

## **Modus und Geschwindigkeit der Höhlenbären-Evolution**

**von Gernot Rabeder, Wien**

Die Phylogenetik des Höhlenbären, *Ursus spelaeus*, wurde bis vor kurzem als gelöst betrachtet: Der jungpleistozäne *U. spelaeus* wurde auf den alt- bis mittelpleistozänen *U. deningeri* zurückgeführt und dieser auf den jungpliozänen bis ältestpleistozänen *Ursus etruscus*. Die wesentlichen morphologischen und dimensionellen Veränderungen seien in der Reduktion der Prämolaren zu sehen, was als Anpassung an seine Pflanzennahrung zu deuten sei. Die entscheidenden Evolutionsschritte seien am Beginn des Altpleistozäns (vor ca. 1,3 MJ) und an der Basis des Jungpleistozäns (vor ca. 150.000 Jahren) erfolgt. Der Höhlenbären-Stamm konnte so als Musterbeispiel für eine Evolution in relativ großen Schritten (Saltationen) hingestellt werden, wie sie die „punctuated equilibrium“-Hypothese fordert.

Dieser als gesichert angesehene Kenntnisstand wurde durch neue Untersuchungen schwer ins Wanken gebracht. Durch die Auswertung des Höhlenbären-

materials aus der Ramesch-Knochenhöhle im Toten Gebirge (HILLE & RABEDER 1986, RABEDER 1983) und durch den Vergleich mit anderen Höhlenbärenfaunen ergab sich ein völlig neues Bild der Höhlenbären-Evolution; abgesichert wurden diese Erkenntnisse durch absolute Altersdaten nach der für Knochen adaptierten Uran-Serien-Methode sowie durch  $^{14}\text{C}$ -Daten.

Die enorme Verbesserung des Kenntnisstandes der Höhlenbären-Evolution wurde dadurch möglich, daß nicht nur metrische Daten zum Vergleich herangezogen wurden, sondern daß die Evolution als ein komplex-morphologischer Prozeß angesehen wird, der morphodynamischen Zwängen folgt.

Der jungpleistozäne Höhlenbär unterscheidet sich im Gebiß vom pliozänen Etrüskerbären, aber auch von rezenten Braunbären, am deutlichsten in folgenden Merkmalen:

- Vordere Prämolaren (P 1, P 2 und P 3) völlig reduziert, sodaß die Zahnformel  $\frac{3}{3} \frac{1}{1} \frac{1}{1} \frac{2}{3}$  lautet und zwischen Vorder- und Backenzahngewiß ein für Herbivoren typische Diastem entsteht.
- Die verbliebenden Prämolaren, P<sub>4</sub> und P<sup>4</sup>, werden molarisiert: durch Vergrößerung und durch den Einbau zusätzlicher Höcker.
- Die distalen Molaren, M<sup>2</sup> und M<sub>3</sub>, werden auch relativ vergrößert.
- allgemeine Größenzunahme

Alle diese Veränderungen gehören zu den Evolutionstendenzen, die man als "spelaeoid" bezeichnet

(auf die zahlreichen anderen "spelaeoiden" Merkmale im Schädelbau und im posterianalen Skelett wird in diesem Rahmen nicht eingegangen). Hingegen sind die meisten mit "arctoid" bezeichneten Merkmale als ursprünglich = plesiomorph zu deuten. Als Ausnahme sei die arctoide Evolutionsrichtung der P<sub>4</sub>-Morphologie (Fig. 2) angeführt.

### **Material**

Das für diese Untersuchung herangezogene Höhlenbären-Material stammt aus 15 Höhlen Mitteleuropas. Alle diese Fundstellen liegen in Meereshöhe zwischen 250 m und 1300 m. Die hochalpinen Bärenhöhlen wurden von dieser Studie ausgeklammert, weil in anderen Publikationen (HILLE & RABEDER 1986, RABEDER 1983, 1986) ausführlich über die sogenannte "hochalpine Kleinform" und ihre Eigenständigkeit berichtet worden ist.

Von den Höhlenbären des Tieflandes und der Mittelgebirge lagen aus folgenden Höhlen repräsentatives Material vor: (s. Fig. 1)

Österreich:

- 1 **Repolusthöhle** bei Peggau, Grazer Bergland, Steiermark, 525 m Seehöhe, MOTTTL (1955, 1964): 23 P<sub>4</sub>, 20 P<sup>4</sup>
- 2 **Frauenloch** bei Semriach, Grazer Bergland, Steiermark, 600 m, MOTTTL (1947): 24 P<sub>4</sub>, 50 P<sup>4</sup>.
- 3 **Kugelsteinhöhle II** (Tropfsteinhöhle) bei Peggau, Steiermark, 480 m, MOTTTL (1968), MURBAN & MOTTTL (1953): 31 P<sub>4</sub>, 20 P<sup>4</sup>



Fig. 1. Karte der Höhlenbär-Lokalitäten

1 = Repolusthöhle, 2 = Frauenloch, 3 = Kugelsteinhöhle II, 4 = Drachenhöhle bei Mixnitz, 5 = Lieglloch, 6 = Nixloch, 7 = Merkensteinhöhle, 8 = Herdengelhöhle, 9 = Schusterlucke, 10 = Vindija, 11 = Pod hradem, 12 = Čertova Dira, 13 = Šipka-höhle, 14 = Zoolithenhöhle, 15 = Hunas.

4 **Drachenhöhle bei Mixnitz**, Steiermark, 950 m, ABEL & KYRLE (1931): 100 P<sub>4</sub>, 100 P<sup>4</sup>

5 **Lieglloch** bei Tauplitz, Steiermark, 1290 m, MOTTL (1968): 17 P<sub>4</sub>, 26 P<sup>4</sup>

6 **Nixloch** bei Losenstein an der Enns, Oberösterreich, 770 m. Grabungen noch nicht abgeschlossen, reiche kaltzeitliche Kleinsäugerfauna mit Höhlenbären assoziiert: 22 P<sub>4</sub>, 24 P<sup>4</sup>.

7 **Merkenstein-Höhle** bei Bad Vöslau, Niederösterreich, 441 m. Nicht nur durch Höhlenbärenfunde

(HÜTTER, 1955), sondern auch durch eine reiche Kleinsäugerfauna (WETTSTEIN & MÜHLHOFER, 1938) bekannt: 43 P<sub>4</sub>, 44 P<sup>4</sup>.

- 8 **Herdengelhöhle** bei Lunz am See, Niederösterreich, 878 m, RABEDER & MAIS (1985): 32 P<sub>4</sub>, 52 P<sup>4</sup>
- 9 **Schusterlucke** bei Hartenstein, Niederösterreich 560 m, Höhlenbären-Funde mit reicher kaltzeitlicher Mikrovertebraten-Fauna assoziiert, WOLDŘICH (1893): 18 P<sub>4</sub>, 24 P<sup>4</sup>

Jugoslawien:

- 10 **Vindija** in Nord-Kroatien, 275 m. In der durch Funde von *Homo neanderthalensis* berühmten Höhle sind 12 Meter Sediment aufgeschlossen (s. MALEZ & RUKAVINA (1979); fast alle Schichten enthalten Höhlenbären-Reste, jedoch nicht in repräsentativen Mengen, weshalb die Fundschichten zu zwei Gruppen zusammengefaßt wurden. Die Schichten G-E werden als wärmzeitlich (40 bis 20 ka) angesehen, während das Paket M-I vornehmlich dem letzten Interglazial und dem jüngsten Abschnitt der Riß-Kaltzeit angehört: Schichtengruppe G-E: 39 P<sub>4</sub>, 55 P<sup>4</sup>; Schichtengruppe M-I: 27 P<sub>4</sub>, 61 P<sup>4</sup>.

Tschechoslowakei:

- 11 **Pod hradem** im Mährischen Karst, unter der Burgruine von Blansko, Mähren, MUSIL & al (1965), 411 m: 28 P<sub>4</sub>, 23 P<sup>4</sup>.
- 12 **Čertova Dira** bei Stramperk (Stramberg),

Mähren, ca. 460 m, durch Steinbruch-Arbeiten weggesprengt (VALOCH 1965): 17 P<sub>4</sub>, 18 P<sup>4</sup>.

- 13 **Šipka-Höhle** bei Stramperk (Stramberg), Mähren, 440 m, (VALOCH, 1965): 14 P<sub>4</sub>, 17 P<sup>4</sup>.

Bundesrepublik Deutschland:

- 14 **Zoolithenhöhle** bei Burggailenreuth, Oberfranken, 455 m (HELLER, 1972). Typuslokalität von *Ursus spelaeus* ROSENMÜLLER. Repräsentative Mengen von Zähnen brachten neue Grabungen durch GROISS und Mitarbeiter. Bei den neuen Fundstellen handelt es sich um Spalten- und Schachtfüllungen in neuentdeckten Höhlenteilen.

a) Spalte und Schacht: 114 P<sub>4</sub>, 96 P<sup>4</sup>

b) Guloloch: 48 P<sub>4</sub>, 80 P<sup>4</sup>

- 15 **Hunas**, Höhlenruine bei Hartmannsdorf im Landkreis Nürnberger Land, Oberfranken, 505 bis 525 m, HELLER (1983): 48 P<sub>4</sub>, 43 P<sup>4</sup>.

Absolute Datierungen:

Von vier Fundstellen liegen absolute Altersangaben vor, die eine zeitliche Kontrolle der morphologischen Ergebnisse sowie eine grobe Schätzung der Evolutionsgeschwindigkeit zulassen.

Pod hradem: <sup>14</sup>C -Daten aus der fossilführenden Schicht: 32990 ± 1500, 32420 ± 470, 26240 ± 300 / MUSIL & al. 1965: 98).

Herdengelhöhle: Uran-Thorium-Datum (Sinter) aus der fossilführenden Schicht: 112.800 + 13000, - 11600 Jahre v.h. (RABEDER & MAIS, 1985: 41)

Hunas: Uran-Thorium-Datum (Sinter) aus der Schicht P, ca. 2 Meter unter den tiefsten fossilführenden Schichten M: 260.000, + 60.000, – 40.000 Jahre v.h. (HELLER, 1983:81).

Vindija: Es liegt ein  $^{14}\text{C}$ -Datum aus der Fundschicht F vor (MALEZ & RUKAVINA, 1979:217): ca. 26.000 Jahre v.h. Aus der nur 4 km entfernten Velika Pecina, die sedimentologisch und nach den paläolithischen Funden mit Vindija weitgehend übereinstimmt, gibt es ein  $^{14}\text{C}$ -Datum von 26450  $\pm$  300 Jahren aus der Schicht e sowie ein Wert von 33850  $\pm$  250 aus der Schicht i, die zeitgleich mit Vindija G<sub>1</sub>, sein dürfte. Somit ist für die Schichtengruppe G-E mit einem Mittelwert von ca. 30.000 Jahren zu rechnen.

### **Methodik:**

Hochpolymorphe Merkmalsgefüge, wie sie für die Backenzähne der Höhlenbären typisch sind, können durch herkömmliche Alternativ-Morphologien analytisch nicht ausgeschöpft werden. An die Stelle statischer haben dynamische Betrachtungsweisen zu treten, wie dies mit Erfolg an den ebenfalls polymorphen Arvicoliden-Molaren praktiziert wurde (RABEDER 1981, 1986). Das an den fossilen Zähnen der Gattung *Microtus* entwickelte Konzept (Morphodynamik-Konzept) berücksichtigt nicht nur die beobachtbaren Merkmale und meßbaren Größen sondern auch die formverändernden Prozesse selbst sowie die Variabilität als Ausdruck dieses dynamischen Geschehens; zur Quantifizierung der mor-

phodynamischen Prozesse werden sog. "morphodynamische Indices" ermittelt, die das Evolutionsniveau einer Fossil-Population in bezug auf einen bestimmten Merkmalskomplex angeben.

Eine morphodynamische Analyse besteht aus folgenden Schritten, die z.T. hintereinander z.T. aber auch nebeneinander zu vollziehen sind.

1. Definition von Morphotypen, indem die Variabilität in ihrer ganzen Breite in morphologische Klassen zerlegt wird. Die Morphotypen werden mit Buchstaben oder Buchstaben-Kombinationen bezeichnet oder mit historischen Artnamen benannt.

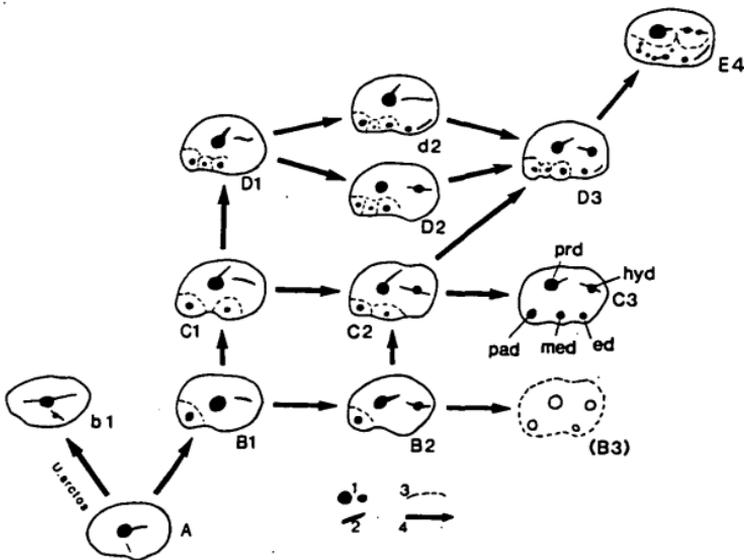


Fig. 2. Morphodynamisches Schema der P<sub>4</sub>-Kaufläche.

Abkürzungen: ed Entoconid, hyd Hypoconid, med Metaconid, pad Paraconid, prd Protoconid. A, B<sub>1</sub>, C<sub>1</sub> .... Morphotypen.

2. Morphodynamisches Schema (Fig. 1). Die erfaßten und definierten Morphotypen werden nach einem Schema geordnet, das funktionsmorphologischen Überlegungen und Kenntnissen entspricht. Dabei spielen die Übergangsformen zwischen zwei Morphotypen eine wichtige Rolle, indem sie den "morphodynamischen Weg" anzeigen können, den die Evolution einschlägt. Bei der Erstellung des morphogenetischen Schemas fließen schon Erkenntnisse des 3. und 4. Schrittes ein.
3. Morphotypenfrequenzen. Durch die Auszählung der Häufigkeiten, mit denen die Morphotypen auftreten (Zwischenformen werden je zur Hälfte den benachbarten Morphotypen zugerechnet), erhält jede Fossilpopulation ein charakteristisches Morphotypenspektrum. Wie wir nun aus mehreren Profilen wissen, unterscheiden sich verschieden alte Fossilpopulationen z.T. sehr deutlich in ihren Morphotypenfrequenzen, indem die jüngeren Faunen Frequenzverschiebungen zugunsten von Morphotypen erkennen lassen, die funktionsmorphologisch als höher evolviert anzusehen sind.
4. Frequenzvergleich. Aus dem Vergleich der Morphotypenspektren läßt sich die Morphodynamik als Verschiebung von Frequenzen erkennen. Um nicht einem *circulus vitiosus* zu erliegen, ist es notwendig, relative oder absolute chronologische Daten in die Untersuchung einzu-

beziehen. Ideal sind natürlich Profile mit mehreren übereinander liegenden Fundschichten. Bei Beachtung dieser Einschränkung kann für jede Fossilpopulation das Evolutionsniveau bestimmt werden.

5. Morphodynamische Indices. Die Morphotypenspektren lassen sich auf einfache Werte reduzieren, wenn man die funktionsmorphologisch deutbaren "Evolutionsschritte" quantitativ erfaßt: ausgehend vom primitivsten Morphotyp werden die "Schritte" gezählt, die notwendig sind, um die einzelnen Morphotypen zu "erreichen". So wird jedem Morphotyp ein Faktor zugeordnet, der mit der jeweiligen Prozentzahl multipliziert wird. Die Summe der so errechneten Produkte wird als "morphodynamischer Index" bezeichnet und dient als Maß für das morphodynamische Niveau eines Merkmalskomplexes. Je mehr solche Indices innerhalb einer Gruppe von Fossilpopulationen errechnet werden können, desto leichter lassen sich Modus und Geschwindigkeit der Evolution erkennen. Voraussetzung dafür sind natürlich repräsentative Mengen an Fossilien, wie sie meistens an den hier gewählten Beispielen der Höhlenbären vorliegen.

Die überaus große morphologische Variabilität der Backenzähne des Höhlenbären war schon mehrmals das Objekt detaillierter Studien (z.B. EHRENBERG in ABEL & KYRLE, 1931; RODE, 1935; MUSIL, 1965) und Beschreibungen. Obwohl die Evolutions-

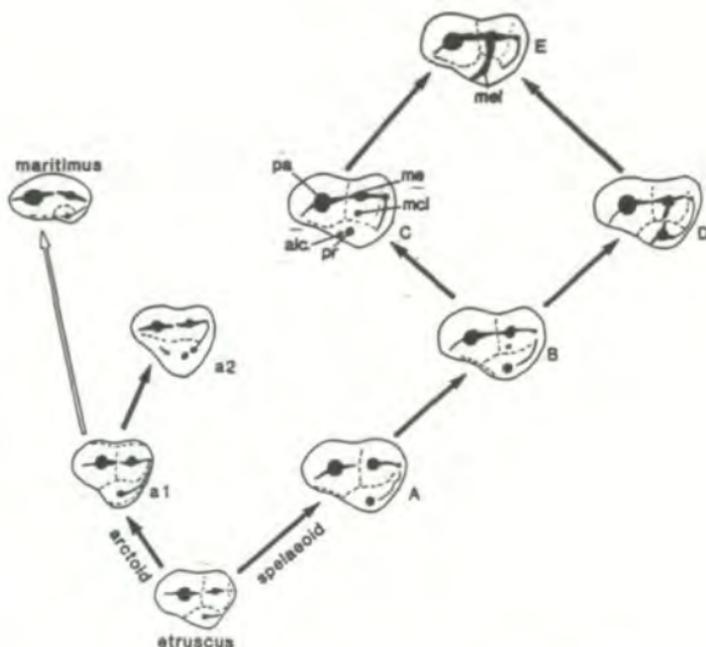


Fig. 3. Morphodynamisches Schema der  $P^4$ -Kaufläche.

Abkürzungen: alc hinzukommender linguale Conus, hy Hypoconus, mcl Metaconulus, me Metaconus, mel Metaloph, pa Paraconus, pr Protoconus, A, B, C .... Morphotypen.

richtung der Gebißmorphologie schon seit den grundlegenden Arbeiten bekannt war (Molarisierung der  $P^4$ , Vergrößerungen der  $M^2$  und  $M^3$ , allgemeine Höckervermehrung), war es bisher nicht gelungen, die hinter der Variabilität verborgene Evolution zu durchschauen. Erst statistisch-morphogenetische Untersuchungen ließen erkennen, daß die jung- und mittelpleistozänen Höhlenbären sich nicht in einem "statischen Gleichgewicht" befanden sondern einen überaus raschen Evolution unterworfen waren.

Besonders deutlich läßt sich das an den Kauflächen der Prämolaren erkennen:

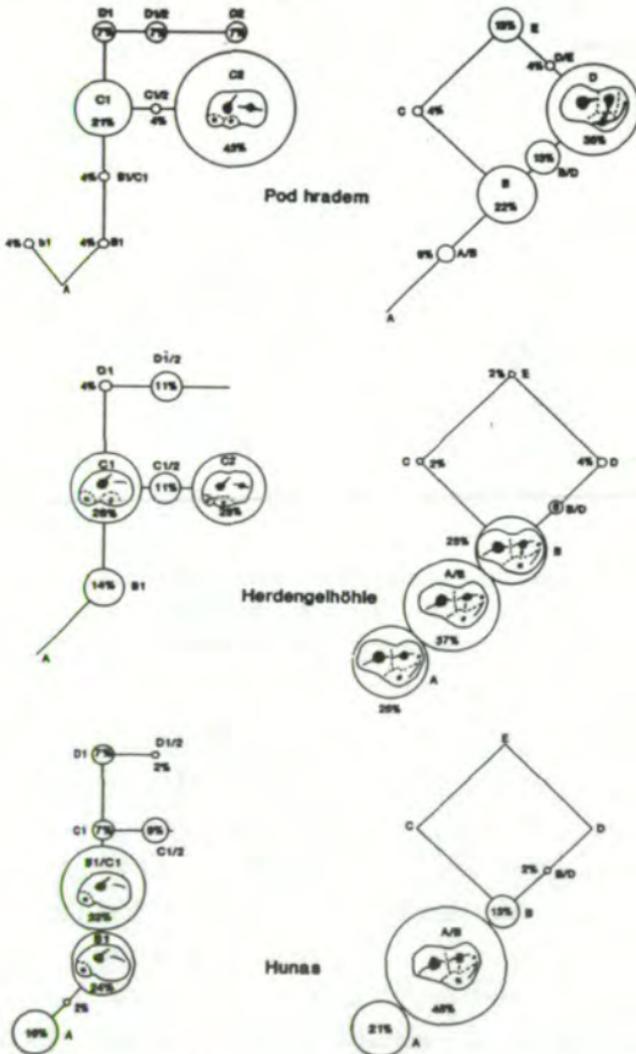


Fig. 4. Vergleich der Morphotypen-Spektren von P<sub>4</sub> (links) und von P<sup>4</sup> (rechts) von drei absolut datierten Höhlenbären-Faunen.

ad 1. Morphotypen des  $P_4$  (Fig. 2).

Die Molarisierung des  $P_4$  äußert sich einerseits in einer Größenzunahme, andererseits in der Vermehrung der Höcker. Der ursprünglichste Morphotyp (typisch für *Ursus etruscus*) besaß nur einen Höcker, der als Protoconid zu bezeichnen ist. Die Ausbildung weiterer Höcker vollzieht sich auf verschiedenen Wegen, die im morphodynamischen Schema dargestellt sind (Fig. 2). Zuerst wird ein vorderer Lingualhöcker (Paraconid) gebildet, während der zweite Weg zum zweihöckrigen Stadium (Bildung eines Metaconids) typisch für *Ursus arctos* ist und nur sehr selten von *U. spelaeus* eingeschlagen wird. Die anderen zahlreichen Morphotypen unterscheiden sich nun in der Zahl der zusätzlichen Trigonid- und Talonid-Höcker und werden nach Buchstaben-Zahlen-Kombinationen benannt.

ad 2. Die Evolutions-Richtungen im morphodynamischen Schema ergeben sich nicht nur aus funktionsmorphologischen Überlegungen (vgl. RABEDER, 1983:81), sondern auch durch die Auswertung absolut datierter Höhlenbärenfaunen (s. 3. und 4. Schritt).

ad 3. Die Auszählung statistisch repräsentativer Mengen ergibt z.T. sehr unterschiedliche Morphotypen-Frequenzen, die als verschiedene Evolutionsniveaus gedeutet werden. Absolute Daten und in Profilen übereinander liegende Faunen berechtigen zu dieser Feststellung. Die Evolution repräsentiert sich als Verschiebung der Frequenzen von primitiven

zu höheren Morphotypen im Sinne des morphodynamischen Schemas.

ad 4. Fig. 3 zeigt als Beispiel drei Morphotypenfrequenzen von absolut datierten Faunen. Deutlich zu erkennen ist die zeitabhängige Verschiebung zugunsten der progressiven Morphotypen mit Hypoconid (C2, D2, E4 etc.). Die Verwertung dieser Frequenz-Unterschiede für chronologische Einstufungen drängt sich schon hier auf.

ad 5. Als Ausgangsform für die quantitative Erfassung der Morphodynamik des P<sub>4</sub> dient der einfachste Morphotyp A. Der Einbau jedes zusätzlichen wirksamen Höckers wird als ein Schritt (Faktor 1), die Ausbildung eines hohen, dem Protoconid fast gleichrangigen Hypoconids als zweifacher Schritt (Faktor 2) gewertet. Die Errechnung des morphodynamischen Index des P<sub>4</sub> zeigt folgende Tabelle.

Tabelle 1. Beispiel zur Errechnung des morphodynamischen Index des P<sub>4</sub>: Herdengelhöhle (Riß-Würm-Interglazial)

Morphotyp	Anzahl	Frequenz (in %)	Faktor	Produkt
A	0	0	0	0
B 1	2	6,3	0,5	3,15
C 1	12	37,5	1,0	37,50
C 1 / D 1	5	15,6	1,13	17,60
D 1	4	12,5	1,25	15,60
D 1 / D 2	5	15,6	1,75	27,30
C 2	4	12,5	2,00	25,00
Summe	32	100,0	—	126,15

Morphodynamischer Index: **126,15**

### Morphotypen des P<sup>4</sup>

Die Ausgangsform der Molarisierung ist der schon dreihöckrige P<sup>4</sup> (mit Para-, Meta- und Protoconus) von *Ursus etruscus*. Auch hier beginnt die morphodynamische Entwicklung mit der Ausbildung von zusätzlichen Höckern. Funktionell wirksam werden nur jene Höcker, die in der Verbindung bzw. Verlängerung des Proto-Metacon-Grates entstehen. Das Ziel dieses evolutiven Aufstieges ist die Bildung eines Metalophs – einer zusätzlichen Schneidekante, die mit der Trigonid-Kerbe des M<sub>1</sub> occludiert. Auch beim P<sup>4</sup> ist das morphodynamische Schema (Fig. 4) durch absolute Daten gesichert. Die morphodynamische Index-Bewertung zeigt folgende Tabelle.

Tabelle 2. Beispiel für die Errechnung des morphodynamischen Index P<sup>4</sup>: Herdengel-Höhle (Riß-Würm-Interglazial)

Morphotyp	Anzahl	Frequenz (in %)	Faktor	Produkt
A	13	25,0	0	0
A/B	19	36,5	0,5	18,25
B	13	25,0	1,0	25,00
B/D	3	5,8	1,5	8,70
D	2	3,9	2,0	7,80
C	1	1,9	2,0	3,80
E	1	1,9	3,0	5,70
Summe	52	100,0	–	69,25

Morphodynamischer Index des P<sup>4</sup>: **69,25**

**Ergebnis:**

Fig. 5 zeigt das vorläufige Ergebnis der morphodynamischen Analyse der  $P_4^4$  von 15 verschiedenen alten Höhlenbärenfaunen aus Mitteleuropa. Die Index-Werte ordnen sich längs einer Geraden an, deren Steigung eine deutliche Korrelation der Ober- und Unterkiefer-Prämolaren erkennen läßt. Selbstverständlich soll durch diese graphische Darstellung nicht der Eindruck erweckt werden, daß wir annehmen, die Höhlenfaunen überspannen nur ganz kurze Zeiträume. Aus einigen Profilen wissen wir, daß die einzelnen Höhlenbären-Faunen (z.B. Vindija, Hunas) größere Zeitintervalle repräsentieren. Wir haben es hier ausschließlich mit Mittelwerten zu tun, z.T. war es notwendig, mehrere Schichten zu Komplexen zusammenzufassen, um repräsentative Mengen von Prämolaren bewerten zu können.

Die Verteilung der morphodynamischen Mittelwerte zeigt, daß die Evolution der Höhlenbären gradua- listisch in kleinen Schritten erfolgt ist. Einige absolute Daten lassen außerdem erkennen, daß die Evolu- tionsgeschwindigkeit vom Mittelpleistozän bis zum jüngsten Pleistozän immer rascher zunimmt, sodaß im Bereich ab 100 ka vor heute Evolutions-Unter- schiede erfaßbar sind, die nicht mehr als 10.000 Jahren entsprechen. In den nächsten Jahren soll in einem breit angelegten Forschungsprojekt die Rich- tigkeit der oben getroffenen Aussagen geprüft werden, indem das morphodynamische Konzept auch auf die anderen Elemente des Gebisses (vor allem auf

die Molaren und die  $J_3^3$ ) sowie des postcranialen Skelettes ausgedehnt wird.

Schon jetzt können die morphodynamischen Werte für chronologische Einstufungen herangezogen werden.

Es bedarf wohl keiner prophetischen Gabe, wenn man behauptet, daß die Höhlenbären dank ihrer guten Fundsituation und ihrer überaus raschen Evolution auch in der Zukunft als Parade-Gruppe der paläontologischen Evolutionsforschung bestehen können.

### **Diskussion:**

In jüngster Zeit wurden zahlreiche fossil gut belegte Evolutionsreihen bekannt gemacht, die zeigen, daß die Evolution, zumindest bei den Säugetieren, nach dem gradualistischen Prinzip verläuft; dazu einige Beispiele: für das Eozän zeigten dies ROSE & BOWN (1982) und GINGERICH (1974) an Omomyiden (Primates), bzw. Condylarthra, für das Miozän FAHLBUSCH (1983) an Eomyiden (Rodentia). Besonders gut belegte Beispiele von gradualistischer Evolution sind bei den plio-pleistozänen Arvicoliden (Rodentia) zu finden (RABEDER, 1981). Während sich die genannten Evolutionsreihen über Zeiträume von Millionen Jahren (4 – 5 Millionen Jahre am Beispiel des Eozän, ca. 3 Millionen Jahre bei den Eomyiden und 0,5 – 1 Million Jahre am Beispiel der Arvicoliden) erstrecken und dementsprechend große Zeitlücken zwischen den einzelnen Faunenhorizonten bestehen, können wir bei den Höhlenbären eine

Evolution erkennen, die in der Zeitspanne von nur 200.000 Jahren überaus rasch erfolgte. Die bisher untersuchten Höhlenbärenfaunen ordnen sich nach dem Evolutionsniveau der P 4/4 längs einer Regressionsgeraden ein (Fig. 5), und zeigen zwischen 120 ka und 25 ka keine Lücke, die auf eine sprunghafte Entwicklung schließen lassen könnte. Die noch bestehende Lücke zwischen dem Niveau von Hunas – Repolusthöhle (ca. 260 ka) und den Faunen um 120 ka (Riß-Würm-Interglazial) ist auf das Fehlen von Riß-Faunen zurückzuführen.

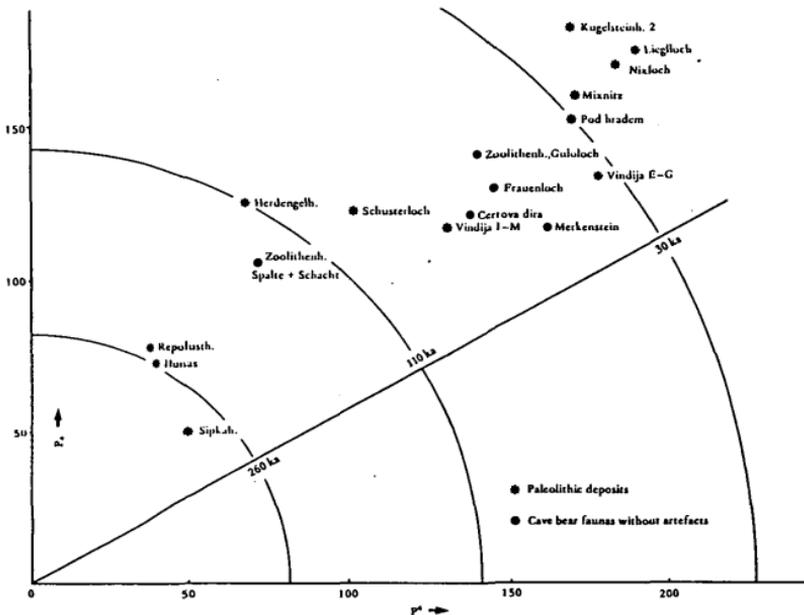


Fig. 5. Diagramm morphodynamischer Indices von  $P_4$  (senkrecht) und  $P^4$  (waagrecht).

3 absolute Daten werden eingetragen: ca. 260 ka für das Stratum P von Hunas, ca. 110 ka für die Herdengelhöhle und ca. 30 ka für Pod hradem und Vindija E-G.

Das Beispiel der Höhlenbären zeigt, daß die Evolution einzelner Merkmalskomplexe so rasch fortschreiten kann, daß chronologische Differenzierungen bis zu einer Auflösung von 10 ka möglich sind. Dies kann allerdings auch so ausgedrückt werden, daß eine Evolution von Art und Geschwindigkeit der Höhlenbären in einem Zeitraum mit einer wesentlich größeren Zeitskala (z. B. Tertiär) als sprunghafte Entwicklung (Saltation, Makroevolution) angesehen werden würde.

Dank: Diese und die derzeit laufenden Untersuchungen wären nicht möglich gewesen, wenn nicht zahlreiche wissenschaftliche Institute ihre Sammlungen zur Verfügung gestellt hätten. Ich will auch hier allen Kollegen für die lebenswürdige Unterstützung herzlich danken:

Den Herren Dr. H. Kollmann, Dr. H. Summesberger und Dr. O. Schultz vom Naturhistorischen Museum Wien, Prof. Dr. Gräf und Prof. Dr. Ebner vom Steiermärkischen Landesmuseum "Joanneum" in Graz, Prof. Dr. M. Malez von der Jugoslawischen Akademie der Wissenschaften in Zagreb, Prof. Dr. K. Valoch und Dr. L. Seitzl vom Mährischen Museum in Brünn, Prof. Dr. Th. Groß vom Institut für Paläontologie der Universität Erlangen.

Herrn Dr. G. Wagner (Institut für Zoologie der Universität Wien) danke ich für Diskussion und Anregungen.)

**Literatur:**

- ABEL, O. & KYRLE, G. 1931. Die Drachhöhle bei Mixnitz. – Späleol. Monogr. 7-9:1-953, Wien.
- FAHLBUSCH, V. 1983, Mikroevolution – Makroevolution – Punktualismus. Ein Diskussionsbeitrag am Beispiel miozäner Eomyiden (Mammalia, Rodentia). – Paläolont. Z., 57, 3/4: 213-230, Stuttgart.
- GINGERICH, P. D. 1974, Stratigraphic record of Early Eocene Hyopsodus and the geometrie of mammalian phylogeny. – Nature 248: 107-109.
- HELLER, F. 1972. Die Zoolithenhöhle bei Burggailenreuth/Ofr. 200 Jahre wissenschaftliche Forschung 1771-1971. – Erlanger Forsch., 5:1-131.
- HELLER, F. (ed.) 1983. Die Höhlenruine Hunas bei Hartmannshof (Landkreis Nürnberger Land). Eine paläontologische und urgeschichtliche Fundstelle aus dem Spät-Riß. – Quartär-Bibl. 4, 407 pp., Ludwig Röhrscheid-Verl. Bonn.
- HILLE, P. & RABEDER, G. (ed.) 1986. Die Ramesch-Knochenhöhle im Toten Gebirge. – Mitt. Komm. Quartärforsch. Österr. Akad. Wiss., 6:1-77, Wien.
- HÜTTER, E. 1955. Die Höhlenbären von Merkenstein. – Ann. Naturhist. Mus. Wien, 60:122-168, Wien.
- MALEZ, M. & RUKAVINA, D. 1979. Lage der Höhlenablagerungen von Vindija im System der quartären Vollgliederung des Alpengebietes. – Rad Jugosl. akad znan. umjet., 383:187-218, Zagreb.
- MOTTL, M. 1947. Die pleistozäne Säugetierfauna des Frauenloches im Rötschgraben bei Stübing. – Verh. Geol. Bundes-Anst., 1947/4-6:94-120, Wien.
- MOTTL, M. 1955. Neue Grabungen in der Repolusthöhle bei Peggau in der Steiermark. – Mitt. Mus. Bergbau, Geol. u. Techn., 15, Graz.
- MOTTL, M. 1964. Bärenphylognese in Südost-Österreich. – Mitt. Mus. Bergbau, Geol. Techn., 26:1-55, Graz.

- MOTTL, M. 1968. Neuer Beitrag zur näheren Datierung urgeschichtlicher Rastplätze Südost-Österreichs. – Mitt. Urgesch. Arbeitsgem. 1968:87-111, Wien.
- MURBAN, K. & MOTTL, M. 1953. Eiszeitforschung des Joanneums in Höhlen der Steiermark. – Mitt. Mus. Bergbau, Geol. u. Techn., Landesmuseum Joanneum, 11:1-75, Graz.
- MUSIL, R., VALOCH, K., ONDRUS, V., PELISEK, J., DVORAK, J., PANOS, V. & OPRAVIL, E. 1965. Die Erforschung der Höhle Pod hradem 1956-1958. – Anthropos 18 (N.S. 10):1-149, Brno.
- RABEDER, G. 1981. Die Arvicoliden (Rodentia, Mammalia) aus dem Pliozän und dem älteren Pleistozän von Niederösterreich. – Beitr. Paläont. Österr., 8:1-373, Wien.
- RABEDER, G. 1983. Neues vom Höhlenbären. Zur Morphogenetik der Backenzähne. – Die Höhle, 34/2:67-85, Wien.
- RABEDER, G. 1986. Herkunft und frühe Evolution der Gattung *Microtus* (Arvicolidae, Rodentia). – Z. Säugetierkde., 51/6: 350-367, Hamburg.
- RABEDER, G. & MAIS, K. 1985. Erste Grabungsergebnisse aus der Herdengelhöhle bei Lunz am See (Niederösterreich). – Die Höhle, 36/2:35-41, Wien.
- ROSE, K. D. & BOWN, Th. M. 1984. Gradual phyletic evolution at the generic level in early Eocene omomyid primates. – Nature 309:250-252.
- VALOCH, K. 1965. Die Höhlen Šipka und Čertova Dira bei Stramberk. – Anthropos, 17(N.S. 9):1-179, Brno.
- WOLDŘICH, J. N. 1893. Reste diluvialer Faunen und des Menschen aus dem Waldviertel Niederösterreichs in den Sammlungen des k.k. Naturhistorischen Hofmuseums in Wien. – Denkschr. kais. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Cl., 60:565-631, Wien.
- WETTSTEIN, O. & MÜHLHOFER, F. 1938. Die Fauna der Höhle von Merkenstein in NÖ. – Arch. Naturgesch. N.F. 7(4):514-558, Wien.

**Zusammenfassung:** Durch neue morphologische Methoden gelingt es, die hohe Polymorphie der Höhlenbärenzähne als Erscheinung einer überaus raschen Evolution während der letzten 300.000 Jahre zu erkennen. Absolute Altersangaben nach der Uran-Serien-Methode und der  $^{14}\text{C}$ -Methode ermöglichen eine Abschätzung der Evolutionsgeschwindigkeit. Die Evolution des Höhlenbären verlief in vielen kleinen Schritten nach dem gradualistischen Prinzip.

**Abstract:** By using new morphological methods it has been possible to recognize that the high polymorphism of cave bear teeth is a result of exceedingly rapid evolution during the last 300.000 years. An estimate of the rate of evolution is possible by using the Uranium-series-method as well as the  $^{14}\text{C}$ -method. The evolution of the cave bears occurred gradually in many small steps.

**Anschrift des Verfassers:**

o. Univ. Prof. Dr. Gernot Rabeder  
Institut für Paläontologie der Universität Wien,  
1010 Wien  
Universitätsstr. 7