

# DIE BÄRENHÖHLEN DES SALZKAMMERGUTS UND IHRE BEDEUTUNG FÜR DIE KENNNTNIS DER EISZEITLICHEN TIERWELT

## CAVE BEAR-SITES IN „SALZKAMMERGUT“

Gernot Rabeder<sup>(1)</sup>

### ZUSAMMENFASSUNG

Die Berge des Salzkammerguts sind besonders reich an Höhlenfundstellen eiszeitlicher Tierreste und Spuren des vorzeitlichen Menschen. Durch die Grabungen der letzten 20 Jahre sind wesentliche Schritte in der Erforschung der Höhlenbären-Evolution gelungen. Durch die Anwendung neuer Methoden (Morphodynamische Analyse, DNA-Analyse) hat sich ein völlig neuer Stammbaum der Bären ergeben. Auch über andere Raubtiere, wie Leopard und Vielfraß, konnten sensationelle Resultate gewonnen werden.

### ABSTRACT

In the mountains of the “Salzkammergut” are very rich cave-sites with Pleistocene remains of large mammals and traces of human activity. Because of the excavations of the last 20 years essential steps in the research of cave bear-evolution were made. New methods (morphodynamic analysis, DNA-analysis) made it possible to reconstruct a new phylogenetic tree of ursides. Sensational results about other carnivores (leopard, wolverine) were also succeeded.

### I. EINLEITUNG

Höhlen spielen als Fundstellen von fossilen Tierresten, besonders von Wirbeltierresten, aber auch von Spuren des vorzeitlichen Menschen eine sehr wichtige Rolle. Die Überlieferung von Knochen und Zähnen wird von den klimatischen und chemischen Bedingungen in Höhlenräumen extrem begünstigt. Die gleich bleibende Temperatur und die hohe Feuchtigkeit verzögern den Abbau organischer Substanz (z.B. Eiweißverbindungen) sowie die Zerstörung der mineralisierten Hartteile, die aus Bioapatit, einem aus Kalzium, Phosphat und Karbonat /aufgebauten Mineral, bestehen. Wenn nicht chemisch ungünstige Bedingungen herrschen, z.B. saures Milieu, erhalten sich in den Knochen die Eiweißverbindungen wie z.B. das Kollagen oder Bausteine des Erbgutes (DNA-Stränge) viel länger als in sogenannten „Freilandfundstellen“ in Schottern, Sanden und Lössen.

Höhlen kann man daher auch als „natürliche paläontologische Museen“ bezeichnen, weil hier die Reste längst ausgestorbener Tiere überliefert sein können – manchmal in erstaunlich guter Erhaltung und oft in Verbindung mit Spuren der menschlichen Tätigkeit.

In den Bergen des Salzkammerguts liegen mehrere große Bärenhöhlen von überregionaler Bedeutung. In der Frage der Evolution und Phylogenie der Höhlenbären spielen vor allem die Bärenhöhlen des Toten Gebirges eine entscheidende Rolle.

### II. DIE FUNDSTELLEN

Zum Salzkammergut im weiteren Sinn können folgende Bärenhöhlen gerechnet werden:

#### Im Toten Gebirge:

**Salzofenhöhle** bei Grundlsee, in 2005 m Höhe. Das große weithin sichtbare Portal sowie zwei Nebeneingänge liegen in der Westflanke des Salzofens knapp unterhalb des Gipfels. Die Salzofenhöhle ist ein labyrinthisch verzweigtes System mit mehreren Stockwerken. Die reiche Fossilführung wurde 1924 durch zwei einheimische Jäger entdeckt und dem Schulrat Otto Körber gemeldet, der erste Grabungen vornahm. Funde von Steingeräten des eiszeitlichen Menschen machten die Höhe bald sehr bekannt, im Jahre 1939 wurde sie sogar „zur höchstgelegenen Siedlungsstätte des Altsteinzeitmenschen im Deutschen Reich“. Grabungen durch K. Ehrenberg brachten in den Jahren 1939-1964 ein reiches Fundmaterial des Höhlenbären und der Begleitfauna, aber auch viele echte vermeintliche Spuren des fossilen Menschen (Döppes, Rabeder 1997: 213-218).

<sup>1)</sup> Univ. Prof. Dr. Gernot Rabeder, Institut für Paläontologie der Universität Wien, Althanstr. 14, A-1090 Wien (e-mail: gernot.rabeder@univie.ac.at).

**Brettstein-Bärenhöhle** im Gemeindegebiet von Grundlsee, 1700 m. Diese Bärenhöhle ist ein Teil eines großen stark verzweigten Systems, das nur knapp unter der heutigen Karstoberfläche liegt und daher viele kleinere und größere Eingänge hat. Diese Situation ist vor allen durch die scherende Wirkung der Gletscher im Hochglazial entstanden. (Döppes, Rabeder 1997: 161-165). Die fossilen Knochen und Zähne der Säugetiere sind hier alle umgelagert, die ursprünglichen Überwinterungsstellen der Höhlenbären sind nicht mehr vorhanden. Die sog. „Untere Brettsteinhöhle“ wurde vor 1929 entdeckt, Knochen aus ersten Aufsammlungen sind im Privatmuseum Strick in Bad Mitterndorf aufbewahrt. Systematische Grabungen wurden durch das Institut für Paläontologie der Universität Wien in den Jahren 1994 bis 1998 durchgeführt. Die Bearbeitung des Fossilmaterials ist noch nicht abgeschlossen.

**Brieglersberghöhle** bei Tauplitz, 1960 m an der steirisch-oberösterreichischen Landesgrenze gelegen. Nach dem Entdecker (1951) wird sie auch „Hermann Bock-Höhle“ genannt. Es gab in dieser Höhle zwei Grabungen: die erste im Jahre 1954 durch das Steiermärkische Landesmuseum Joanneum, die zweite durch das Institut für Paläontologie der Universität Wien im Jahre 1985. (Döppes, Rabeder 1997: 165-167). Die überregionale Bedeutung dieser Fundstelle wurde erst jüngst durch DNA-Untersuchungen der Höhlenbären erkannt.

**Liegloch** bei Tauplitz, 1200 m. Das riesige Portal öffnet sich am Fuß der sog. Bergerwand oberhalb des bekannten Wintersportortes. Aus den paläontologischen Grabungen durch das Landesmuseum Joanneum (1950 und 1968) sowie durch das Institut für Paläontologie der Universität Wien (1985) wissen wir, dass hier sehr große und hoch evoluierte Höhlenbären gelebt haben. Die Höhle ist auch als Fundpunkt von altsteinzeitlichen Artefakten von Bedeutung (Döppes, Rabeder 1997: 189-191).

### **Im Dachsteingebirge (Döppes, Rabeder 1997: 189-191):**

**Schreiberwandhöhle** bei Gosau, 2250 m. Die nur 160 m lange Höhle öffnet sich mit ihrem breiten Eingang in der felsigen Südwestflanke der Schreiberwand, dem Ausläufer eines mächtigen, vom Dachstein nach Norden ziehenden Felskammes. Entdeckt wurde diese Höhle durch den Bergführer Sepp Seethaler im Jahre 1926. Schon im Jahr darauf erfolgten Grabungen durch das Paläontologische Institut der Universität Wien unter Leitung von K. Ehrenberg (Döppes, Rabeder 1997: 225-227).

Im Salzkammergut gibt es noch weitere Höhlen mit Funden eiszeitlicher Tiere, ihre Bedeutung ist wegen des wenig umfangreichen Fundmaterials gering: z. B. Schoberwies- und Schoberwiesloser-Höhle bei Grundlsee, Junihöhle im Höherstein bei Bad Ischl.

## **III. WISSENSCHAFTLICHE ERGEBNISSE**

Einige wichtige paläontologische Forschungs-Resultate, die auf dem Fossilinhalt der Salzkammergut-Höhlen beruhen, seien hier vorgestellt:

### **III.1. HÖHLENBÄREN-EVOLUTION**

Die weitaus meisten Knochen und Zähne, die in den Höhlen gefunden wurden, sind den Höhlenbären zuzuordnen. Nach der gängigen Lehrmeinung waren die Höhlenbären pflanzenfressende Bären, die unsere praktisch vegetationslosen Winter nur dadurch überleben konnten, dass sie in großen Höhlen überwintert haben. Ausgedehnte Höhlenräume unterliegen dem sogenannten Kellereffekt: weil sich die Höhlenluft nur sehr beschränkt mit der Außenluft mischen kann, bleibt die Temperatur das ganze Jahr fast gleich. Es stellt sich eine Temperatur ein, die ungefähr dem Jahresmittel der Umgebung entspricht; das liegt am Beispiel der Salzofenhöhle in 2000 m Höhe bei etwa 2°C, bei der Brettsteinhöhle in 1700 m bei 4°C. Die kalten Luftmassen des Hochwinters mit Temperaturen unter -20° dringen nicht zu den Schlafplätzen der Bären vor, weshalb sich diese sozusagen viele „Heizkosten“ sparen. Wir glauben heute, dass die Höhlenbären einen echten Winterschlaf gehalten haben, d.h. die Körpertemperatur war während dieser Zeit abgesenkt und der Pulsschlag verlangsamt. Die Lebensfunktionen wurden durch jene Energie aufrecht erhalten, die in Form von Körperfett im Sommer davor „angefressen“ worden war. Das Fett musste über den ganzen Winter reichen, da keine Nahrungsaufnahme möglich war. Bei einer ungewöhnlich langen Winterperiode verhungerten manche Bären in ihren Winterquartieren.

Weil Höhlenbären mit ihrem niedrigkronigen Gebiss nicht in der Lage waren, große Mengen von Gras zu zerkleinern, bestand ihre Nahrung vorwiegend aus insektenblütigen Kräutern der alpinen Matten in Waldrandnähe. Höhlenbären sind daher **Klimaindikatoren**: sie konnten in den hochalpinen Höhlen nur wohnen, wenn das Klima so warm war, dass diese Futterpflanzen in ausreichendem Maß in der Umgebung zur Verfügung standen. Die Gruppe der Höhlenbären hat sich vor etwa 1,5 Millionen Jahren vom Braunbärenstamm abgetrennt. Seine Vorliebe für vegetarische Kost konnte er sich nur leisten, weil er allmählich das ursprüngliche Allesfressergebiss in ein Pflanzenfressergebiss umwandelte. Diese Veränderung ging relativ rasch vor sich und äußert sich in der Vermehrung von Zahnhöckern und der Verbreiterung der Backenzähne. Am besten lässt sich die Evolution an den Prämolaren (Vormahlzähnen) verfolgen. Die urtümlichen Bären hatten, wie auch heute noch der Braunbär, vier Prämolaren in jeder Kieferhälfte. In der Höhlenbärenlinie werden die drei vorderen Prämolaren unterdrückt und der vierte (P4 oder p4 genannt) aber vergrößert und mit vielen zusätzlichen Kaelementen (Höckern, Schmelzrunzeln, Kauleisten) ausgestattet. An den P4 lässt sich das Evolutionsniveau des Gebisses am besten verfolgen. Dabei verlief die Evolution des Oberkiefer-P4 synchron mit der des Unterkiefer-p4. Allerdings wird das Bild durch die hohe morphologische Variabilität sehr kompliziert: neben sehr fortschrittlichen Typen (wir nennen sie Morphotypen) kommen in ein und der selben Fauna auch noch primitive Formen vor, weshalb eine brauchbare Aussage über das Evolutionsniveau nur mit einer größeren Menge (>30) von Zähnen oder Kiefern möglich ist. Durch diese Besonderheiten, aber auch wegen der großen Zahl von Funden und Fundstellen sind die Höhlenbären zu einer Paradegruppe der paläontologischen **Evolutionsforschung** geworden.

In jüngster Zeit ist ein wichtiger Forschungszweig dazugekommen, nachdem sich gezeigt hatte, dass die Erhaltung der Höhlenbärenknochen so gut ist, dass sogar Teile der Erbsubstanz in Form von Teilen der DNA meist überliefert sind. Das eröffnete völlig neue Möglichkeiten für die Frage der Verwandtschaft der Höhlenbärengruppen untereinander. Die Bärenhöhlen des Toten Gebirges spielen in dieser neuen Disziplin eine entscheidende Rolle.

Schon seit der Entdeckung der Schreiberwandhöhle wusste man, dass es zwischen den einzelnen Höhlenbärengruppen beträchtliche Unterschiede in der Körpergröße gibt. Ehrenberg (1926) hat als erster erkannt, dass manche hochalpinen Höhlenbären viel kleiner waren als die Bären aus tiefer gelegenen Höhlen; er hat diese „Zwerge“, die er auch in der Salzofenhöhle fand, mit dem Ausdruck „hochalpine Kleinform“ belegt. Die durchschnittlich viel geringere Körpergröße wurde und wird vor allem auf die schwierigeren Lebensbedingungen zurückgeführt. Die Sommer sind im Hochgebirge kürzer und die Winter länger als in den Niederungen. Kleinwüchsige Tiere können diese Ernährungs-Schwierigkeiten im allgemeinen leichter meistern als große. Ähnliche Gründe werden für den Zwergwuchs von Inselformen vorgebracht. Die Zwergelefanten, Zwergghirische und Zwergflusspferde mancher Mittelmeerinseln waren an die immer wieder auftretenden Trockenzeiten angepasst, die ebenfalls die Vegetationszeit beschränkt haben.

Bei der Erforschung zweier Bärenhöhlen im östlichen Teil des Toten Gebirges standen wir vor etwa 15 Jahren vor einem Rätsel. In der auf fast 2000 m gelegenen Ramesch-Knochenhöhle lebten kleinwüchsige, schlanke und nach dem Gebiss primitive Höhlenbären und zur gleichen Zeit (mindestens 15.000 Jahre lang) in der benachbarten Gamssulzenhöhle auf 1300 m eine große Höhlenbärenform mit hochentwickeltem Gebiss und plumpen Extremitäten. Warum haben sich diese Bären nicht vermischt? Die beiden Höhlen liegen keine zwei Stunden Fußmarsch (für einen menschlichen Bergsteiger) voneinander entfernt. Die Äsungsflächen müssten sich doch überschneiden haben. Die Idee, dass es sich um zwei biologische Arten handelt, kam beim Abschluss des Manuskriptes „Die Gamssulzenhöhle im Toten Gebirge“ (Rabeder 1995). Wir nennen die kleinere Form vorläufig „Rameschbär“, die größere, höher evoluierte „Gamssulzenbär“.

### III.2. MORPHODYNAMISCHE ANALYSE

Die starke Variabilität der Höhlenbärenreste, besonders der Zähne, erschwert einen Vergleich zwischen verschiedenen Höhlenbären-„Populationen“ beträchtlich. Diese unterscheiden sich nicht durch ein oder mehrere Merkmale, sondern in der unterschiedlichen Häufigkeit von Merkmalsausprägungen, die wir *Morphotypen* nennen. Zum Ergründen der Evolutionsvorgänge wurde daher ein Verfahren erfunden, das wir *morphodynamische Analyse* nennen; sie besteht aus folgenden Schritten (s. Rabeder 1999):

- 1.) Definition von Morphotypen: charakteristische Merkmalsausprägungen werden definiert und mit Namen oder einer Buchstaben-Ziffern-Kombination gekennzeichnet.
- 2.) Erstellung eines morphodynamischen Schemas: die Morphotypen werden nach funktionsmorphologischen Leitlinien in einem zwei- oder dreidimensionalen Diagramm angeordnet.
- 3.) Bewertung der Anzahl der Evolutionsschritte, die von einem primitiven Ausgangstyp zu einem Morphotyp geführt haben, durch Wertigkeits-Faktoren (w).
- 4.) Frequenzvergleich: die prozentuelle Häufigkeit (f) der Morphotypen pro Fauna wird ermittelt.

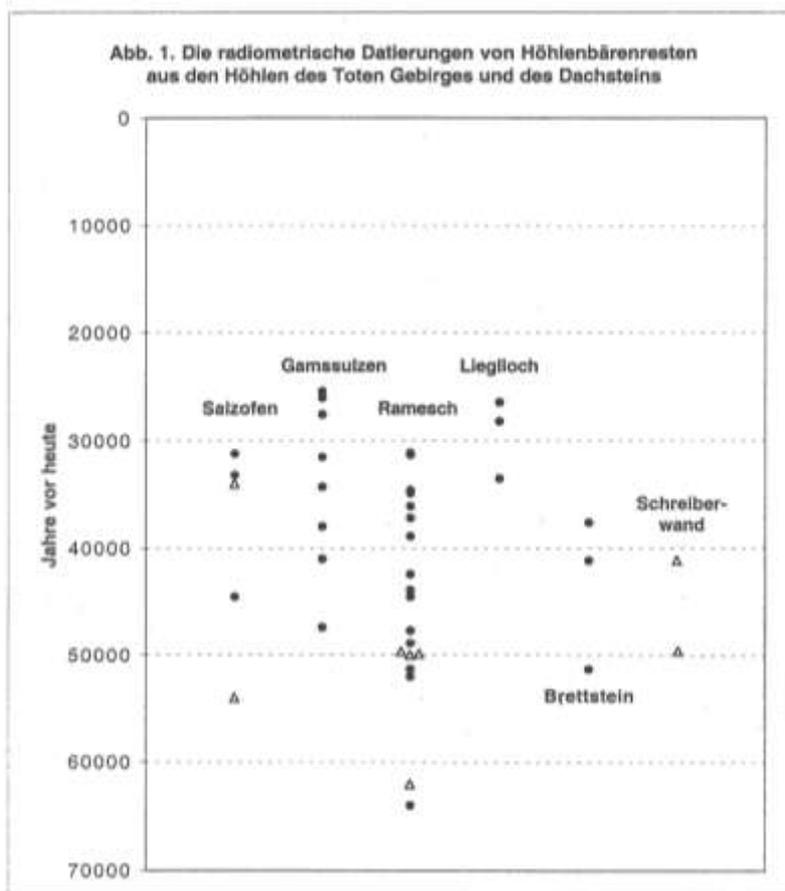
5.) Aus der Summe der Produkte Häufigkeit x Wertigkeit  $[=\sum(w_i \cdot f_i)]$  wird der morphodynamische Index für einen bestimmten Merkmalskomplex an einer bestimmten Zahnkategorie bestimmt.

Als besonders aussagekräftig haben sich die morphodynamischen Indices der vierten Prämolaren (P4, p4) und der zweiten Mahlzähne (m2 und M2) erwiesen.

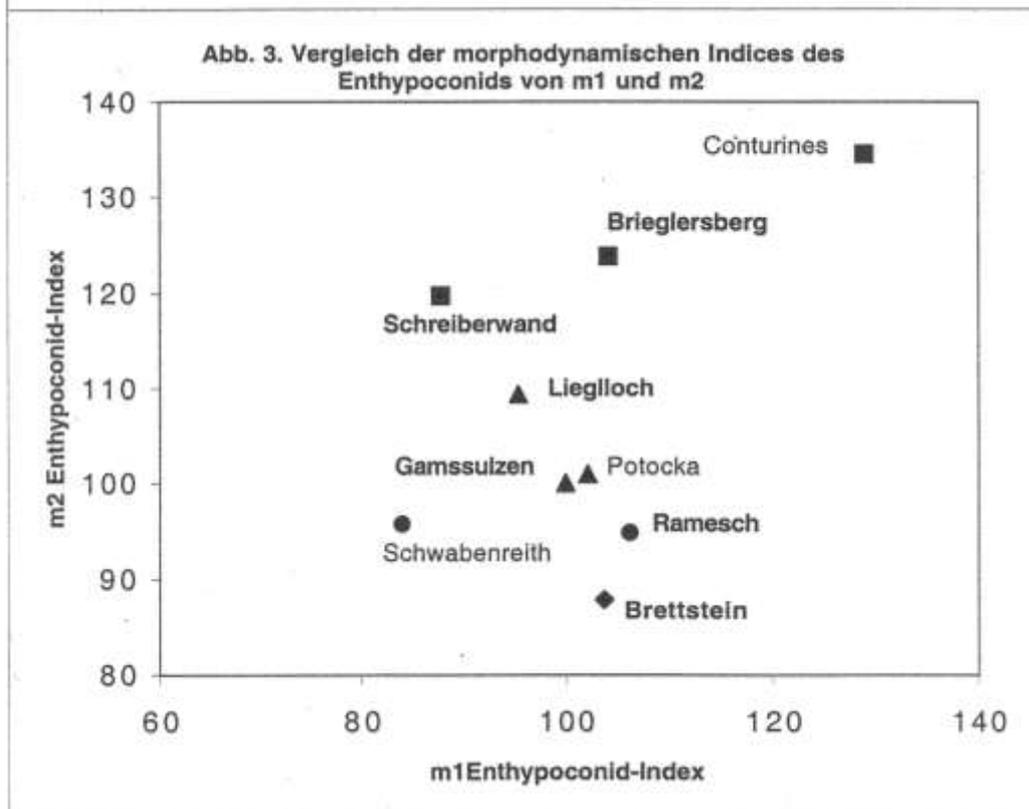
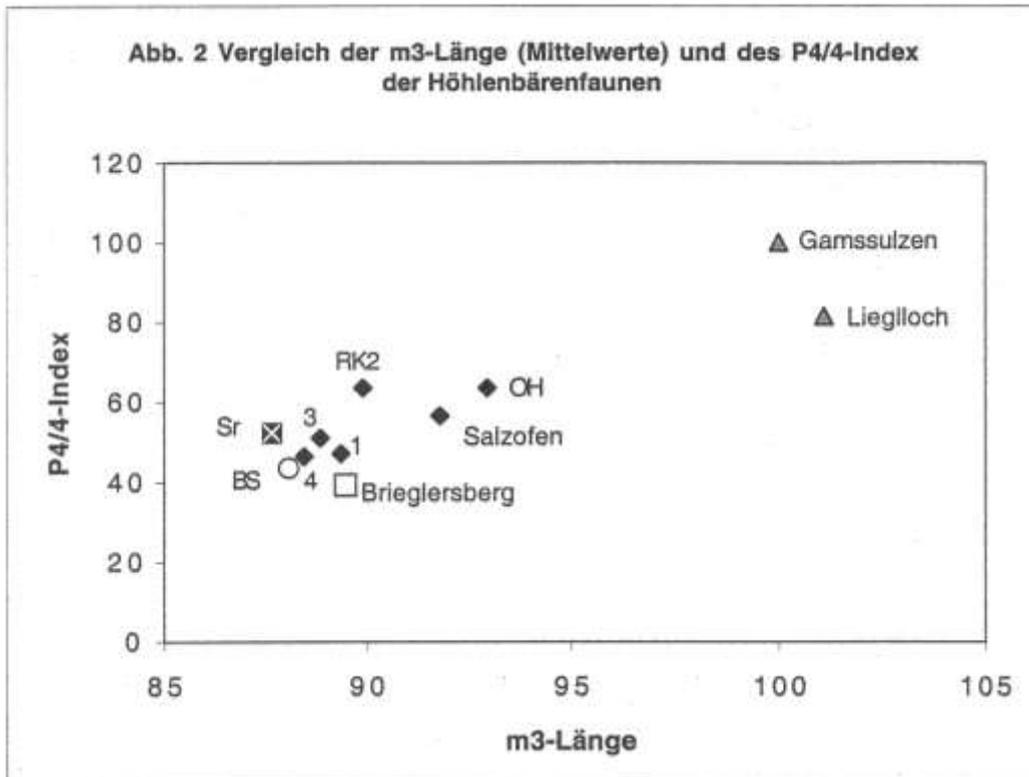
Vergleicht man nun die einzelnen Faunen nach ihren Indices und ihren metrischen Daten, ergeben sich erstaunliche Aufsplitterungen in Gruppen, die nicht nur auf das verschiedene geologische Alter zurückgeführt werden können. Das wird an zwei Beispielen demonstriert:

1. P4/4-Index gegen m3-Länge (Abb. 2). Dieser Index ist das geometrische Mittel der zwei Einzel-Indices von P4 und p4, mit m3-Länge ist das arithmetische Mittel aller Längen ( $n > 30$ ) des dritten Unterkiefermahlzahnes gemeint. Die Bärenfaunen des Toten Gebirges (BS = Brettstein, OH = Ochsenhalt, RK = Ramesch, SO = Salzofen) zerfallen in zwei Cluster, die Bären aus der Gamssulzenhöhle und aus dem Liegloch sind größer und haben höher evoluierte Prämolaren als die anderen.
2. Enthyoconid-Index des Unterkiefer-m1 gegen den des m2 (Abb. 3). Dieser Index zeigt an, wieviel zusätzliche Höcker innerhalb des Hypoconid (hinterer Außenhöcker) gebildet wurden. Die Enthyoconidhöcker sind eine Gegenreaktion auf den Kaudruck des Oberkiefer-M2. Wieder zerfällt der Punktehaufen in zwei Cluster: diesmal ordnen sich die Fauna der Ramesch-Knochenhöhle und der Brettsteinhöhle näher zum Gamssulzenbär, während die Faunen der Brieglersberghöhle und der Schreiberwandhöhle weit höhere m2-Werte haben und in diesem Merkmal den Bären der Conturinesbären in Südtirol nahestehen.

Aus diesen und einigen anderen Befunden kann geschlossen werden, dass es im Toten Gebirge mindestens drei Höhlenbärengruppen gegeben hat, von denen zumindest zwei – der Gamssulzenbär und der Ramesch-Bär – zeitweise neben einander gelebt haben, ohne sich zu vermischen (s. Zeittabelle Abb. 1). Die dritte Gruppe (Brieglersberg und Schreiberwand) konnte radiometrisch bis jetzt noch nicht datiert werden, sie sind älter als 50.000 Jahre vor heute und stehen dem Conturinesbären nahe.



**Zeichenerklärung:** ● C14- oder Uran-Seriendaten, Δ „älter als“ d. h. das Probenalter liegt außerhalb des C14-Bereichs.



Vergleich von Mittelwerten und morphologischen Indices der Bärenfaunen des Toten Gebirges

Abb. 2: BS = Brettstein, OH = Ochsenhalt, RK = Ramesch, SO = Salzofen

Abb. 3: Vergleich des Enthypoconid-Index des 1. und 2. Unterkiefermolaren der Bärenhöhle des Salzkammerguts mit der Conturineshöhle (Dolomiten) und der Schwabenreith-Höhle bei Lunz am See.

### III.3. DNA-ANALYSEN

Erste Untersuchungen am Institut für evolutionäre Anthropologie der Max Planck-Gesellschaft in Leipzig (Leitung S. Pääbo) haben gezeigt, dass Teile der mitochondrialen DNA in allen Höhlenbären-Resten erhalten sind und eine Analyse erlauben. Zunächst wurde das Problem Ramesch-Gamssulzen-Bär geklärt. Der große, plumpe Bär der Gamssulzenhöhle ist vom Rameschbär genetisch so weit entfernt, dass die Trennung von einer gemeinsamen Wurzel mindestens 500.000 Jahre zurückliegen dürfte. **Rameschbär und Gamssulzenbär waren getrennte Arten** des Höhlenbärenstammes (Hofreiter et al. 2003). Beide Arten kommen auch in anderen Höhlen des alpinen und außeralpinen Bereichs vor.

Als nächster Schritt werden die genetischen Beziehungen des Brieglersberg- und des Schreiberwand-Bären untersucht; sie könnten zum Conturinesbären gehören, der sich schon vor 600.000 Jahren (im frühen Mittelpleistozän) von den anderen Linien abgetrennt haben dürfte.

Eine Publikation über die taxonomischen Konsequenzen dieser Erkenntnisse ist in Druck (Rabeder et al. 2003).

### III.4. DER NEUE STAMMBAUM DER HÖHLENBÄREN (ABB. 4)

Nach heutigem Wissensstand kann die Geschichte der Höhlenbären im Salzkammergut folgendermaßen entworfen werden (Rabeder et al. 2003):

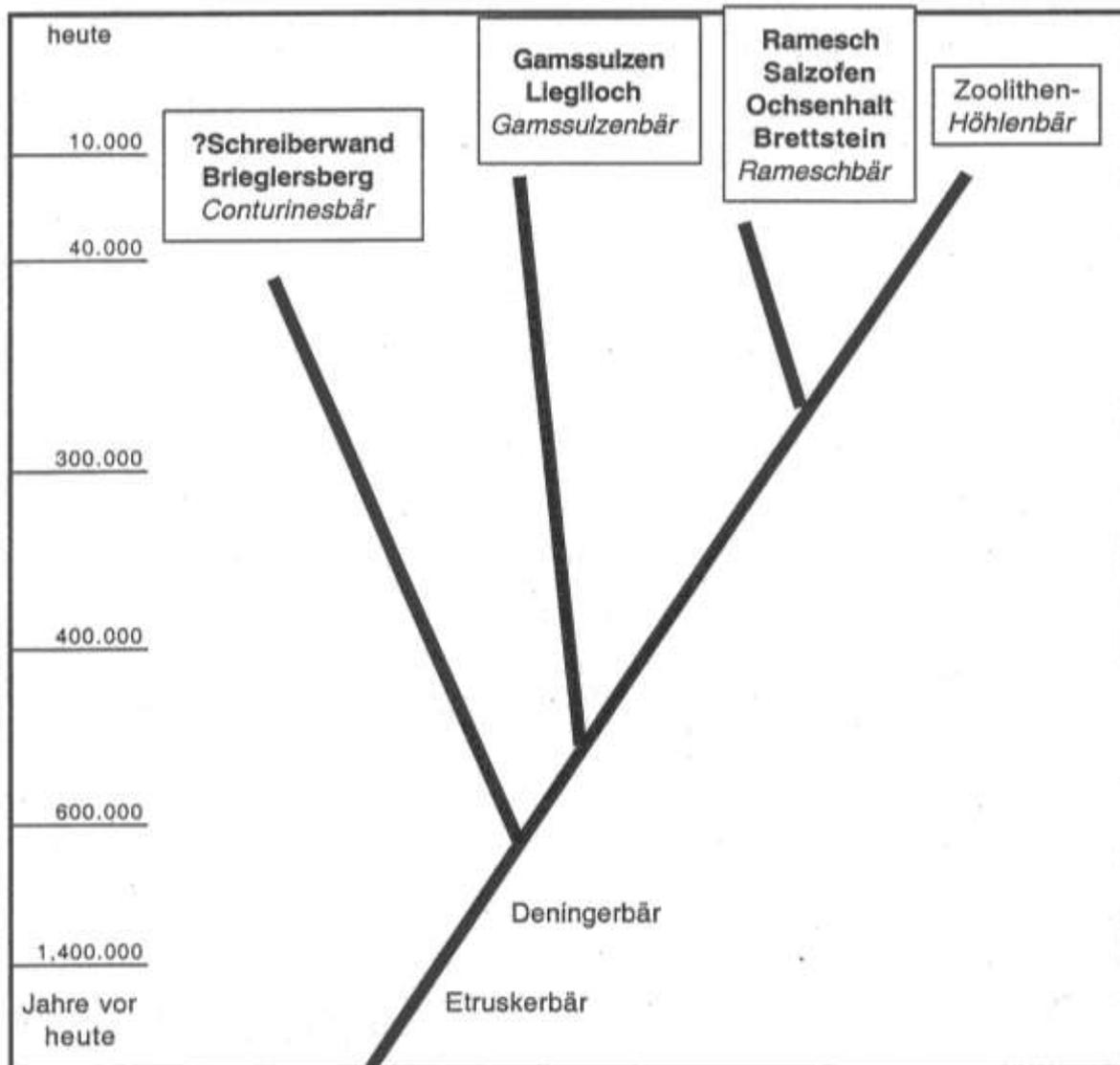


Abb. 4 Neuer Stammbaum der alpinen Höhlenbären

Im späten Mittelpleistozän (die derzeit höchsten Alterswerte stammen aus der basalen Schicht der Ramesch-Knochenhöhle mit 150.400 Jahren v.h.) wanderten die ersten Bären aus der Verwandtschaft des Conturinesbären auf die Hochflächen, die schon damals genügend Pflanzennahrung geboten haben, sie überwinterten in den hochgelegenen Höhlen der Schreiberwand und der Brieglersberghöhle. Kaltzeiten mit Vereisungen oder Konkurrenz der nachdringenden Rameschbären haben diese erste Phase beendet. Der Rameschbär wanderte spätestens um 65.000 Jahre vor heute in das Tote Gebirge ein, wo er in der Salzofen-, in der Brettstein- und vor allem in der Rameschhöhle Überwinterungsquartiere bezog. Auf das Einwandern und die Konkurrenz des größeren und stärkeren Gamssulzenbären um 48.000 Jahre reagierte der Rameschbär mit einer Verringerung der Körpergröße und der morphologischen Indices; er starb um 30.000 Jahre v.h. aus. Den Gamssulzenbären ereilte das Schicksal 10.000 Jahre später, er verschwand aus dem Toten Gebirge auf Grund der Klimaverschlechterung und dem Anwachsen des Eises. Er konnte sich in den tiefer gelegenen Höhlen noch länger halten z. B. im Grazer Bergland, vor 15.000 war auch er ausgestorben.

### III.5. GROSSKATZEN IM HOCHGEBIRGE

Reste von Höhlenlöwen sind prinzipiell sehr selten, jeder Fund ist eine Sensation und bei jeder Grabung ein kleines Fest wert. Besonders schöne Reste gibt es aus der Salzofenhöhle, aber auch aus der Brettstein-Bärenhöhle, der Ramesch- und der Gamssulzenhöhle sind Reste dieses großen Raubtieres gefunden worden. Eine Überraschung war der Fund eines Leopardenzahnes in der Ochsenhalthöhle im Vorjahr, wodurch diese Großkatze zum ersten Mal im Hochgebirge belegt ist. Diese Funde beweisen, dass es zur Höhlenbärenzeit auf den großen Plateaus genügend Beutetiere gab, welche die Existenz der Raubkatzen ermöglichten. Gehörten die Höhlenbären zu den Beutetieren? Ausgewachsene Bären waren wahrscheinlich zu groß, aber Jungtiere – von der Mutter getrennt – oder altersschwache und kranke Bären können neben den Steinböcken die Nahrungsbasis gebildet haben. Das Vorkommen von Felidenresten in Höhlen deutet nicht darauf hin, dass diese Katzen die Höhlen wirklich bewohnt haben, dazu sind die Fossilreste zu selten. Beutetiere müssen aber in ausreichender Menge vorhanden gewesen sein.

Fragen über die Verwandtschaft der Großkatzen untereinander können derzeit mit der DNA-Analyse noch nicht geklärt werden: waren die Höhlenlöwen tatsächlich mit den heutigen Löwen verwandt oder mit dem Tiger oder gehörten sie einer eigenen Art an? Die gleichen Fragen stellen wir bei den Leoparden.

### III.6. DER VIELFRASS IN DEN ALPEN

Der Vielfraß ist der größte heute in Europa lebende Vertreter der Familie der Marderverwandten. Er lebt heute nur in Skandinavien, Nordasien und im nördlichen Nordamerika. Im Jungpleistozän bewohnte dieses Raubtier auch weite Teile Mitteleuropas und sogar die Hochalpen. Ein fast vollständiges Skelett eines Vielfraßes, das schon 1939 von O. Körber in der Salzofenhöhle gefunden wurde, war der Anlass einer umfangreichen Monographie über die fossilen *Gulo*-Reste durch D. Döppes (2002). Nach der Gebissentwicklung war der alpine Vielfraß höher evoluiert als die heutigen *Gulo*-Populationen in Nordeuropa und Nordamerika. DNA-Analysen können vielleicht die verwandtschaftlichen Beziehungen der beiden Gruppen klären.

Bemerkenswert ist die Tatsache, dass der Vielfraß nicht in einer Kaltzeit sondern während der Mittelwürm-Warmzeit (also mitten in der Höhlenbärenzeit) vor ca. 33.000 Jahren die Hochflächen des Toten Gebirges bewohnt hat.

## IV. SCHLUSSWORT

Abschließend sei die Besonderheit der Salzkammerguthöhlen im überregionalen Bezug hervorgehoben. Von den etwa 35 Bärenhöhlen der ganzen Alpen liegen neun im Bereich von Totem Gebirge und Dachstein also rund ein Viertel. Entscheidende Impulse für die neue Sicht des alpinen Jungpleistozän gingen von folgenden Höhlen aus, in Klammer einige Stichworte dazu: Schreiberwandhöhle (Entdeckung der „hochalpinen Kleinform“), Salzofenhöhle (Höhlenbärenkult, Vielfraßskelett), Ramesch-Knochenhöhle („Ramesch-Warmzeit, Höhlenbären-Evolution, Rameschbär) und der Gamssulzenhöhle (alpines Spätglazial, Gamssulzenbär).

## ANHANG 1: LITERATUR

- Döppes D., Rabeder G. (eds.) 1997. Pliozäne und pleistozäne Faunen Österreichs. Ein Katalog der wichtigsten Fossilfundstellen und ihrer Faunen. Mitt. Komm. Quartärforsch. Österr. Akad. Wiss. **10**, 161-165, Wien.
- Döppes D. 2002. *Gulo gulo* (Mustelidae, Mammalia) im Jungpleistozän Mitteleuropas. Beitr. Paläont. **26**, 1-95, Wien.
- Hofreiter M., Rabeder G., Jaenicke V., Nagel D., Paunovic M., Weiss G., Pääbo S., Withalm G. 2003. Evidence for reproductive isolation between morphologically different cave bear forms (in press).
- Rabeder G. 1995 (ed.). Die Gamssulzenhöhle im Toten Gebirge. Mitt. Komm. Quartärforsch. Österr. Akad. Wiss. **9**, 1-133, Wien.
- Rabeder G. 1999. Die Evolution des Höhlenbärengebisses. Mitt. Komm. Quartärforsch. **11**, 1-102, Verl. Österr. Akad. Wiss. Wien.
- Rabeder G., Hofreiter M., Nagel D., Pääbo S., Withalm G. 2003. New taxa of Alpine Cave Bears (Ursidae, Carnivora) (in press).