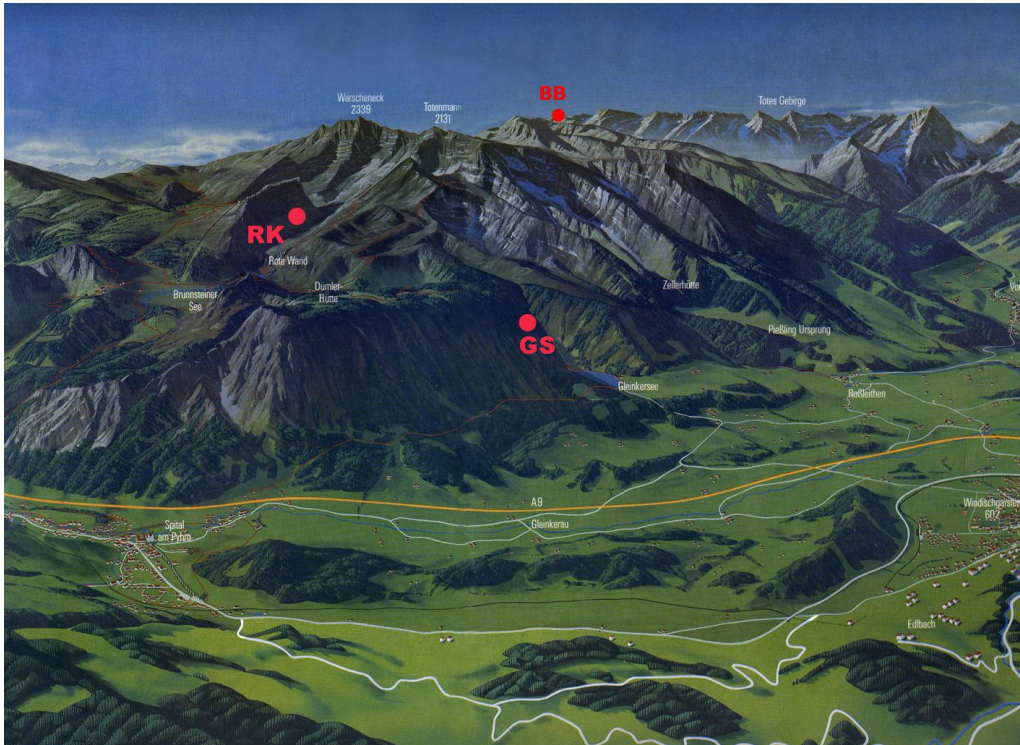


Abbildung 1: Lage der Ramesch- Knochenhöhle (RK) sowie der Gamssulzenhöhle (GS) und der Brieglersberghöhle (BB). Graphik n. Rabeder & al. (im Druck) Fossile Bären in Höhlen

An den Höhleneingang schließt die Eingangshalle, die weiter in zwei Seitenteile der Höhle verläuft, wobei der westliche Teil, Wassergang genannt, etwas ansteigend verläuft und sich gegen Ende hin verengt. Der östliche Seitenteil der Ramesch- Knochenhöhle ist abfallend und endet in einer Halle, die den Namen Bärenfriedhof trägt, weil hier ursprünglich mehrere Höhlenbärenschädel lagen. Durch eine sehr enge Kluft kann man von hier zum Nebeneingang hinabklettern.

Die Morphologie der Höhle ist maßgeblich von geologischen Störungen beeinflusst worden. Die beiden Seitenteile spiegeln die abfallende und ansteigende Störung wider.

Die Gesamtlänge der Ramesch- Knochenhöhle beträgt 310 m. Bei der Vermessung und Kartenerstellung von H. Streinmassl wurde ein gesamter Höhenunterschied von 38 m gemessen. Bei den Grabungen in der Höhle wurde eine horizontale Bezugsachse durch den Eingangsbereich gelegt. Von einem Markierungspunkt wurde ein Quadrantensystem erstellt und die Höhenunterschiede zwischen Eingangshalle und tieferen oder höher gelegenen Stellen in der Höhle bestimmt. (Hille & Rabeder 1986)

Der Grabungsprozess dauerte von 1979 bis 1984 und lässt sich in insgesamt sechs Grabungen gliedern. Lange vor der eigentlichen Grabung war die Ramesch- Knochenhöhle besonders unter Jägern und Bergsteigern bekannt. Einer der Ersten, der sich genauer mit der Höhle und ihrer Umgebung beschäftigte war Josef Bayer. Bereits im Jahre 1923 fand dieser Steinwerkzeuge in der Nähe der Höhle und entdeckte eine große Menge an Knochenmaterial. Nachfolgend wurde versucht eine Grabung zu organisieren, die jedoch aufgrund fehlender Finanzierung nicht durchgeführt werden konnte.

Erst im Jahre 1959 sichtete Kurt Ehrenberg das fossile Knochenmaterial aus den oberflächlichen Schichten und ordnete die Knochen dem Höhlenbären zu. Die 6-gliedrige Grabungskampagne wurde unter der Leitung von Gernot Rabeder und Karl Mais von 1979 bis 1984 durchgeführt und fand aufgrund des hochalpinen Klimas jeweils in den Sommermonaten Juli und August statt. Während der Grabungen wurden die Fossilien systematisch geborgen und das Sediment untersucht.

Das ursprüngliche Profil wurde in neun Schichten gegliedert, wobei hierbei ein Ausgleich der Fundtiefen stattgefunden hat. Da in der Höhle, der Boden nicht gleichmäßig horizontal verläuft, unterscheiden sich die einzelnen Schichten der unterschiedlichen Quadranten in ihrer Tiefe. So ergibt sich zwischen den Schichten A-F eine geringe Abweichung in der Tiefe, die korrigiert wurde.

Nach der „Höhlenbärenzeit“, in der Sedimente waagrecht abgelagert worden waren, kam es durch die Erweiterung von Felsspalten entlang der mit 30° nach Osten einfallenden zu Rutschungen im östlichen Teil der Eingangshalle, die wiederum Einfluss auf die Fundtiefe hatten. Diese Rutschungen hatten zur Folge, dass sehr unterschiedliche Profiltiefen vorliegen. Teilweise gibt es hierbei große Verlagerungen an Material, die eine Zunahme der Profiltiefe von bis zu zwei Metern von Westen nach Osten bewirken.

Folgende Quadranten sind von solchen Rutschungen betroffen: U16, U17, U18 sowie D7, D8 und D9. Das Fossilmaterial aus diesen Quadranten wurde daher bei der vorliegenden Studie nicht verwendet.

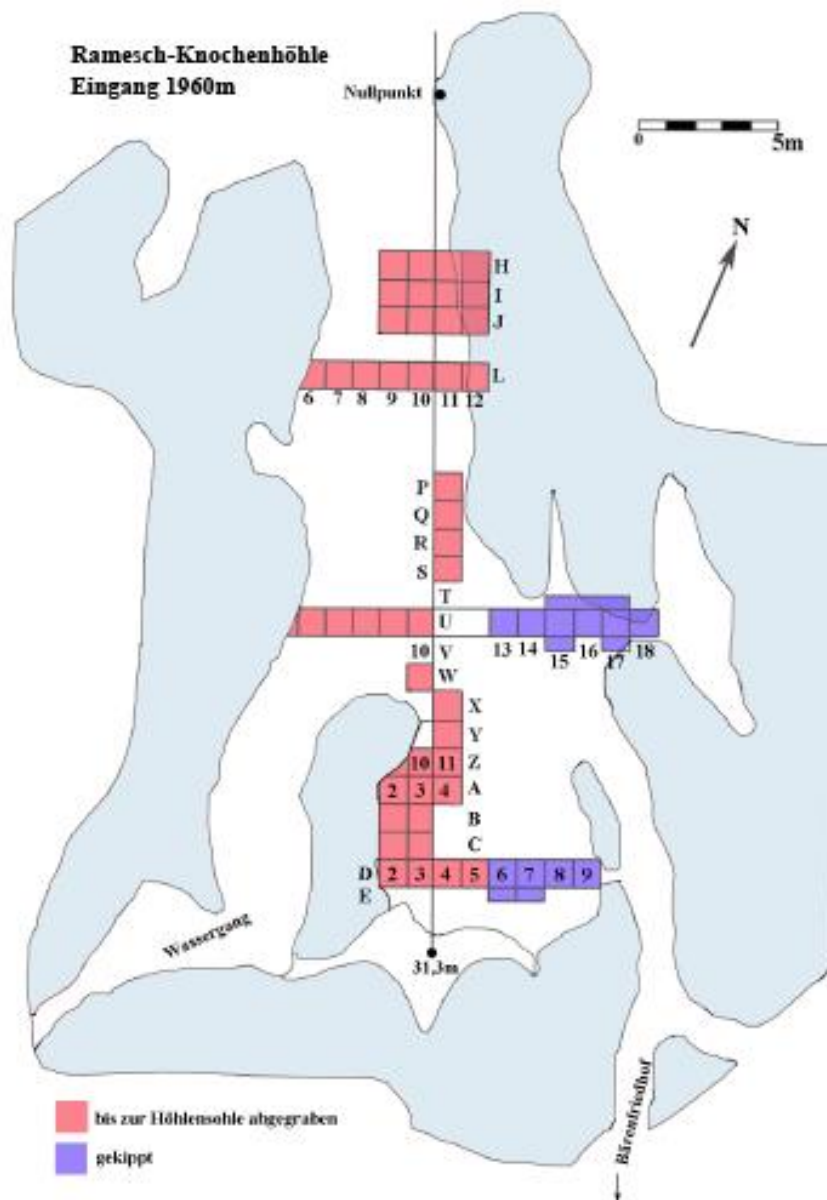


Abbildung 2: Grabungsplan der Ramesch- Knochenhöhle mit Markierungen der gekippten Quadranten aus denen das Fundmaterial nicht verwendet werden konnte.(n. Hille & Rabeder 1986; Bearbeitung: G. Rabeder)

Bei Betrachtung des Profils, welches in die oben genannten neun Schichten gegliedert ist, zeigen sich folgende Eigenschaften:

Das Profil der Höhle weist in der tiefsten Schicht, die der Höhlensohle aufliegt, einen Grobsand mit zahlreichen Augensteinen auf. Die tiefste Schicht (Schicht

H) enthält keine fossilen Knochen und die Augensteine nehmen vom Eingangsteil gegen das Höhleninnere in ihrer Häufigkeit und Größe deutlich ab.

Der tiefsten Schicht (Schicht H) folgen eine schwarze und braune Schicht, die ebenfalls zahlreiche Augensteine enthalten. Diese Charakterisierung beziehen sich auf die Schichten G und F. Zeitlich lässt sich die Schicht G dem Riss-Würm-Interglazial zuordnen (Hille & Rabeder 1986:60).

Die darauffolgende Schicht F besteht aus hellem Lehm, der sich vorwiegend zwischen großen Blöcken ansammelt. Diese Schicht enthält keinerlei fossile Reste, hier ist die Wahrscheinlichkeit groß, dass diese Schicht der ersten und/oder zweiten Kaltphase des Würm-Zyklus entspricht.

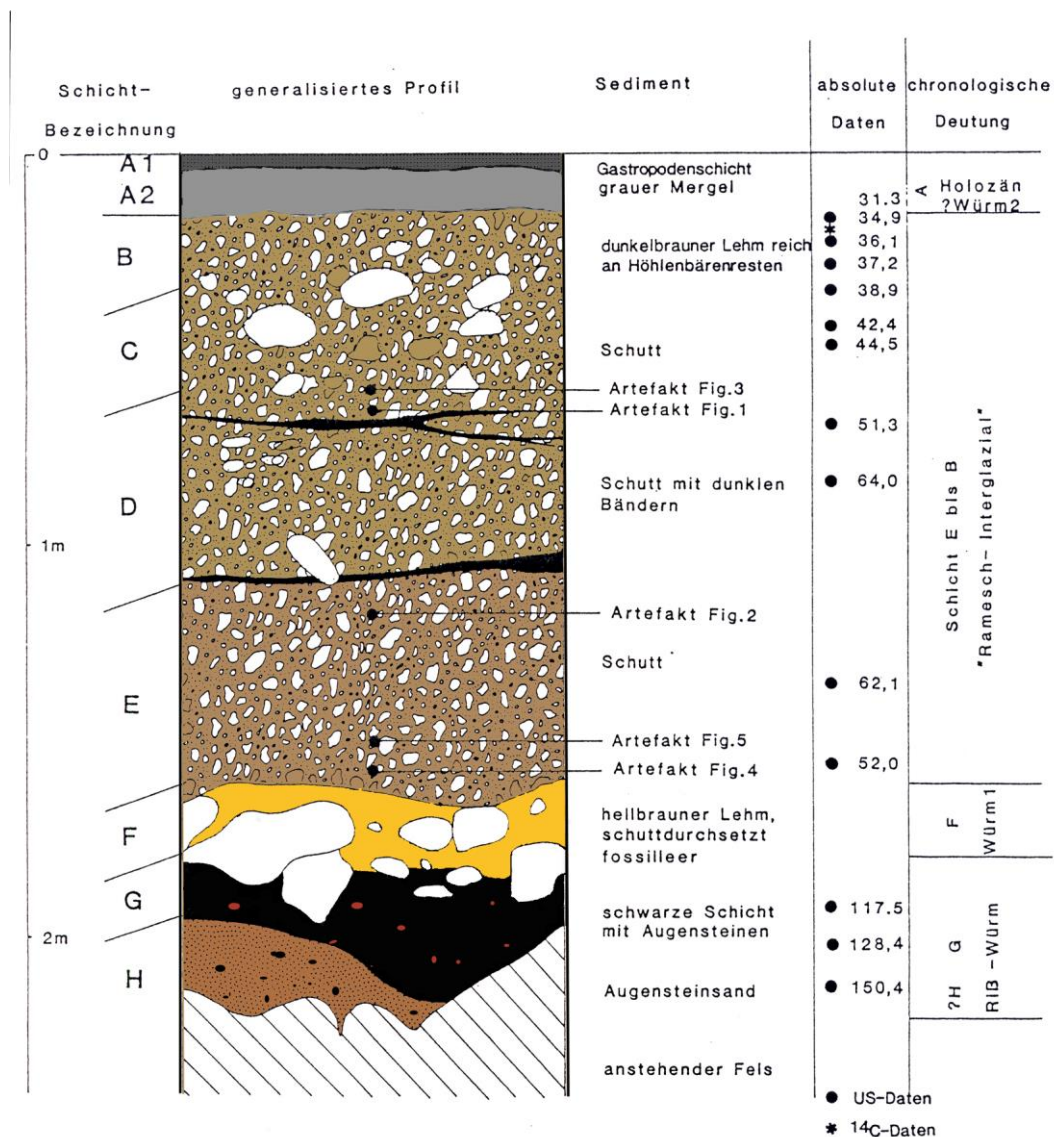


Abbildung 3: Generalisiertes Profils der Ramesch- Knochenhöhle (n. Hille & Rabeder 1986: 60, Graphik: G. Rabeder)

An die Schicht F schließt sich eine dicke Schicht aus schuttdurchsetztem Lehm, die durch dunkle Bänder in die Schichten E, D und C gegliedert wird. In Richtung des Höhleninneren vom Eingangsbereich aus, findet eine Abnahme der Schuttanteile statt. Besonders in den Schichten E bis C findet sich zahlreiches fossiles Knochenmaterial. Hierbei ist zu erwähnen, dass innerhalb der Schuttschicht große Knochen fehlen, aber zahlreiche Fragmente und kleineres Material, wie Phalangen, Metapodien, und Zähne zu finden waren.

Sowohl an dem Knochenmaterial, als auch an den Steinen sind Spuren von Phosphatätzung zu beobachten. In von Tieren häufig bewohnten Orten kommt es nach und nach zu einem vermehrten Phosphateintrag. Zum einen findet ein Eintrag durch Exkremente, zum anderen durch die Kadaver hier verstorbener Individuen statt. Bei den Grabungen kam es zu keiner Bestimmung der Phosphatwerte, jedoch geht man davon aus, dass der Phosphateintrag hoch war, weil die Ramesch-Knochenhöhle intensiv von Höhlenbären bewohnt wurde. Die im Lehmboden freiwerdende Phosphorsäure kann Ätzspuren am Knochenmaterial bewirken und kantiges Bruchmaterial des Gesteins abrunden.

Nach dieser Schicht findet ein allmählicher Übergang in eine dunkelbraune Lehmschicht (Schicht B) statt, die umfangreiches Knochenmaterial und größere, abgerundete Steine enthält. Auf dieser Schicht aufliegend, findet sich eine dünne Lage „grauen Mergel“, die keine Knochen und Zähne enthält.

Leider fand man auch in der Ramesch-Knochenhöhle Störungen des Sediments durch Raubgräber allerdings nur in Form von seichten Gruben, die besonders daran zu erkennen sind, dass hier die ungefähr 5 cm dicke graue Schicht mit Gehäusen von *Arianta arbustorum* fehlt, welche die oberste Schicht des Höhlenbodens bildet. Die Anhäufung dieser Schneckengehäuse stammt schon aus dem Holozän und ist wahrscheinlich darauf zurückzuführen, dass die Schnecken den Eingangsbereich der Höhle zum Überwintern nutzten.

Zur weiteren Fauna, der in der Höhle geborgenen Fossilmaterial gehören *Panthera spelaeus*, *Canis lupus*, *Capra ibex* und *Ursus arctos*

Als rezente Funde können Knochen vom Gams (*Rupicapra rupicapra*) angeführt werden.

Da der Großteil der geborgenen Wirbeltierreste vom Höhlenbären stammt, trägt die Ramesch-Knochenhöhle den Namen „Bärenhöhle“. Kaum eine andere Höhle im Hochgebirge enthielt derartige Mengen an fossilen und gut erhaltenen Knochenmaterialien.

Schon zu Beginn der Untersuchungen konnte bei einer Durchsicht des Materials festgestellt werden, dass alle Altersstufen der Höhlenbären vorkommend sind. Ebenso stand aufgrund der Größenverteilung der Caninen und der Häufigkeit von Penisknochen schon früh fest, dass das Geschlechtsverhältnis innerhalb der Höhle ausgewogen ist. (Hille & Rabeder 1986)

## 2. Material

Das Fossilmaterial der Ramesch Knochenhöhle wurde bei einer 6-jährigen Grabungskampagne von 1979-1984 geborgen. Bereits bei einer informativen Begehung im Sommer des Jahres 1978 war ersichtlich, dass die Höhle an ihrer Oberfläche wenig gestört war und reichlich Material enthielt. Vor dem Beginn der eigentlichen Grabungsserie wurde eine informative Grabung getätigt, die bereits einen ersten Blick auf das Ausmaß und die Dichte an Knochenmaterial lieferte. (Hille & Rabeder 1986)

**Tabelle 1:** Materialliste der für die Studie verwendeten Zähne

Zähne	m <sub>1</sub>	m <sub>2</sub>	m <sub>3</sub>	p <sub>4</sub>	M1	M2	P4	Canini		Gesamt
	-	-	-		-	-		w	m	
1. Schicht	111	108	54	78	98	62	82	46	31	670
2. Schicht	80	88	38	61	78	41	61	26	26	499
3. Schicht	48	31	25	40	34	17	25	8	12	240
4. Schicht	30	24	26	14	28	28	23	15	6	194
5. Schicht	11	0	5	4	8	9	8	1	3	49
	280	251	148	197	246	157	199	96	78	1652

Die Präparationen wurden im Institut für Paläoontologie der Universität Wien getätigt, hierbei wurde auch inventarisiert und ein Hauptkatalog mit allen Fundstücken wurde erstellt.

Die Fundtiefen wurden erfasst und die Fundstücke wurden in ihrer Länge und Breite vermessen.

Das für die Studie verwendete Material setzt sich folgendermaßen zusammen: Bei den Zähnen wurden die Caninen und Molaren herangezogen. Hierbei wurde der Wert der Länge und Breite der Zahnkrone verwendet. An den Prämolare P<sup>4</sup> und P<sub>4</sub> wurden zusätzlich die Morphotypen bestimmt. Hierbei wurde die Gliederung der Morphotypen nach Rabeder (1983) herangezogen. Eine genaue Beschreibung der morphodynamischen Schemata der P<sup>4</sup> und der P<sub>4</sub>- Evolution fin-

den sich dazu in einigen späteren Publikationen (Nagel & Rabeder 1991), (Mais & Rabeder 1983; Rabeder 1995; Rabeder 1999)

Als postcraniales Material wurden Mittelhandknochen (Metacarpalia) und Mittelfußknochen (Metatarsalia) verwendet. Hierbei spielen die Werte der Gesamtlänge der Metapodien und die Werte der distalen Epiphysenbreite die tragende Rolle.

Die Inventarnummer der Fundstücke, beispielsweise RK 302 entspricht, nach dem Inventar einen bestimmten Quadranten mit einer eindeutigen Fundtiefe. Die Abkürzung RK steht für die Ramesch Knochenhöhle. Im Beispiel RK302 bezeichnet es den Quadranten L11 mit der Fundtiefe von 110 bis 120 cm. Subnummern werden nur dann vergeben, wenn innerhalb der Fundeinheit mehrere Stücke des gleichen Elements vorkommen.

Die Lagerung des gesamten Fundmaterials fand lange Zeit im Hauptdepot des Instituts für Paläontologie der Universität Wien statt, bevor im Frühjahr 2015 eine Überstellung in das Oberösterreichische Landesmuseum in Linz durchgeführt wurde.

Die Gesamtmenge der einzelnen Fossilienfunde wird nun stratigraphisch d.h. nach Fundkomplexen angegeben.

Die Gesamtanzahl an statistisch verwendbaren Backenzähnen beträgt 1652 Stücke. Es konnten alle Eck- und Backenzähne des Höhlenbären für die evolutionsbiologische Studie herangezogen werden, sofern eine Fundtiefe im Hauptinventar angegeben war.

**Tabelle 2.** Materialliste der Metapodien

Metapodien	Mc1	Mc2	Mc3	Mc4	Mc5	Mt1	Mt2	Mt3	Mt4	Mt5	Gesamt
1. Schicht	31	18	30	12	15	30	28	28	23	16	231
2. Schicht	31	25	23	21	17	27	28	25	24	12	233
3. Schicht	22	20	14	15	14	25	29	22	20	11	192
4. Schicht	11	9	7	13	7	13	19	19	13	9	120
5. Schicht	6	8	4	10	6	10	5	7	7	4	67
	101	80	78	71	59	105	109	101	87	52	843

Unter den Metapodien finden sich 843 Stücke, die für die Studie verwendet werden konnten. Es kann beobachtet werden, dass bei den Metapodien der Vorderextremitäten das Metacarpale 1 und das Metacarpale 2 in der Gesamtanzahl dominieren. Diese Auffälligkeit lässt sich auch bei den Metatarsalia beobachten.

Die Anzahl der Fundstücke nimmt mit der Höhe des Strahls ab. Dies lässt sich teilweise damit erklären, dass die Metacarpalen und ebenfalls die Metatarsalen in ihrer Größe zunehmen, je lateraler sich der Strahl befindet. Die größeren Elemente sind häufiger frakturiert als die kleinen.

### 3. Methodik

Die Grabung wurde auf Basis eines Quadrantensystem angelegt. Die ersten Quadranten befinden sich im hinteren Teil der Höhle, wo die Deckenhöhe am größten ist. In diesem Teil der Höhle befinden sich die Quadranten A bis E. Die weiteren Quadranten verlaufen vom hinteren Teil der Höhle in den Öffnungsbereich und sind nach dem zeitlichen Ablauf der Grabungen mit Buchstaben versehen. Die Fundeinheiten umfassen jeweils zehn Zentimeter.

Zu Beginn meiner Arbeit lag bereits der gesamte Datensatz der fossilen Funde vor, jedoch fehlten hierbei teilweise die Tiefenangaben, oder es waren nur sehr grobe Schätzungen der Fundtiefe angegeben. Einer der ersten Arbeitsschritte war es, die Tiefenangaben zu vervollständigen. Während der Grabungen wurde in einer Vorarbeit von G. Rabeder das Hauptinventar erstellt. Dieses enthielt alle fossilen Fundstücke, mit den jeweiligen Tiefenangaben.

Nach dem Ergänzen der fehlenden Tiefen wurde die Gliederung der Fundtiefen in Einheiten vorgenommen. Hierbei wurden bestimmte Abschnitte im Profil zu Schichten zusammengefasst, um statistisch aussagekräftige Mengen zu erhalten. Bei vielen Stücken fehlte die Fundtiefe völlig und konnte auch bei Überprüfung im Hauptinventar nicht mehr nachträglich ergänzt werden. Weiteres lagen einige Stücke in Quadranten, die von Rutschungen betroffen waren und konnten aus diesem Grund nicht für diese evolutionsbiologische Studie verwendet werden.

Als aussagekräftige Maße gelten bei den Zähnen die Längen und Breiten der Zahnkrone, an den Prämolaren (P4 sup. und P4 inf.) wurden auch die Morphotypen herangezogen.

Die erste kritische Durchsicht der Höhlenbärenfunde aus der Ramesch-Knochenhöhle führte zur Erstellung des morphodynamischen Schemas der vierten Prämolaren (Rabeder 1983)

Der Verlauf der Evolution lässt sich anhand der Prämolaren gut erkennen. Diese variieren in der Anzahl und Anordnung der Höcker, der Kanten und Furchen, je nach Evolutionsniveau der Spezies. Anhand des morphodynamischen Systems lassen sich diese Eigenschaften gliedern und anschließend als Morphotypen, die mit unterschiedlichen Buchstaben versehen werden, definieren.

Das morphodynamische Schema gibt die Evolutionsrichtung von der einfachsten Ausbildung, in diesem Fall Einhöckerigkeit (bei den Unterkiefer P4) bis hin zur höchsten Evolutionsstufe, mit zahlreichen Höckern, Kanten und anderen Umbildungen wider. Die evolutionäre Entwicklung findet nicht linear statt, sondern über Umwege.

Die morphodynamische Benennung setzt sich aus einem Buchstaben und bei den P4 inf. auch einer Zahl zusammen. Je weiter der Buchstabe im Alphabet zu finden ist, desto höher die Evolution des Oberkiefer Prämolaren P4 sup. Bei den Unterkiefer Prämolaren P4 inf. wird eine Kombination von Buchstaben und Ziffern verwendet. (Rabeder 1992)

Die Maße, die bei der Untersuchung der Metapodien verwendet wurden, waren die größte Länge der Knochen und die distale Epiphysenbreite.

Als Maßstab für die Plumpheit des gesamten Organismus lässt sich folgender Index berechnen. Man dividiert die distale Epiphysenbreite durch die Gesamtlänge und multipliziert das Ergebnis mit Hundert und erhält so den Plumpheitsindex PI (Withalm 2001)

Der nächste Arbeitsschritt war es, die Daten zu standardisieren, um die Zähne und Metapodien in ihrer Gesamtheit miteinander vergleichen zu können.

Als Standard wurden die Mittelwerte der Bären aus der Gamssulzenhöhle (GS), die im selben Gebirge liegt verwendet. Eine weitere Besonderheit der Gamssulzenhöhle ist, dass hier das höchste Evolutionsniveau beim Höhlenbären beschrieben worden ist und die Werte daher besonders geeignet sind, als Standard in einer evolutionsbiologische Studien zu dienen.

Damit ein Vergleich der Messdaten (größte Länge und distale Epiphysenbreite) überhaupt möglich ist, dividiert man die einzelnen Werte mit den gleichnamigen Werten aus der Gamssulzenhöhle und multipliziert die Quotienten anschließend mit dem Wert Hundert (Rabeder 1999)

Die Arbeitsschritte bei den Metapodien unterscheiden sich nur sehr geringfügig von den zuvor beschriebenen Arbeitsschritten bei den Zähnen. Die Daten der

Längen und Breiten lagen ebenfalls im Hauptinventar vor und wurden anschließend noch standardisiert.

Es wurden in dieser Studie die Backenzähne (p4, m1, m2, m3, P4, M1, M2, M3) und die Canini herangezogen.

Alle Fundstücke wurden stratigraphisch den fünf Schichtgruppen zugeteilt. Dabei reicht die erste Schichtgruppe von 0 bis 50 cm Fundtiefe. Die zweite und die dritte Schicht gliedern sich in die Fundtiefen 50-100cm und 100-150 cm. Die letzten zwei Schichten reichen von 150-200cm und anschließend 200- 230 cm.

Es ist auffällig, dass in den oberen Schichten deutlich mehr fossiles Material zu finden ist, als in den tieferen Schichten. Zum einen kann das davon kommen, dass es in höheren Tiefen zu einer vermehrten Fragmentierung kommt, außerdem finden sich im Grabungsplan zahlreiche Quadranten, die so seicht sind, dass hier nur die jüngsten Schichten abgelagert worden sind.

Bei den Zähnen wurde zu jeder Zahnkategorie ein eigenes Diagramm erstellt, welches die standardisierten Längen und Breiten der Zähne in Bezug auf die mittlere Fundtiefe darstellen. Diese Darstellung wurde gewählt, um die Änderungen der metrischen Mittelwerte im Profil zu veranschaulichen.

Neben den Längen und Breiten der Kronen der Backenzähne wurde auch das Verhältnis zwischen m3 zu m2 im Unterkiefer untersucht. Durch das Betrachten dieser Indices kann auf den Grad der Molarisierung der letzten Molaren rückgeschlossen werden (Rabeder et al 2008)

Bei der Erstellung der Diagramme wurden die Länge, die Breite, als auch das Produkt der beiden Größen bei den Caninen verwendet. In einem weiteren Schritt wurden die Werte wieder mit den Werten der Gamssulzenhöhle standardisiert und ebenfalls zentriert, um eine deutliche Unterscheidung zwischen männlichen und weiblichen Individuen in einem Punktdiagramm darzustellen. Die männlichen und weiblichen Individuen des Höhlenbären unterscheiden sich hinsichtlich der Größe der Caninen. Dieses Phänomen tritt nicht nur in der Gruppe des Höhlenbären auf, sondern bei vielen lebenden Großbären. Hierbei sind die Eckzähne der weiblichen Individuen deutlich kleiner als die der Männchen.

An diesem Punkt der Studie wurden zwei Größen berechnet. Zum einen der Sex-index, zum anderen der Sexdimorphismus.

Der Sex-Index lässt sich anhand der Längen und Breitenverteilung relativ sicher berechnen und gibt die prozentuelle Häufigkeit der weiblichen Individuen innerhalb der Gesamtheit des fossilen Materials wider. Dabei wird ein Quotient aus der Anzahl der weiblichen Individuen und der Anzahl der Gesamtindividuen gebildet. Die Bestimmung der Zugehörigkeit zu einem bestimmten Geschlecht ist unter allen Skelettelementen (ausgenommen Baculum) bei den Eckzähnen am besten möglich, weil sie den größten „Sexdimorphismus“ zeigen. (Rabeder & Gruber 1986)

Zusätzlich zum Sex- Index wurde der Sexdimorphismus- Index der Eckzähne in die Untersuchungen herangezogen. Bei diesem Maß wird der durchschnittliche prozentuelle Unterschied zwischen männlichen Individuen im Verhältnis zu den weiblichen Individuen beschrieben. Die Größe des SDI (Sexdimorphismusindex) schwankt nach den zu betrachtenden Elementen, jedoch ist der Wert bei den Canini am größten und kann bis zu 140% erreichen. Die Canini dienen dem hauptsächlich herbivoren Höhlenbären als Brunft- und Drohwaffen. Aus diesem Grund kam es bei männlichen Bären zu einer größeren Ausbildung der Canini (Pacher et al. 2011). In neuen Studien erlangte man die Erkenntnis, dass die Höhenlage einer Höhle eine erhebliche Rolle bei der Größe des Sexdimorphismus-Index spielt. Die Altitude, also die Höhenlage der alpinen Fundstelle, verhielt sich in Untersuchungen indirekt proportional zum Sexdimorphismus-Index der Eckzähne. Je höher die Fundstelle lag, umso geringer war der Sexdimorphismus-Index der Eckzähne (Frischauf & Rabeder 2011)

Bei anderen Elementen, wie beispielsweise den Metapodien und Incisivi erreicht der SDI Werte um die 115%. Am geringsten ist der Wert bei den Backenzähnen, er liegt bei 10%. Aus diesen niedrigen Werten lässt sich schließen, dass es zwischen männlichen und weiblichen Individuen bei den Backenzähnen wenig Unterschied in der Größe gibt.

Grundsätzlich wurden bei den Untersuchungen lediglich die Zähne, die Metatarsalia und Metacarpalia beachtet, da sie zum Einen relativ häufig im Hauptinven-

tar vorkommen, zum Anderen ein enger Zusammenhang zur Körpergröße besteht (Rabeder et al. 2008).

## 4. Resultate

Die Darstellung der ausgewerteten Daten erfolgte mittels Punktdiagrammen. Innerhalb der Diagramme, wird auf der 2. Achse, also der Ordinate die mittlere Fundtiefe, gegliedert in die fünf Fundeinheiten dargestellt. Auf der 1. Achse, also Abszisse findet sich die Darstellung der Elemente in standardisierter Form.

Die Schichteinheiten sind folgenderweise gegliedert:

1. Fundeinheit 0-50cm (RK 1), 2. Fundeinheit: 50-100cm (RK 2), 3. Fundeinheit: 100-150 cm (RK 3), 4. Fundeinheit 150-200 cm (RK 4) und 5. Fundeinheit: 200-230 cm (RK 5) .

Durch diese Darstellung können Trends in der Veränderung der Elemente innerhalb des Profils optimal beobachtet werden.

Bei der Verwendung dieser Fundeinheiten wurde im ersten Schritt immer der Median der Fundtiefe berechnet und in der Darstellung verwendet.

## 4.1 Resultate der Metapodien

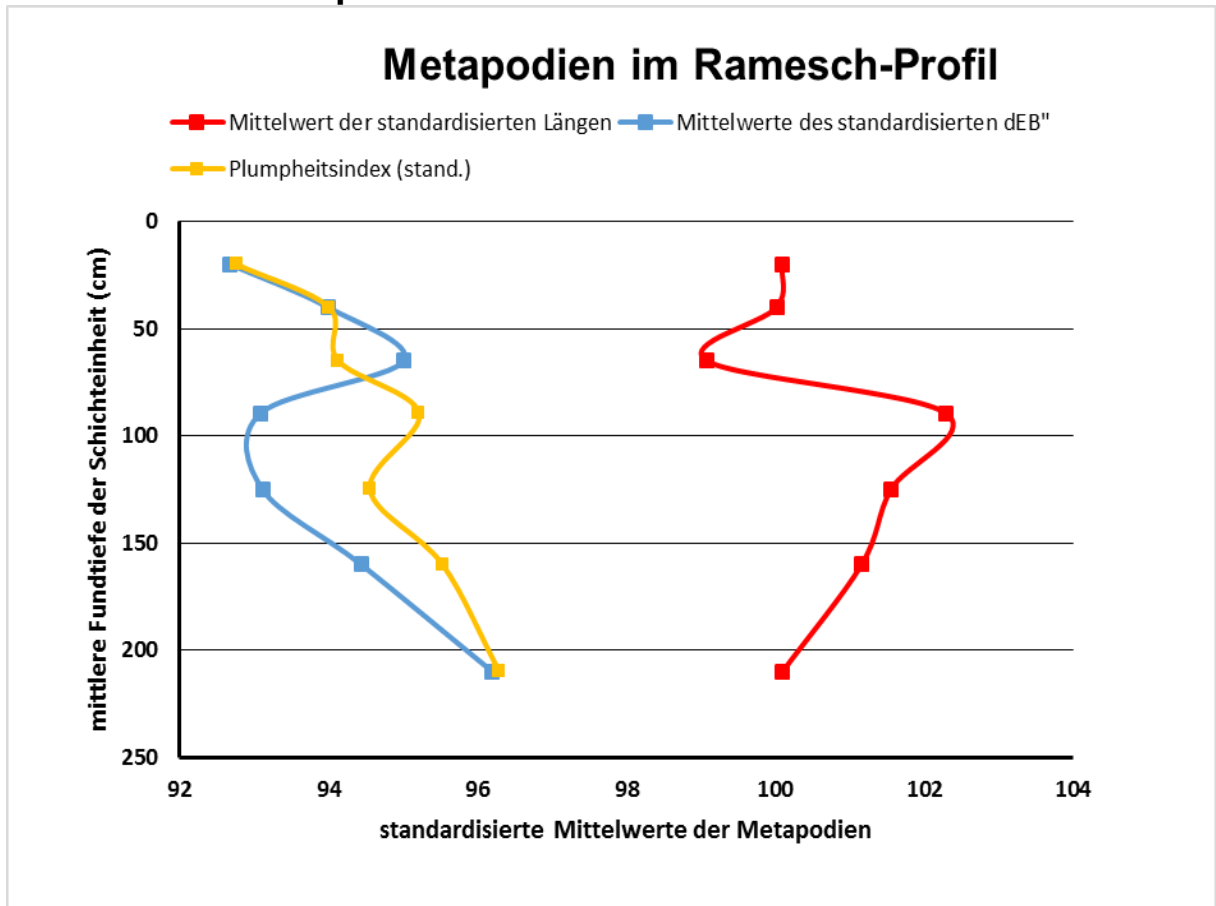


Abbildung 4: Veränderung der Längen, Breiten und Plumpheit aller Metapodien im Ramesch Profil

Die Abbildung 4 zeigt gesammelt den Verlauf der Längen, der distalen Epiphysenbreite und der Plumpheit innerhalb des Profils. Die Plumpheit ist dabei ein Wert, der sich aus dem Verhältnis von Länge und Breite des Metapodium zusammensetzt. Wenn man diesen Wert anschließend mit Hundert multipliziert, erhält man ein Maß für die Schlankheit der Metapodien und so eine Aussage über die Größe und die Körperproportion der Höhlenbären. An diesem Diagramm lässt sich erkennen, dass bezüglich der distalen Epiphysenbreite zuerst ein relativ starker Rückgang stattfindet. In der gleichen Schicht ist zu beobachten, dass die Längen der Metapodien dabei zunehmen. Daraus lässt sich ableiten, dass Höhlenbären in dieser Zeit in ihrer Körpergröße zugenommen haben, jedoch die Extremitäten insgesamt schlanker geworden sind. An dem Verlauf der Kurve, die die Plumpheit wiedergibt, lässt sich genau diese Abnahme feststellen. Ungefähr an den Wert von 100 cm Grabungstiefe kommt es zu einem Wendepunkt, an dem die distale Epiphysenbreite zunimmt, die Länge hingegen abnimmt. Hier lässt sich auch anhand der Plumpheit eine Zunahme feststellen. Der Körperbau der Bären wird plumpen und gedrungenen.

In der geringsten Grabungstiefe und so jüngsten Schicht findet erneut eine Zunahme der Metapodienlängen statt, die mit einer Verringerung der dEB einhergeht.

## 4.2 Resultate der Zähne

Nun folgen die Einzeldiagramme aller Backenzähne.

Die anfängliche Entwicklung in Richtung einer Zunahme in der Länge lässt sich fast bei allen Zähnen feststellen. Eine besonders interessante Entwicklung findet sich bei der Veränderung der Unterkiefer m3. Diese Zähne werden häufig bei evolutionsbiologischen Studien hergenommen, da sie den meisten Spielraum zu Abweichungen in seiner Länge und Breite im Unterkiefer des Bären besitzen. Diese Zunahme in Länge und/ oder Breite des Unterkiefer m3 erklärt sich dadurch, dass eine Anpassung des Unterkiefer-m3 an den bereits größer ausgebildeten Oberkiefer-M2 stattfindet.

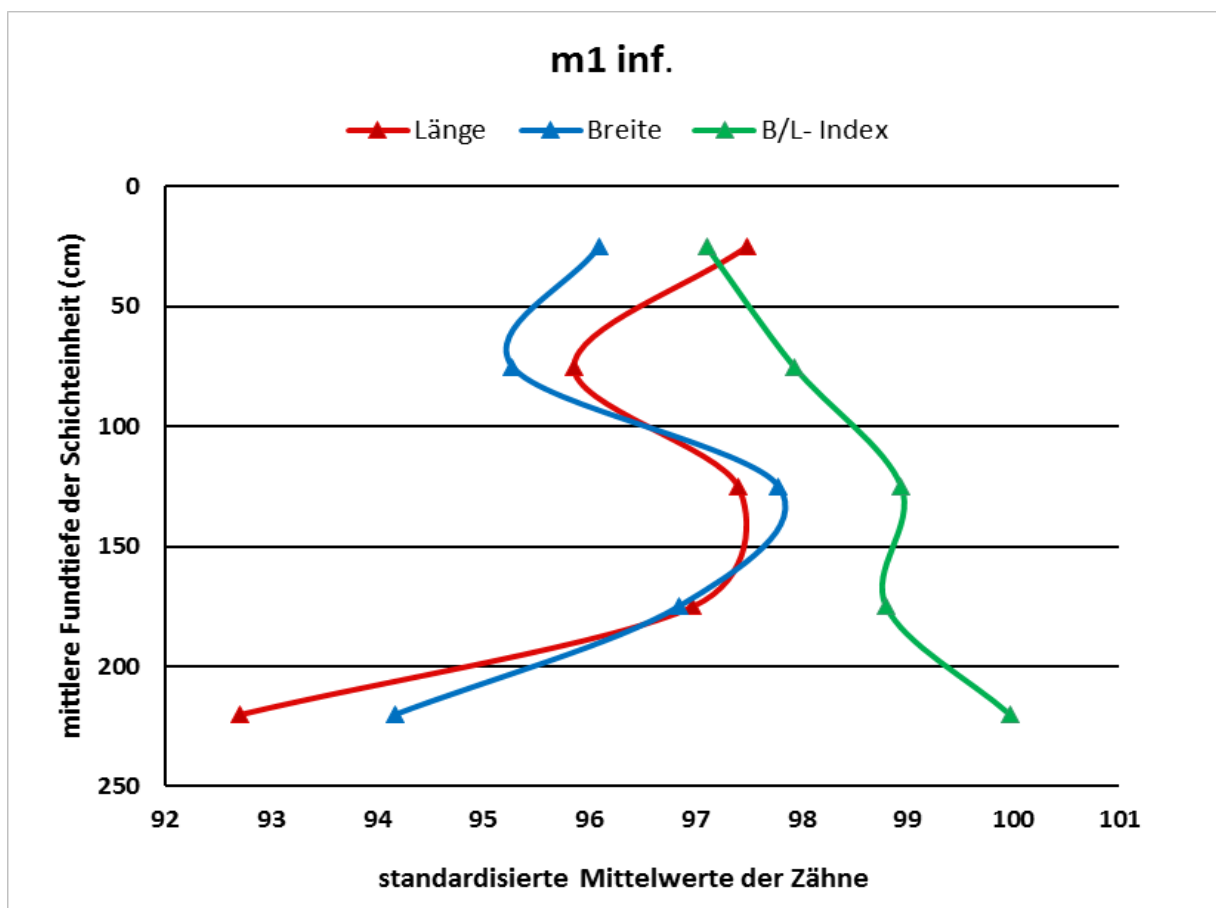


Abbildung 5: Veränderung der Längen, Breiten und des Längen- Breiten- Index aller m1 inf.

Innerhalb des Verlaufs der Entwicklung des Unterkiefer-m1 lässt sich eine anfängliche Zunahme sowohl in den Mittelwerten der Längen als auch der Breiten erkennen.

Die Zunahme endet ungefähr bei einer Profiltiefe von 125cm und es folgt, nach einem gemeinsamen Wert von ungefähr 96,5% des Gamssulzen- Standard der Mittelwerte der Längen und Breiten eine geringe Abnahme beider Werte. Die Steigung der beiden Kurven variiert nur gering und die Graphen verlaufen in den Schichteinheiten RK2 und RK 1 annähernd parallel. Besonders zu betonen ist hier jedoch die höhere Abnahme der Breite im Vergleich zur Länge. Daraus resultiert die gesamte Abnahme des B/L- Index.

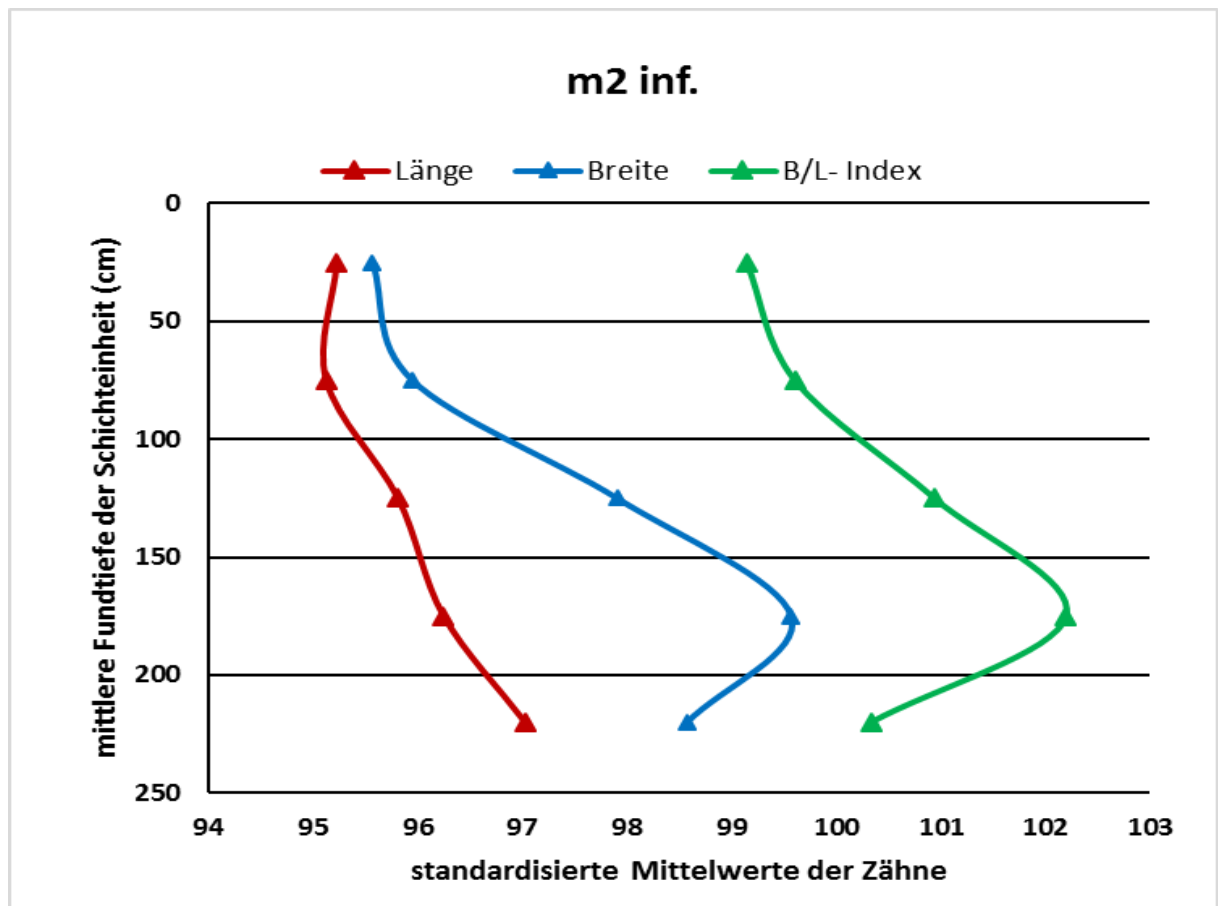


Abbildung 6: Veränderung der Längen, Breiten und des Längen- Breiten- Index aller m2 inf.

In Abbildung 6 kann,im Gegensatz zur vorherigen Abbildung 5 von keiner gemeinsamen anfänglichen Zunahme der Längen und Breiten gesprochen werden. Hier wird deutlich, dass die Zähne eher in der Breite variieren, als in der Länge. Die Variation ist durch die Stellung des m2 im Unterkiefer zu erklären, da hier wenig Platz für eine Größenzunahme in der Länge des Zahnes vorhanden ist. Um eine Vergrößerung der Kaufläche zu erreichen, muss hierbei eine signifikante Vergrößerung des Zahn stattfinden. Der Rückgang in der Breite findet in dieser Abbildung bereits ab einer Profiltiefe von ungefähr 180 cm statt.

Wie oben bereits erläutert, besteht hier die Möglichkeit einer deutlichen Variation in der Breite.

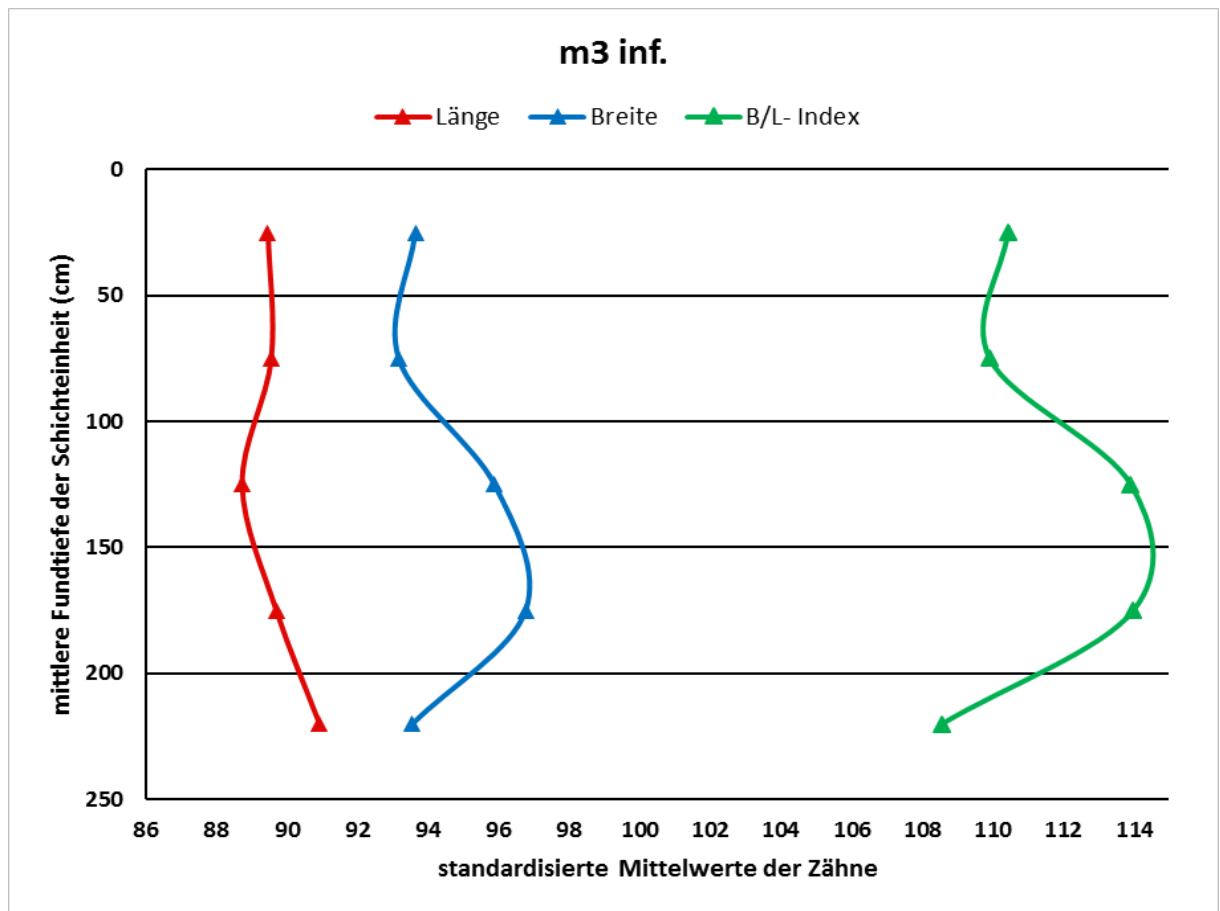


Abbildung 7: Veränderung der Längen, Breiten und des Längen- Breiten- Index aller m3 inf

Bei der Betrachtung der Entwicklung des Unterkiefer m3 fällt zunächst die deutliche Abweichung im Verlauf des B/L- Index von dem Standardwerten der Gamssulzenhöhle auf. Zwischen den Grabungstiefen von ungefähr 220 bis 170 cm findet eine deutliche Zunahme von etwa 5% statt. Hierbei ist auffällig, dass nicht unbedingt die Längen- und Breitenmaße derartig von den Standardwerten abweichen, sondern vielmehr die Relation zwischen den beiden, welche sich im B/L- Standard widerspiegelt. Die Werte unterscheiden sich sehr deutlich von den Werten der Gamssulzenhöhle, sie sind deutlich geringer.

Bei näherer Betrachtung der Werte in der Gamssulzenhöhle konnte außerdem beobachtet werden, dass die durchschnittliche Kaufläche in der Ramesch- Knochenhöhle bei den m3 inf. ungefähr bei 84% der Gamssulzenwerte liegt.

Wie auch bei den vorhergehenden Abbildungen, findet sich hierbei eine Abnahme in der Breite und des B/L- Index innerhalb der Schichteinheiten RK 4 bis RK 2. Die standardisierten Mittelwerte der Länge hingegen, verlaufen fast gegenteilig und ge-

hen zwischen den Schichten RK 5 und RK 3 zurück, steigen geringfügig an und verlaufen in der jüngsten Profiltiefe, zwischen 50cm und dem Boden annähernd gleichbleiben.

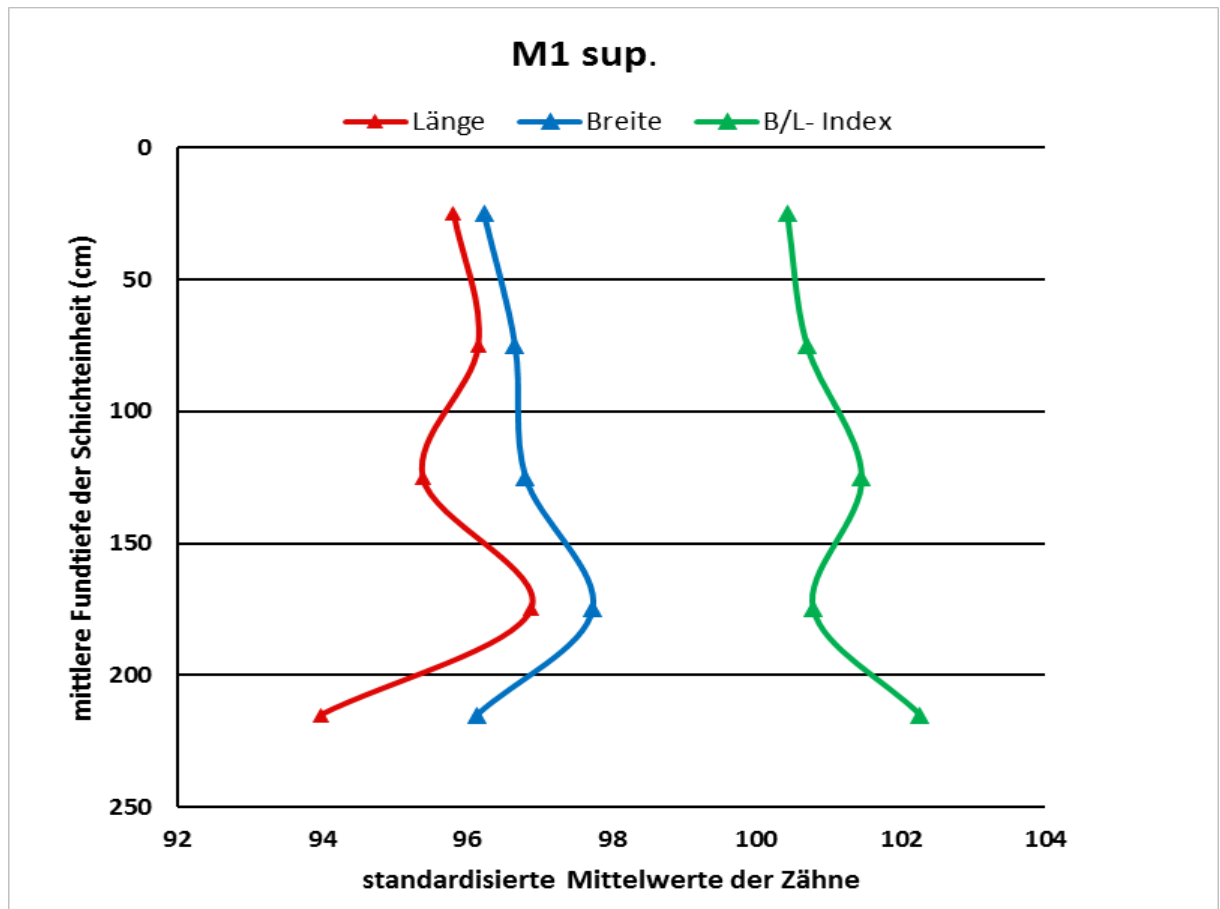


Abbildung 8: Veränderung der Längen, Breiten und des Längen- Breiten- Index aller M1 sup.

Die Evolution der Oberkiefer M1 verläuft ähnlich wie beim Unterkiefer m1, mit dem Unterschied, dass die Schwankungen besonders in den jüngeren Fundtiefen, also in RK 1 und in RK 2 deutlich geringer sind. Im tiefsten Abschnitt des Profils ist eine anfängliche Zunahme in Längen und Breiten zu beobachten und der, schon häufig beobachtete Wendepunkt in der Schichtgruppe RK 4. In dieser Abbildung verlaufen die Graphen sehr ähnlich, wenn auch die Mittelwerte der Längen etwas mehr variieren, als die Mittelwerte der Breiten. Die gesamte Veränderung wird anhand des B/L- Index deutlich. Insgesamt nimmt der Index zu Beginn ab, da zum wiederholten Mal die Relation zwischen den Werten der Längen und der Breiten ausschlaggebend für den Verlauf des Index verantwortlich ist. Die Länge nimmt um einen höheren Wert, relativ zur Breite zu. Dadurch ergibt sich insgesamt eine Abnahme des B/L- Index, da die Breite nicht um mindestens denselben Prozentsatz zunimmt wie die Längen. In den

Schichten RK 1 und RK 2 findet sich ein annähernd paralleler Verlauf mit einer nur sehr geringen Änderung der Werte.

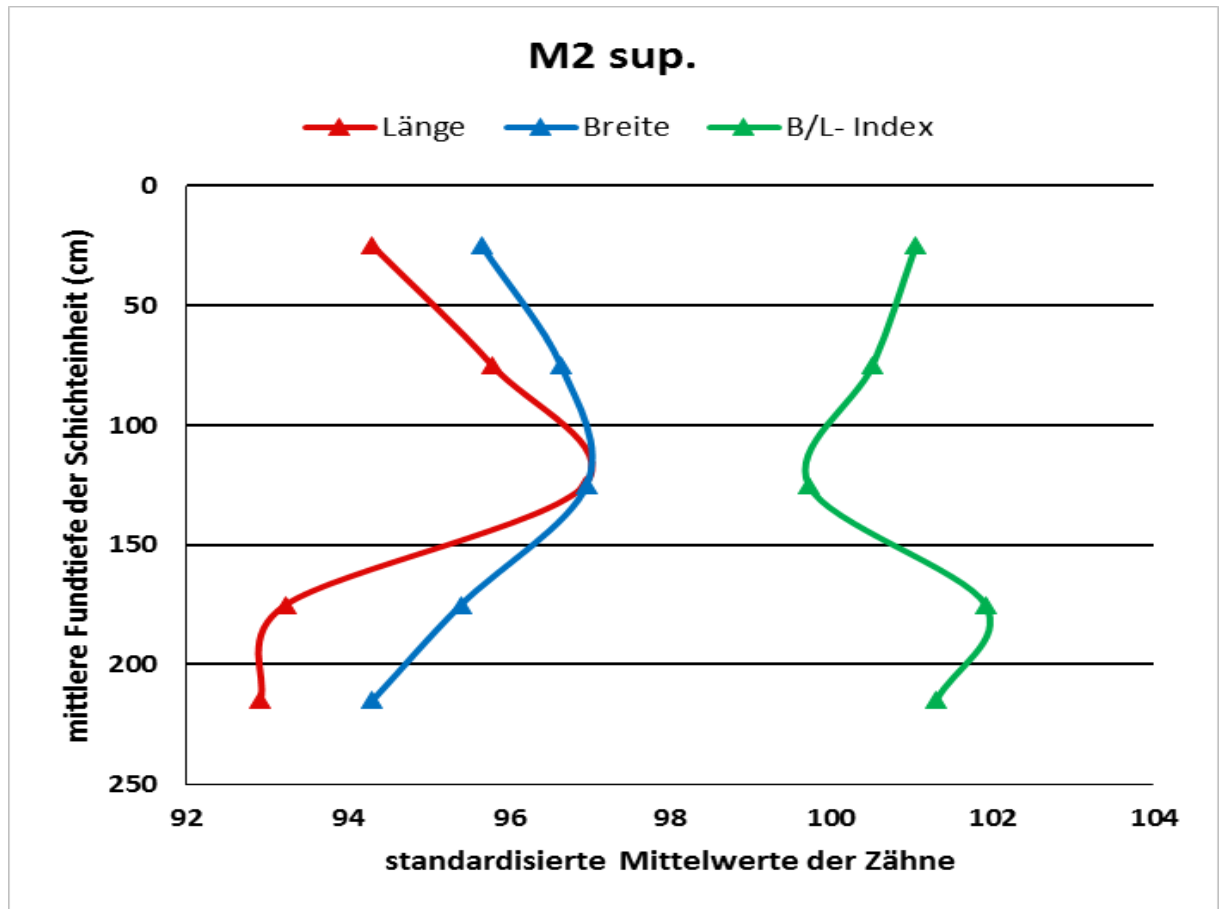


Abbildung 9: Veränderung der Längen, Breiten und des Längen- Breiten- Index aller M2 sup.

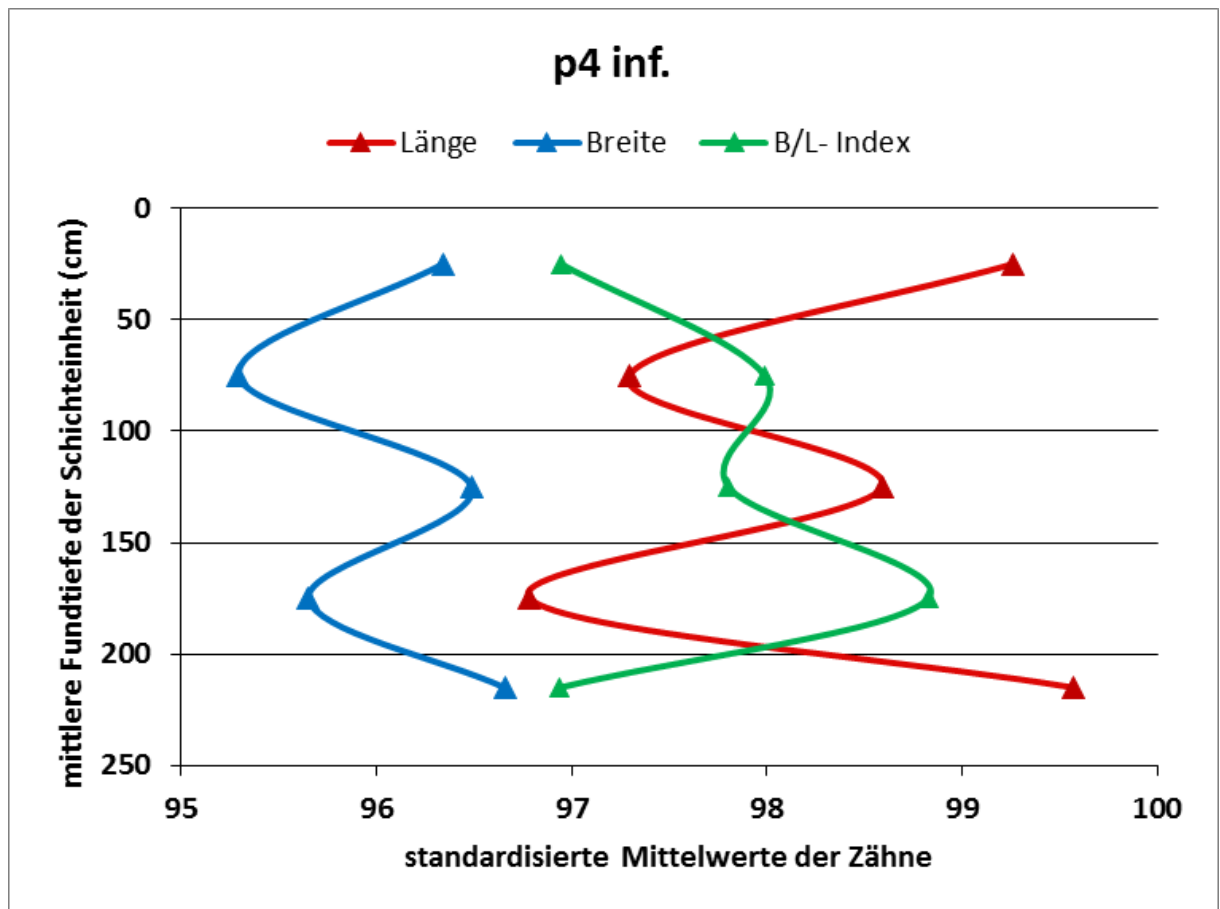
Die Abbildung 9 zeigt die Evolution der M2 im Oberkiefer. Hierbei ist die Zunahme sowohl der Längen- als auch der Breitenwerte sehr deutlich. Die Zunahme ist in den Schichteinheiten RK 4, RK 3 gegeben, worauf der Wendepunkt in RK 3 bei ungefähr 130 cm Grabungstiefe liegt. In diesem Punkt kommt es zur relativen Übereinstimmung der Mittelwerte von Länge und Breite, die etwas mehr wie 96% des GS- Standard entsprechen. Ab diesem Punkt findet eine Abnahme der Maße statt, wobei die Steigung der Kurven etwas differenzierter ist.

Die Längen nehmen um einen geringeren Prozentsatz ab als die Breiten. Man kann hierbei sagen, dass die zweiten Molaren im Oberkiefer relativ breiter werden im Gegensatz zu den Standardwerten der Gamssulzenhöhle. Zu diesem Punkt wird in der Diskussion noch näher eingegangen.

Zähne	p4	P4
RK 1	78	82
RK 2	61	61
RK 3	40	25
RK 4	14	23
RK 5	4	8
	197	199

**Tabelle 3:** Detailaufschlüsselung der Stückzahlen der P4 inf und P4 sup. innerhalb des gesamten Profil

Abbildung 10: Veränderung der Längen, Breiten und des Längen- Breiten- Index aller p4 inf



Man kann durchaus sagen, dass die Mittelwerte für die Prämolaren, sowohl in der Länge, als auch in der Breite sehr stark variieren. Die beginnende Abnahme der Werte in RK 5 und RK 4 verläuft weiter mit insgesamt drei Wendepunkte, an denen die Zunahme und Abnahme der Werte einander abwechseln. Im Verlauf des B/L- Index finden sich ebenso einige Wechsel zwischen Abnahme und Zunahme, jedoch kann festgestellt werden, dass der Startwert in RK 5 mit dem Endwert in RK 1, bei einer Profiltiefe von ungefähr 30cm übereinstimmt.

Auf der Suche nach möglichen Auslösern dieser starken Schwankungen, findet sich möglicherweise eine Lösung in der Stückanzahl. Wie aus der Tabelle zu entnehmen ist, liegen die p4 besonders in RK 4 und RK 5 in sehr geringen Anzahl vor. Somit ist es kaum möglich, einen signifikanten Trend aus dem Verlauf der Kurve abzulesen.

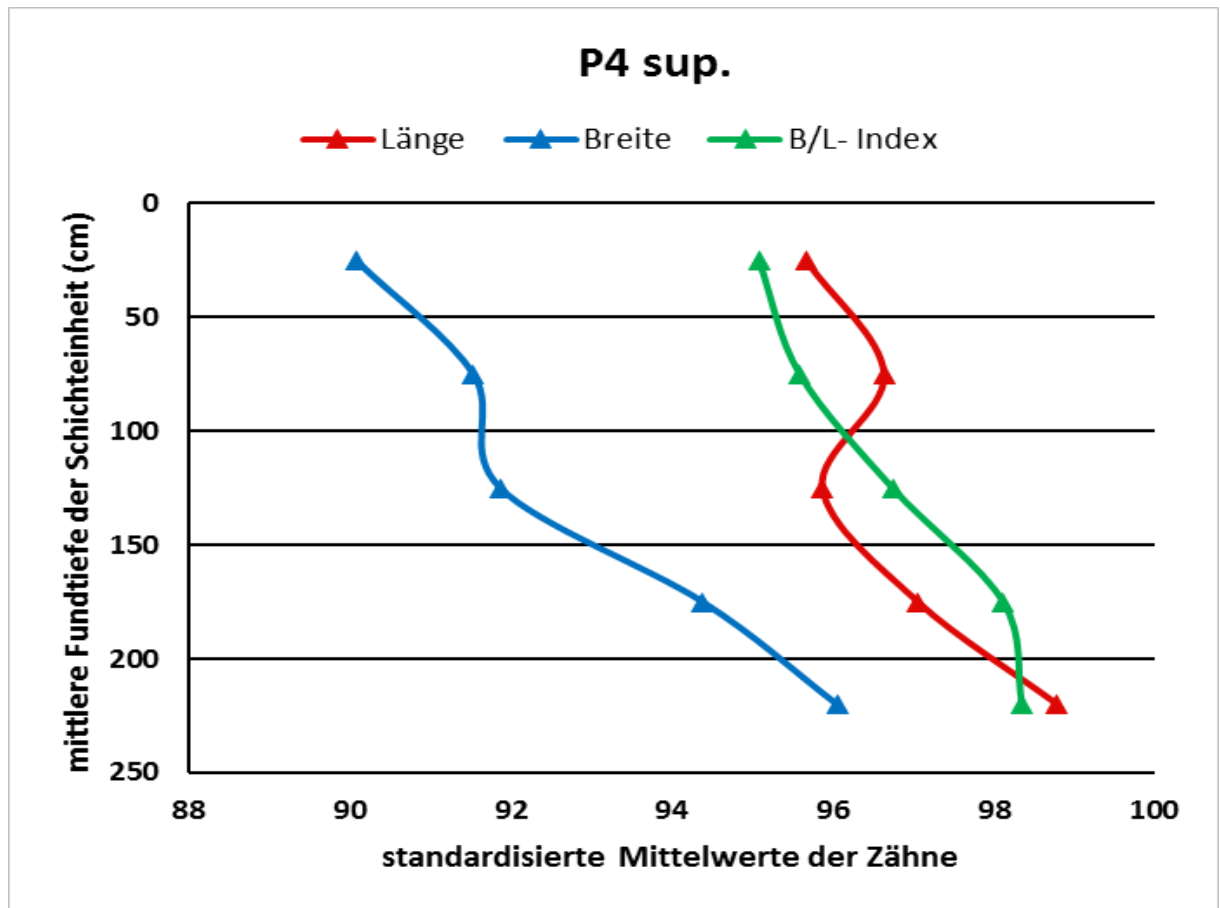


Abbildung 11: Veränderung der Längen, Breiten und des Längen- Breiten- Index aller P4 sup.

Bei den Prämolaren des Oberkiefers lässt sich in den Schichten RK 1 bis RK 3 eine Abnahme der Länge und Breite feststellen. Hierbei ist die Breite besonders zu erwähnen, da hier, im Verlauf von ungefähr 100 cm eine Abnahme von über 4 % erreicht wird. Die Werte der Breiten erreichen in der Schichtgruppe RK1 einen Wert, der bei 90% des Gamssulzen-Standards liegt. Zwischen den Einheiten RK 2 und RK 3, also zwischen 120 cm und ungefähr 80 cm lässt sich bei den Breiten ein minimaler Anstieg der Werte erkennen, der jedoch eher die Werte der Zähne in ihrer Breite stabilisiert. Die Längen hingegen nehmen immerhin um ca. 1 % zu, bevor die Werte in RK2 und RK1 erneut abnehmen. Der gesamte Trend wird durch den Verlauf des B/L- Index dargestellt. Trotz der Abweichungen in Richtung einer Zunahme findet insgesamt eine relative Abnahme in der Größe der Zähne statt.

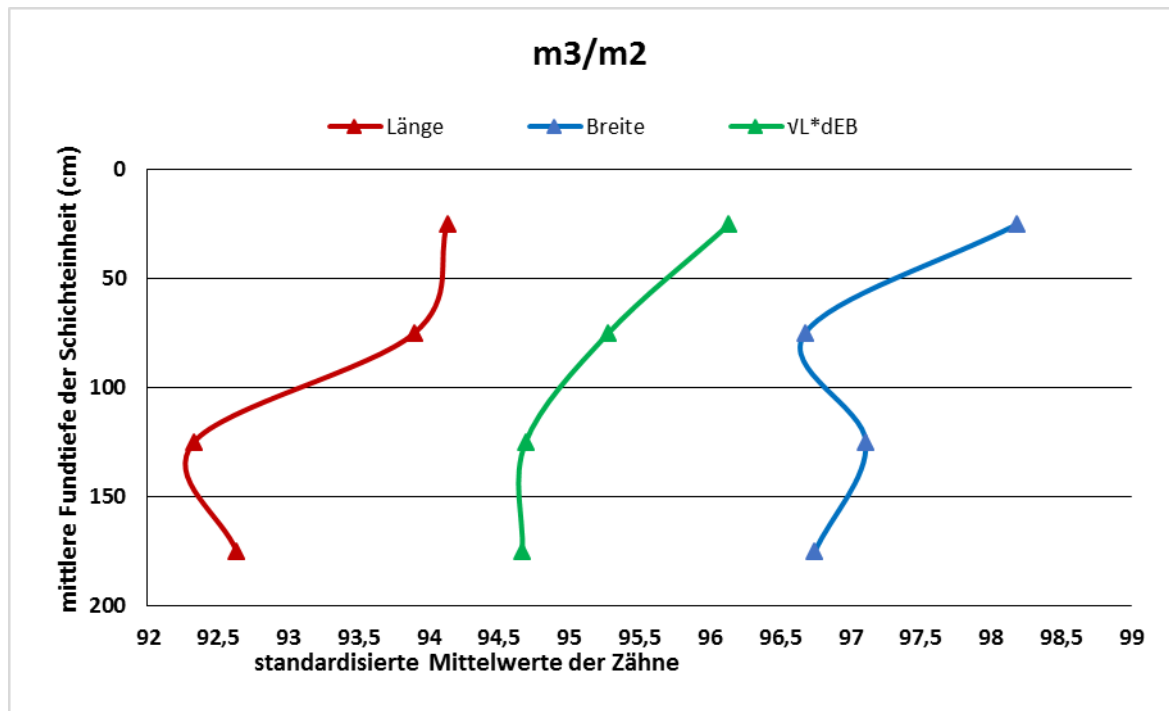


Abbildung 12: Veränderung des Verhältnisses von m3 und m2 in den Längen, den Breiten und des geometrischen Mittels von Länge und Breite als Maß für die Kaufläche.

Das Verhältnis der m3 inf von Länge und Breite zu den m2 inf. wird aus dem Grund verwendet, um die Evolution des m3 inf. zu dokumentieren. Der Unterkiefer m2 ist in seiner Entwicklung in Länge und Breite aufgrund seiner Lage im Kiefer beschränkt. Die m3 inf. hingegen besitzt die Möglichkeit, sich in seiner Länge und Breite im Laufe der Zeit zu verändern. Die Werte ergeben sich aus dem Quotienten der m3.Länge bzw. der m3-Breite mit den m2-Länge bzw. m2-Breite. Dieser Wert wird anschließend mit 100 multipliziert. In diesem Diagramm mussten die letzte Schicht RK 5 herausgenommen werden, da nicht ausreichend Daten für die Erstellung aussagekräftiger Kurven vorhanden waren.

Im ältesten Abschnitt des Profils, also bei einer Schichttiefe von ungefähr 180cm findet eine relativ geringe Abnahme bezüglich der Mittelwerte des Längen-Index statt. Der Breiten-Index nimmt hingegen in diesem Abschnitt geringfügig zu. Aus der Betrachtung beider Zähne im Verhältnis lässt sich erkennen, dass der weitere Verlauf der Graphen jeweils einen leicht gegenteiligen Effekt der Längen bezüglich der Breiten in der Entwicklung aufweist. Lediglich in den Schichten RK 1 und RK 2 bleiben die Mittelwerte der Längen annähernd konstant, während die Breiten, um ungefähr 1,5% zunehmen.

Bei Betrachtung der Evolution der Kaufläche kann eine deutliche Zunahme festgestellt werden. Hierbei wurde die Wurzel aus dem Produkt der Längen und der Breiten

der Backenzähne dargestellt, da bei der Darstellung der Fläche sich große Abweichungen von der x- Achse im Gegensatz zur den anderen Graphen ergeben würden. In diesem Fall lässt sich anhand des geometrischen Mittel der Werte, die Kaufläche besser mit den Längen und Breitenwerte der Molaren im Unterkiefer vergleichen da so das Quadrat, bei der Berechnung der Fläche wegfällt.

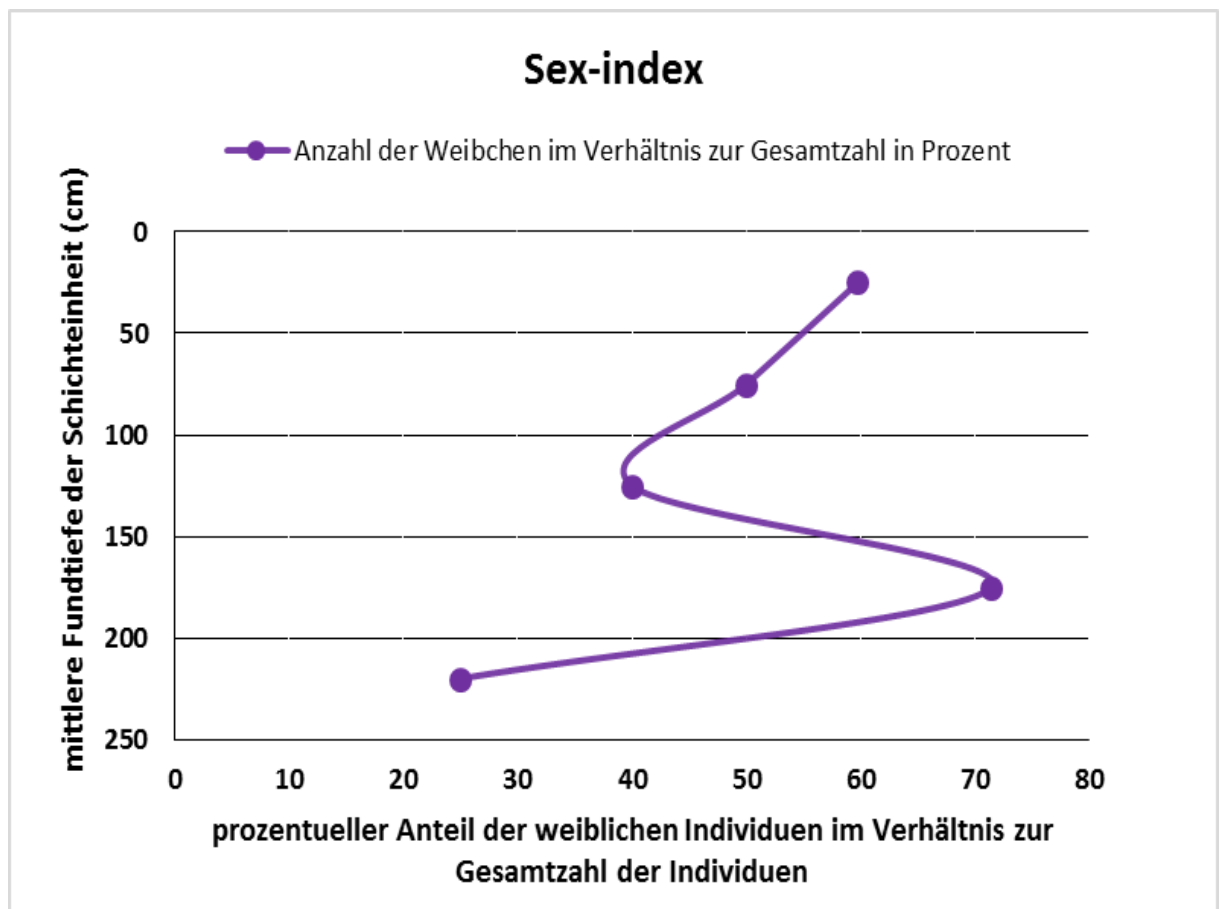


Abbildung 13: Veränderung der prozentuellen Anzahl an weiblichen Höhlenbären im Verhältnis zur Gesamtanzahl der Individuen innerhalb des Profils.

Bei der Betrachtung der Abbildung 13 fällt auf, dass der prozentuelle Anteil der weiblichen Individuen im Verhältnis zur Gesamtzahl zwischen ungefähr 25 % bis 70% schwankt. Als Grundlage zur Berechnung des Sex- Index wird die Größe der Caninen herangezogen. Bei männlichen Individuen werden deutlich größere Caninen ausgebildet, die als Brunft- und Drohwaffen gedeutet werden. Wie schon in der Einleitung erwähnt, gibt es in diesem Punkt keinen Zusammenhang mit der Ernährungsweise. Neben der Einteilung der fossilen Canini in die beiden

Geschlechter dient dieser geschlechtsspezifische Unterschied auch als Grundlage für die Berechnung des Sex- Dimorphismus- Index.

Innerhalb der Schichtgruppen RK 5 und RK 4 lässt sich eine enorm hohe Zunahme von bis zu 65% feststellen. Die Gründe für diese Zunahme werden anschließend in der Diskussion angesprochen.

Nach einem Rückgang in den darauffolgenden Schichteinheiten findet eine erneute Zunahme der Werte bis hin zu 60% statt. Trotz der enormen Schwankungen lässt sich festhalten, dass das Geschlechterverhältnis in der Ramesch-Knochenhöhle insgesamt ausgeglichen war und der prozentuelle Anteil an weiblichen Individuen durchschnittlich ungefähr 50% betrug.

Leider war es im Verlauf der Untersuchungen nicht möglich, die Längen und Breiten der Caninen in Diagrammen darzustellen. Die Stückzahl war in den einzelnen Schichteinheiten zu gering, um aussagekräftige Diagramme, die den Sexdimorphismus verdeutlichen sollten, zu erstellen.

### 4.3 Resultate der Morphologie der Zähne

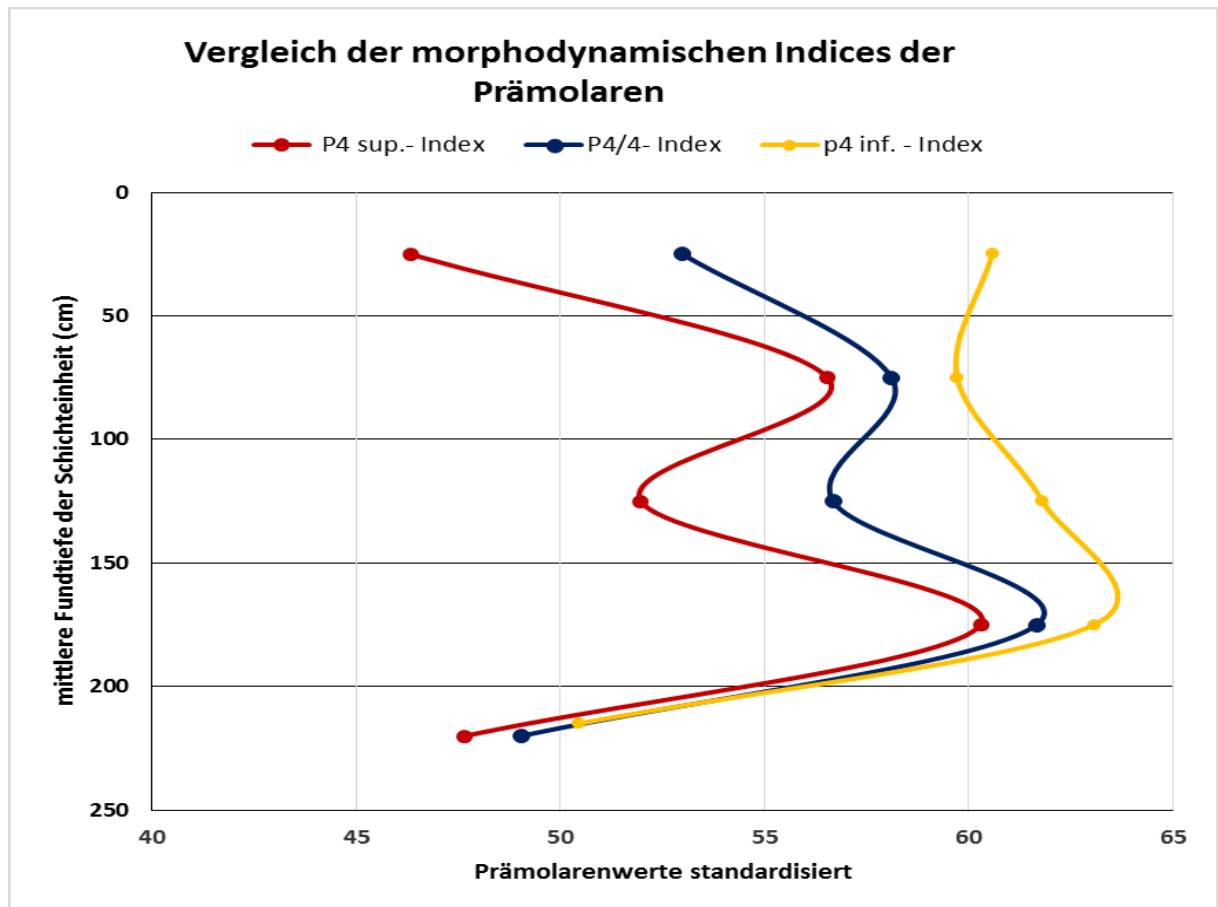


Abbildung 14: Gesamtvergleich der morphodynamischen Indices der Prämolaren

Die Abbildung 14 zeigt die Gesamtentwicklung der Prämolaren im Unterkiefer und Oberkiefer. Die Indices beschreiben die Morphologie der Kaufläche, insbesondere die Anzahl der zusätzlich ausgebildeten Höcker (Coni und Conide) und Kanten (Lophi und Lophide). Durch die allmähliche Umbildung und Entstehung zusätzlicher Höcker entstehen neue Morphotypen, die nach dem morphodynamischen Schema der P4 sup. und p4 inf. eingeteilt werden können

Der allmähliche Vorgang der Evolution der Prämolaren wird Molarisierung genannt und kann als Indikator für die Ernährungsweise von Höhlenbären betrachtet werden.

Der P4/4- Index wird berechnet aus dem geometrischen Mittel der beiden Prämolaren Indices. (Rabeder 1999)

Der Verlauf der Indices im Profil beginnt in der Schichteinheit RK5 und RK 4 mit einer signifikanten Zunahme um durchschnittlich 10%. Der Index, der die Entwicklung des Prämolaren in Oberkiefer beschreibt, variiert sehr stark, wobei in

insgesamt drei Wendepunkten sich Zunahmen und Abnahmen abwechseln. In der jüngsten Schicht, RK 1 entspricht der Endwert dem Startwert. Leider muss an dieser Stelle hinzugefügt werden, dass die Werte in der tiefsten Schicht, RK 5, nicht aussagekräftig sind, da in dieser Schicht eine sehr kleine Anzahl an Funden festgestellt wurde.

Der Verlauf der Entwicklung der Unterkiefer p4 verläuft ähnlich, jedoch mit dem Unterschied, dass die Auslenkungen auf der 1. Achse nicht so groß sind, wie die Auslenkungen des Graphen des P4 sup.- Index.

In der Schichteinheit RK 2 und RK 1 verlaufen die Graphen der Indices des p4 inf. und der des P4 sup. gegensätzlich, wobei die Auslenkung des P4 sup.- Index weit größer ist.

#### 4.4 Gesamtvergleiche der Resultate der Morphologie der Metapodien mit den Resultaten der Zähne

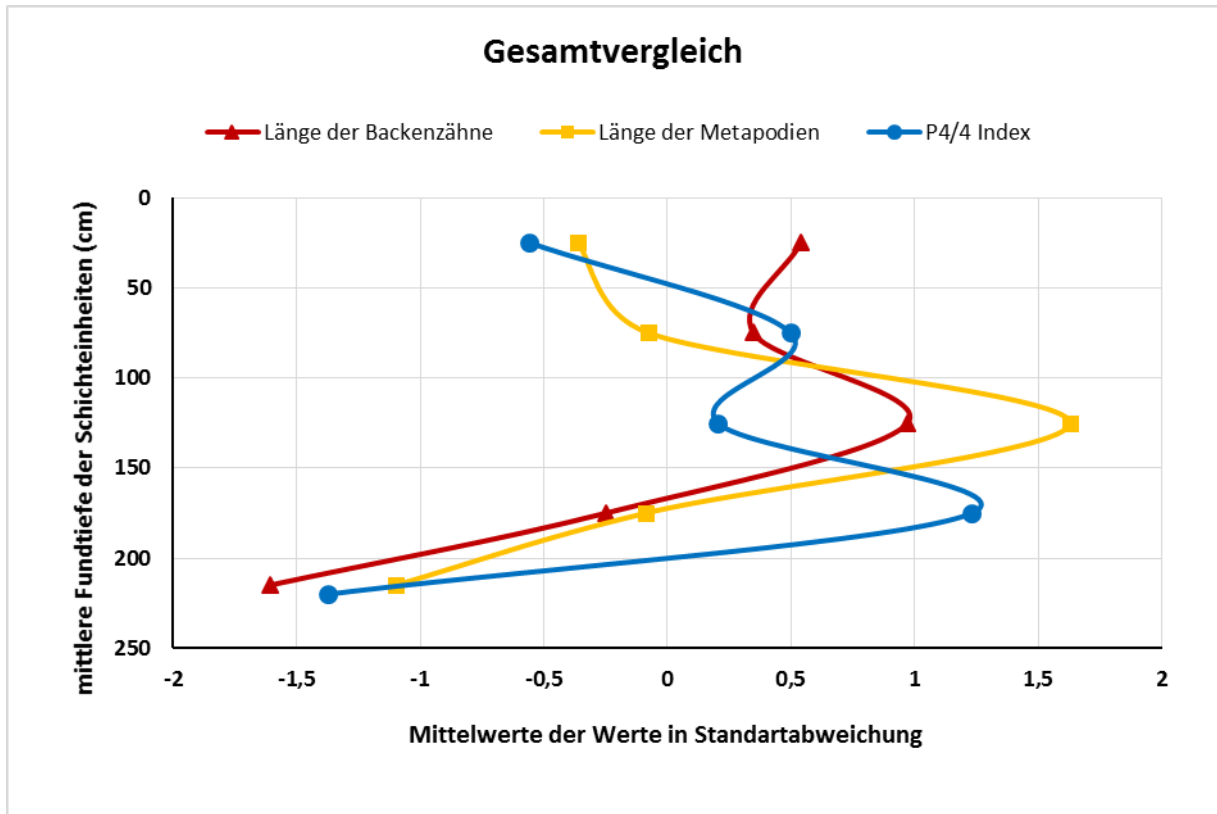


Abbildung 15: Veränderungen bezüglich der Metapodien und der Prämolaren in Hinsicht auf Längen und morphodynamischen Index.

In der Abbildung 15 findet sich die Übersicht, über die Entwicklung der Backenzähne, der Längen der Metapodien, zusammen mit dem P4/4- Index. Aus der Abbildung lässt sich ein Überblick über den unterschiedlichen Verlauf der Evolution rückschließen. Die unterschiedlichen Maße wurden in diesem Diagramm zentralisiert, um einen sinnhaften Vergleich zu ermöglichen.

Die Werte auf der x- Achse sind doppelt standardisiert: zuerst wurden die pro Schichtkomplex errechneten Mittelwerte durch entsprechenden Mittelwerte der Gamssulzenfauna standardisiert, dann wurden durch die Standardabweichungen jeder Reihe standardisiert, um die gemessenen Längen- und Breiten-Werte mit den morphologischen Indices vergleichen zu können, In Formelschrift:

$$x_i = \frac{RK_i}{GS_i} \cdot 100$$

$$x_i = \frac{RK_i}{\sigma_i \cdot 100}$$

$x_i$  = Werte auf der X-Achse  
**RK<sub>i</sub>** = Mittelwerte der Rameschfauna  
**GS<sub>i</sub>** = Mittelwerte der Gamssulzenfauna  
 $\sigma_i$  = Standardabweichung der Werte-Reihe  
**i** = Werte-Reihen: Länge der Backenzähne, Länge der Metapodien, P4/4-Index

Deutlich zu erkennen ist der sehr ähnliche Verlauf der Mittelwerte der Längen der Metapodien und der Längen der Backenzähne. Hierbei lässt sich in der tiefsten Einheit RK 5 bis einschließlich RK 3 eine starke Zunahme feststellen. Dem anschließenden Wendepunkt folgt ein Schnittpunkt der beiden Graphen, bei einer ungefähren Grabungstiefe von 80cm. In den Schichten RK 4 und RK 3 findet man eine Abnahme der Werte. Dieser gemeinsamen Abnahme folgt bei den Backenzähnen eine geringe Zunahme der Werte. Der Endwert liegt bei den Längen der Backenzähne bei einer Standardabweichung von 0,5.

Die Evolution der Prämolaren verhält sich besonders innerhalb der Schichtgruppen RK5 und PK2 ähnlich den Mittelwerten der Längen der Backenzähne und Metapodien. Hierbei ist zu erwähnen, dass sich erkennen lässt, dass die Kurve um eine gewisse Profiltiefe verschoben ist.

Der erste Wendepunkt findet sich in dem Graphen bezüglich P4/4- Index bei einem Wert von 1,2 und einer Profiltiefe von 180 cm. Der Wendepunkt der Längen der Metapodien liegt bei einem Wert von 1,6 und einer Tiefe von 130cm. Die anschließende Abnahme liegt bei dem P4/4- Index innerhalb der Schichten RK 4 und RK 3. Die Abnahmen der Metapodien- und Zahnängen liegen hingegen in den Schichteinheiten RK 3 und RK 2.

Die Zunahme der Maße in RK 3 und RK 2 und die anschließende Abnahme in RK 2 und RK .1 lässt sich jedoch nicht mit dem Verlauf der beiden anderen Graphen vergleichen. Dieses Diagramm wird nachfolgend in der Diskussion noch einmal thematisiert, weil sich viele Trends hinsichtlich der Anpassungen im Hochgebirge erahnen lassen.

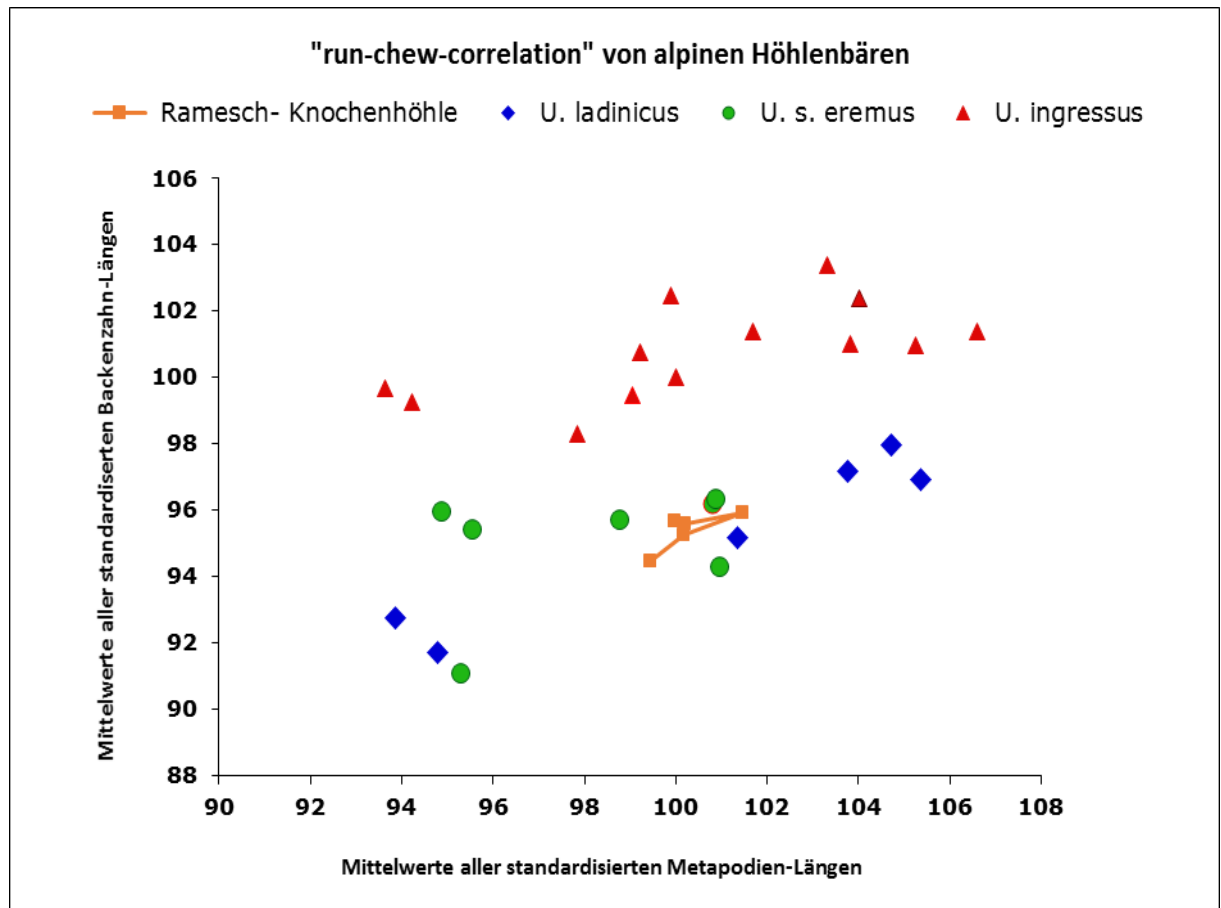


Abbildung 16: Korrelation zwischen Länge aller Metapodien und der Länge aller Backenzähne

Das Run-chew Diagramm in der Abbildung 16 zeigt den Zusammenhang zwischen Metapodien-Längen und den Längen der Backenzähne. Die höchste Evolutionsstufe in der Höhlenbärenentwicklung besitzt *Ursus ingressus* ( mit roten Dreiecken gekennzeichnet), der unter anderem in der Gamssulzenhöhle vorkommt.

Aus dem Diagramm lässt sich erkennen, dass die einzelnen Arten der Höhlenbärenfauna sehr unterschiedliche Dimensionen an Zähnen und Metapodien hatten. Der Rameschbär gehört der Unterart *Ursus spelaeus eremus* an, die durch einen eher geringere Metapodienlängen charakterisiert ist. Die Länge der Backenzähne ist deutlich geringer als bei den Individuen der Art *Ursus ingressus*. Der genaue Verlauf der Evolution der Metapodienlängen und der Backenzahnlängen innerhalb des Profils der Ramesch- Knochenhöhle lässt sich aus dem nachfolgenden Diagramm entnehmen.

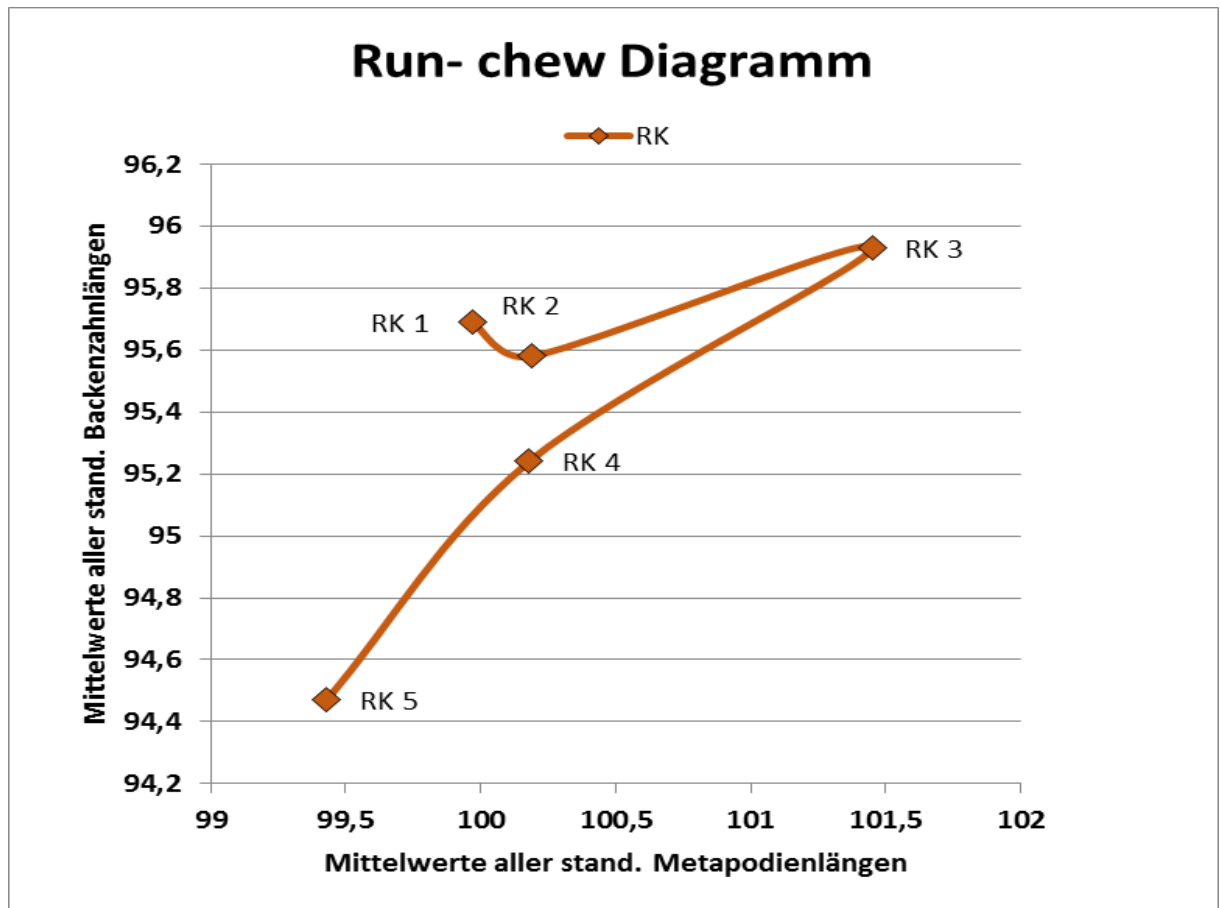


Abbildung 17: Detailausschnitt des Run-chew- Diagramm, mit dem Verlauf der Veränderungen innerhalb des Profils

Innerhalb des Profils der Ramesch Knochenhöhle lässt sich anhand Abbildung 17 ein eindeutiger Trend erkennen. Sowohl die Metapodien-Längen, als auch die Längen der Backenzähne nehmen im Verlauf der Einheit RK 5 bis RK 3 drastisch zu. Der Startwert (Metapodienlänge 99,5; Backenzahlänge 94,5) liegt besonders bezüglich der Backenzahlänge deutlich unter dem Endwert in RK 1 (99,8; 95,7).

Besonders hervorzuheben ist jedoch der signifikante Unterschied der Werte zwischen den Schichteinheiten RK 3 und RK 2. Dieser plötzliche Rückgang der Werte lässt sich durch vielfältige Möglichkeiten erklären und wird in der anschließenden Diskussion noch einmal aufgegriffen.

## 5. Diskussion

Wie schon in der Einleitung erwähnt, zählt die Ramesch- Knochenhöhle zu einer der wenigen hochalpinen Höhlen, in der annähernd das gesamte Profil der Höhle für evolutionsbiologische Studien verwendet werden kann. Als Vergleichsobjekt diente hierbei die Höhle in Wildkirchli, Säntis in der Schweiz. Es ist bemerkenswert, dass die Ergebnisse, hinsichtlich der Evolution des Höhlenbären sich in derartiger Dimension in den beiden Höhlen ähneln. (Rabeder, in Druck).

Es wird, im weiteren Verlauf der Arbeit zu den Ergebnissen in der Ramesch-Knochenhöhle Stellung genommen und versucht, Hypothesen zur Erklärung dieser Phänomene zu erarbeiten.

### 5. 1 Evolution der Zähne

Allgemein lässt sich sagen, dass sich aus der Relation zwischen Länge und Breite der Molaren wichtige Rückschlüsse bezüglich der Gebirgsanpassungen ziehen lassen. Die relative Breite der Molaren ist mit der Altitude der Fundstellen negativ korreliert (Rabeder & al. 2008). Die Evolution der Zähne zeigt die Anpassung an das Hochgebirgsleben und an das vorhandene Nahrungsangebot. Bei einer Zunahme der Längen und Breiten findet grundsätzlich eine Zunahme der Kaufläche statt. Aus dieser Tatsache heraus lässt sich vermuten, dass die Höhlenbären zu dieser Zeit härtere d.h. grasreiche Nahrung zu sich genommen haben, die ein intensiveres Kauen der pflanzlichen Nahrung verlangte.

An den ersten Molaren im Unterkiefer, lässt sich insgesamt eine Abnahme in der Breite feststellen. Die Breite nimmt um einen so großen Wert ab, dass sich eine deutliche Abnahme im Breiten- Längen Index feststellen lässt. Es lässt sich hierbei vermuten, dass die Höhlenbärennahrung in dieser Zeitphase hauptsächlich aus nährstoffreichen Kräutern bestanden hat oder in anderen Worten: Das Nahrungsangebot war besser.

Durch die Abnahme des Index kann auf eine relative Abnahme der Breite der Molaren rückgeschlossen werden. Es lässt sich somit sagen, dass eine Spezialisierung im Gebiss stattgefunden hat, um das Nahrungsspektrum zu erweitern.

Ein möglicher Grund hierfür könnte auch die Veränderung des Klimas sein.

Nach Betrachtung der Milanković-Kurven lässt sich in diesem Abschnitt tatsäch-

lich eine deutliche Abnahme der Sommertemperaturen, im Verhältnis zum heutigen Niveau feststellen.

Auch bei der Betrachtung der weiteren Werte im Kiefer lässt sich ein allgemeiner Trend zur Abnahme der Breite beobachten. Die Gründe für diese Veränderungen im Gebiss könnten auch als Anpassungen an diese kältere Phase gedeutet werden.

Von einer Zunahme der relativen Breite könnte man ein wärmeres Klima ableiten, da hier der auch in größeren Höhenlagen noch Gräser zur Verfügung waren. Das Nahrungsangebot war ausreichend und so waren keine weiteren Ausbaumaßnahmen im Kiefer notwendig, da die Breite alleine für eine ausreichend große Kaufläche sorgte.

Schon früher wurde die Hochgebirgsanpassungen der Höhlenbären hinsichtlich der Längen- und Breiten untersucht, mit dem Ergebnis, dass die relativen Längen der Molaren im Allgemeinen mit höheren Lagen zunehmen. (Rabeder et al., 2008)

In der Evolution der Morphologie der Prämolaren im Unter- und Oberkiefer lässt sich eine Zunahme im morphodynamischen Index feststellen. Dieser Index beschreibt die Anzahl der Höcker der Prämolaren und kann als evolutionsbiologischer Indikator für Hochgebirgsanpassungen des Höhlenbären betrachtet werden. Vermutlich fanden die Anpassungen aufgrund der verkürzten Sommerperioden statt, weil die Bären in einem kürzeren Zeitraum die gleiche Nahrungsmenge aufnehmen mussten, um den Winter zu überstehen. Diese kürzeren Sommermonate führten in weiterer Folge zu einem Kompensationsmechanismus durch die Ausbildung zusätzlicher Höcker und beschleunigten so den weiteren Verlauf der Evolution.

## **5.2 Diskussion der Veränderungen des Sex- Index**

Bei der Betrachtung der Veränderungen der Canini fällt auf, dass der Anteil der weiblichen Individuen im Verlauf der ersten zwei Schichteinheiten im Verhältnis zur Gesamtanzahl der Individuen steigt. Gleichzeitig kann eine Zunahme des  $p4/4$ - Index, der Mittelwerte der Längen der Molaren und der Mittelwerte der Länge der Metapodien in den gleichen Schichteinheiten festgestellt werden.

Grundsätzlich lässt sich sagen, dass es bei einer Zunahme des Sex- Index gleichzeitig zu einer Abnahme der Mittelwerte kommen sollte, da weibliche Individuen sowohl deutlich kleinere Metapodien-Längen, als auch Längen der Molaren besitzen. Bei diesen Datensatz lässt sich jedoch ein gegenteiliger Effekt feststellen, der einige Fragen aufwirft. Bei einer Zunahme der weiblichen Individuen in der Population, nehmen gleichzeitig die Mittelwerte zu!

### 5.3. Evolution der Metapodien

Allgemein lässt sich ein Trend zuerst zur Verlängerung, dann zur Verkürzung der Metapodien innerhalb des Profils feststellen. Der Anstieg des Plumpeitsindex kommt dadurch zustande, dass die Länge reduziert wird, wobei die Breite ungefähr gleich bleibt. Es wurde bereits in anderen Untersuchungen beobachtet, dass es zu einer Reduktion der Länge der Metapodien, mit zunehmender Höhe kommt. Der Körperbau des Bären wird dadurch gedrungen. Der Plumpeitsindex verläuft bis in die Schichteinheit RK 3 abnehmend, in RK 4 nimmt der Verlauf einen Wendepunkt und verläuft mit einem weiteren Wendepunkt in der Schichteinheit RK 2 leicht abnehmend. Die Besonderheit an diesem Verlauf ist die Abnahme, die parallel zur Zunahme der Mittelwerte der Längen in den Schichten RK 1, RK 2 und RK 3 zu beobachten ist.

Zur Veränderung bezüglich der Metapodien und der Prämolaren in Hinsicht auf Längen und morphodynamischen Index, lassen sich bei beiden Graphen Veränderungen feststellen. Die Änderungen aller drei Graphen weisen eine starke Übereinstimmung in den Mittelwerten der Längen, sowie Breiten mit dem Verlauf des morphodynamischen Index auf.

Es kann beobachtet werden, dass der Verlauf des morphodynamische Index dabei die Veränderungen als Erster durchläuft. Man kann somit vermuten, dass die Graphen der Metapodien- Länge und die Längen der Backenzähne dem Trend folgen. Es lässt sich weiter vermuten, dass anscheinend die Morphologie der Prämolaren eine Tendenz aufweist, sich als erster an gewisse Umweltbedingungen anzupassen. Beispielsweise könnte auch davon ausgegangen werden, dass die Evolution der Prämolaren die weiteren Anpassungen initiiert. Es ist erstaunlich, dass sich gerade die Morphologie der Zähne als erstes im Datensatz der Ramesch- Knochenhöhle verändert,

nachfolgend erst die Länge der Metapodien und erst zum Schluss die Länge der Backenzähne. Bereits in der Formulierung der Hypothesen war klar, dass Änderungen im Verlauf des Profil auftreten würden, jedoch war hierbei nicht zu erwarten, dass diese Veränderungen primär auf den morphodynamischen Index und erst sekundär auf die Mittelwerte der Längen der Elemente zutreffen würden.

## 5.4 Diskussion der allgemeinen Gründe

Grundsätzlich kann davon ausgegangen werden, dass es drei mögliche Erklärungsansätze für die oben genannten Veränderungen innerhalb des Profils gibt. Den erste Erklärungsansatz liefern die bereits beschriebenen Klimaveränderungen.

Anhand der errechneten Milanković - Kurve kann man einen Klimaumschlag in der Insolationskurve um die Zeit von ca. 60 ka erkennen.

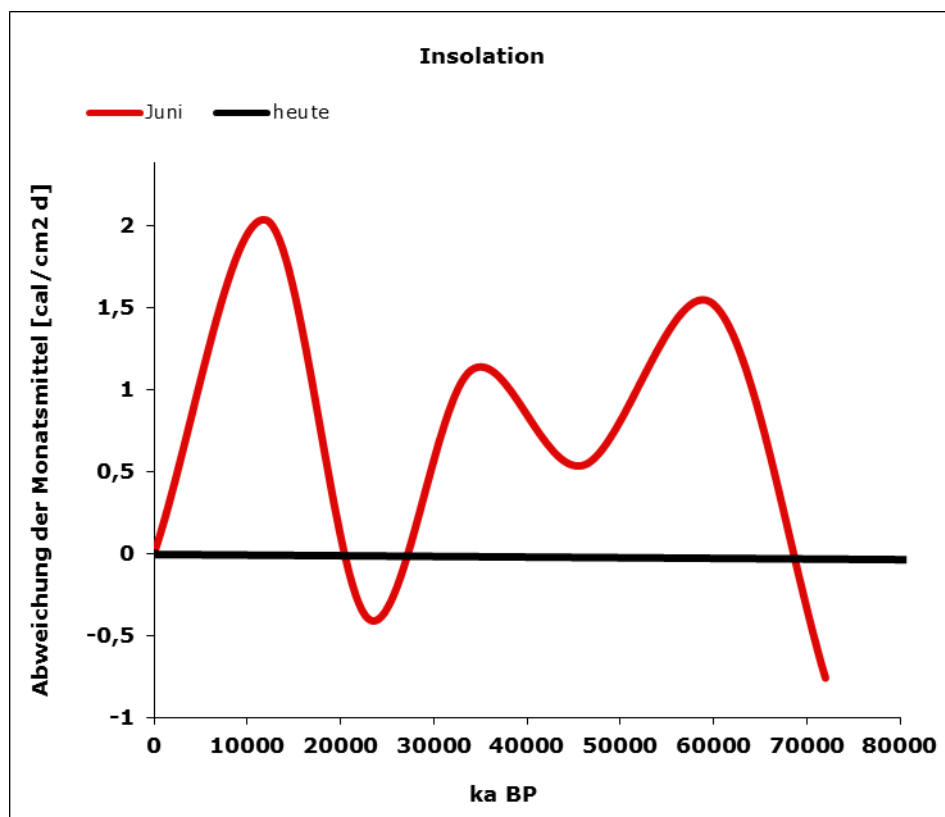


Abbildung 17: Rekonstruktion der errechneten Insolationskurve für den Sommer des Jungpleistozän (Hille & Rabeder 1986, Graphik: G. Rabeder)

Man kann verallgemeinernd sagen, dass die Anzahl der Sommertage zunimmt, wenn die Sonneneinstrahlung stärker ist. Die Sommertemperaturen sind ausschlaggebend für die Flora, besonders für die Wald- und Baumgrenze. Gesamt gesehen war das Klima zu jener Zeit deutlich kontinentaler als das heutige Klima im Mitteleuropa. Das Klimaoptimum lag zu dieser Zeitspanne, dem Mittelwurm, bei etwa 60 ka.

Der Abfall in der Insolationskurve könnte große Hinweise auf die Veränderungen im Verlauf der Graphen geben. Insbesondere könnte durch den anfänglichen Anstieg und anschließenden Abfall der Insolationskurve die Längenzunahme in den Mittelwerten der Backenzähne, sowie der Metapodien erklärt werden. Die Anpassungen im Hochgebirge lassen sich auf das unterschiedliche Nahrungsangebot in den verschiedenen Höhenlagen zurückführen.

Eine Verbesserung im Nahrungsangebot führt zu einer Vergrößerung der Körperdimensionen. Eine Verschlechterung des Klimas führt zu einer Verringerung der Dimensionen, weil das Nahrungsangebot schlechter wird. (Rabeder et al 2008)

Der Abfall der Insolationskurve um 45ka entspricht im Profil der Ramesch-Knochenhöhle der Grabungstiefe von ca 100-150 cm, also der Schichteinheit RK 3. Anhand radiometrischen Methoden konnte das Alter dieser Schicht auf den Bereich rund um 60 ka bestimmt werden.

## 5.4.1 Chronologie der Schichteinheiten

**Tabelle 4:** Radiometrisch datierte Fundstücke (nach Hille & Rabeder 1986), (Döppes & Rabeder 1997), (Döppes et al 2011)

Fund-einheit	Labornummer	Inventar-nummer	Element	Quadrant	Tiefe	BP	+/- Abweichung	calBP
RK 1	Beta-157670			L9	30-40	31 140	310	35160
RK 2	VRI- 776	RK 80		D7	90-100	34 900	+1800/-1500	39227
RK 3	Beta-143241	RK 291		L11	120-130	49 520	1600	54462
RK 3	Beta-143242	RK 293		L11	150-160	43 610	800	47169
RK 4	VERA-5290 a	RK 184	Caninus- wurzel	D5	160-170	>51600		
RK 4	VERA-5290 b	RK 184	Caninus- wurzel	D5	160-170	>48500		
RK 4	VERA-5290 c	RK 184	Caninus- wurzel	D5	160-170	>51400		

In Tabelle 4 sind alle radiometrischen Daten von Höhlenbärresten zusammengestellt, die aus stratigraphisch gesicherter Position stammen. Eine Überprüfung aller Daten (siehe Döppes et al 2011) hat ergeben, dass viele aus Quadranten stammen, deren Sedimentfolge gekippt sind und daher die Fundtiefe nicht den hier verwendeten Fundkomplexen RK 1 bis RK 5 zugerechnet werden können.

**Tabelle 5:** Uran-Thorium Serien Datierung der Bären Knochen aus der Ramesch- Knochenhöhle (Döppes & Rabeder 1997)

Fundeinheit	Inventar-nummer	Element	Quadrant	Tiefe	BP	+/- Abweichung
RK 2	RK 80	Schädelfragm	D7	90-100	42400	+5300/-4900
RK 2	RK 80	Schädelfragm	D7	90-100	36100	+3000/-2800
RK 2	RK 80	gerundete Fragm.	D7	90-100	38900	+2300/-2200
RK 2	RK 83		L11	90-100	34600	+2800/-2700
RK 3	RK 83		L11	130-140	62100	+4100/-3900
RK 4	RK 83		L11	190-200	52000	+4700/-4500
RK 5	RK 83		L12	>200	128400	+12800/-11000

Wegen der relativ großen methodischen Fehler, besonders der Uran-Serien-Daten kann das Profil der Rameschhöhle zeitlich nur in einen groben Rahmen gestellt werden.

Die Schichteinheit RK 5 entspricht dem Riss-Würm-Interglazial, das zwischen rund 130 ka bis 120 ka liegt.

Die Fundeinheit RK 4 kann nur aufgrund Uran- Serien Daten grob eingeschätzt werden, aber auch die Insolationskurve macht es wahrscheinlich, dass dieser Fundkomplex die Zeitspanne von ungefähr 65 bis 55ka einnimmt

Der Fundkomplex RK 3 ist durch zwei AMS- Daten von rund 47ka (calBP) und 54ka (calBP) relativ gut datiert.

Das eine Uran- Serien Datum mit 62ka und mittleren Fehlern von rund 4ka passt hier nicht in diese Einheit.

Die beiden jüngsten Schichtkomplexe RK 1 und RK 2 lieferten übereinstimmende <sup>14</sup>C- und Uran-Serien Daten und entsprechen wahrscheinlich dem Zeitraum von 45ka bis 35ka.

Das gesamte Ramesch-Profil reicht von Riss- Würm- Interglazial bis zum Ende des Mittelwürm von rund 130 ka bis rund 30ka. Allerdings muss damit gerechnet werden, dass eine zeitlich große Lücke im Profil besteht, da für den Abschnitt des Frühwürms von ca. 110ka bis 65ka keine Uran-Serien-Daten vorliegen.

Der starke Anstieg der Dimensionen von der Fundschicht RK 5 zur RK 4 und anschließend zur RK 3 ist durch die markante Klimaerwärmung zwischen 65ka und rund 60ka zu erklären.

Der starke Rückgang der Dimensionen zwischen den Fundeinheiten RK 3 und RK 2 kann mit dem Rückgang der Sommertemperaturen, und ihrem Minimum um 45ka BP in Einklang gebracht werden.

Weniger ausgeprägt ist der neuerliche Anstieg der Sommertemperaturen bis zum nächsten Maximum, bei ungefähr 38ka. Er führte nur zu einer geringen Vergrößerung der Backenzähne, während sich die Metapodien noch weiter verkleinerten.

Eine verblüffende Ähnlichkeit ergibt sich bei der Übereinstimmung der Insolationskurve mit der Kurve des morphodynamischen P4/4- Index, siehe Abbildung 15.

Ein weiterer Grund, der als Auslöser für die Ausbildung von Anpassungen erläutert werden soll, ist die Einwanderung von *Ursus ingressus* um die Zeit von ca. 50ka.

*Ursus ingressus* ist in Mitteleuropa eingewandert und war damit unmittelbarer Nahrungskonkurrent für den in der Ramesch- Knochenhöhle beheimateten *Ursus spelaeus eremus*. *Ursus ingressus* überwinterte in der Gamssulzenhöhle, die 700 Höhenmeter unter dem Niveau der Ramesch- Knochenhöhle liegt. (Rabeder 1995). Die

Gründe für die Einwanderung von *Ursus ingressus* sind bis heute nicht ausreichend geklärt.

Durch die Nähe der beiden Höhlen kann ein Genfluss zwischen den beiden Arten nicht ausgeschlossen werden, jedoch lassen sich in der Ramesch-Knochenhöhle keine fossilen Reste eindeutig der Art *Ursus ingressus* zuordnen. Das Ausmaß des Genflusses konnte jedoch bis jetzt noch nicht bestimmt werden, es werden jedoch momentan Untersuchungen zu dieser Thematik durchgeführt. (Rabeder, mündliche Mitteilung).

Andererseits gehören alle bisher untersuchten DNA-Proben aus der Gamssulzenhöhle nur der Art *Ursus eremus* an.

Aus dem Verlauf der „Evolutionskurven“ im Ramesch- Profil, lässt sich keine Einwirkung der *U. Ingressus*- Immigration direkt ableiten.

Es könnte jedoch vermutet werden, dass in diesem geografischen Grenzbereich, beide Höhlenbärenarten nebeneinander existierten und dadurch ein Stressfaktor für den *Ursus s. eremus* bestanden hätte.

Neben dem klimatischen Optimum in der Schichteinheit RK 3 konnte auch dieser eine Grund für die Reduktion in den Mittelwerten im Verlauf der Graphen sein.

Ein weiterer Grund für diese Veränderungen, könnten auch Fakten sein, die noch nicht erforscht wurden. Mit dem derzeitigen Stand der Forschung können nur die oben beschriebenen Gründe näher ausgeführt werden.

Menschlicher Einfluss ist bei der Evolution des Höhlenbären eher auszuschließen.

Obwohl einige Artefakte in der Ramesch- Knochenhöhle gefunden wurden, kann direkte Beeinflussung ausgeschlossen werden, da der Mensch auch als primitiver Jäger keinen Einfluss auf eine gesamte Population haben kann.

## 6. Conclusio

1. Die untersuchten Elemente (Zähne und Metapodien) haben sich im Verlauf des Ramesch-Profil mehrmals drastisch verändert
2. Ausgehend vom ältesten Schichtkomplex RK5 kommt es zu einer Zunahme der Zahn­längen, der Metapodien­längen und somit auch der allgemeinen Körpergröße sowie des Evolutionsniveaus der Prämolaren. Höhepunkte finden wir im Schichtkomplex RK 3 bis RK 4.
3. Im Schichtkomplex RK 2 kam es zu drastischen Rückgängen der Dimensionen, während das Evolutionsniveau der Prämolaren schon im Schichtkomplex RK 3 rückläufig ist.
4. Im jüngsten Schichtpaket RK 1 setzt sich der Abwärtstrend bei einigen Indikatoren fort, bei anderen kommt es zu einer schwachen Erholung
5. Als Erklärung dieser turbulenten Änderungen wird der Einfluss von Klimaänderungen sowie die Immigration von *Ursus ingressus* diskutiert.
6. Die Zunahme der Dimensionen mit dem Höchststand im Schichtkomplex RK 3 (Abb.17) , RK 4 könnte mit dem Temperaturoptimum der Insolationskurve bei rd. 60.000 Jahren in Einklang gebracht werden, die drastische Verringerung der Dimensionen im Schichtkomplex RK 2 mit dem Minimalstand der Sommer­temperaturen vor etwa 45.000 Jahren.

## 7. Zusammenfassung

Das Ziel dieser Arbeit war es, neue Erkenntnisse über die Evolution der Höhlenbären zu gewinnen. Dazu eignet sich das Profil der Ramesch-Knochenhöhle besonders gut, weil die Menge des geborgenen Fossilmaterials in so ausreichender Menge vorhanden ist, dass über das gesamte Profil statistische Methoden angewendet werden können

Der durch die Fossilien repräsentierte Zeitumfang ist sehr groß und reicht von etwa 130 ka bis 35ka BP (mit Lücken im Frühwürm).

Vor der Bearbeitung der Daten wurden im übernommenen Datensatz die Fundtiefen der einzelnen Elemente aus anderen Inventaren ergänzt und nach den Schichteinheiten gegliedert. Anschließend wurden die Mittelwerte der Tiefen für die einzelnen Schichtkomplexe berechnet. Auf Grund der Mittelwerte wurden Graphen erstellt, die den Verlauf der Evolution hinsichtlich der Anpassungen erkennen lassen. In der anschließenden Diskussion wurden die Ergebnisse unter unterschiedlichen Gesichtspunkten betrachtet und die möglichen Gründe für die Anpassungen an das Hochgebirgsleben im Verlauf der Evolution wurden erläutert.

Für die Erklärung der Veränderungen im Laufe des Profils werden drei hypothetische Ansätze diskutiert:

1. Anpassungen an das Leben im Hochgebirge:

Verbesserung der Kauleistung und Verkleinerung der Körperdimension (Rabeder et al 2008).

2. Klimaschwankungen. Die nach astronomischen Parametern errechneten Insolationenkurven (auch Milanković-Kurven genannt) lassen vermuten, dass die für die Flora entscheidenden Sommertemperaturen im Mittelwürm kräftigen Schwankungen unterworfen waren, während die relativ niedrigen Sauerstoff-Isotopenwerte (O18-Kurven) für trockene Bedingungen sprechen (Döppes et al. 2011)

3. Immigration von *Ursus ingressus* vor ca. 50ka in das Tote Gebirge

## 8. Abstract

This study aims at a closer exploration of the assumed variations within metrics and the evolutionary level of the Cave Bear.

Due to the following facts, Ramesch cave is a very special place for the discovery of bones and teeth of *Ursus s. eremus* in the Alps. There is a huge amount of fossils; thus, statistical methods can be applied over the entire profile.

The fossils' age lies between 130ka and 35ka BP, there are time gaps in Early-Wurmian, though.

Before the data was processed, the depths of the individual elements had been supplemented from other inventories and divided into layer units. The mean values of depths were calculated for the single layer complexes.

By using the data, graphs of mean values were created. They show trends in evolution in terms of adjustments.

In the discussion, the results were observed under different aspects; and the possible reasons for the adaptations to the alpine life were also discussed.

Following points are subject of discussion:

- Adaptations to the life in high alpine regions:

Improvement of chewing efficiency and reduction of body dimensions (Rabeder et al 2008)

- Climatic changes:

The calculated insolation (known as Milanković curves) according to astronomical parameters, suggest that the summer temperatures were subject of strong fluctuations in Middle-Wurmian, while the relatively low oxygen isotope values (  $\delta^{18}O$  ) curves speak for dry conditions (Döppes et al 2011).

These two indicators affect the flora to a larger extent

- Immigration of *Ursus ingressus* to Totes Gebirge before 50ka.

## 9. Literaturverzeichnis

- DÖPPES, D. & RABEDER, G (eds.) 1997a. Pliozäne und pleistozäne Faunen Österreichs. Ein Katalog der wichtigsten Fossilfundstellen und ihrer Faunen. - Mitt. Komm. Quartärforsch. Österr. Akad. Wiss. 10: 1-411, Wien. (130)
- DÖPPES, D., RABEDER G., Mathias STILLER 2011. – Was the Middle Würmian in the High Alps warmer than today? – Quaternary International 245 (2011): 193-200.
- FRISCHAUF, C. & RABEDER, G. 2011 – Sexual dimorphism and altitude. – Correlation between the sexual dimorphism index of cave bears and altitude of the habitat. – 17<sup>th</sup> Int. Cave Bear Symposium, Einhornhöhle. Abstr. :11-12
- HILLE, P. & RABEDER, G., G. (eds.), 1986: Die Ramesch-Knochenhöhle im Toten Gebirge. – Mitt. Komm. Quartärforsch. österr. Akad. Wiss., 6:1–66, Wien. (51)
- MAIS K. & RABEDER, G., 1983: Speläologie. Zur Höhlenkunde und Erforschung der Höhlen. – Festschrift: Das neue Bild von Oberösterreich. Forschungen zur Landeskunde von Oberösterreich 1930–1980. – Jb. oberösterr. Mus.-Ver., 128/1:385–398, und Ergänzungsband 2:93–99, Linz.
- NAGEL, D. & RABEDER, G., 1992. Das Nixloch bei Losenstein-Ternberg. - Mitt. Komm. Quartärforsch. 8:129-131, Wien. (80)
- PACHER, M., POHAR, V. & RABEDER, G. (eds.) 2011. Ajdovska Jama. Palaeontology, Zoology and Archaeology of Ajdovska jama near Krsko in Slovenia. - Mitt. Komm. Quartärforsch. Österr. Akad. Wiss. 20: 1-112 Wien
- RABEDER, G, DEBELJAK, I , HOFREITER , M.& WITHALM, G.,2008. Morphological responses of cave bears (*Ursus spelaeus* group) to high-alpine habitats. — Die Höhle,59,(1-4): 59–72, Wien.
- RABEDER, G., DÖPPES, D. & FRISCHAUF, C. (noch unveröffentlichtes Manuskript). Fossile Bären in Höhlen
- RABEDER, G., & GRUBER, B., 1986: Höhlenbär und Bärenjäger. Ausgrabungen in der Ramesch-Knochenhöhle im Toten Gebirge. – Katalog zur gleichnamigen Ausstellung, Linz/Donau.
- RABEDER, G & HOFREITER, M., 2004. Der neue Stammbaum der Höhlenbären. –Die Höhle 55,(1-4): 58–77

RABEDER, G., 1985: Die Grabungen des Oberösterreichischen Landesmuseums in der Ramesch-Knochenhöhle (Totes Gebirge, Warscheneck-Gruppe). – Jb. Oberösterr. Mus. Ver., **130**/1:161–181, Linz.

RABEDER, G., 1992. Das Evolutionsniveau der Höhlenbären aus dem Nixloch bei Losenstein-Ternberg (O.Ö.). – Mitt. Komm. Quartärforsch., 8: 133-141, Wien.

RABEDER, G. 1995. Chronologie der Gamssulzenhöhle im Toten Gebirge (Oberösterreich). - Mitt. Komm. Quartärforsch. Österr. Akad. Wiss. 9: 129-133, Wien.

RABEDER, G. 1999c. Die Evolution des Höhlenbärengebisses. – Mitt. Quartärkomm. Österr. Akad. Wiss. 11: 1-102, Wien. (239)

RABEDER, G. 2001c. Geschlechtsdimorphismus und Körpergröße bei hochalpinen Höhlenbärenfaunen. – Beitr. Paläont. 26: 117-132.

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.

## 10. Tabellenverzeichnis

<b>TABELLE 1:</b> MATERIALLISTE DER ZÄHNE .....	12
<b>TABELLE 2:</b> MATERIALLISTE DER METAPODIEN .....	13
<b>TABELLE 3:</b> DETAILAUFSCHLÜSSELUNG DER STÜCKZAHLEN DER P4 INF UND P4 SUP. INNERHALB DES GESAMTEN PROFIL .....	26
<b>TABELLE 4:</b> RADIOMETRISCH DATIERTE FUNDSTÜCKE .....	43
<b>TABELLE 5:</b> URAN-THORIUM SERIEN DATIERUNG DER BÄREN KNOCHEN AUS DER RAMESCH- KNOCHENHÖHLE (DÖPPES, D. & RABEDER, G.1997) .....	44

## 11. Abbildungsverzeichnis

ABBILDUNG 1: LAGE DER RAMESCH- KNOCHENHÖHLE (RK) SOWIE DER GAMSSULZENHÖHLE (GS) UND DER BRIEGLERSBERGHÖHLE (BB). GRAPHIK N. RABEDER & AL. (IM DRUCK) FOSSILE BÄREN IN HÖHLEN .....	7
ABBILDUNG 2: GRABUNGSPLAN DER RAMESCH- KNOCHENHÖHLE MIT MARKIERUNGEN DER GEKIPPTEN QUADRANTEN, AUS DENEN DAS FUNDMATERIAL NICHT VERWENDET WERDEN KONNTE.(N. HILLE & RABEDER 1986; GRAPHIK: G. RABEDER 2015).....	7
ABBILDUNG 3: VERÄNDERUNG DER LÄNGEN, BREITEN UND PLUMPHEIT ALLER METAPODIEN IM RAMESCH PROFIL .....	21
ABBILDUNG 4: VERÄNDERUNG DER LÄNGEN, BREITEN UND DES LÄNGEN- BREITEN- INDEX ALLER M1 INF. ....	22
ABBILDUNG 5: VERÄNDERUNG DER LÄNGEN, BREITEN UND DES LÄNGEN- BREITEN- INDEX ALLER M2 INF. ....	23
ABBILDUNG 6: VERÄNDERUNG DER LÄNGEN, BREITEN UND DES LÄNGEN- BREITEN- INDEX ALLER M3 INF .....	24
ABBILDUNG 7: VERÄNDERUNG DER LÄNGEN, BREITEN UND DES LÄNGEN- BREITEN- INDEX ALLER M1 SUP. ....	25

ABBILDUNG 8: VERÄNDERUNG DER LÄNGEN, BREITEN UND DES LÄNGEN- BREITEN- INDEX ALLER M2 SUP. ....	26
ABBILDUNG 9: VERÄNDERUNG DER LÄNGEN, BREITEN UND DES LÄNGEN- BREITEN- INDEX ALLER P4 INF.....	27
ABBILDUNG 10: VERÄNDERUNG DER LÄNGEN, BREITEN UND DES LÄNGEN- BREITEN- INDEX ALLER P4 SUP.....	29
ABBILDUNG 11: VERÄNDERUNG DES VERHÄLTNISSSES VON M3 UND M2 IN DEN LÄNGEN, DEN BREITEN UND DES GEOMETRISCHEN MITTELS VON LÄNGE UND BREITE ALS MAß FÜR DIE KAUFLÄCHE. ....	30
ABBILDUNG 12: VERÄNDERUNG DER PROZENTUELLEN ANZAHL AN WEIBLICHEN HÖHLENBÄREN IM VERHÄLTNIS ZUR GESAMTANZAHL DER INDIVIDUEN INNERHALB DES PROFILS.....	31
ABBILDUNG 13: GESAMTVERGLEICH DER MORPHODYNAMISCHEN INDICES DER PRÄMOLAREN .....	33
ABBILDUNG 14: VERÄNDERUNGEN BEZÜGLICH DER METAPODIEN UND DER PRÄMOLAREN IN HINSICHT AUF LÄNGEN UND MORPHO DYNAMISCHEN INDEX.....	35
ABBILDUNG 15: KORRELATION ZWISCHEN LÄNGE ALLER METAPODIEN UND DER LÄNGE ALLER BACKENZÄHNE.....	37
ABBILDUNG 16: DETAILAUSSCHNITT DES RUN-CHEW- DIAGRAMM, MIT DEM VERLAUF DER VERÄNDERUNGEN INNERHALB DES PROFILS .....	38
ABBILDUNG 17: REKONSTRUKTION DER ERRECHNETEN INSOLATIONSKURVE DES JUNGPLEISTOZÄN (GRAPHIK: G. RABEDER).....	42

## 12. Curriculum vitae

- Name:** Paulina Joanna Dabrowska
- Geburtsort:** Bystrzyca Kłodzka , Polen
- Eltern:** Dabrowska- Placzkowska Iwona  
Heindl Rudolf
- Geschwister:** Leonie- Sophie Heindl  
Tobias- Rudolf Heindl
- Staatsangehörigkeit:** Österreich
- Konfession:** römisch- katholisch
- Familienstand:** ledig
- Schulbildung:** 1997 - 2001 Volksschule Ennsdorf  
2001-2009 Wirtschaftskundliches Gymnasium des Schulvereins  
der Kreuzschwestern, Linz  
18.Juni 2009 Matura:  
2009.- 2010 Studium Petroleum Engineering, Montanuniversität,  
Leoben  
2010 – 2015 Studium Lehramt Biologie und Umweltkunde und  
Mathematik, Universität Wien
- Sprachkenntnisse:** Deutsch, Englisch, Polnisch, Latein
- Praktika:** 2007-2009 Landgasthaus Berger, Ottenschlag im Mühlkreis  
Juli 2008 Franz Kastner GmbH, Bad Leonfelden  
Juli/ August 2009 - Hautzentrum Dr. Reinhard Höfner, Linz  
Juli 2011 - Wiener Jugenderholung, Zauchensee  
September 2011 - Februar 2013 - Medizinische Universität, Wien  
2012 - 2014: Tutorin: Erstsemestrigen-veranstaltung, Universität  
Wien  
September 2014 – Juni 2015 – Maturaschule, Institut Dr. Ram-  
pitsch, Trainerin für Biologie

## 13 Anhang

### 13.1 Datensatz der Backenzähne

Backenzähne												
Element	Stückzahl	Schicht-einheit	MW Tiefe in Einheit	MW Länge	GS-Standard	Länge stand	MW Breite	GS-Standard	Breite stand	MW Index	GS-Standard	Index stand.
m1 inf.	111	RK 1	25	29,46	30,22	97,49	13,93	14,50	96,09	47,29	48,70	97,11
m1 inf.	80	RK 2	75	28,97	30,22	95,86	13,82	14,50	95,28	47,69	48,70	97,93
m1 inf.	48	PK 3	125	29,44	30,22	97,40	14,18	14,50	97,79	48,18	48,70	98,94
m1 inf.	30	RK 4	175	29,31	30,22	96,98	14,04	14,50	96,84	48,12	48,70	98,80
m1 inf.	11	RK 5	220	28,02	30,22	92,71	13,65	14,50	94,17	48,68	48,70	99,97
m2 inf.	108	RK 1	25	29,17	30,63	95,23	17,44	18,25	95,57	59,81	60,33	99,15
m2 inf.	88	RK 2	75	29,14	30,63	95,13	17,51	18,25	95,95	60,09	60,33	99,60
m2 inf.	31	PK 3	125	29,35	30,63	95,81	17,87	18,25	97,91	60,90	60,33	100,94
m2 inf.	24	RK 4	175	29,48	30,63	96,25	18,17	18,25	99,57	61,66	60,33	102,20
m2 inf.	0	RK 5	220	29,72	30,63	97,03	17,99	18,25	98,58	60,53	60,33	100,33
m3 inf.	54	RK 1	25	24,66	27,56	89,47	17,90	19,11	93,64	72,70	65,83	110,43
m3 inf.	38	RK 2	75	24,68	27,56	89,56	17,81	19,11	93,17	72,36	65,83	109,92
m3 inf.	25	PK 3	125	24,46	27,56	88,74	18,32	19,11	95,89	74,99	65,83	113,92
m3 inf.	26	RK 4	175	24,72	27,56	89,71	18,49	19,11	96,77	75,04	65,83	113,99
m3 inf.	5	RK 5	220	25,06	27,56	90,93	17,88	19,11	93,56	71,47	65,83	108,56
M1 sup.	98	RK 1	25	27,53	28,73	95,82	19,01	19,75	96,24	69,07	68,77	100,43
M1 sup.	78	RK 2	75	27,63	28,73	96,16	19,09	19,75	96,67	69,25	68,77	100,70
M1 sup.	34	PK 3	125	27,41	28,73	95,39	19,12	19,75	96,81	69,77	68,77	101,46
M1 sup.	28	RK 4	175	27,84	28,73	96,89	19,30	19,75	97,74	69,31	68,77	100,79
M1 sup.	8	RK 5	220	27,00	28,73	93,98	18,99	19,75	96,14	70,33	68,77	102,27
M2 sup.	62	RK 1	25	41,87	44,40	94,31	21,57	22,55	95,66	51,55	51,02	101,05
M2 sup.	41	RK 2	75	42,53	44,40	95,79	21,79	22,55	96,65	51,28	51,02	100,51
M2 sup.	17	PK 3	125	43,04	44,40	96,94	21,87	22,55	96,97	50,88	51,02	99,72
M2 sup.	28	RK 4	175	41,40	44,40	93,24	21,51	22,55	95,41	52,00	51,02	101,91
M2 sup.	9	RK 5	220	41,26	44,40	92,92	21,27	22,55	94,31	51,68	51,02	101,30
p4 inf.	78	RK 1	25	15,13	15,24	99,26	9,94	10,32	96,34	65,82	67,89	96,94
p4 inf.	61	RK 2	75	14,83	15,24	97,30	9,83	10,32	95,29	66,52	67,89	97,99
p4 inf.	40	PK 3	125	15,03	15,24	98,59	9,96	10,32	96,49	66,40	67,89	97,80
p4 inf.	14	RK 4	175	14,75	15,24	96,78	9,87	10,32	95,65	67,09	67,89	98,83
p4 inf.	4	RK 5	220	15,18	15,24	99,57	9,98	10,32	96,66	65,81	67,89	96,94
P4 sup.	82	RK 1	25	19,26	20,13	95,68	12,80	14,21	90,09	66,51	69,95	95,09
P4 sup.	61	RK 2	75	19,45	20,13	96,64	13,01	14,21	91,54	66,87	69,95	95,60
P4 sup.	25	PK 3	125	19,30	20,13	95,88	13,06	14,21	91,88	67,68	69,95	96,75
P4 sup.	23	RK 4	175	19,54	20,13	97,06	13,41	14,21	94,39	68,64	69,95	98,12
P4 sup.	8	RK 5	220	19,89	20,13	98,80	13,65	14,21	96,06	68,80	69,95	98,36

### 13.2 Datensatz des m3/m2 - Index

m3/m2							
Schichteinheit	MW Tiefe	MW Längen	Länge stand.	MW Breiten	Breite stand.	m3/m2	Geometrisches Mittel aus Längen und Breiten
RK 1	25	24,66	94,13	16,63	98,18	87,05	96,14
RK 2	75	24,68	93,89	18,81	96,68	85,44	95,27
PK 3	125	24,46	92,33	17,50	97,11	84,75	94,69
RK 4	175	24,72	92,63	15,70	96,75	84,61	94,67

### 13.3 Datensatz der Morphologie

Morphologie							
Schichteinheit	MW Tiefe	P4 sup. Index	p4 inf. Index	P4/4 Index	P4 sup.- Index zentralisiert	p4 inf.- Index zentralisiert	P4/4- Index zentralisiert
RK 1	25	7,87	12,09	10,92	-1,06	0,29	-0,56
RK 2	75	9,61	11,92	11,98	0,68	0,12	0,50
PK 3	125	8,83	12,34	11,69	-0,10	0,54	0,20
RK 4	175	10,24	12,59	12,71	1,31	0,79	1,23
RK 5	220	8,10	10,07	10,11	-0,83	-1,73	-1,37

### 13.4 Datensatz der Metapodien und Backenzähne im Vergleich

Metapodien und Backenzähne						Metapodien Stückzahlen										
Schicht- einheit	MW Tiefe d. Schicht	Längen der BZ stand.	Längen der MT stand.	BZ zentri- alisiert	MT zentri- alisiert	Mc 1	Mc 2	Mc 3	Mc 4	Mc 5	Mt 1	Mt 2	Mt 3	Mt 4	Mt 5	Gesamt
1. Schicht	25	95,69	99,97	0,54	-0,36	31	18	30	12	15	30	28	28	23	16	231
2. Schicht	75	95,58	100,19	0,35	-0,08	31	25	23	21	17	27	28	25	24	12	233
3. Schicht	125	95,93	101,45	0,97	1,63	22	20	14	15	14	25	29	22	20	11	192
4. Schicht	175	95,24	100,18	-0,25	-0,09	11	9	7	13	7	13	19	19	13	9	120
5. Schicht	215	94,47	99,43	-1,61	-1,10	6	8	4	10	6	10	5	7	7	4	67

### 13.5 Datensatz des Run-chew- Diagramms

Run-chew			
Schichteinheit	MW Tiefe d. Schicht	Standardisierte Länge der Backenzähne	Standardisierte Längen der Metapodien
1. Schicht	25	99,97	95,69
2. Schicht	75	100,19	95,58
3. Schicht	125	101,45	95,93
4. Schicht	175	100,18	95,24
5. Schicht	215	99,43	94,47

### 13.6 Datensatz des Sex- Index

sex- index			Canini Stückzahlen	
Schicht	MW Tiefe	Sex- index	w	m
1	25	59,74	46	31
2	75	50,00	26	26
3	125	40,00	8	12
4	175	71,43	15	6
5	220	25,00	1	3

#### Verwendete Abkürzungen:

**MW:** Mittelwert

**stand. :** standardisiert

**GS- Standard:** Standard der Gamssulzenfauna

**BK:** Backenzähne

**MT:** Metapodien