

Geschlechtsdimorphismus und Körpergröße bei hochalpinen Höhlenbärenfaunen

von

Gernot RABEDER*)

RABEDER, G., 2001. Geschlechtsdimorphismus und Körpergröße bei hochalpinen Höhlenbärenpopulationen. — Beitr. Paläont., 26:117–132, 2 Tab., 18 Abb., Wien.

Inhalt

Zusammenfassung, Abstract	117
1. Problemstellung	117
2. Theoretische Grundlagen	119
3. Material und Methoden	121
4. Funddefizit und Sex-ratio	129
5. Auswertung	130
6. Durchschnittliche Körpergröße und Sex-ratio	131
7. Conclusiones, conclusions	131
8. Literatur	131

Zusammenfassung

Der Frage nach der Existenz der sogenannten „hochalpinen Kleinform“ des Höhlenbären wird mit der Untersuchung großer Fossilmenge aus sieben Höhlen nachgegangen. Durch den Vergleich metrischer Daten und den Häufigkeitsverteilungen von aussagekräftigen Elementen wie den Eckzähnen und anderen Zähnen, den Penis-knochen, ausgewählten Langknochen und Autopodial-Elementen wird versucht, die tatsächliche „sex-ratio“ zu ermitteln und die Korrelation mit der durchschnittlichen Körpergröße zu überprüfen. Die jüngst wieder aufgewärmte „Pascha-Theorie“ („die weiblichen Tiere wurden in die hochalpinen Höhlen verdrängt“) wird diskutiert.

Abstract

The controversion concerning the “high alpine small form“ of the cave bear (sensu Abel) is reworked by the means of a statistically relevant amount of material. The material is taken from seven different sites and its metrical characters are analyzed in a comparativ way. Therefore valuable skeletal elements were chosen like teeth (especially the canines), long bones, bacula and selected

elements of the autopodium. Using this data it is tried to find out the “real” sex-ratio of these extinct cave bear populations.

The recently re-discussed “macho theory” — the females were forced to live in the higher situated caves — is treated as well.

1. Problemstellung

1.1. Hochalpine Höhlenbären

Höhlenbärenreste aus hochalpinen Fundstellen haben im Durchschnitt geringere Dimensionen als die sogenannten „Normalformen“ der Mittelgebirgshöhlen und der wenigen Tieflandfundstellen. Auf diese Besonderheit ist als erster der Wiener Paläontologe Kurt Ehrenberg gestoßen, als er die Bärenreste der Schreiberwandhöhle einer ersten Analyse unterzog. Diese Höhle liegt im Dachsteingebiet auf rund 2200 m Seehöhe (EHRENBERG 1929, EHRENBERG & SICKENBERG 1929, DÖPPES & RABEDER 1997). Später reklamierte EHRENBERG (1941) die „hochalpine Kleinform“, wie er sie nannte, auch für die Salzofenhöhle im Toten Gebirge (2005 m). Durchschnittlich kleinwüchsige Höhlenbärenassoziationen fand man auch in anderen hochalpinen Höhlen in der Westschweiz (Chilchli und Ranggiloch, ANDRIST et al. 1964) im Toten Gebirge (Ramesch-Knochenhöhle, Brieglersberghöhle, Brettstein-Bärenhöhle, DÖPPES & RABEDER 1997) und in den Dolomiten (Conturineshöhle, RABEDER 1991).

1.2. Sex-ratio und Degeneration

Kleine Höhlenbärenschädel spielen auch in der von O. Abel vertretenen Hypothese eine Rolle, daß das Aussterben des Höhlenbären durch Degeneration verursacht worden wäre. Diese Idee entstand aus den Fundumständen in der Drachenhöhle von Mixnitz (ABEL & KYRLE 1931). Aus der Analyse der Kiefer und Schädel durch K. EHRENBERG sowie der Eckzähne durch A. BACHOFEN-ECHT wurde der Schluß gezogen, daß unter den Höhlenbären der oberen Fundeinheit („Chiropterit“) die männlichen weit häufiger waren als die weiblichen Tiere und zwar im Ver-

*) Prof. Dr. Gernot Rabeder, Institut für Paläontologie, Althanstr. 14, A-1090 Wien, Österreich, e-mail: gernot.rabeder@univie.ac.at

hältnis 3:1. Besonders auffallend wäre der Befund, daß besonders die jungen Männchen in viel größerer Zahl in der Höhle gestorben wären als die jungen Weibchen. „Frühe Sterblichkeit der Jungen, starke Überzahl der Männchen, ungünstige Formveränderungen im Gebiß, so scheint es sehr wahrscheinlich, daß die den veränderten Verhältnissen nicht mehr gewachsene Art schließlich rasch erlosch.“ (BACHOFEN-ECHT 1931: 580).

Nach unserem heutigen Kenntnisstand ist die Degenerations-Hypothese nicht zu halten. In keiner seither ergrabenen Höhle wurden übermäßig hohe Häufigkeiten von Pathologien festgestellt und auch das aberrant erscheinende Geschlechtsverhältnis bei den Mixnitzer Bären wurde durch KURTÉN (1976:73) berichtigt: *“The relationship of males to females is about 60 to 40, with a moderate preponderance of males”*

KOBY (1964, in ANDRIST & al.) kam bei der Untersuchung der drei Simmentaler Bärenhöhlen zu dem Schluß, daß die weiblichen gegenüber den männlichen Tieren zahlenmäßig überwiegen. *„Sicher ist die Behauptung, der Höhlenbär sei wegen des Mangels an Weibchen ausgestorben, als eine Fabel zu bezeichnen, welche durch Tatsachen widerlegt wird.“*

1.3. Sex-ratio und durchschnittliche Körpergröße

Die Idee, daß die unterschiedlichen metrischen Mittelwerte verschiedener Höhlenbärenassoziationen auf die stark differierende „Sex-ratio“ zurückzuführen sei, basiert wahrscheinlich auf den entsprechenden Passagen in der Mixnitz-Monographie.

So hat SPAHNI (1954) in einer kurzgefaßten Revision der österreichischen Höhlenbärenfundstellen die „alpine Kleinformen“ EHRENBURG's abgelehnt und sie als weibliche Exemplare einer normal dimensionierten Höhlenbärengruppe erklärt: *„La notion d'une petite race alpine revient à définir d'une manière inexacte les conséquences banales de la différenciation sexuelle”*

Der Ansicht Spahnns folgten ANDRIST et al. (1964) bei der Erklärung der geringen Dimensionen der Höhlenbärenreste aus der Chilchli-Höhle im Vergleich zu den beiden anderen Bärenhöhlen im Simmental (Berner Oberland, Schweiz). Aus der Breiten-Verteilung von 47 Eckzähnen wurde auf ein Geschlechtsverhältnis von 4:1 (Weibchen zu Männchen) geschlossen und folgendermaßen interpretiert: *„Im Chilchli haben also vorwiegend weibliche Tiere ihr Leben gelassen. Hierin liegt wohl auch die Erklärung für die relativ kleinen Knochen und Zähne dieses Fundplatzes. Es braucht also durchaus nicht eine Verzweigung des Höhlenbären gegenüber Schnurenloch und Ranggiloeh vorliegen, wie anfänglich angenommen wurde.“*

Die biologischen Konsequenzen dieser Meinung war den Autoren (ANDRIST et al. aber auch SPAHNI) offensichtlich nicht bewußt. Da sie angenommen hatten, daß die drei Simmentaler Höhlen bzw. die österreichischen Höhlen etwa zur gleichen Zeit von den Bären bewohnt waren, ergäbe sich die folgende Situation: Die Weibchen wären

in die höher gelegenen und kälteren Höhlen zurückgedrängt worden, während die Männchen vorwiegend in den tiefer gelegenen und wärmeren Höhlen überwintert hätten. Eine größere Höhenlage bedeutet auch: kürzere Sommer und längere Winter. Die Weibchen hätten also eine Art „Doppelbelastung“ tragen müssen. Einerseits hätten die in den kälteren Höhlen höheren „Heizkosten“ größere Energieprobleme für den Winterschlaf gebracht, andererseits wäre der Lebenskampf durch die für die Geburt und Versorgung des Nachwuchses notwendigen Reserven noch wesentlich verschärft worden.

Diese biologisch absurd klingende Hypothese (scherzhaft „Pascha-Theorie“ genannt) wurde in jüngster Zeit wieder aufgewärmt. REISINGER & HOHENEGER (1998) untersuchten die metrischen Verhältnisse einiger Extremitätenknochen von drei alpinen Höhlen. Aus den Häufigkeitsverteilungen der sechs Langknochen (Humerus, Radius, Ulna, Femur, Tibia und Fibula) wurde geschlossen, daß das Verhältnis von weiblichen und männlichen Tieren extrem unterschiedlich war. Nach den Autoren schwankt die sex-ratio (weibliche zu männliche Individuen) für die Conturineshöhle (2800 m, Dolomiten) zwischen 2,6 und 6,67, für die Gamssulzenhöhle (1300 m, Totes Gebirge) zwischen 1,67 und 7,0 und für die Herdengelhöhle (878 m, Ybbstaler Alpen) zwischen 0,17 und 1,18.

Die daraus gezogenen Schlußfolgerungen lauten (REISINGER & HOHENEGER 1998:113): *“... a shift in the sex-ratio correlated to altitude can be detected.*

Therefore, the obvious shift to smaller sized specimen living in the high altitudes is only caused by the change of sex ratios in favour of the smaller sized females.”

Die Schwächen dieser Arbeit und damit die Fragwürdigkeit der Aussagen liegen schon in den geringen Materialmenge begründet aber auch in der unkritischen Grundtendenz der Fragestellungen und der Methodik:

- Die Anzahl der untersuchten Elemente ist für die angestrebten Aussagen offensichtlich viel zu klein, sie schwankt von nur neun (Humeri der Gamssulzenhöhle) bis zu 48 Stücken (Tibien der Herdengelhöhle). Eine Ausweitung der Untersuchung auf die viel häufiger überlieferten Metapodien oder auf die Eckzähne, deren geschlechtsspezifischen Unterschiede schon lange bekannt sind, hätte ganz andere Ergebnisse gebracht.

- Für das Material aus der Herdengelhöhle wurde nicht darauf Bedacht genommen, daß die Elemente aus einem mächtigen Schichtpaket stammen, in dem etwa 100.000 Jahre stecken (vgl. DÖPPES & RABEDER 1997: 181–187). In diesem Zeitraum (von den basalen Schichten HD 1–2 bis zu den hangenden Straten HD 5–6) nahmen die Dimensionen d.h. die Mittelwerte der Molarenlängen um durchschnittlich 3,4 % zu. Das Zusammenwerfen altersmäßig so verschiedener Elemente in eine Gruppe kann zu Fehlern führen.

- Widersprüchlich sind die Aussagen in Bezug auf die Gamssulzenhöhle. Obwohl auch für das Gamssulzen-Material behauptet wird, daß eine zahlenmäßige Dominanz der weiblichen Individuen vorliegt, wird der Umstand nicht diskutiert, daß die Dimensionen der in großer Zahl überlieferten Molaren (z.B. mehr als 170 M₁, siehe

RABEDER 1991:79) wesentlich größer waren als aus der nahegelegenen Ramesch-Knochenhöhle, deren hangende Fundschichten (RK1: 31,3 bis 42,4 ka BP) sich zeitlich weit mit den Gamssulzensedimenten (25,4 bis 38,0 ka BP) überlappen.

● Die starke Streuung der Werte für die „sex-ratio“ z.B. bei der Gamssulzenhöhle mit 1,67 für die Humeri, 2,25 für die Radien, 5,33 für die Ulnae, 0,75 für die Femora und 7,0 für die Tibien läßt schon erkennen, daß die Aussagekraft dieser Proportionen in der Frage des Geschlechtsverhältnis äußerst bescheiden ist. Bei der Concurineshöhle streuen die Werte etwas geringer (2,60 – 3,20 – 2,75 – 6,67 – 5,40); eine seriöse Aussage ist aber auch hier nicht möglich. Es kann höchstens die Vermutung ausgesprochen werden, daß die Anzahl der kleineren (vorwiegend weiblichen ?) Exemplare häufiger ist als die der größeren (vorwiegend männlichen ?).

● Schließlich soll aber auch der positive Aspekt dieses Artikels (REISINGER & HOHENEGGER) nicht verschwiegen werden. Die auf so wackeligen Beinen stehende „Pascha-Theorie“ hat immerhin den Autor dazu bewogen, die aus den Grabungen der letzten 30 Jahre gewonnene Daten-

fülle dafür einzusetzen, den Frage der hochalpinen Kleinformen prinzipiell auf den Grund zu gehen.

2. Theoretische Grundlagen

2.1. Prinzipielle Überlegungen

zur Frage der Größe und Variabilität von isolierten Skelettresten, wie sie bei Höhlengrabungen meist geborgen werden, hat KURTÉN (1976) angestellt. Er unterscheidet fünf verschiedene Arten von Variabilität: die **ontogenetische** (bedingt durch das Lebensalter), die **individuelle** (durch genetische Voraussetzungen und Umwelt beeinflusst), die **sexuelle** (metrische und morphologische Unterschiede zwischen den Geschlechtern) sowie die beiden durch die Evolution in Zeit und Raum bedingten Variabilitäten, die **chronologische** und die **biogeographische Variabilität**. Die metrischen Unterschiede zwischen verschiedenen Assoziationen ausschließlich als sexuell bedingt zu betrachten, ist daher schon im Ansatz falsch.

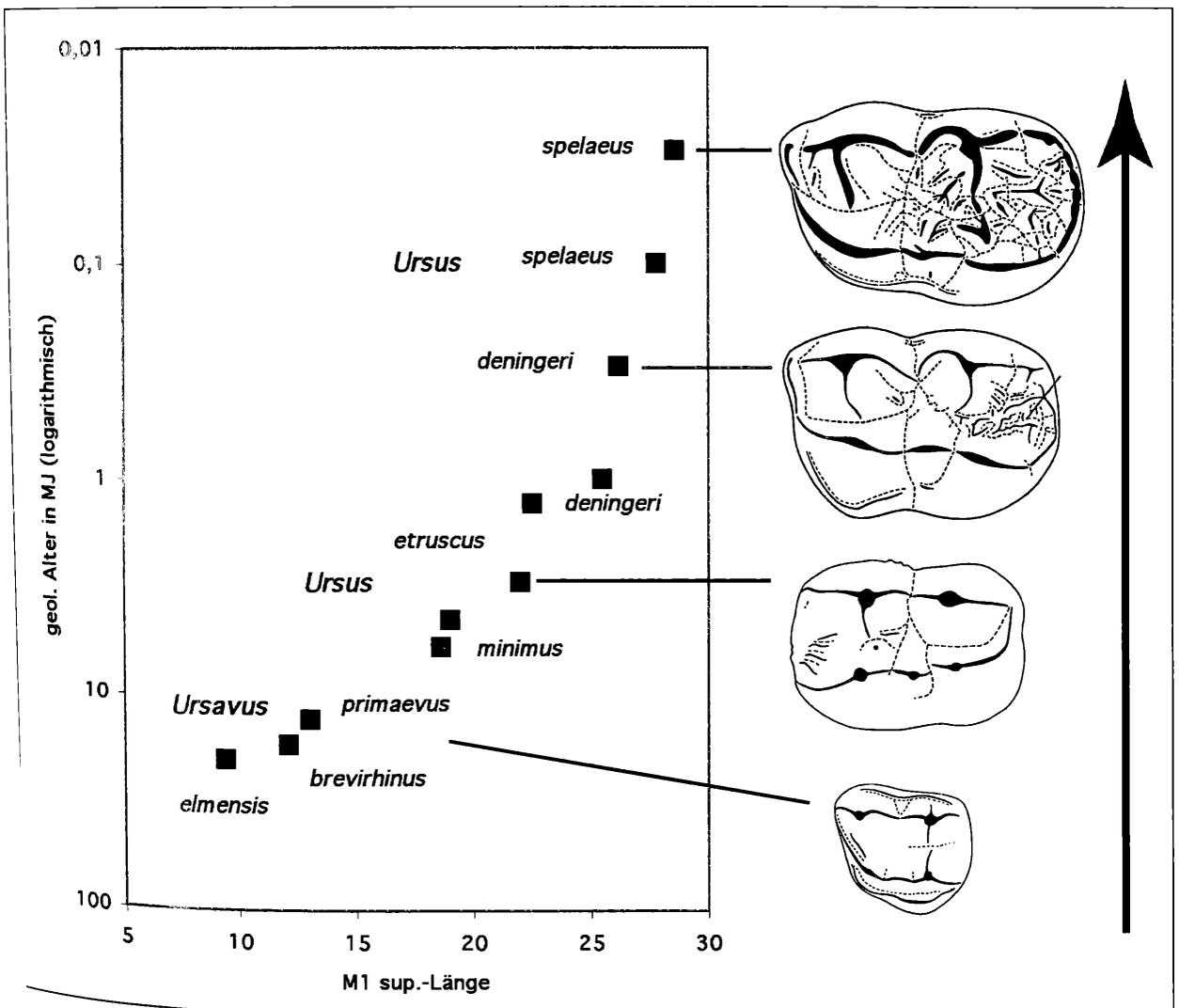


Abbildung 1: Die phylogenetische Zunahme der Dimensionen in der *U. spelaeus*-Gruppe am Beispiel der M1 sup.-Länge (in mm). Die Daten von *Ursavus* und *U. minimus* sind Einzelwerte, die übrigen sind Mittelwerte.

Die im Mittel kleineren Werte einiger hochalpiner Höhlenbärenfaunen können also sowohl geschlechtsbedingt sein, aber auch biogeographisch (damit ist hier die unterschiedliche Höhenlage gemeint) oder chronologisch begründet.

2.2. Deperetismus und Nanismus

Eine allgemeine Größenzunahme im Laufe der Zeit ist bei den meisten Großsäugetieren festzustellen (Deperetsche Regel, Deperetismus), insbesondere auch bei allen Ursiden-Gruppen. Gut belegt ist der Deperetismus (= phylogenetische Größenzunahme) für die Höhlenbärenlinie von den kleinen *Ursavus*-Formen des Miozäns über *Ursus minimus*-*U. boeckhi*-*U. etruscus*-*U. deningeri* zum riesigen *U. spelaeus* des Spätpleistozäns (Abb. 1).

Gegenteilige Tendenzen d.h. die allmähliche Verringerung der Körpermaße ist besonders bei Inselformen festzustellen z.B. die pleistozänen Zwergelofanten und Zwergflußpferde der Mittelmeerinseln (Kreta, Tilos, Malta usw.) oder die Zwergmammuts einiger kalifornischen Inseln. Als Begründung für diese als Nanismus bezeichnete Verkleinerung wird die Anpassung an periodische Nahrungsverknappungen in Trockenzeiten angegeben, weil kleinere Tiere solche Notzeiten leichter überstehen als große. Eine ähnliche Argumentation wird für die hochalpinen Kleinformen angewendet. Klimatisch ungünstige Zeiten mit verkürzten Sommern und langen schneereichen Wintern konnten kleine Tiere vermutlich besser überleben als große. Diese schon von Ehrenberg und Zapfe (in Vorträgen und Diskussionen) vertretene Hypothese erhielt in jüngster Zeit eine höhere Wahrscheinlichkeit; bei Detailstudien am Material der Ramesch-Knochenhöhle hat sich gezeigt, daß die metrischen Mittelwerte in den tieferen Schichten (250–100 cm unter Null) der Höhle zunächst vom Liegenden zum Hangenden zunehmen; in den obersten Partien (100–0 cm unter Null) kommt es jedoch zu einer mäßigen Abnahme der metrischen Werte und zu einem dramatischen Einbruch der morphologischen Indices (RABEDER 1999). Die herannahende Würm-Hauptvereisung machte sich wahrscheinlich ab 35.000 Jahre v.h. bemerkbar, die Bären wurden kleiner, letztlich starben sie aber hier bei rund 30.000 Jahre aus.

Die Größe der hochalpinen Bären wird somit auch chronologisch bedingt: die kleinsten alpinen Höhlenbären sind aus dem Mittelpleistozän der Repolusthöhle beschrieben worden, die jedoch noch zu *U. deningeri* gehören. Hier liegt aber keine hochalpine Form vor, weil diese Höhle mit einer Meereshöhe von 525 m den Mittelgebirgshöhlen zuzurechnen ist. Wenn man davon ausgeht, daß die Hochalpen nur während der wärmeren Phasen des Mittel- und Jungpleistozäns von den Höhlenbären bewohnt werden konnten, standen die Ausgangspopulationen, von denen die hochalpinen „Auswanderer“ abstammen, auf unterschiedlichem Evolutionsniveau.

Die Metrik der Hochgebirgsfaunen war also von den Werten der Ausgangspopulation abhängig, andererseits aber auch von der Intensität und Länge der hochalpinen Nanismen.

2.3. Lückenhaftigkeit der Überlieferung (Funddefizit)

Wie schon in der Einleitung angedeutet spielt die Anzahl der ganz, teilweise oder gar nicht überlieferten Skelettelemente eine Rolle bei der Berechnung von Mittelwerten und der sex-ratio.

Diese Lückenhaftigkeit (Funddefizit) ist wohl schon jedem Bearbeiter fossiler Höhlenfaunen aufgefallen. Kleine Knochen, aber vor allem isolierte Zähne sind in den meisten Faunenbeständen wesentlich häufiger vertreten als große Elemente wie Schädel, Kiefer und Langknochen. Wenn wir davon ausgehen, daß die Anhäufung der Höhlenbärenknochen auf die Überwinterungsgewohnheiten dieser Tiere zurückgehen d.h. daß sie in den Höhlen verendet sind, ist zu erwarten, daß alle Skelettelemente in annähernd gleicher Zahl überliefert werden und bei der Anwendung moderner Grabungsmethoden in das Fundinventar gelangen.

Das ursprüngliche Zahlenverhältnis der paarigen und unpaarigen Elemente sowie des nur beim Männchen vorhandenen Baculums von 4:2:1 kann durch mehrere Faktoren bzw. Prozesse gestört werden:

A. Durch Störungen vor der Einbettung

2.3.1. Durch Raubtierverbiß

Im Fundmaterial vieler Bärenhöhlen finden wir Bißspuren besonders an Langknochen und Kiefern, die auf die Tätigkeit von Raubtieren hindeuten. Meist wird der Wolf als Verursacher genannt, aber es kommen auch Vielfraß und Höhlenlöwe in Betracht – und natürlich auch der Höhlenbär selbst. Durch das Aufbeißen werden vor allem größere Knochen zerstört; auch an eine Verschleppung in andere Höhlenteile oder ins Freie ist zu denken.

2.3.2. Nutzung der Knochen durch den paläolithischen Menschen

In wenigen Hochgebirgshöhlen wie z.B. in der PotoĚka zijalka hat der paläolithische Mensch die Knochen der Höhlenbären zur Herstellung von Knochengewerten insbesondere von sogenannten Knochen spitzen verwendet. Die dafür vorgenommene Selektion könnte das Zahlenverhältnis zwischen den Elementen beeinträchtigen.

B. Durch Störungen nach der Einbettung

2.3.3. Durch Korrosion

Schon bei der Bergung der Großobjekte fällt aber auf, daß viele Langknochen und Schädel nur in stark zerbrochenen oder korrodiertem Zustand vorliegen, viele Knochenstücke sind so stark angegriffen, daß sie einem bestimmten Element nicht zugeordnet werden können. Der Anteil zerbrochener und unbestimmbarer Stücke schwankt jedoch zwischen den verschiedenen Bärenhöhlen beträchtlich z.T. aber auch zwischen den Fundschichten in einer Höhle. Als Ursache für die Korrosion

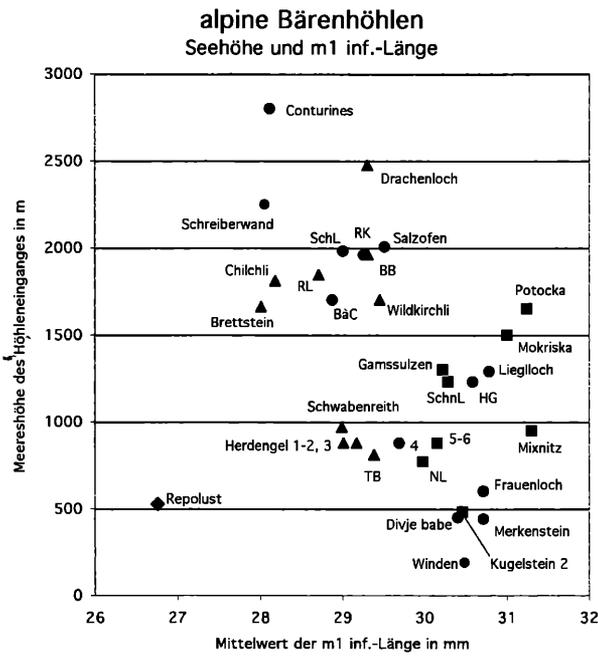


Abbildung 3: Vergleich der Dimensionen der Höhlenbären am Beispiel der m1 inf.-Länge. ◆ – Mittelpleistozän, ▲ – Frühwürm und Riß-Würm, ● – Mittelwürm, ■ – Spätwürm.

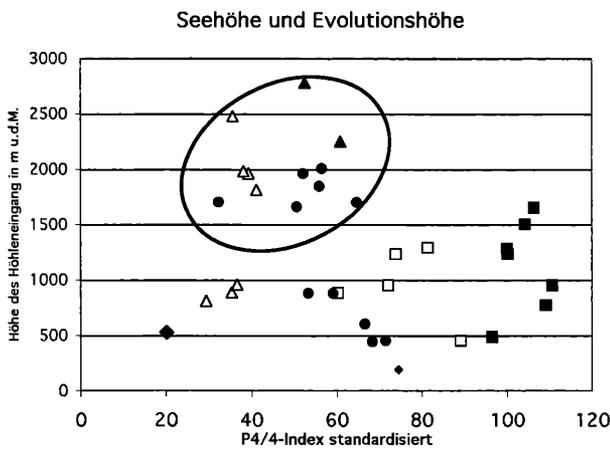


Abbildung 4: Vergleich der Evolutionsniveaus der Höhlenbären am Beispiel des P4/4-Index mit der Höhenlage der alpinen Fundstellen. Legende wie in Abb. 3, zusätzlich: △ – Frühwürm und Riß-Würm, □ – Mittel- bis Spätwürm.

birgslagen (unter 1500 m) sind vor allem die Bärenfaunen der Lunzer Höhlen (Herdengel- und Schwabenreith-Höhle (878 bzw. 959 m) hervorzuheben, weil hier große Mengen von stratigraphisch und chronologisch fixierten Fossilresten vorliegen. Die Bärenreste stammen aus dem Früh- und dem Mittelwürm. Ebenfalls dem Mittelwürm zuzurechnen sind die Bären der Hartelsgrabenhöhle (1230 m) und des Frauenlochs (600 m) in der Steiermark sowie der Merkensteinhöhle (441 m) in Niederösterreich., Die Gamssulzenhöhle (1300 m) im Toten Gebirge nimmt bei dieser Fragestellung eine zentrale Stellung ein, weil ein sehr großes Zahnmaterial einer großwüchsigen Bärenform vorliegt, die im späteren Mittelwürm und im Spätwürm auch mehrere andere alpine Höhlen bewohnt hat: das Liegloch (1290 m) im Toten Gebirge, das Nixloch

(770 m) in den oberösterreichischen Voralpen, die Kugelsteinhöhle 2 (auch „Tropfsteinhöhle“ genannt, Grazer Bergland), die Potočka zijalka und die Mokriška jama in den slowenischen Alpen. Dieser große Spätwürm-Bär ist auch in den hangenden Partien (Schichten 2+3) der Divje babe (ebenfalls in Slowenien) nachweisbar sowie im Schnurenloch (1230 m) in der Westschweiz.

3.2. Vergleich der Körpergröße

Die Idee der „hochalpinen Kleinform“ beruht auf niedrigen Mittel- und Extrem-Werten sowie auf einigen auffällig kleinen Schädeln aus der Schreiberwandhöhle und der Salzofenhöhle.

Einen ersten Überblick gibt der Vergleich der Längen-Mittelwerte des ersten Molaren, die von 30 Fundkomplexen aus 27 alpinen Bärenhöhlen vorliegen (siehe Tab. 1). Aufschlußreicher ist die Gegenüberstellung von Häufigkeitsverteilungen, die uns auch die Unterschiede der Minimal- und Maximal-Werte deutlich macht – vorausgesetzt die Anzahl der vorliegenden Daten ist ausreichend.

3.2.1. Vergleich der Mittelwerte in Bezug auf die Höhenlage der Höhlen.

Auf dem Streudiagramm (Abb. 3) werden die Mittelwerte des 1. Unterkiefer-Molaren gegen die Höhenlage der Höhleneingänge in Beziehung gesetzt. Eine Gruppe von zwölf Faunen ist deutlich abgesetzt von den Faunen der mittleren Lagen. Die Bezeichnung „hochalpine Kleinform“ ist nur insofern berechtigt, als sie sich durch die geringeren Dimensionen und der Höhenlage von den anderen unterscheidet. Das geologische Alter ist aber sehr unterschiedlich, das ergibt sich nicht nur aus einigen absoluten Altersangaben (Ramesch, Salzofen, Conturines, Balme à Collomb) sondern aus dem Evolutionsniveau (siehe Tab. 1) der Prämolaren (P4/4-Index). Aus dem Diagramm geht auch hervor, daß auch großwüchsige Höhlenbärenpopulationen höher gelegene Höhlen besiedelt haben, allerdings erst im Spätglazial (ca. 35.000 bis 25.000 Jahre vor heute) und nur bis in eine Höhe von 1700 Metern. Wesentlich kleiner als ihre zeitgleichen Talbewohner waren die Höhlenbären des Hochgebirges im Riß-Würm-Interglazial, in den Frühwürm-Warmzeiten und im Mittelwürm. Sie müssen von durchschnittlich größeren Höhlenbären-Gruppen abstammen und haben sich im Hochgebirge im Laufe der Zeit nicht nur nicht vergrößert sondern sogar verkleinert.

Aus dem Diagramm (Abb. 4) geht hervor, daß die hochalpinen Höhlenbärenfaunen nach dem Evolutionsniveau der P4 in zwei Gruppen zerfallen. Eine Gruppe mit P4/4-Werten unter 45 ist altersmäßig dem Riß-Würm und/oder den ersten Frühwürm-Warmzeiten zuzuordnen: Drachenloch bei Vättis, Schottloch, Brieglersberg, Chilchli-Höhle und Wildkirchli; die zweite hauptsächlich dem Mittelwürm zugehörige Faunen haben P4/4-Werte zwischen 45 und 65: Conturines (mit Frühwürm-Anteilen), Schreiberwand (mit Frühwürm-Anteilen), Ramesch, Salzofen, Brettstein, Rangiloch und Balme à Collomb. Al-

Fundstelle	Karten- Nummer	Faunen- symbol	m1-Lge. in mm	Seehöhe in m	P4/4- Standard	geologisches Alter
Balme á Collombe	1	B áC	28,87	1700	64,63	Mittelwürm
Brettstein	12	BS	28,01	1660	50,64	Frühwürm
Brieglersberg	13	BB	29,31	1960	39,33	Frühwürm
Chilchli	3	Chil	28,18	1810	41,17	Frühwürm
Conturines	7	Cu	28,11	2800	52,56	Mittelwürm
Divje babe gesamt	19	Db	30,40	450	52,56	Mittelwürm
Drachenloch	5	DL	29,30	2475	35,60	Frühwürm
Frauenloch	27	FL	30,71	600	66,58	Mittelwürm
Gamssulzenhöhle	16	GS	30,22	1300	100,00	Spä twürm
Hartelsgraben	18	HG	30,58	1230	73,95	Mittelwürm
Herdengelhöhle 200– 300	23	HD 5-6	30,15	878	60,31	Spä twürm
Herdengelhöhle 300– 330	23	HD 4	29,69	878	59,11	Mittelwürm
Herdengelhöhle 330– 360	23	HD 3	29,17	878	53,28	Frühwürm
Herdengelhöhle 420– 380	23	HD 1-2	29,01	878	35,35	Frühwürm
Kugelstein 2	24	KSt 2	30,48	482	96,35	Spä twürm
Lieglloch	14	LL	30,78	1290	81,43	Spä twürm
Merkenstein	28	MS	30,71	441	68,37	Mittelwürm
Mixnitz, gesamt	26	Mix	31,30	949	72,14	Mittelwürm
Mixnitz-Jagdstation	26	MixJ	31,33	949	110,72	Spä twürm
Mokriška jama	20	Mj	31,00	1500	104,27	Spä twürm
Nixloch	17	NL	29,98	770	109,24	Spä twürm
Potoč ka zijalka	21	PZ	31,24	1650	106,45	Spä twürm
Ramesch	15	RK	29,26	1960	52,14	Mittelwürm
Ranggiloeh	2	Rg	28,71	1845	55,89	Frühwürm
Repolusthöhle	25	Rep	26,76	525	20,24	M-Pleistozä n
Salzofen	11	SO	29,51	2005	56,54	Mittelwürm
Schnurenloch	4	SrL	30,29	1230	100,21	Spä twürm
Schottloch	10	SchL	29,00	1980	38,16	Mittelwürm
Schreiberwand	9	Srl	28,05	2250	60,85	Frühwürm
Schwabenreithhöhle	22	SW	28,99	970	56,54	Frühwürm
Torrener Bä renhöhle	8	TB	29,38	810	37,18	Frühwürm
Wildkirchli	6	WK	29,45	1700	32,22	Frühwürm
Winden	29	Wi	30,48	190	74,52	Mittelwürm

Tabelle 1: Basisdaten von 33 alpinen Höhlenbärenfaunen, (Daten von der Balme á Collomb nach ARGANT, 1995; von den übrigen nach DÖPPES & RABEDER 1997, RABEDER 1999 und original.)

dritte alpine Gruppe sind die Spätwürm-Bären zu bezeichnen, sie haben aber nur mehr Höhlen bis in eine Höhe von 1700 m bewohnt: Gamssulzenhöhle, Potočka zijalka, Mokriška jama, Schnurenloch.

3.2.2. Vergleich von Verteilungen

Noch deutlicher als an den Mittelwerten lassen sich die Größenunterschiede an den Größenverteilungen erkennen, insbesondere wenn ausreichenden Mengen von vergleichbaren Elementen vorliegen wie von den vier Höhlen, die am Diagramm (Abb. 5) verglichen werden. Je eine Hochgebirgs-Höhle, deren Bärenreste zur „hochal-

pinen Kleinform“ gestellt wurden, ist mit der „Normalform“ aus einer mittleren Gebirgslage verglichen worden.

Nicht nur die Mittelwerte sondern die ganze Verteilungskurve mit den Extremwerten ist bei der Hochalpenform nach links verschoben; diese Größenunterschiede sind nicht auf das unterschiedliche geologische Alter zurückzuführen, weil sich beide Paare nach den absoluten Daten zeitlich weit überschneiden.

Aus den Punkten 1.1. und 1.2. ist die erste Frage diese Untersuchung zu beantworten: die hochalpinen Höhlenbären hatten tatsächlich kleinere Dimensionen als ihre Verwandten in den tiefer gelegenen Höhlen.

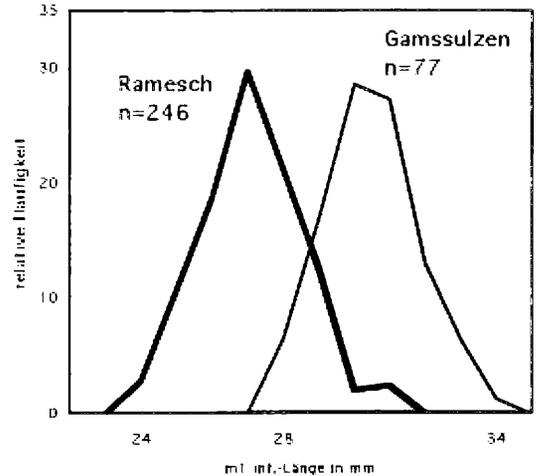
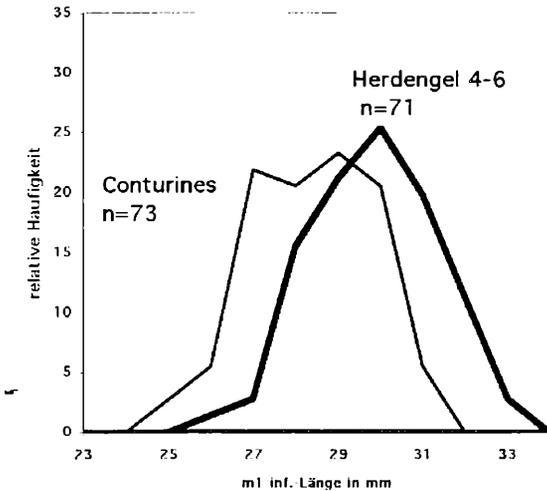


Abbildung 5: Vergleich der Längen-Verteilungen des m1 inf. von je einer hochalpinen Höhlenbärenfauna und einer Fauna in Mittelgebirgslage.

3.3. Geschlechtsverhältnisse

Damit ist aber noch nicht die Frage beantwortet, ob diese Kleinheit durch die Dominanz der Weibchen verursacht wird. Die eklatanten Unterschiede in den „sex-ratios“, wie sie nach den Langknochen berechnet wurden, müßten sich auch bei der Häufigkeit der überlieferten Penisknochen und in den Verteilungsmustern aller Skelettelemente vor allem aber der Eckzähne zeigen – mit Ausnahme der Backenzähne, wie schon KURTÉN 1976: 70-71 feststellte: „Almost all skeletal dimensions will show a bimodal frequency curve of the same type as the canines (the cheek teeth are an exception)“ Tatsächlich bilden die Längenwerte der Molaren bei ausreichenden Stückzahlen keine bimodale Verteilung sondern eine fast ideale Gaußkurve (siehe dazu Abb. 6).

3.3.1. Penisknochen (Bacula)

Das einzige Skelettelement, nach dem das Geschlecht eindeutig bestimmt werden kann, ist das Baculum (auch Penisknochen genannt). Es handelt sich um einen beim adulten Tier etwa 25 bis 30 cm langen stabförmigen Knochen, der so charakteristisch geformt ist, daß auch Bruchstücke meist ohne Schwierigkeit determinierbar sind. Da das Baculum ausschließlich nur bei Männchen auftritt (das weibliche Pendant, das winzige Os clitoris, ist fossil kaum nachzuweisen), kann man versuchen, aus der Zahl der überlieferten Bacula auf den männlichen Anteil der Assoziation zu schließen, wenn man zum Vergleich ein ähnlich geformtes Element heranzieht. Von der Konsistenz und Form ist für die Fibula ein ähnliches Überlieferungspotential anzunehmen wie für den Penisknochen d.h. es besteht für beide etwa die gleiche Chance, daß sie ganz oder fragmentiert geborgen werden. Das gilt allerdings nur für eine moderne Grabung, bei der nicht nur die großen und ganzen, sondern auch alle Fragmente durch Schlämmen oder genaues Aussuchen in das Fundinventar gelangen. Aus fünf derartig gegrabenen Höhlen liegen

folgende Stückzahlen vor (Tab. 2). Weil die Fibula nach der Wahrscheinlichkeit vier mal häufiger vorkommen müßte als das Baculum, kann das Verhältnis der weiblichen zu den männlichen Tieren geschätzt werden. Natürlich kann der errechnete Wert nicht wirklich als „sex-ratio“ Gültigkeit haben. Zu viele Unsicherheiten stecken im überlieferten Fundgut; als grobe Abschätzung der Geschlechtsverhältnisse müßte er aber seriöser sein als die Längenverteilungen weniger Langknochen ohne Prüfung des Überlieferungspotentials. Die Berechnung dieser „sex-ratio“ (r) d.h. das Verhältnis der Anzahl weiblicher zu männlicher Tiere erfolgt nach der einfachen Formel

$$r = \frac{f/2 - b}{b}$$

mit f und b als Anzahl der Fibulae und der Bacula. Aus der Tabelle 2 ergibt sich zumindest die Vermutung, daß

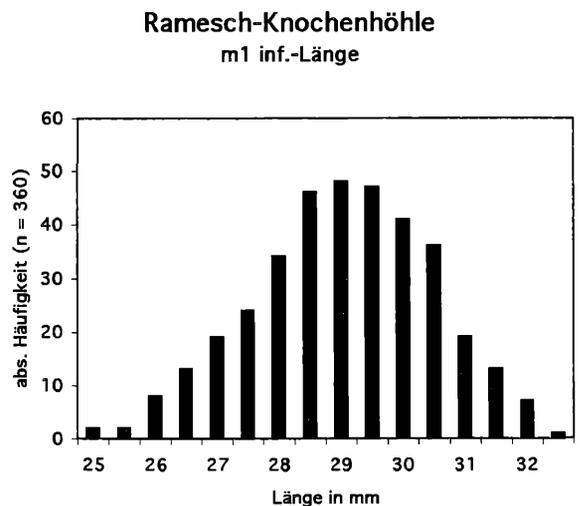


Abbildung 6: Häufigkeitsverteilung von 360 m1 inf. aus der Ramesch-Knochenhöhle nach ihrer Länge.

Fundstelle	Seehöhe	Fibulae			Bacula			pseudo-sex-ratio
		ganz	Frag.*	Summe	ganz	Frag.*	Summe	
Conturineshöhle	2800m	4	6	10	3	0	3	0,67
Ramesch Knochenhöhle	1960m	2	47	49	7	13	20	0,23
Gamssulzenhöhle	1300m	13	19	32	1	3	4	3,00
Schwabenreithhöhle	960m	16	76	92	4	11	15	2,07
Herdengelhöhle	880m	11	86	97	2	10	12	3,04

Tabelle 2: Stückzahl der überlieferten Penisknochen und Fibulae aus fünf alpinen Bärenhöhlen, *) Fragmente, an denen das distale Gelenk erhalten ist (Fibula) oder die proximale Basis (Baculum).

die Männchen im Fundgut der beiden hochalpinen Höhlen nicht seltener vertreten sind als die Weibchen. Das steht im vollen Kontrast zu den nach den Langknochen ermittelten „sex-ratio“-Werten.

3.3.2. Größenverteilungen der Canini

Nach dem Baculum sind es vor allem die Eckzähne, die einen Sexualdimorphismus erkennen lassen. BACHOFEN-ECHT (1931), RODE (1935), KOPY (1949) und KURTÉN (1976) kamen durch die Vergleiche mit rezenten Bären einhellig zur Meinung, daß sich auch die Höhlenbären in der Metrik der Canini sexuell differenzieren, in dem sich bei den Größenverteilungen (besonders bei der Breite der Krone) zwei Häufigkeitsmaxima mit wenigen indifferenten Stücken ergeben. Die Gruppe mit den größeren Dimensionen wird den Männchen zugeordnet, die kleinere den Weibchen.

Diese Vermutungen wurde vor kurzem in einer Diplomarbeit am Institut für Paläontologie der Universität Wien an stratigraphisch gesicherten Materialien erhärtet (OSWALD, 1999). Untersucht wurden die Eckzähne aus fünf alpinen Höhlen: Repolusthöhle (*U. deningeri deningeroides*), Schwabenreith-Höhle, Ramesch-Knochenhöhle, Herdengelhöhle und Gamssulzenhöhle. Alle fünf Eckzahn-Materialien ließen sich nach der größten Breite der

Krone sowie der Länge der Kronenbasis in zwei gut von einander getrennten Gruppen zerlegen; eine bessere Trennung war mit dem Produkt „Länge mal Breite“ zu erzielen. An den Verteilungsmustern hat sich auch ergeben, daß sich die Oberkiefer-Eckzähne metrisch genauso verhalten wie die Mandibular-Canini, weshalb sie zusammen behandelt werden können. Oswald fand für die Repolusthöhle und die Herdengelhöhle ein Überwiegen der männlichen Exemplare (sex-ratio: 0,79 bzw. 0,75), für die Gamssulzenhöhle und die Schwabenreith-Höhle eine Dominanz der Weibchen (ratio: 2,70 bzw. 1,67), während das Geschlechtsverhältnis für die Ramesch-Höhle ausgeglichen erscheint (sex-ratio: 1,08) (siehe Abb. 7). Für die Conturineshöhle wurden die Eckzahn-Daten durch Martina Pacher (Inst. Paläont. Univ. Wien) erhoben. Im Streudiagramm zerfallen die Werte von 54 Eckzähnen in zwei Gruppen, die sich nicht nur in der Größe sondern auch im Korrelationsfaktor unterscheiden, der bei der größeren Gruppe wesentlich kleiner ist als bei der kleineren; die errechnete sex-ratio liegt bei 1, das Verhältnis von weiblichen zu männlichen Tieren war also ausgeglichen. Das wird durch die Verteilung der I3 sup.-Breite bestätigt (siehe Abb. 8). Ausgeglichen war auch das Geschlechtsverhältnis in der Ramesch-Knochenhöhle, während im Material der Schwabenreith-Höhle (Frühwürm) und der Gamssulzen-

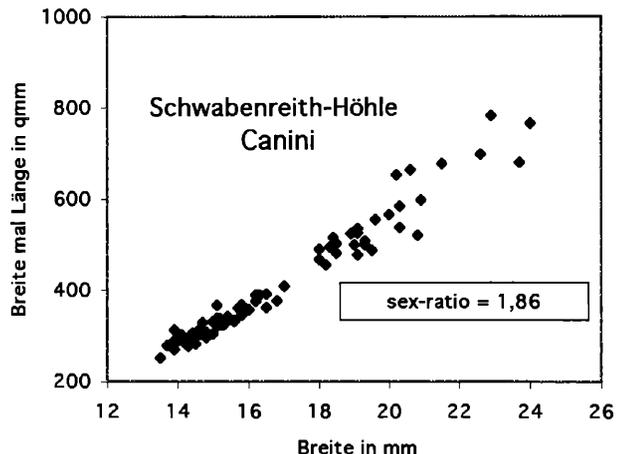
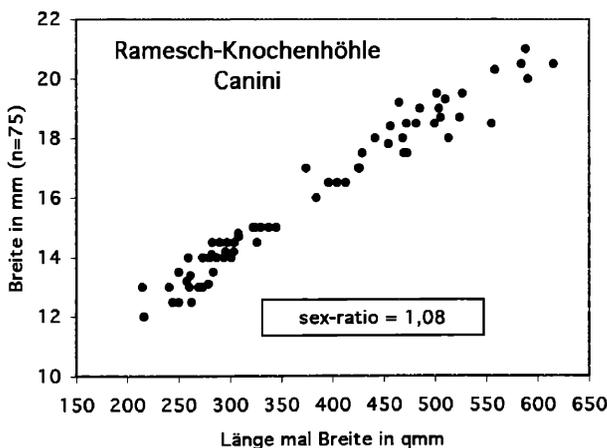


Abbildung 7: Verteilung der Eckzahn-Daten (Breite, Länge mal Breite) in verschiedenen Versionen von drei alpinen Höhlen. Die daraus berechnete sex-ratio (weibliche : männliche Stücke) ergibt für die Ramesch-Höhle ein ausgeglichenes Verhältnis, für die Schwabenreith-Höhle ein mäßiges Überwiegen der Männchen, und für die Gamssulzenhöhle eine starke Dominanz der weiblichen Tiere.

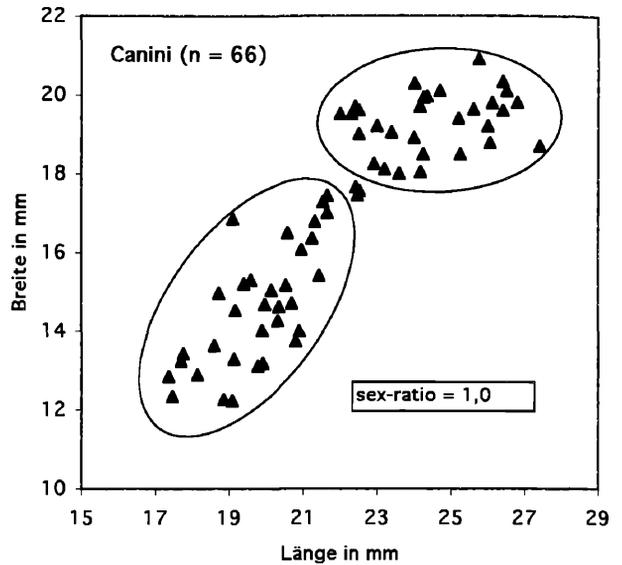
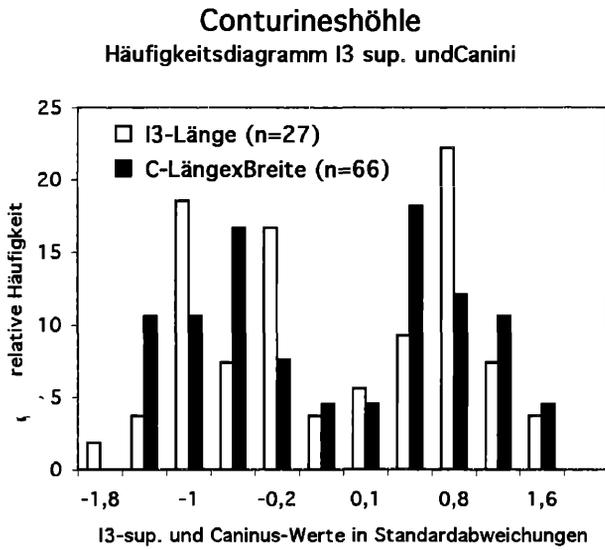


Abbildung 8: Im Streudiagramm weisen die Verteilungen der kleineren (weiblichen) und der größeren (männlichen) Eckzähne auf ein ausgeglichenes Geschlechtsverhältnis, was im linken Balkendiagramm durch den Vergleich mit den I3 sup. bestätigt wird.

höhle (Spätwürm) die weiblichen Stücke weit überwiegen (siehe Abb. 7).

Ganz anders ist das Verteilungsmuster bei den Eckzähnen aus der Herdengelhöhle. Im Streudiagramm zerfällt der Punktehaufen in drei Gruppen. Insgesamt überwiegen die Männchen (wenn die mittlere Gruppe als männlich angesehen wird).

Die Dominanz der männlichen Canini begründet sich auf das asymmetrische Verhältnis in den jüngeren Schichten: hier überwiegen die Männchen deutlich, während in den älteren Schichten eine geringe weibliche Dominanz festzustellen ist. Leider ist gerade bei dieser interessanten Verteilung die Anzahl der meßbaren Eckzähne relativ gering (siehe Abb. 9).

3.3.3. Größenverteilungen der I3 sup.

Der dritte Oberkiefer-Incisiv occludiert mit dem Unterkiefer-Eckzahn, daher scheint es nicht verwunderlich, daß der I3 sup. einer starken Sexualdifferenzierung unterliegt. Besonders auffällig ist die wesentlich größere Gesamthöhe dieses Zahnes bei den Männchen. Die Verteilung der I3-Dimensionen liefert uns eine gute Kontrolle der Caninus-Werte. Am Beispiel Conturineshöhle ist die Übereinstimmung auffällig hoch (siehe Abb. 8). Die sexuelle Ausgewogenheit dieser Assoziation wird bestätigt. Ähnliches gilt für die Ramesch-Knochenhöhle (Abb. 10). Bei den 3. Oberkieferschneidezähnen liefern die Werte aus dem Produkt „Breite mal Gesamthöhe“ das beste Ver-

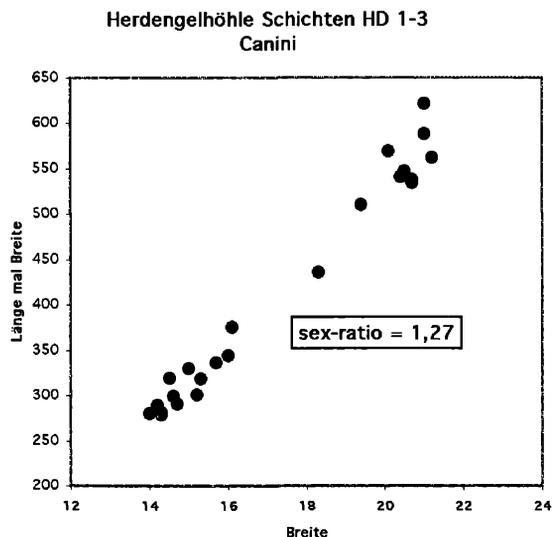
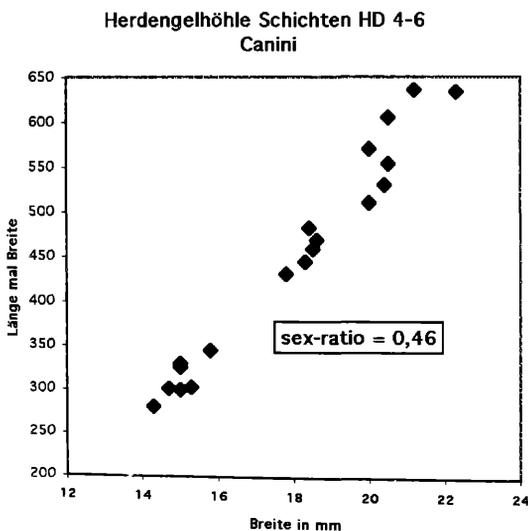


Abbildung 9: Unterschiedliche sex-ratio bei den Eckzähnen aus der Herdengelhöhle. Während in den liegenden Schichten die Weibchen knapp überwiegen, kam es in der Bildungszeit der hängenden Partien zu einer Dominanz der Männchen.

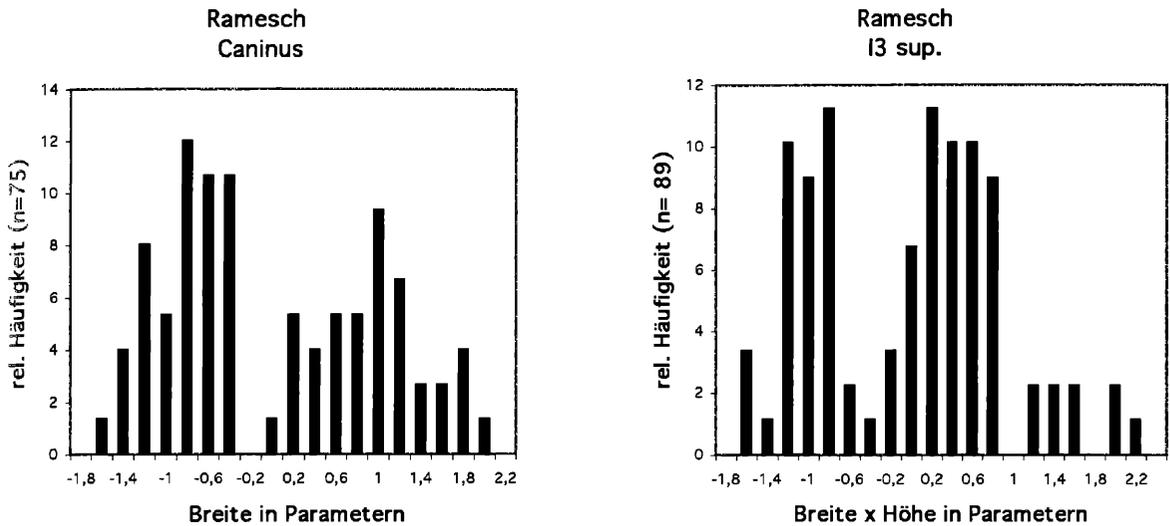


Abbildung 10: Vergleich der Verteilungsmuster der Canini und des I3 sup. aus der Ramesch-Knochenhöhle. Beachte die bei beiden Maßen übereinstimmende sex-ratio!

teilungsmuster für eine sexuelle Differenzierung. Das Verteilungsmuster spricht eher für eine Dominanz der männlichen I3, keinesfalls aber für eine Dominanz der Weibchen.

3.3.4. Größenverteilungen der Langknochen.

Wenn die kleineren Mittelwerte von Meßwerten der hochalpinen Bären durch die Dominanz der weiblichen Tiere verursacht worden wäre, müßten die Häufigkeitsverteilungen aller Dimensionen diese Asymmetrie widerspiegeln. Andererseits kann die ungleiche Verteilung auch dadurch begründet sein, daß die größeren (männlichen) Elemente ein geringeres Überlieferungspotential haben als kleinere d.h. sie sind weniger oft zur Gänze erhalten. Ein Vergleich der Ulnae aus der Gamssulzenhöhle macht dies deutlich. REISINGER (1995) untersuchte nur die gan-

zen Ulnae und fand bei den 21 Exemplaren eine sehr un-symmetrische Verteilung: 17 Stücke wurden als weiblich und nur vier als männlich angesehen. Auf diese Werte bezogen wurde später von REISINGER & HOHENEGGER (1999) eine „sex-ratio“ von 6,49 bzw. 5,33 errechnet. Zieht man für diese Frage aber ein anderes Maß heran, das auch an den vielen Fragmenten genommen werden kann, ergibt sich ein wesentlich anderes Bild. Das Maß „anterio-posteriore Tiefe am distalen Gelenk“ konnte an fast doppelt so vielen Exemplaren ermittelt werden. Auch bei dieser Verteilung ergaben sich zwei Größenklassen, die eventuell als weiblich und männlich angesehen werden können. Die daraus errechnete „sex-ratio“ ergibt einen Wert von 2,64; das stimmt mit den aus den Breiten-Längen-Verhältnissen der Eckzähne gewonnenen Ergebnissen wesentlich besser überein (vgl. Abb. 11). Damit

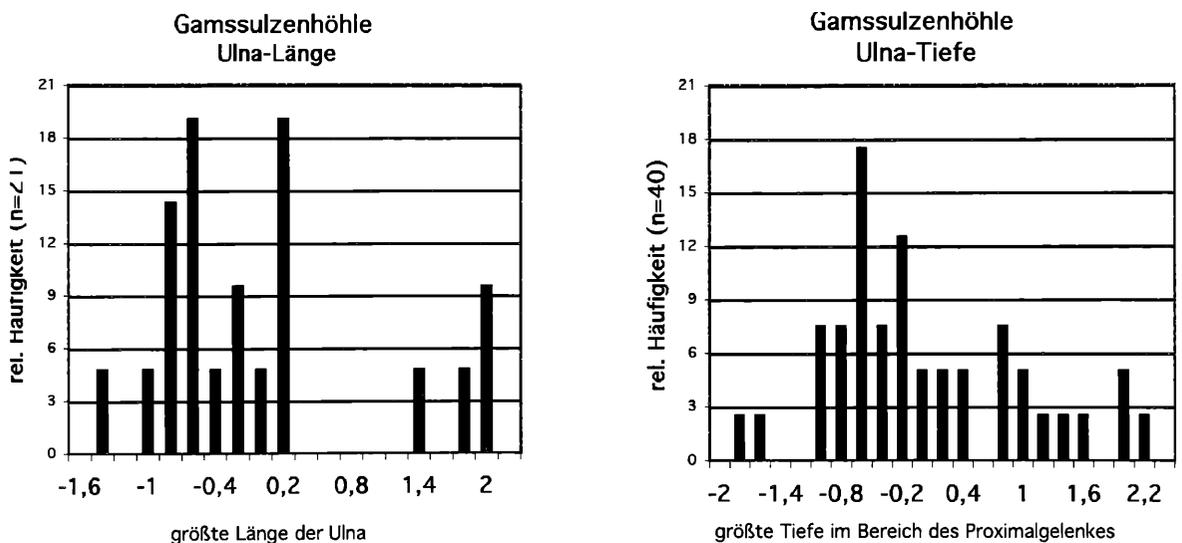


Abbildung 11: Vergleich der Verteilungen (in Standardabweichungen) zweier Ulna-Maße am Material der Gamssulzenhöhle. Während links die Häufigkeit der Ulna-Länge eine ungemein große Dominanz der weiblichen Individuen vortäuscht, relativiert sich dieses Mißverhältnis bei einem anderen Ulna-Maß, das wesentlich höhere Stückzahlen erfaßt.

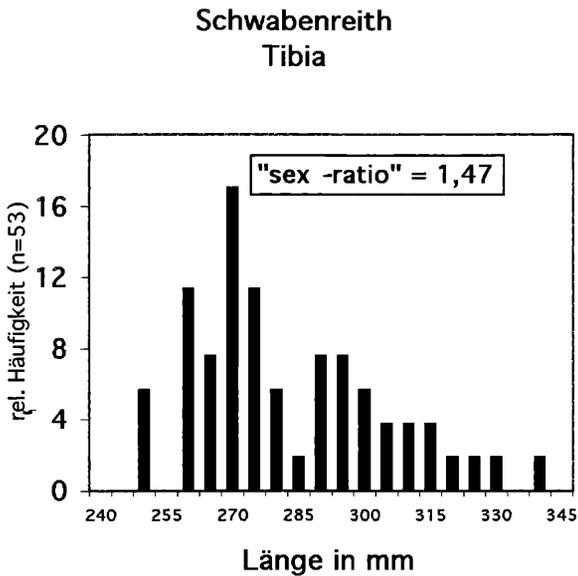


Abbildung 12: Vergleich der nach den Tibia-Dimensionen berechneten „sex-ratio“ mit den nach den Eckzahndaten ermittelten Geschlechtsverhältnis.

wird klar, daß schwerwiegende Fehler in der Berechnung des Geschlechtsverhältnisses darin liegen können, daß nur ausgewählte Stücke, nämlich die vollständig erhaltenen berücksichtigt werden.

Das Verteilungsmuster der Ulna-Länge weist Lücken im „männlichen Bereich“ auf, die am Muster der „Ulna-Tiefe“ zumindest teilweise geschlossen erscheinen. Bei Höhlenfaunen mit viel vollständigerer Erhaltung wie zum Beispiel bei der Schwabenreith-Höhle ist eine solches Funddefizit nicht zu erwarten. Tatsächlich ist das Verteilungsmuster geschlossen und der aus der Längenverteilung zum Beispiel der Tibia (die Meßwerte wurden von Monika Froemel ermittelt) errechnete Wert für die sex-ratio stimmt im wesentlichen mit dem aus den Eckzähnen ermittelten Wert überein (vgl. Abb. 12).

3.3.5. Größenverteilungen der Metapodien

Verteilungsmuster der Metapodien-Längen (nach WITHALM, im Druck). Die Lückenhaftigkeit der Überlieferung im Gamssulzen-Material setzt sich bei den Verteilungsmustern der Metapodien fort z.B. der Metacarpalia 3 und der Metatarsalia 1 (siehe Abb. 13).

Beim Metacarpale 3 ist das Verteilungsfeld zweigeteilt. Würde man die kleine Gruppe mit den größeren Längen den Männchen zuordnen, käme eine beachtliche Dominanz der Weibchen heraus. Bei den Metatarsalia 4 suggeriert uns das Verteilungsmuster eine zahlenmäßige Überlegenheit der männlichen Tiere. Damit wird klar, daß sich die Metapodien auch bei Stückzahlen um fünfzig kaum für die Berechnung der sex-ratio eignen.

3.3.6. Verteilungsmuster der Molaren-Längen

Die Dimensionen der Molaren lassen keine sexuelle Differenzierung zu, darauf hat KURTÉN (1976) ausdrücklich

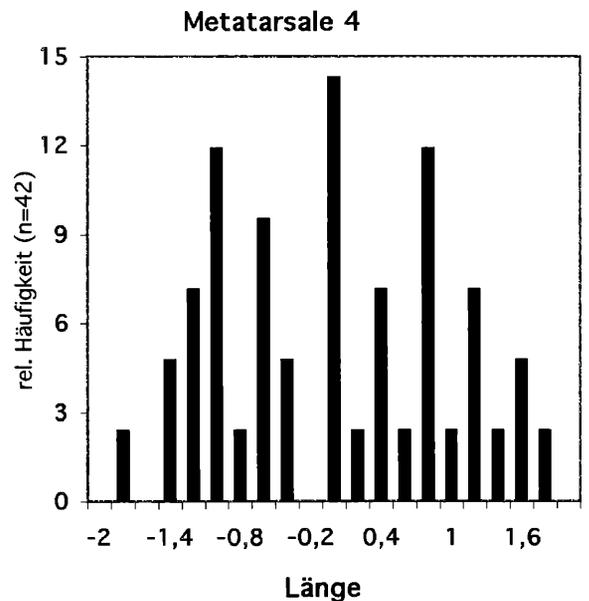
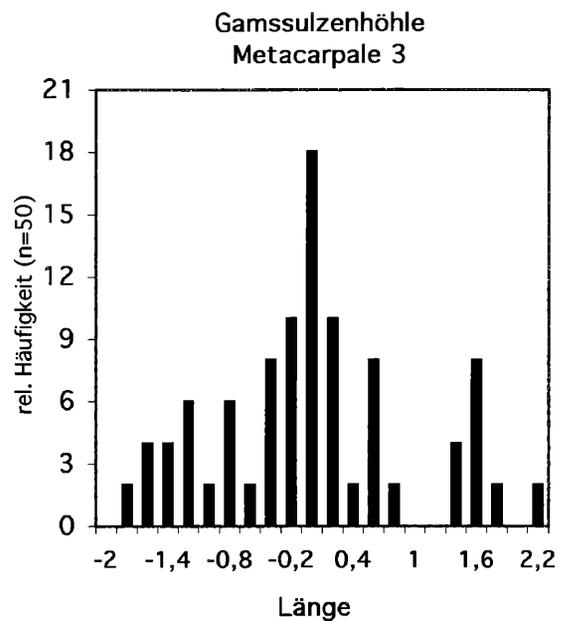


Abbildung 13: Vergleich der Längen-Verteilungen der Metacarpalia 3 und der Metatarsalia 4 aus der Gamssulzenhöhle.

hingewiesen. Diese Erkenntnis kann durch das Verteilungsmuster der Länge von 360 (!) m1 inf. aus der Ramesch-Knochenhöhle eindrucksvoll belegt werden (siehe Abb. 6).

3.3.7. Verteilungsmuster der Carpalia und Tarsalia

Als erste Beispiele für die Ermittlung des Funddefizits bei Hand- und Fußwurzelknochen wurden das Scapholunatum (als großes) und das Capitatum (als kleines Element) ausgewählt. Auch bei diesen kleinen und massiven Knochen ist in allen untersuchten Materialien ein Funddefizit gegenüber den m1 inf.-Zahlen zu erkennen (Tab. 3, Abb. 14). Die Werte ihrer Frequenzen liegen deutlich über denen der Langknochen z.T. auch der Metapodien. Die Scapholunata der Gamssulzenhöhle zerfallen in zwei Gruppen. Wenn wir die Gruppe mit den grö-

Häufigkeit der vollständig überlieferten Elemente aus fünf alpinen Höhlen

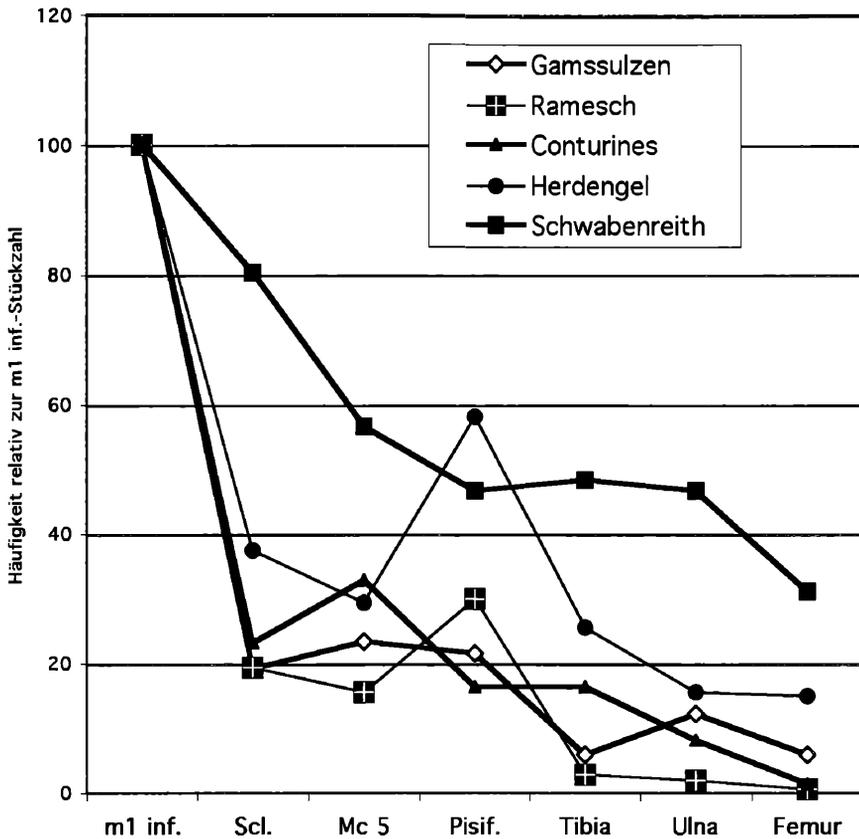


Abbildung 14: Funddefizit von Skelettelementen des Höhlenbären im Vergleich zur Anzahl der überlieferten Unterkieferm1. Beachte den Trend: je größer das Element desto seltener ist es in seiner vollen Länge erhalten. Das gilt besonders für die hochalpine Höhlen. Abkürzungen: Mc5 – Metacarpale 5, Pisif. – Pisiforme, Scl. – Scapholunatum.

Bären Dimensionen als männlich deuten, ergibt sich eine „sex-ratio“ von 1,7, was deutlich unter den Eckzahnwerten (2,46) liegt, die Dominanz der Weibchen aber bestätigt (Abb. 15). Die Capitata aus den hangenden Schichten der Herdengelhöhle bestätigen die Dominanz der Männchen aber in einem wesentlich geringerem Maß als aus den Canini hervorgeht.

4. Funddefizit und Sex-ratio

An zahlreichen Beispielen haben wir gesehen, daß die Ermittlung einer Sex-ratio nach der Größenverteilung von postcranialen Elementen zu sehr unterschiedlichen Ergebnissen führt. Wie im Kap. 1 ausgeführt, kann vermutet werden, daß das unterschiedliche Fossilisationspotential

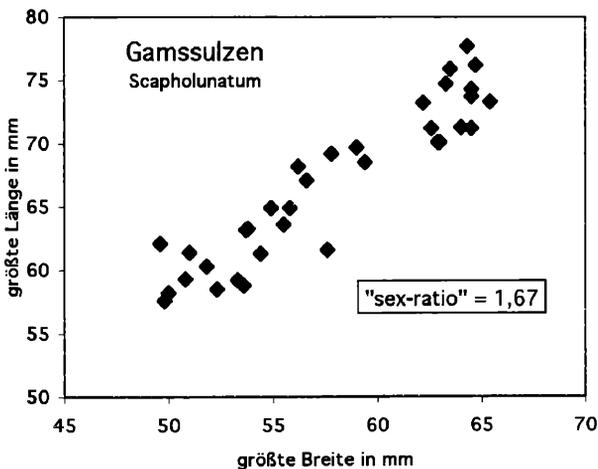


Abbildung 15: Größenverteilung eines Carpalelements aus der Gamssulzenhöhle. Überraschend ist die deutliche Trennung in zwei Größengruppen. Der daraus errechnete „sex-ratio“-Wert liegt deutlich unter dem aus den Eckzähnen ermittelten Wert von 2,77 (vgl. Abb. 7).

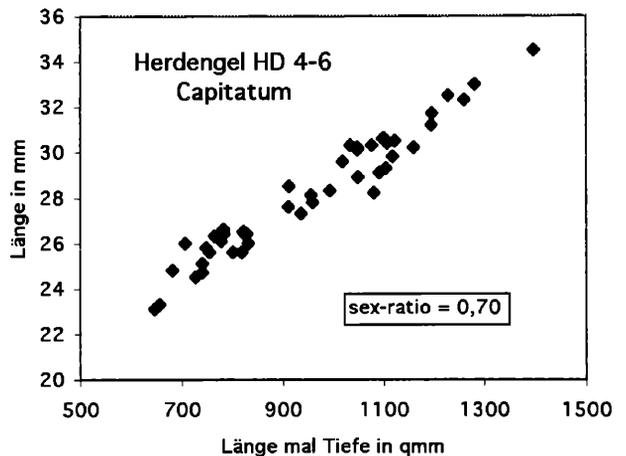


Abbildung 16: Größenverteilung eines Carpalelements aus der Herdengel-Höhle. Auch hier ist eine Zweiteilung augenscheinlich. Der daraus errechnete „sex-ratio“-Wert liegt deutlich über dem aus den Eckzähnen ermittelten Wert von 0,46 (vgl. Abb. 9).

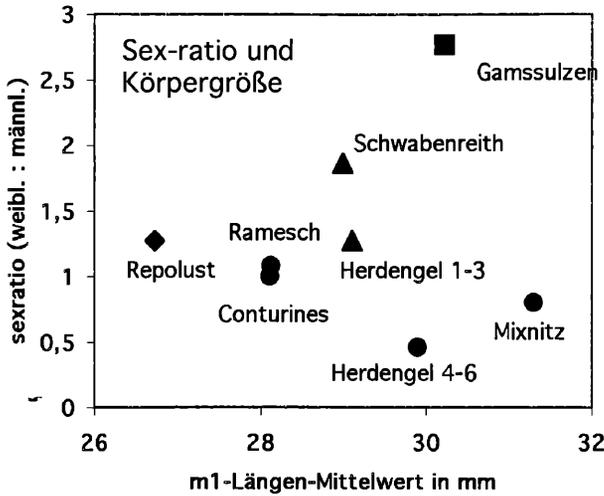


Abbildung 17: Die Mittelwerte der Dimensionen wie hier am Beispiel der m1 inf.-Länge werden von der sex-ratio kaum beeinflusst, sondern hängen vorwiegend von der Höhenlage der Fundstelle und dem geologischen Alter ab. Signaturen wie in Abb. 18.

von kleinen und großen Elementen die Ursache dafür sein könnte. Zur Überprüfung dieser Hypothese wurden die Stückzahlen von möglichst verschiedenen großen Knochen und Zähne aus fünf modern gegrabenen Höhlen gezählt. Im Diagramm (Abb. 14) werden die relativen Häufigkeiten der Langknochen Femur, Ulna, Tibia und Metacarpale 5 mit den Frequenzen von zwei Carpalelementen (Scapholunatum und Pisiforme) und des Unterkiefer-m1 verglichen. Bei einer vollständigen Erhaltung aller Elemente müßten für alle paarigen Elemente die gleichen Stückzahlen gelten. In allen fünf untersuchten Höhlenbärenmaterialien kommt es aber zu drastischen Verringerung der ganz oder teilweise erhaltenen Langknochen. Trotz einiger Ausnahmen (Pisiforme der Herdengel- und der Ramesch-Höhle, Metacarpale 5 der Conturineshöhle) ist

der Trend unverkennbar: Je größer ein Knochenelement ist, desto seltener ist es erhalten. Das Funddefizit steigt also mit der Gesamtlänge des Skelettelementes (daß die Zähne bevorzugt überliefert werden, ist natürlich wegen der größeren Widerstandskraft des Zahnschmelzes und des Dentins keine Überraschung). Umgelegt auf die Größenunterschiede zwischen männlichen und weiblichen Individuen wird die These (vgl. Kap. 3.3.4), daß die männlichen Elemente eher der Zerstörung durch Korrosion anheimfallen als die weiblichen, kräftig gestützt. Im allgemeinen ist das Funddefizit der größeren Knochen bei den hochalpinen Höhlen am stärksten, während die Materialien aus den Mittelgebirgshöhlen eine Mittelstellung einnehmen. Aber auch bei der Schwabenreith-Höhle, deren Fundsituation eine vollständige Erhaltung ganzer Skelette vortäuscht, liegt die Häufigkeit der großen Langknochen unter 50%, beim Femur sogar unter 40%. Als erstes Ergebnis dieser Analyse kann festgehalten werden, daß dem Phänomen Funddefizit in Hinkunft eine stärkere Beachtung finden muß — nicht nur bei taphonomischen Untersuchungen sondern auch bei allen Schlußfolgerungen, die man aus der Metrik von Langknochen zieht.

5. Auswertung

5.1. Viele hochalpine Höhlenbären-Assoziationen haben deutlich geringere Dimensionen, als nach dem Evolutionsniveau zu erwarten wäre. Das gilt nicht nur für die Mittelwerte sondern auch für die Eckdaten und die Verteilungen im Häufigkeitsdiagramm, nicht nur für die Zähne sondern auch für die Elemente des postcranialen Skeletts. 5.2. Diese Absenkung der metrischen Werte ist nicht auf ein asymmetrische Geschlechtsverhältnis (Dominanz der Weibchen) zurückzuführen: das völlig ausgeglichene Verhältnis von männlichen und weiblichen Skelettelementen (die „sex-ratio“ ergab Werte bei 1) in den reichen Materialien aus der Conturineshöhle und der

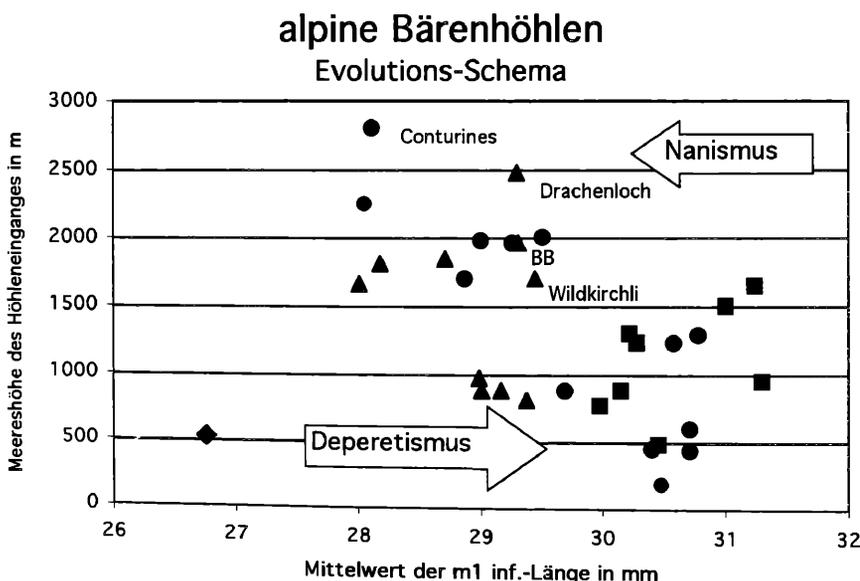


Abbildung 18: Evolutions-Schema für die Besonderheiten der hochalpinen Höhlenbären (vgl. Abb. 3 und 4). Die geringeren Dimensionen der hochalpinen Bärenformen sind nur durch nanistische Prozesse zu erklären. Die geologisch gleichalten Faunenelemente der Mittelgebirgslagen und des Tieflandes sind im Durchschnitt wesentlich größer, Ausnahmen: Drachenloch, Wildkirchli und Brieglersberghöhle (BB). Legende: ◆ – Mittelpleistozän, ▲ – Frühwürm, ● – Mittelwürm, ■ – Spätwürm.

Ramesch-Knochenhöhle sprechen dagegen. Die geringeren Mittelwerte bei den hochalpinen Assoziationen beruhen auf einer Verkleinerung aller metrischen Werte also auch der männlichen.

5.3. Der Begriff „hochalpine Kleinform“ ist berechtigt. Die zahlreichen kleinwüchsigen Höhlenbärenpopulationen bilden aber höchstwahrscheinlich keine taxonomische Einheit.

5.4. Die Asymmetrie der Verteilungsmuster bei Langknochen ist auf das unterschiedliche „Erhaltungspotential“ von großen und kleinen Elementen zurückzuführen. Lücken im Verteilungsmuster weisen auf derartige Diskrepanzen hin. Langknochen sind daher für die Ermittlung der sex-ratio kaum verwendbar.

5.5. Das Geschlechtsverhältnis d.h. die Relation der überlieferten weiblichen und männlichen Reste ist bei den hochalpinen Fundstellen Ramesch und Conturines ausgewogen. Bei den Höhlen der mittleren Lagen dominieren die Weibchen (Gamssulzenhöhle, Schwabenreithöhle, Herdengelhöhle-liegende Schichten) oder die Männchen (Herdengelhöhle, hangende Schichten)

5.6. Für die Berechnung der sex-ratio eignen sich neben den Canini auch die I3 sup.

5.7. Die Hochgebirgslagen der Alpen wurden mindestens in drei zeitlichen Phasen vom Höhlenbären bewohnt:

1. im Riß/Würm-Interglazial und/oder in den ersten Frühwürm-Warmphasen,
2. im Mittelwürm und
3. im Spätwürm.

In den beiden ersten Phasen, für die ein Zeitraum von mehreren Zigttausend Jahren anzunehmen ist, kam es zur Verringerung der Körpermaße. Dieser wahrscheinlich von klimatisch-ökologischen Faktoren gesteuerte Vorgang kann als „Gebirgs-Nanismus“ bezeichnet werden; er wirkt der phylogenetischen Vergrößerung (Deperetismus) entgegen, sodaß die durchschnittlichen Dimensionen der Hochgebirgsformen kleiner erscheinen, als es ihrem evolutionsstratigraphischen Werte entspricht (s. Abb. 18). Bei der dritten Einwanderungswelle am Beginn des Spätwürms (ca. 38.000 bis 34.000 Jahre v.h.) durch sehr großwüchsige hochevoluierte Höhlenbären sind nanistische Tendenzen nicht festzustellen. Allerdings haben diese Bären nur Höhlen der mittleren Lagen (1300 bis 1700 m) bewohnt und die Zeit bis zum Einsetzen der großen Vereisung vor 20.000 bis 24.000 Jahren war sehr kurz.

6. Durchschnittliche Körpergröße und Sex-ratio

Es bleibt noch die Frage zu klären, inwieweit die tatsächliche (d.h. aus der Caninus-Verteilung errechnete) Sex-ratio die Mittelwerte der Dimensionen einer Fauna beeinflusst. Am Diagramm Abb. 17 sind die Mittelwerte der m1 inf.-Länge den Werten der sex-ratio von acht Höhlenbären-Fundkomplexen gegenüber gestellt, deren Geschlechtsverhältnis auf der Größenverteilung der Eckzähne beruhen.

Eine Korrelation der Dimensionen mit der Sex-ratio ist nicht zu erkennen. Der niedrige Werte der Repolusthöhle ist auf das geringe Evolutionsniveau zurückzuführen. Für die Gamssulzenhöhle und die Mixnitzer Drachenhöhle gibt es die höchsten Längenwerte, obwohl sie ganz unterschiedliche Geschlechtsverhältnisse haben.

Die m1-Werte der Schwabenreithöhle und der basalen Schichten der Herdengelhöhle sind wesentlich größer als Werte der geologisch viel jüngeren Faunen aus der Conturines- und der Ramesch-Höhle. Daten nach KURTÉN, 1976, OSWALD 1998 und original.

7. Conclusiones

- Die sex-ratio (Verhältnis von weiblichen und männlichen Individuen) kann aus der Häufigkeit von Langknochen wegen des in allen Fundstellen auftretenden Funddefizits nicht ermittelt werden.
- Zwischen der sex-ratio und den Mittelwerten der Skelettmotrik besteht keine Korrelation.
- Die Annahme, daß die geringeren Dimensionen durch die zahlenmäßige weibliche Dominanz in Hochgebirgshöhlen zu begründen seien, ist falsch. Die widersprüchlichen Aussagen dieser Hypothese werden auf die geringen dafür verwendeten Stückzahlen (Funddefizit) der verglichenen Elemente sowie auf methodische Fehler zurückgeführt.
- Der Terminus „hochalpine Kleinform des Höhlenbären“ ist berechtigt; damit sind aber mindestens zwei zeitlich getrennte Hochgebirgs-Populationen zu bezeichnen. Die geringere Körpergröße der hochalpinen Kleinformen wird mit nanistischen Tendenzen (Gebirgs-Nanismus) erklärt, die mit Anpassungen an die besonderen Bedingungen im Hochgebirge erklärt werden (Abb. 18).
- Die „Pascha-Theorie“ (Verdrängung der Weibchen in die kälteren Hochgebirgshöhlen) ist wissenschaftlich nicht vertretbar.

Conclusions:

8. Literatur

- ABEL, O. & KYRLE, G., 1931. Die Drachenhöhle bei Mixnitz. — Speläol. Monogr., 7-9:574-580, Wien.
- ANDRIST, D., FLÜKIGER, W. & ANDRIST, A., 1964. Das Simmental zur Steinzeit. — Acta Bernensia, III:1-211, Bern.
- ARGANT, A., 1995. Un essai de biochronologie a partir de l'évolution dentaire de l'ours des cavernes datation du site de la Balme à Collomb (Entremont-le-Vieux, Savoie, France). — Quaternaire, 6, 3-4:139-149.
- BACHOFEN-ECHE, A., 1931. Beobachtungen über die Entwicklung und Abnutzungsspuren der Eckzähne bei Ursus spelaeus und seiner Urform. — In: ABEL, O. & KYRLE, G. Die Drachenhöhle bei Mixnitz. — Speläol. Monogr., 7-9:574-580, Wien

- EHRENBERG, K., 1929. Die Ergebnisse der Ausgrabungen in der Schreiberwandhöhle am Dachstein. — *Palaeont. Z.*, **11**, 3:261–268, Berlin.
- EHRENBERG, K., 1931. Die Variabilität der Backenzähne beim Höhlenbären. In: ABEL, O. & KYRLE, G. Die Drachenhöhle bei Mixnitz. — *Speläol. Monogr.*, **7–9**:535–573, Wien.
- EHRENBERG, K., 1941. Berichte über Ausgrabungen in der Salzofenhöhle im Toten Gebirge I. Über bemerkenswerte Fossilvorkommen in der Salzofenhöhle. — *Palaeobiologica*, **7**(4):325–348, Wien.
- EHRENBERG, K. & SICKENBERG, O., 1929. Eine pliozäne Höhlenfauna aus der Hochgebirgsregion der Ostalpen. — *Palaeont. Z.*, **II**, 3:2621–268, Berlin.
- HILLE, P. & RABEDER, G. (eds.) 1986. Die Ramesch-Knochenhöhle im Toten Gebirge. — *Mitt. Komm. Quartärforsch. Österr. Akad. Wiss.*, **6**:1–66, Wien.
- KOBY, F. E., 1949. Le dimorphisme sexuel des canines d'Ursus arctos et Ursus spelaeus. — *Rev. Sui. Zool.*, **56/36**:675–687, Genève.
- KURTÉN, B., 1955. Sex Dimorphism and Size Trends in the Cave Bear. — *Acta Zool. Fennica*, **90**:1–48, Helsinki.
- KURTÉN, B., 1969. Sexual Dimorphism in Fossil Mammals. — In: WESTERMANN, G.E.G. (ed.) *Sexual Dimorphism in Fossil Metazoa and Taxonomic Implications*. — *Int. Union Geol. Sci., Ser. A*, **1**, ?
- KURTÉN, B., 1976. The cave bear story. Life and death of a vanished animal. — *Columbia Univ. Press*, pp. 1–155, New York.
- OSWALD, J., 1998. Geschlechtsdimorphismus an den Eckzähnen von Höhlenbären. — *Dipl.-Arbeit, Inst. Paläont. Univ. Wien*.
- RABEDER, G., 1991. Die Höhlenbären von Conturines. Entdeckung und Erforschung einer Dolomiten-Höhle in 2800 m Höhe. — 125 S. (Athesia-Verl.), Bozen.
- RABEDER, G., 1995 (ed.). Die Gamssulzenhöhle im Toten Gebirge. — *Mitt. Komm. Quartärforsch. Österr. Akad. Wiss.*, **9**:1–133, Wien.
- REISINGER, C. & HOHENEGGER, J., 1998. Sexual dimorphism in limb bones of Late Pleistocene cave bear (*Ursus spelaeus*, Carnivora, Mammalia) from three caves in Eastern Alps (Austria and Italy). — *Boll. Soc. Paleont. Ital.*, **37**, 1:99–116, Modena.
- RODE, K., 1935. Untersuchungen über das Gebiß der Bären. — *Monogr. Geol. Paläont.*, **7**:1–162, Leipzig.
- SPAHNI, J.-C., 1954. Les gisements á ursus spelaeus de l'Autriche et leurs problèmes. — *Bull. Soc. Préhist. Franc.*, **LI**, 7:346–367, Le Mans.
- WITHALM, G., 2001. Die Evolution der Metapodien in der Höhlenbärengruppe. — *Beitr. Paläont.*, **26**, Wien – dieser Band.