

Paläobiologie heute – Themen der Paläobiologie in modernen Forschungsprojekten der Wirbeltierpaläontologie am Institut für Paläontologie 1970–2013

Gernot RABEDER

An Hand von Beispielen aus der Wirbeltierpaläontologie wird gezeigt, dass viele Aspekte der von Othenio ABEL begründeten „Paläobiologie“ heute mit modernen Methoden am Institut für Paläontologie der Universität Wien weitergeführt werden. Besonders hervor-gehoben werden neue Wege (DNA, stabile Isotopen, microwear) zur Erforschung von Evolution und Phylogenie aber auch von Ernährungsweisen fossiler Säugetiere sowie die daraus resultierenden Aussagemöglichkeiten über das einstige Klima. Aber auch etwas ausgefallene Themen wie „fossile Gehirne“ und „Spurenfossilien an tertiären Säugetierknochen“ kommen zur Geltung.

RABEDER G, 2013: Paleobiology today – Issues of paleobiology in recent research projects on vertebrate paleontology at the Institute of Paleontology 1970–2013.

Examples from vertebrate paleontology show that many aspects of “paleobiology”, established by Othenio ABEL, continue to be studied today with modern methods at the Institute of Paleontology, University of Vienna. A particular focus is on new approaches to research on evolution and phylogeny (DNA, stable isotopes, micro wear), but also on the diets of fossil mammals and the resulting conclusions about the former climate. Other, unusual topics such as “fossil brains” and “trace fossils of Tertiary mammalian bones” are also emphasised.

Keywords: Palaeobiology, fossil vertebrates, evolution, phylogeny, ancient DNA, immigration, extinction pattern, palaeodiet, paleoneurology.

Im Gegensatz zur klassischen Paläontologie betrachtet die Paläobiologie im Sinne von Othenio ABEL die Fossilien nicht als Zeitmarken, die für viele geologisch-stratigraphische Fragestellungen unentbehrlich sind, sondern behandelt sie ausschließlich als Reste einstiger Lebewesen: die meisten Teildisziplinen der Biologie wie Physiologie, Ökologie, Ethologie und Genetik, ja sogar Neurologie können auch für Fossilien herangezogen werden, das gilt besonders für die Wirbeltiere, die dank ihrer meist stark mineralisierten Skelette ein hohes Maß an Bioinformationen liefern können.

An Hand von sechs ausgewählten Beispielen aus dem Institut für Paläontologie wird gezeigt, dass die von Othenio ABEL geprägten Themen bis heute an Aktualität nichts verloren haben

1. Evolution – Phylognese – Stammesgeschichte

Der wirbeltierpaläontologische Forschungsschwerpunkt des Instituts für Paläontologie in Wien lag seit mehr als 100 Jahren bei den neogenen und pleistozänen Säugetieren. In mehreren Gruppen von Groß- und Kleinsäugetern war es in dem genannten Zeitraum zu überaus raschen Evolutionsabläufen gekommen, die mit den einschneidenden klimatischen Veränderungen ab dem Obermiozän zusammenhängen. In zahlreichen Publikationen von Doris

NAGEL und Gernot RABEDER spielen Evolution und Phylogenese eine zentrale Rolle, besonders bei den Säugetierordnungen Insectivora, Rodentia und Carnivora.

„Insectivora“ (Eulipotyphla)

Einige Gruppen der heute mit drei Familien in Europa verbreiteten Insektenfresser (Insectivora) haben in der jüngeren geologischen Vergangenheit – sogar noch im Pleistozän – relativ starke Evolutionsschübe erlebt. Besonders betrifft dies die Spitzmäuse (Soricidae), aber in unterschiedlichem Ausmaß. Neben der Hauptlinie der Gattung *Sorex*, deren Evolution hauptsächlich in der Veränderung der Körpergröße und des Kiefergelenks erkennbar ist (RABEDER 1972a), gibt es Nebenlinien mit starken Gebissanpassungen an eine malakophage Ernährung (s. Kap. Paläodiät!).

Die Igel (Erinaceidae) sind heute in Europa nur mit einer Gattung (*Erinaceus*) vertreten, die im Laufe des Plio-Pleistozäns nur geringe Veränderungen erfuhren. Vertreter der so genannten „Borsteningel“ (Echinosoricinae, heute in Asien lebend) hatten im Obermiozän eine erstaunlich rasche Evolution. Der Autor untersuchte die Zähne von *Galerix* s.l. aus der ehemaligen Ziegelei Vösendorf und vom Eichkogel (RABEDER 1973), die zwei aufeinander folgenden MN-Zonen angehören) und fand beträchtliche Unterschiede in der Tendenz zur Abspaltung bestimmter Zahnhöcker (Mesostyle) in den Oberkiefermolaren, was später zum Namen *Schizogalerix* (ENGESSER 1980) geführt hat. Die ältere, wesentlich primitivere Form heißt heute *Schizogalerix voesendorfensis*, die jüngere, höher evoluierte vom Eichkogel *Schizogalerix moedlingensis* (s. Abb. 1)

Rodentia

Zahlreiche Beispiele von fossil belegbaren Evolutionsvorgängen können unter den Nagetieren präsentiert werden. Die Gruppe mit den schnellsten Evolutionsschritten sind die Wühlmäuse (Arvicolidae). Sie gelten als die geologisch jüngste Familie oder Unterfamilie (Arvicolinae), weil sie erst an der Grenze vom Obermiozän zum Pliozän – also vor rund sechs Millionen Jahren entstanden sind und mit einem enormen Tempo ihr Gebiss an eine harte Pflanzennahrung angepasst haben: ausgehend von brachyodonten Molaren, ähnlich den Zähnen der heutigen Hamster, wurden die Backenzähne immer höherkronig, bis sie mit der Wurzellosigkeit die Möglichkeit des andauernden Wachstum erreicht haben. Damit war die Optimierung der Molaren aber noch nicht abgeschlossen: es wurden weitere Kaelemente eingebaut, eine Entwicklung, die bis in die Gegenwart andauert.

Die Entdeckung und Ausbeutung von zwei großen Fundkomplexen in der Nähe von Wien haben die Phylogenie mehrerer Arvicoliden-Gruppen entscheidend verändert: die über 50 Spalten- und Höhlenfüllungen im Steinbruch von Bad Deutsch-Altenburg mit einem Zeitumfang vom Mittelpliozän bis zum Mittelpleistozän (ca. 3,5 bis 0,6 MJ) und das Lössprofil von Stranzendorf, das im Mittelpliozän beginnt und das ganze Jungpliozän umfasst (ca. 2,8–1,8 MJ). Die Stammesgeschichte der Arvicoliden ist durch viele Parallelevolutionen geprägt, die in mehreren Evolutionslinien mit unterschiedlichen Geschwindigkeiten gelaufen sind. Durch Kombination von Funden aus dem Stranzendorfer Profil und den Fundstellen von Deutsch-Altenburg konnten phylogenetische Zusammenhänge geklärt werden, besonders bei den *Mimomys*-Gruppen und den Gattungen *Pliomys*, *Ungaromys-Villanyia*, *Clethrionomys* und *Microtus* (RABEDER 1981, 1986d).

Carnivora

Canidae

Für die Phylogenie der Füchse (Gattung *Vulpes*) sind die Spalten- und Höhlenfüllungen der Hainburger Berge von Bedeutung. Nachdem THENIUS (1954) mit *Vulpes angustidens* eine Zwischenform beschrieben hat, die zwischen den altpleistozänen und rezenten Rotfüchsen vermittelt, kam im Steinbruch Hollitzer bei Deutsch-Altenburg ein sehr reiches Schädelmaterial von altpleistozänen Füchsen zu Tage, mit dem der Verlauf der Stammesgeschichte der *Vulpes*-Linien (Subgenera *Vulpes* und *Cynalopex*) wesentlich genauer erfasst werden konnte (RABEDER 1976).

Mustelidae

Auch für die Phylogenie der Marder konnten aus den Fundmaterialien von Deutsch-Altenburg viele Erkenntnisse gewonnen werden, so über die Evolution der Dachse, für die eine altpleistozäne Zwischenform (*Meles hollitzeri*), die zwischen dem oberpliozänen *Meles thoralis* und dem rezenten *Meles meles* vermittelt (Abb. 2): die Verbreiterung der ersten Molaren (M^1 und M_1) werden als Anpassung an eine omnivore Ernährung gedeutet (RABEDER 1976).

Eine große Überraschung war der Fund eines kompletten Schädels (Abb. 3) eines Tigeriltisverwandten, *Oxyvormela maisi*, der gegenüber der rezenten Form (*Vormela*) eine starke Anpassung an eine rein räuberische Lebensweise zeigt (RABEDER 1973)

Ursidae

Seit fast 100 Jahren ist die Erforschung der Höhlenbären ein zentrales Thema der Paläobiologie an der Universität Wien. Das mag hauptsächlich an den riesigen Mengen von Bärenfossilien liegen, die durch die staatliche Höhlendüngeraktion ab 1917 aus mehreren alpinen Höhlen zu Tage kamen. Die erste Phase dieser Forschungsrichtung hatte mit dem Erscheinen der großen Monographie über die Drachenhöhle von Mixnitz ihren Höhepunkt (ABEL & KYRLE 1931); sie war mehreren paläobiologischen Themen gewidmet wie Paläopathologie, Funktionsmorphologie, Evolution und Extinktion.

Eine zweite Phase wurde ab 1925 von K. EHRENBURG getragen, der in mehreren alpinen Bärenhöhlen z. T. vieljährige Grabungen (Schreiberwandhöhle, Salzofenhöhle, Schlenken-Durchgangshöhle) durchführte. „Alpines Protolithikum“ und „Schädelkult“ waren Schlagworte dieser Zeit – also Themen, die mit der prähistorischen Archäologie verbunden sind.

Die dritte Phase der Höhlenbärenforschung wurde durch die intensive Grabungstätigkeit unter der Leitung von G. RABEDER geprägt: nicht nur in alpinen Bärenhöhlen Österreichs (Ramesch-Knochenhöhle, Gamssulzenhöhle, Brieglersberghöhle, Brettsteinhöhle, Ochsenhalthöhle, Herdengelhöhle, Schwabenreith-Höhle, Nixloch bei Losenstein-Ternberg, Arzberghöhle, Hartelsgrabenhöhle), sondern auch der Schweiz (Sulzfluhhöhlen), Südtirols (Conturineshöhle) und Sloweniens (Potocka zijalka, Krizna jama, Herkova jama) sowie auch in außeralpinen Höhlen (Loutra Almopia cave, Griechenland), Vindija (Kroatien) und der Slowakei (Medvedija jaskyna, Vazecka jaskyna).

Im Zentrum dieser Forschungstätigkeit stand die Evolution des Gebisses (RABEDER 1999), aber auch der Extremitätenknochen (WITHALM 2001) im Hinblick auf die Anpassungen an das Hochgebirge. Durch die neuen Möglichkeiten der Altersdatierung mit der Radio-

karbon-Beschleunigermethode und der Uran-Serien-Methode war es möglich geworden, das geologische Alter zahlreicher Höhlenbärenfaunen zu bestimmen, so dass nun auch Fragen der Evolutionsgeschwindigkeit behandelt werden konnten. Beim Vergleich der Faunen untereinander hat sich herausgestellt, dass sie vorwiegend aus dem Mittelwürm (65.000 bis 31.000 Jahre vor heute) stammen und dass eine enge Korrelation zwischen Höhenlage der Bärenhöhle und dem Evolutionsniveau der Bären besteht.

Die großen Unterschiede in den Dimensionen und den Evolutionsniveaus von gleich alten Faunen im selben Gebirgsstock (Ramesch- und Gamssulzenhöhle im Warscheneckstock) haben zur Hypothese geführt, dass hier zwei getrennte Arten vorliegen (RABEDER 1995). Diese Vermutung konnte wenige Jahre später durch die Analyse der fossilen mtDNA bestätigt werden. Die beiden Arten wurden als *Ursus spelaeus eremus* und *Ursus ingressus* bezeichnet (RABEDER et 2004). Schließlich konnte auf Grund der DNA-Sequenzen auch noch eine dritte Höhlenbärenart als *Ursus ladinicus* beschrieben werden (Abb. 4 und 5).

Hyaenidae (s. Kap. 6)

Felidae

Das hoch spezialisierte Gebiss der Katzen war schon im Pliozän optimal entwickelt. Die einzelnen Evolutionslinien bleiben, was das Gebiss betrifft, morphologisch über längere Zeiträume konstant. Aus einer Einsturzdoline bei Vraona in Griechenland konnten zahlreiche *Panthera pardus*-Reste – erstmals auch eine größere Menge postkranialer Knochen – geborgen werden. Morphometrische Analysen durch Doris NAGEL (1999) zeigen eine ökologische Anpassung der Metapodien. Die leichte Verplumpung der Mittelhand- und -fußknochen ist am ehesten mit jenen des Schneeleoparden zu vergleichen, der sich vor allem in felsigem Gelände aufhält.

2. Paläökologie

Fragen über einstige ökologische Bedingungen ziehen sich durch fast alle Bearbeitungen von fossilen Faunen. Dabei kommt das „aktualistische Prinzip“ zur Anwendung: vom Auftreten bestimmter Arten oder Artenspektren wird aus den Verhältnissen der Gegenwart auf fossile ökologische Bedingungen geschlossen.

Im Bereich der terrestrischen Paläökologie wurden große Erfolge durch die ökologische Auswertung von Kleinsäuger- und Molluskenfaunen erzielt. Ausgehend von den heutigen Ansprüchen ganzer Faunen und den rezenten Verbreitungsarealen konnten die Umweltbedingungen von plio-pleistozänen Faunen viel besser rekonstruiert werden. In Kombination von ökologischen Daten der Landschnecken mit dem Artenspektrum der Mikrovertebraten und radiometrischen Datierungen konnten die einstigen Lebensbedingungen viel besser rekonstruiert werden als bisher (DÖPPES & RABEDER 1997).

Ein besonders schönes Beispiel von ökologischer Auswertung fossiler Faunen ergab sich in den jungpleistozänen Lössprofilen von Niederösterreich. Löss gelten im Allgemeinen als kaltzeitliche Ablagerungen. Tatsächlich gibt es in den Profilen Abschnitte, deren Molluskenfauna auf ein subarktisches Klima schließen lässt, dabei kommt es nicht nur auf einzelne Klimaindikatoren an (z. B. *Columella* und *Pupilla*-Arten), sondern auf die ganze Schneckenassoziation. Es gibt aber auch Profilabschnitte mit Gastropodenfaunen, die ein Klima rekonstruieren lassen, welches dem heutigen sehr nahe kommt, was die Temperatur betrifft.

Diese klimatisch begünstigten Bedingungen herrschten bei uns im Zeitabschnitt des Mittelwürm, das ist die Zeit ca. zwischen 65.000 und 35.000 Jahren vor heute, während die wirklich kalten Lössabschnitte dem Spätwürm (35.000 bis 18.000 Jahre v.h.) zuzurechnen sind. Diese überaus feine ökostratigraphische Methode wurde von Christa FRANK entwickelt und mit großem Erfolg an den Lössstationen angewendet (s. FRANK & RABEDER 1997).

Die Zusammensetzung von Carnivoren-Faunen ist ebenso aussagekräftig wie die Bearbeitung ihrer einzelnen Vertreter. So wurden guild-Analysen an Raubtierassoziationen in verschiedenen Zeitebenen durchgeführt, um deren Änderungen auf ökologische Muster zu untersuchen. Zu diesem Zweck wurden Gewichtsabschätzungen, Fortbewegungsmuster und Nahrungspräferenzen ermittelt und gegen einander aufgetragen. Diese Untersuchungen ergaben, dass sich die Zusammensetzung der carnivoren Vertreter eindeutig mit den ökologischen Bedingungen ändert (NAGEL & MORLO 2003, NAGEL & KOUFOS 2009, MORLO et al. 2010), eine Tatsache, die bis dahin nur den Huftieren zugestanden wurde.

Im marinen Bereich kommen zur Frage über die Temperatur auch Fragen über die Wassertiefe (Bathymetrie) und der Salinität dazu. Besonders die Bryozoen liefern schöne Beispiele für diese Forschungsrichtung. Im Sinne einer Paläobiologie Othenio ABELS sind auch Untersuchungen an Bryozoenfaunen des österreichischen Känozoikums zu sehen, wie sie – in Fortführung der von C. A. BOBIES begonnenen Studien – von N. VÁVRA seit 1972 durchgeführt werden. Ging es zunächst einmal um die Klärung taxonomischer Probleme, um so eine gesicherte Ausgangsbasis zu erarbeiten, so traten bald paläoökologische, paläoklimatologische und auch biogeographische Aspekte in den Vordergrund dieser Bemühungen.

Paläodiät

Die Ernährungsweise ausgestorbener Tiere gehörte schon immer zu den interessantesten Fragestellungen der Paläobiologie. Durch Vergleiche mit rezenten Tieren ist es möglich, aus der Morphologie der Zähne und des ganzen Kauapparats auf die bevorzugte Nahrung zu schließen. Die so gewonnenen Ergebnisse können nun mit modernen Methoden wie der Analyse stabiler Isotope überprüft werden. Dabei geht es nicht nur um die Frage carniv-, omni- oder herbivor sondern auch um genauere Kenntnis der Pflanzennahrung (Gräser, Kräuter oder Blätter) oder der tierischen Nahrung (Fleisch, Aas, Knochen, Insekten, Mollusken etc.).

Herbivorie der Höhlenbären

Schon unter Othenio ABEL wurde die Ansicht vertreten, dass die ausgestorbenen Höhlenbären (*Ursus spelaeus*) vorwiegend Pflanzen gefressen haben. ABEL (1914) schreibt wörtlich: „*indessen scheint Ursus spelaeus ein im ganzen friedliches Tier gewesen zu sein, das sich vorwiegend von Pflanzenkost ernährt hat, wie aus den häufig tief abgekauten Backenzähnen zu erschließen ist*“ Das geht auch aus den Spezialisierungen ihres Gebisses (RABEDER 1999) hervor: im Vergleich zum omnivoren Braunbären sind die einspitzigen Prämolaren stärker reduziert, so dass ein Diastem entsteht, wie es für reine Pflanzenfresser (Pferde, Rinder, Nagetiere etc.) typisch ist, und die Molaren zeigen Usurflächen, wie sie nur bei Pflanzenfressern vorkommen. Wegen der großen Eckzähne wird auch heute noch immer der Idee nachgegangen, dass Höhlenbären zumindest zeitweise tierische Nahrung aufgenommen haben. Die Anwendung der Analyse stabiler Isotope vor allem des Stickstoffs (N15) und des Kohlenstoffs (C13) brachte eindeutige Resultate: Höhlenbären waren reine Herbivoren, die großen Eckzähne sind als Droh- und Brunftwaffe zu deuten (BOCHERENS et al. 2011). Das

gilt im Besonderen auch für die Hochgebirgsbären (HORACEK et al. 2011), denn es zeigten sich interessante, zunächst nicht erklärbare Unterschiede zwischen den Höhlenbärenfaunen aus verschiedenen Höhenlagen und unterschiedlicher taxonomischer Stellung.

Gegen alle Erwartung ist der Gehalt an C13 in den Knochen aus hoch gelegenen Höhlen deutlich geringer als aus den Bärenresten der tiefer gelegenen Fundstellen (Abb. 6). Das steht im Widerspruch zum Trend, den wir von der Vegetation kennen: die hochalpine Flora speichert mehr C13 als die subalpine Vegetation.

Der Widerspruch ist nur so zu erklären, dass die Höhlenbären in verschiedenen Höhenstufen der Alpen Futterpflanzen mit unterschiedlichem C13-Gehalt gefressen haben. Weil wir von den Futterpflanzen keine direkten fossilen Beweise haben, wird nun versucht, mit zwei modernen Methoden dieses Rätsels zu lösen:

1. Mit der „micro-wear-Analyse“ kann herausgefunden werden, ob die Nahrung vorwiegend aus weichen Kräutern, Blättern und Gräsern bestand oder auch aus Früchten, Samen oder Wurzeln.
2. DARA-Methode: Durch Kombination der „Zementring-Methode“ (für das ontogenetische Alter) mit dem „Abkautungsindex“ (für das Ausmaß der Abkautung am ersten Unterkiefermahlzahn) wird die jährliche Menge des abgekauten Zahnmaterials quantifiziert. DARA ist ein Acronym von „Dental Abrasion Rate Analysis“. Zwei Extreme sind in Abb. 7 gegenüber gestellt. Die Höhlenbären (*Ursus ladinicus*) der auf 2800 m liegenden Conturineshöhle haben sich von wesentlich weicheren Pflanzenteilen ernährt als die Bären (*U. ingressus*) aus tiefer gelegenen Höhlen wie z. B. der Gamssulzenhöhle auf 1300 m (HOLLAND & RABEDER 2012).

Hoch interessant ist auch der Zusammenhang mit dem Klimaverlauf in den Alpen vor 60.000 bis 40.000 Jahre vor heute.

Malakophagie bei Spitzmäusen (Soricidae)

Ebenfalls aus der Gebissmorphologie ist auf eine Ernährungsweise zu schließen, die als Malakophagie (Weichtieressen) bezeichnet wird. Verbreiterte, kuppelförmige Backenzähne werden für die Zerkleinerung von Schalen tragenden Tieren entwickelt. Ein schönes Beispiel dafür ist die auch aus der Spalte von Hundsheim bekannte Gattung *Drepanosorex*, die von omnivoren Soriciden abstammt und wegen der immensen Vergrößerung der vorderen Backenzähne den dritten Molar reduziert hat. Im Altpleistozän von Deutsch-Altenburg 2 und 4 konnte mit der neuen Gattung *Dimylosorex* eine Extremform (Abb. 8) dieser Entwicklung entdeckt werden (RABEDER 1972c, 1982): der letzte Prämolare ist halbkugelförmig und extrem vergrößert, der letzte Molar hingegen ist völlig reduziert, was als Anpassung an eine Ernährung von Schalen tragenden Evertebraten (hauptsächlich großen Landschnecken) zu deuten ist.

Carnivorie der Hyaenodonta

Die Hyaenodontiden lebten vom Eozän bis in das Miozän Eurasiens und Nordamerikas. Ihr Gebiss erscheint auf den ersten Blick hyänenartig und würde daher in die Ordnung Carnivora weisen. Diese Ähnlichkeiten beruhen jedoch auf Konvergenzen. Hyaenodontiden gehören zur Gruppe der „Creodonta“ (Urraubtiere). Mit Hilfe der micro-wear Methode (Untersuchung von kleinsten Abnutzungerscheinungen an Zähnen, die während der Nahrungsaufnahme entstehen) versuchte man vor allem Hyaenodontiden besser zu verstehen

und kam bei den großen Formen zu der Erkenntnis, dass sie nicht einfach mit heutigen Hyänen zu vergleichen sind, wie bisher angenommen, sondern eher einem Löwen entsprechen (BASTL et al. 2012). Hyaenodonten waren vorwiegend Räuber und nicht Aasfresser.

Im Zuge dieser Untersuchungen, die auch juvenile Formen einschlossen, konnte man Unterschiede im Zahnwechsel erkennen. Der Zahnwechselmodus ist nicht variabel und das Ergebnis impliziert eine längere getrennte Entwicklung von nordamerikanischen und europäischen Hyaenodontiden (BASTL et al. 2011). Die hier abgebildeten Stücke repräsentieren Stadien im Zahnwechsel von *Hyaenodon* und führten zu neuen Erkenntnissen in Bezug auf die juvenile Phase und biogeographische Unterschiede innerhalb der Gattung (BASTL et al. 2011) – siehe Abbildung 9.

3. Paläoklimatologie

Das Klima der Vorzeit gehört heute zu den interessantesten Themen der Paläobiologie. Fossilien sind biologische Datenträger, die uns wesentlich genauere Angaben über das einstige Klima geben können als anorganische Befunde. Der allgemein bekannte enge Zusammenhang zwischen dem Vorkommen von bestimmten Pflanzen- und Tier-Arten und dem Klima ist die Voraussetzung für die Erklärung des einstigen Klimas. Für eine genaue Klimarekonstruktion sind zwei Voraussetzungen notwendig: die als Fossilien vorliegenden Taxa müssen möglichst eng an ein bestimmtes Klima gebunden sein, und die Fossilien müssen direkt oder indirekt datierbar sein. Für die heutige Klimadiskussion ist der Klimaverlauf der jüngsten geologischen Vergangenheit besonders relevant.

Höhlenbären als Klimazeugen

Statistisch auswertbare Höhlenbärenfaunen aus verschiedenen Höhenstufen der Gebirge ergaben metrische und morphodynamische Mittelwerte, die eine enge Beziehung zur Höhenlage zeigen (RABEDER 2001, RABEDER et al. 2008): es gibt sowohl negative Korrelationen wie z. B. die Körpergröße bei *Ursus s. eremus* und *U. Ladimicus*, aber auch positive Korrelationen wie z. B. die morphodynamischen Indices bei *Ursus ingressus*.

Diese höhenabhängige *Zonierung* ist ein Merkmal der Höhlenbären; daraus lässt sich schließen, dass die Pflanzen fressenden Bären eine bestimmte Höhenzone bevorzugt haben.

Während Braunbären große Wanderungen unternehmen, waren die Höhlenbären ortsgelassen d. h. auf eine bestimmte Höhenzone des Gebirges beschränkt. Diese Erkenntnis ist ein wichtiges Argument in der Diskussion um den Klimaverlauf im Jungpleistozän. Bärenhöhlen in einer heute vegetationsarmen oder vegetationslosen Umgebung im Hochgebirge können nur bei einem Klima bewohnt gewesen sein, das deutlich wärmer war als heute. Damit sind die altersdatierten Faunen aus der Conturineshöhle (2800 m), dem Steinernen Meer (Schneiberhöhlen 2100 m) oder dem Toten Gebirge (Ramesch-Knochenhöhle 1960 m, Brieglersberghöhle 1960 m, Salzofenhöhle 1960 m) wichtige Klimazeugen des Mittelwürms (ca. 65.000 bis 35.000 vor heute) in den Alpen. Die Waldgrenze in den Alpen muss in dieser Zeit mehrere hundert Meter höher gelegen sein als heute (DÖPPES et al. 2011).

Spätglaziale Mikrovertebratenfaunen

Aus alpinen und außeralpinen Höhlen und Spalten sind schon seit Langem immer wieder fossile Faunen bekannt geworden, die altersmäßig mit den Höhlenbären in Verbindung

gebracht wurden. Sie enthalten jedoch meist arktische und hochalpine Elemente wie Lemminge (Abb. 10 und 11), Schneemäuse, Schneehasen, Murmeltiere und Schneehühner, die nicht zu den Höhlenbären passen, denen man eine kräuterreiche Nahrung aus den subalpinen oder montanen Vegetationsstufen zuschreibt. Dieses Zusammenvorkommen von Höhlenbärenresten und von boreo-alpinen Elementen in derselben Höhle (Drachenhöhle von Mixnitz, Merkensteinhöhle etc.) hat wohl dazu beigetragen, dass man den Höhlenbären einen eiszeitlichen (kaltzeitlichen) Charakter zuschrieb. Die Grabungsbefunde und die Datierungen im Nixloch bei Losenstein-Ternberg konnten diesen Widerspruch ausräumen (NAGEL & RABEDER 1991). Die boreo-alpinen Mikrovertebraten stammen nicht aus der Höhlenbärenzeit sondern aus dem Spätglazial (18.000 bis ca. 13.000 Jahre vor heute). In dieser Zeit der allmählich sich zurückziehenden Gletscher waren die Berggebiete noch waldfrei und den Eulen, denen wir die Anhäufung der Mikrovertebratenreste verdanken, standen noch keine Baumhöhlen zur Verfügung; sie zogen ihre Jungen in Höhlen auf und sorgten so für die Anhäufung von Gewöllresten.

Die Vermischung von späteiszeitlichen Mikrovertebraten und mittelwürmzeitlichen Großsäugerresten (mit Höhlenbären, Höhlenlöwen, Leoparden, Höhlenhyänen, Steinböcken und Wölfen) wurde dann auch in zahlreichen anderen Fundstellen nachgewiesen, wie Gamssulzenhöhle, Merkensteinhöhle, Badlhöhle, Schusterlucke, Gänssgraben bei Limberg, Teufelslucke bei Eggenburg, Lettenmayerhöhle (s. DÖPPES & RABEDER 1997).

4. Paläoneurologie („fossile Gehirne“)

Unter fossilen Gehirnen versteht man natürliche Ausgüsse des Gehirnraumes, auf denen auf die Oberflächenmorphologie des Gehirn sowie der äußeren Hirngefäße geschlossen werden kann. F. STEININGER (1975) bearbeitete die fossilen „Gehirne“ aus dem jungpleistozänen Travertin von Weimar-Ehringsdorf in Thüringen. 17 natürliche Schädelhöhlensteinkerne konnten taxonomisch zugeordnet werden, sie stammen von Bären, Pferden, Nashörnern, Hirschen (Riesenhirsch, Elch, Rothirsch und Reh) sowie von Bisons. Um Vergleichsstücke von rezenten Tieren zu erhalten, müssen entweder die Schädel zerschnitten und mit Gips ausgefüllt werden, oder es werden Ausgüsse aus Kautschuk angefertigt, die wegen ihrer Elastizität durch das Foramen magnum aus dem Schädelhohlraum herausgezogen werden können ohne den Schädel zu beschädigen.

Durch den Einsatz moderner Aufnahmetechniken wie der Computertomographie können die Schädelhöhlräume der Tiere wesentlich genauer dargestellt werden. Das hat Martin DOCKNER (2006) beim Vergleich von Hyänenschädeln eindrucksvoll zeigen (Abb. 13). Dabei konnten keine Unterschiede zwischen den Schädeln von pleistozänen Höhlenhyänen (*Crocota c. spelaea*) und rezenten Tüpfelhyänen (*Crocota c. crocuta*) gefunden werden. Es wurde jedoch erkannt, dass die Vergrößerung der Sinusbildungen mit der Kauleistung in Zusammenhang steht.

Besonders schön erhaltene Schädelhohlraumausgüsse wurden im Steinbruch Hollitzer bei Bad Deutsch-Altenburg gefunden (Abb. 12). Aus altpleistozänen Sanden (ca. 1,2 MJ alt) wurden nicht nur die Ausgüsse des Gehirnraumes samt Gefäßausgüssen, sondern auch der Sinusbildungen (Sinus frontoparietalis) geborgen. Aus der relativ geringen Überlagerung des Großhirns durch die Sinushöhlräume konnte vermutet werden, dass hier der urtümliche Braunbär (*Ursus arctos suessenbornensis*) vorliegt, eine Annahme, die durch die aus der gleichen Schicht stammenden Zähne und Extremitätenknochen bestätigt wurde.

5. Paläoethologie-Lebensweise

Auf die Lebensweise und das Verhalten von fossilen Tieren zu schließen ist meist mit großen Schwierigkeiten verbunden, besonders wenn es sich um ausgestorbene Gruppen handelt.

Bei fossilen Spuren, die von Tieren stammen, deren nächste Verwandte heute noch leben, sind oft langwierige Vergleichsstudien notwendig, bis die Verursacher namhaft gemacht werden können. Ein besonders schönes Beispiel sei hier vorgestellt.

Asthenopodichnium

Aus miozänen Schottern und Sanden des Wiener Becken und der Molassezone aber auch aus den Dinotheriumsanden Rheinhessens sind immer wieder eigentümliche Lebensspuren auf fossilen Hölzern, aber auch auf Knochen, Zähnen und Geweihstücken bekannt geworden, die früher als Nagespuren oder als Fraßspuren von Käfern gedeutet wurden. THENIUS (1979) konnte zeigen, dass es sich um Wohnspuren von Nymphen oder Larven der Eintagsfliegen (Ephemeroptera) handelt, die sich ausschließlich im Süßwasser entwickeln (Abb. 14).

Sexdimorphismus bei Höhlenbären im Gebirge

Das Brunftverhalten von Großsäugern kann unter besonderen Bedingungen an der Größe von so genannten Brunft- oder Drohwaffen abgelesen werden. Was die Dimensionen der Geweihe und Hornzapfen von Paarhufern aussagen können, gilt auch für die Eckzähne der Höhlenbären: besonders große Brunftwaffen sind bei Populationen ausgebildet, die ein ausgeprägtes Harem-Verhalten zeigen, wo das stärkste Männchen über eine größere Anzahl von weiblichen Tieren herrscht, was gegen die anderen Männchen verteidigt werden muss. Bei einer Höhlenbärenart (*Ursus ladinicus*) ist nun bekannt geworden, dass der Sexdimorphismus (das ist der Größenunterschied zwischen männlichen und weiblichen Eckzähnen) mit zunehmender Höhenlage der Fundstellen abnimmt, was darauf schließen lässt, dass im Hochgebirge eher die Paarbildung als die „Harembildung“ vorherrschte (FRISCHAUF & RABEDER 2011).

6. Paläobiogeographie

Die oft rätselhaft erscheinenden Unterschiede von heutigen Faunen und Floren in verschiedenen Kontinenten lassen sich meist nur durch die Fossilgeschichte erklären. Datierbare Fossilien zeigen uns den Weg von Migrationen und Aussterbeereignissen.

Hyänen in Mitteleuropa

Die Erforschung der fossilen Hyäniden hat am Institut für Paläontologie eine lange Tradition (EHRENBERG 1938, KERNERKNECHT 1940, THENIUS 1965 und 1966, ZAPFE 1939), die durch Doris NAGEL fortgeführt wird (NAGEL 2009, ROHLAND et al. 2004).

Hyänen sind heute auf Afrika und Asien beschränkt. Ihre Verbreitungsgebiete sind vor allem Trockengebiete der Subtropen nördlich und südlich der Sahara. Nach spärlichen Vorkommen im Miozän ist ihr Erscheinen im Jungpleistozän ein markantes Ereignis. Vertreter der Gattung *Crocota* kamen zum ersten Mal an der Basis des Mittelpleistozäns (vor ca. 650.000 Jahren) nach Mitteleuropa, markant ist die Einwanderungswelle am Beginn des Mittelwürms vor 50.000 bis 60.000 Jahren, als sie zusammen mit Löwen, Leoparden, Ur-

Ursus ingressus und dem anatomisch modernen Menschen (*Homo sapiens*) nach Mitteleuropa und in den Alpenraum vordrangen. Das Beutespektrum der Großkatzen und Hyänen umfasste die großen Pflanzenfresser der Steppe, die sich bis zum Fuß der Alpen ausgebreitet hatte: Elefanten, Nashörner, Bisons, Riesenhirsche u. a. Während die Löwen und Leoparden auch die höher gelegenen Alpenbereiche durchstreiften und dort Jagd auf Steinböcke, Gämsen und wohl auch Höhlenbären machten, blieben die Tüpfelhyänen im Alpenvorland und in den tieferen Lagen der Voralpen.

Bis heute besteht Uneinigkeit über den taxonomischen Status der Höhlenhyäne; einerseits wird sie als eigenständige Art *Crocuta spelaea* verstanden, andererseits nur als Unterart (*C. crocuta spelaea*) der heute noch in Afrika lebenden Tüpfelhyäne *Crocuta crocuta*.

Analysen der fossilen Mitochondrial-DNA haben nun gezeigt, dass es zumindest zwei Einwanderungen gegeben hat, da beide Populationsgruppen, die eine nördlich – die andere südlich der Sahara lebend, in den Höhlen Mitteleuropas nachgewiesen wurden (ROHLAND & al. 2005, ENGELBRECHT 2012).

Immigrations- und Aussterbemuster bei pleistozänen Bären

Die Geschichte der Bären liefert nicht nur schöne Beispiele für Wanderungen und Anpassungen, sondern auch für die Vermutung des Verdrängen (Replacement): eine ansässige Art sei durch einen eingewanderten Konkurrenten verdrängt worden. Der große, im Gebiss hoch evoluierte *Ursus ingressus* wanderte vor etwa 50.000 Jahre – von Osten kommend – nach Mitteleuropa ein und erreichte auf seinem Weg nach Norden und Westen zumindest die Schwäbische Alb. Er trifft hier auf den autochthonen *Ursus spelaeus*, zu dem er wegen der gleichen Ernährungsweise – beide Arten ernährten sich rein herbivor – und derselben Überwinterungsstrategie in Konkurrenz stehen musste. Nach den ersten DNA- und AMS-Daten entstand die Idee, dass hier ein „replacement“ vorliegt, also eine völlige Verdrängung der autochthonen Art durch den Eindringling (MÜNZEL & al. 2012). Allerneueste Datierungsergebnisse haben aber nun ergeben, dass das nicht zutrifft. *Ursus spelaeus eremus* und *Ursus ingressus* lebten mindestens 18.600 Jahre im gleichen Gebiet Totes Gebirge), ohne sich zu vermischen oder zu erdrängen (Abb. 15).

Dass *Ursus ingressus* um etwa 2700 Jahre länger gelebt hat als *U. s. eremus*, kann daran liegen, dass die Gamssulzenhöhle mit *U. ingressus* um 700 m tiefer liegt als die Ramesch-Knochenhöhle mit *U. s. eremus* und daher wegen der Klimaverschlechterung (ab rund 35.000 Jahre vor heute gingen die Temperaturen allmählich zurück) noch länger als Winterquartier genutzt werden konnte (FRISCHAUF & RABEDER 2012).

Aussterbemuster

Das Aussterben von Arten wird häufig mit Katastrophen in Zusammenhang gebracht. Für die Höhlenbären wurde an Hand der vorliegenden Radiokarbondatierungen ein allmähliches Verschwinden vor etwa 29.000 Jahren (kalibriert) wahrscheinlich gemacht (PACHER & STUART 2008), verursacht durch die um 35.000 Jahre vor heute einsetzende Klimaverschlechterung. Noch deutlicher sind die Resultate bei den alpinen Höhlenbärenvorkommen. Aus den höchst gelegenen Höhlen (rd. 2800 m) verschwanden diese Bären schon ab 47.000 Jahren vor heute. Die Alter der geologisch jüngsten Daten sinken auf 36.000 Jahre (in 2250 m Höhe), auf 31.000 Jahre in Höhlen um 2000 m und schließlich auf 29.000 Jahre in den Höhlen, die zwischen 1600 m und 1700 m liegen. Überraschenderweise steigen

die Aussterbedaten mit sinkender Seehöhe wieder an: auf 32.000 in 600 m, auf 34.000 in 500 m und letztendlich auf rund 43.000 Jahre in 200 m Seehöhe.

Diese eigentümlich Aussterbemuster (Abb. 16) ist für die hoch gelegenen Höhlen mit der Temperaturverminderung zu erklären, für den eigentümlichen Verlauf der Exstinktionskurve in Lagen unter 1300 m ist dagegen eine andere Erklärung notwendig. Es könnte die Versteppung in dieser Zeit auch das Gebirge erfasst haben, auch der Einfluss des paläolithischen Jägers darf nicht gang außer Acht gelassen werden (FRISCHAUF & RABEDER 2012).

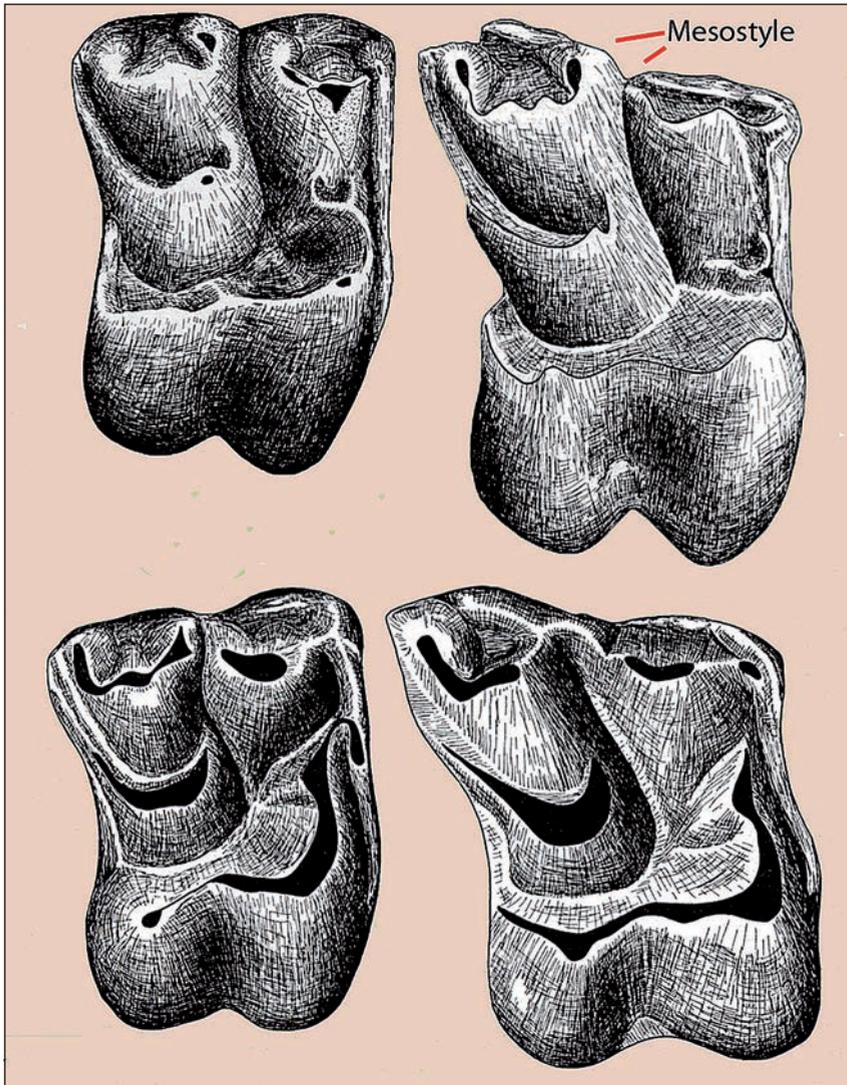


Abb. 1: Evolution der Oberkiefermolaren (M^1 und M^2 dex) von *Schizogalerix voesendorfensis* (Rabeder) (untere Reihe) zu *S. moedlingensis* (RABEDER) (obere Reihe), n. RABEDER 1973a. – Fig. 1: Evolution of upper molars (M^1 and M^2 dex) of *Schizogalerix voesendorfensis* (RABEDER 1973) (lower row) to *S. moedlingensis* (RABEDER 1973) (upper row), RABEDER 1973a.

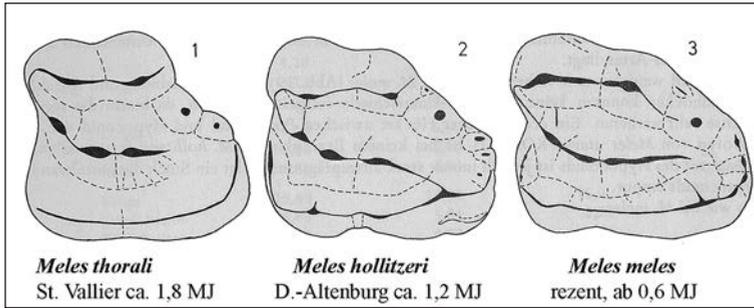


Abb. 2: Die Evolution der Dachse am Beispiel der M1 sup.-Morphologie: der Zahn wird länger und zusätzliche Höcker verbessern die Kauleistung, typisch für die Evolution von omnivoren Säugetieren (n. RABEDER 1976). – Fig.2: The evolution of badgers based on M1 sup. morphology: tooth length has increased and accessory cusps enhance the efficiency of chewing, typical for the evolution of herbivorous mammals (RABEDER 1976).

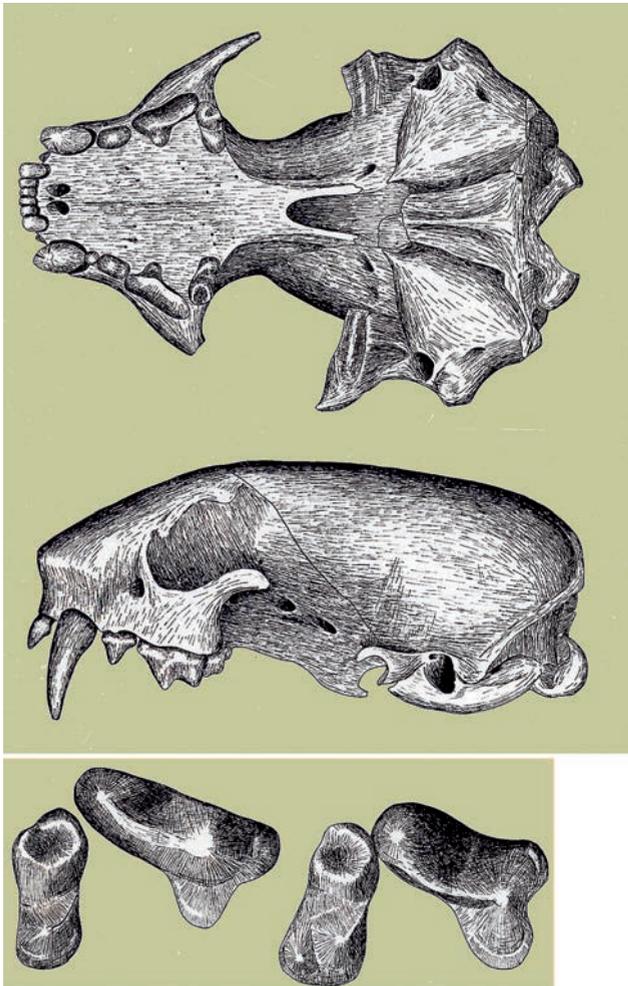


Abb. 3: Der komplette Schädel (oben) von *Oxyvormela maii* aus dem Steinbruch Hollitzer bei Deutsch-Altenburg (Niederösterreich) sowie die Occlusalansicht der Backenzähne P4 sup. und M1 sup. (dex.) von *Oxyvormela maii* (links) und dem rezenten Tigeriltis *Vormela peregusna* (rechts), nach RABEDER (1973b). – Fig. 3: The complete skull (above) of *Oxyvormela maii* from the quarry Hollitzer near Deutsch-Altenburg (Lower Austria) and the occlusal view of cheek teeth P4 sup. and M1 sup. (dex.) of *Oxyvormela maii* (left) of the extant marbled polecat *Vormela peregusna* (right), after RABEDER (1973b).

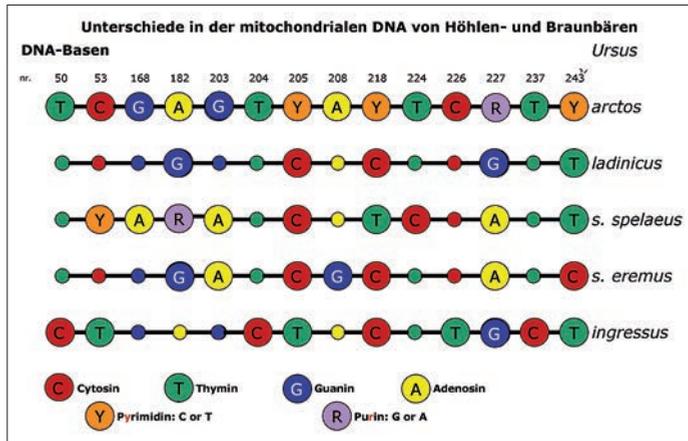


Abb. 4: Unterschiede in der mitochondrialen DNA von Höhlen- und Braunbären. (große Kreise bedeuten Unterschiede im Bezug zum Braunbären, kleine Kreise Übereinstimmungen). – Fig. 4: Differences in the mitochondrial DNA of cave bears and brown bears (big circles indicate differences in relation to brown bears, small circles indicate agreement).

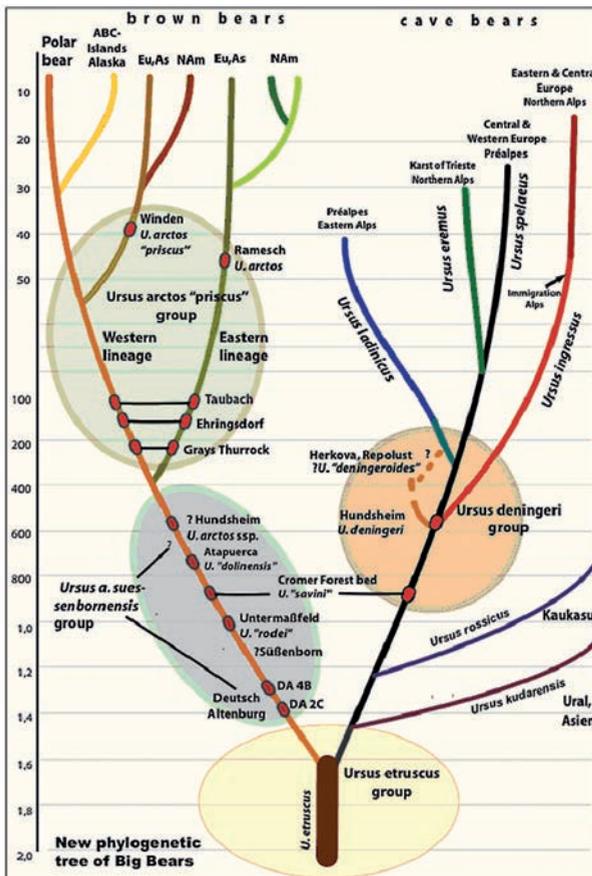


Abb. 5: Der so genannte „neue Stammbaum“ der Großbären (n. RABEDER & HOFREITER 2004). – Fig. 5: The so-called “new tree” of large bears (RABEDER & HOFREITER 2004).

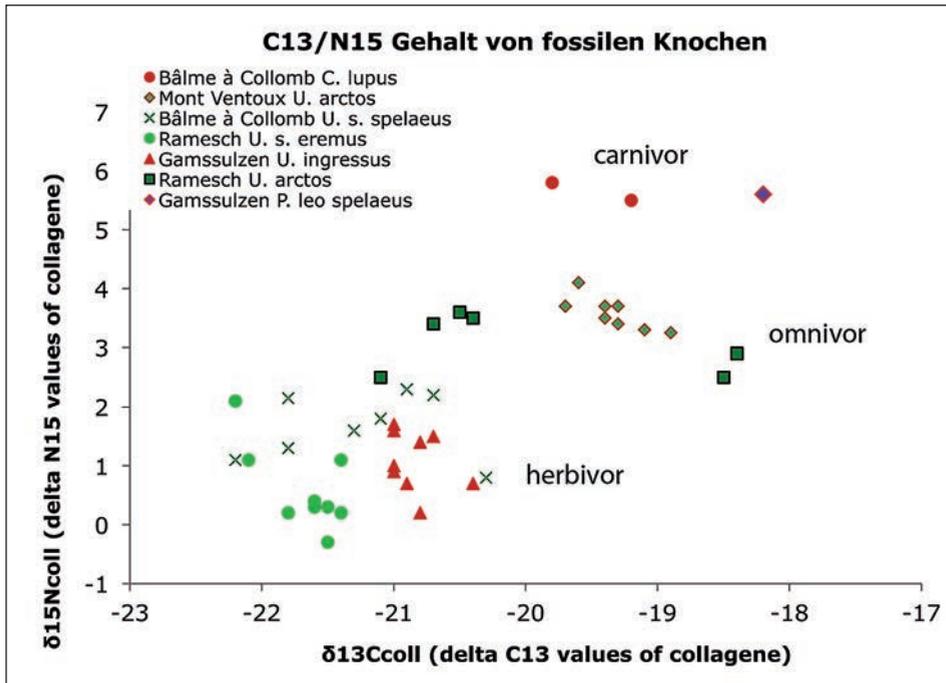


Abb. 6: Alle N15/C13-Daten der alpinen Höhlenbären liegen im Bereich der Herbivorie (HORACEK et al. 2011). – Fig. 6: All N15/C13 datings are in the cluster of herbivorous mammals (HORACEK et al. 2011).

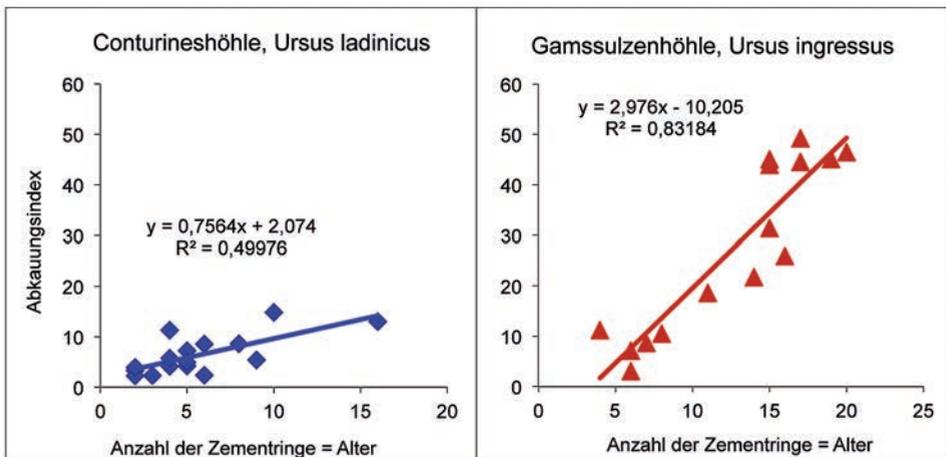
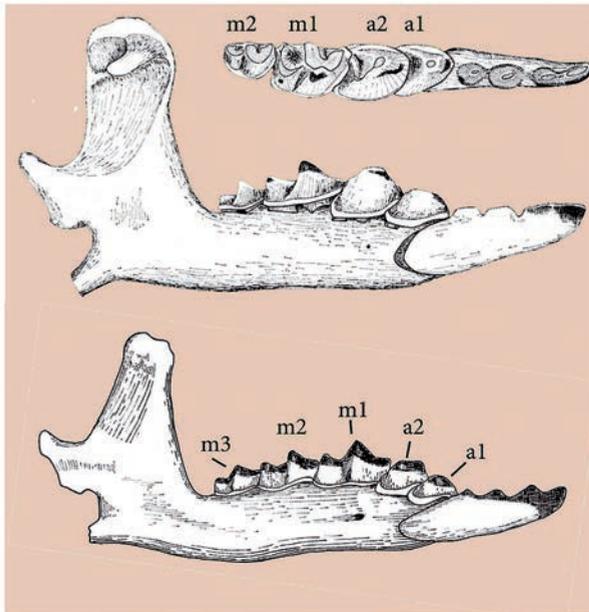


Abb. 7: Vergleich der Abkautungsflächen der 1. Unterkiefermolaren in Bezug zum ontogenetischen Alter: die Zähne aus der Gamssulzenhöhle sind wesentlich stärker abgekaut als die Conturines-Zähne. Es wird vermutet, dass die Futterpflanzen der beiden Bärenpopulationen sehr verschieden waren. – Fig. 7: Comparison of data from Gamssulzen cave and Conturines cave. Note the different inclinations of the regression lines, which indicate different abrasion rates. The assumption is that the fodder plants of the bear populations differed.



Mandibel dex. von
Dimylosorex tholodus
Deutsch-Altenburg 2,
ca. 1,3 MJ (Altpleistozän)
a1 und a2 kuppelartig aufgebläht,
m3 fehlt!

Lateralansicht (ca. xx-fach)

Mandibel dex. von
Sorex helleri
Hundsheim,
ca. 700.000 Jahre (Mittelpleistozän)
a1 und a2 normal
drei Molaren

Abb. 8: Vergleich der Mandibel (dex.) von *Dimylosorex tholodus* Rabeder 1972 aus Deutsch-Altenburg 2 (Altpleistozän) und *Sorex helleri* aus Hundsheim (Mittelpleistozän). – Fig. 8: Comparison of mandibles (dex.) of *Dimylosorex tholodus* Rabeder 1972 from Deutsch-Altenburg 2 (Early Pleistocene) and *Sorex helleri* from Hundsheim (Middle Pleistocene).

Abb. 9: oben: GMM A5.103 Mandibel rechts mit dp4, m1 und m2 sowie fragmentiertem p3 und durchbrechendem m3. Der Keim von p4 ist voll angelegt (Dank an M. BERTLING, Sammlung der Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, München, Deutschland). Foto: Rudolf GOLD (Institut für Paläontologie, Universität Wien).



Unten: Rechtes Mandibelfragment (SMNS 47.259) mit Alveolen von p3, durchbrechendem p4 und m1–2 (Dank an G. RÖSSNER, Sammlung des Geomuseums, Westfälische Wilhelms-Universität Münster, Deutschlands). Foto: Rudolf GOLD (Institut für Paläontologie, Universität Wien). – Fig. 9: Above: GMM A5.103 right mandible with dp4, m1 and m2 plus fragmented p3 and emerged m3. The germ of p4 is fully applied (thanks to M. BERTLING, collection of the Bavarian State Collection for Palaeontology and Geology, Munich, Germany). Photo: Rudolf GOLD (Institute of Paleontology, University of Vienna). Bottom: Right mandible fragment (SMNS 47.259) with alveoli of p3, p4 and m1–2 breaking through (thanks to G. ROESSNER, collection of Geomuseums, Westfälische Wilhelms-Universität Münster, Germany). Photo: Rudolf GOLD (Institute of Paleontology, University of Vienna).



Abb. 10: Heutige Verbreitung der Lemminge (*Lemmus* grün, *Dicrostonyx* blau) in Europa und das Fundgebiet in den Höhlen der Ostalpen (rot) 13.000 bis 18.000 Jahre bevor heute. – Fig. 10: Today's range of lemmings (*Lemmus* green, *Dicrostonyx* blue) in Europe and the sites in caves of the Eastern Alps (red) 13.000–18.000 a BP.

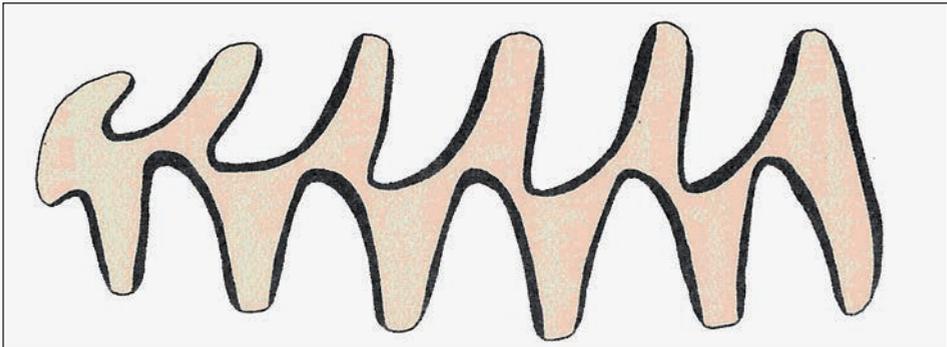


Abb. 11: Unterkiefermolar (m1) von *Dicrostonyx* (Halsbandlemming) aus dem Nixloch bei Losenstein-Ternberg (OÖ). – Fig. 11: Lower jaw molar (m1) of *Dicrostonyx* (collar lemming) from the Nixloch/ Losenstein-Ternberg (Upper Austria).

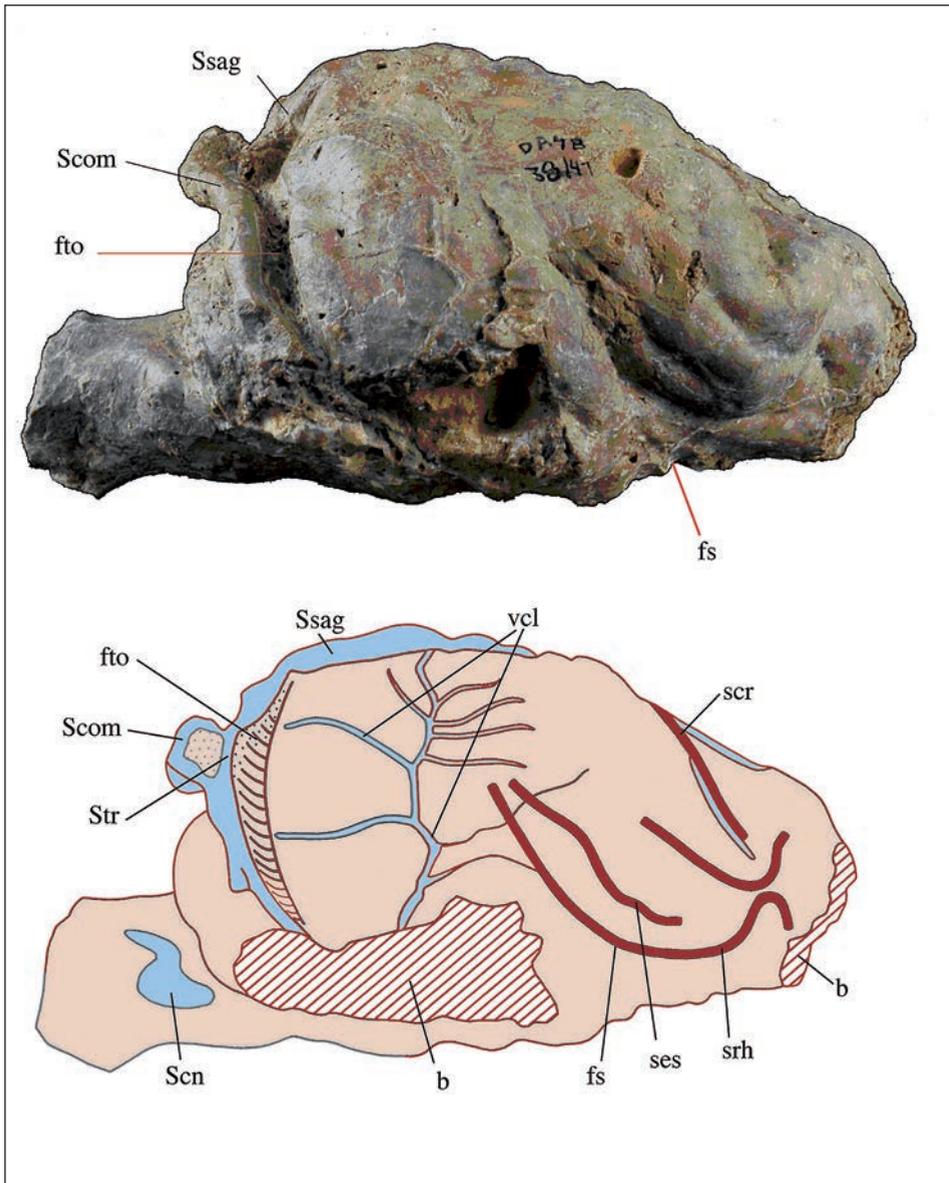


Abb. 12: Natürlicher Endocranialausguss („fossiles Gehirn“) von *Ursus arctos suessenbornensis* Soergel 1926 aus dem Altpleistozän von Deutsch-Altenburg 4 (oben) und Interpretation der Oberflächenmorphologie (unten); b Bruchflächen, fs fissura sylvii, fto fissura tentorii ossei, Scn sinus cerebellonuchalis, scr sulcus cruciatus, Scom sinus communicans, ses sulcus ectosylvius, srh sulcus rhinalis, Ssag sinus sagittalis, Str sinus transversus, vcl venae cerebri lateralis (n. RABEDER et al. 2010). – Fig. 12: Natural endocranial filling (“fossil brain”) of *Ursus arctos suessenbornensis* Soergel 1926 from the Early Pleistocene of Deutsch Altenburg 4 (top) and interpretation of the surface morphology (bottom); b fractured surfaces, fs fissura sylvii, fto fissura tentorii ossei, Scn sinus cerebellonuchalis, scr sulcus cruciatus, Scom sinus communicans, ses sulcus ectosylvius, srh sulcus rhinalis, Ssag sinus sagittalis, Str sinus transversus, vcl venae cerebri lateralis (RABEDER et al. 2010).

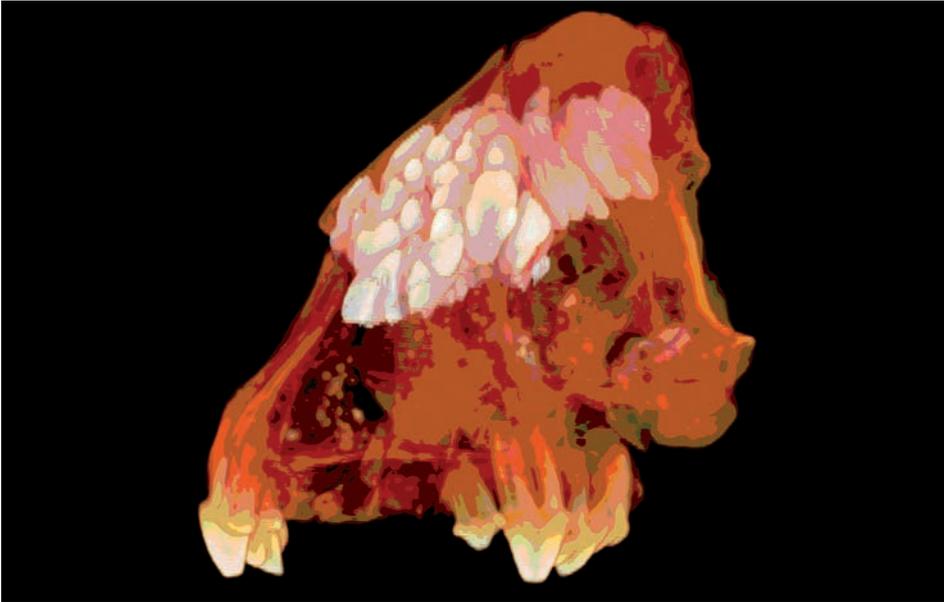


Abb. 13: Schädel einer Höhlenhyäne (*Crocota crocuta spelaea*) aus der Teufelslucke (Jungpleistozän). Die (ursprünglich teilweise mit Sediment verfüllten) Hohlräume des Sinus frontoparietalis sind weiß hervorgehoben. Die immense Vergrößerung der Nebenhöhlen wird (wie bei den Höhlenbären) heute als Ausweitung der Ansatzflächen für die Kaumuskelatur gedeutet. Gescannt am Landeskrankenhaus Innsbruck, bearbeitet von Martin DOCKNER (Institut f. Anthropologie). – Fig. 13: Skull of a cave hyena (*Crocota crocuta spelaea*) from Teufelslucke (Upper Pleistocene). The cavities (originally partially infilled with sediment) of the sinus frontoparietalis are highlighted in white. The immense increase of the sinuses is (as in the cave bear) now interpreted as an extension of the attachment areas for the masticatory muscles. Scanned at the State Hospital Innsbruck, edited by Martin DOCKNER (Institute of Anthropology).



Abb. 14: Zwei besonders schöne Stücke mit den Spuren von Ephemeropteren: Ein Stoßzahnfragment eines Mastodonten aus dem Pannonium (O-Miozän) von Magersdorf bei Hollabrunn und ein Knochenfragment (indet.) aus dem M-Miozän (Badenium) von Klein-Hadersdorf bei Poysdorf (NÖ). Der Maßstab zeigt cm an. (Foto: R. GOLD). – Fig. 14: Two impressive pieces with traces of Ephemeroptera: A tusk fragment of a mastodon of the Pannonian (Upper-Miocene) of Magersdorf near Hollabrunn and a bone fragment (indet.) from the M-Miocene (Badenian) of Klein-Hadersdorf near Poysdorf (NE). Scale in cm. (Photo: R. GOLD).

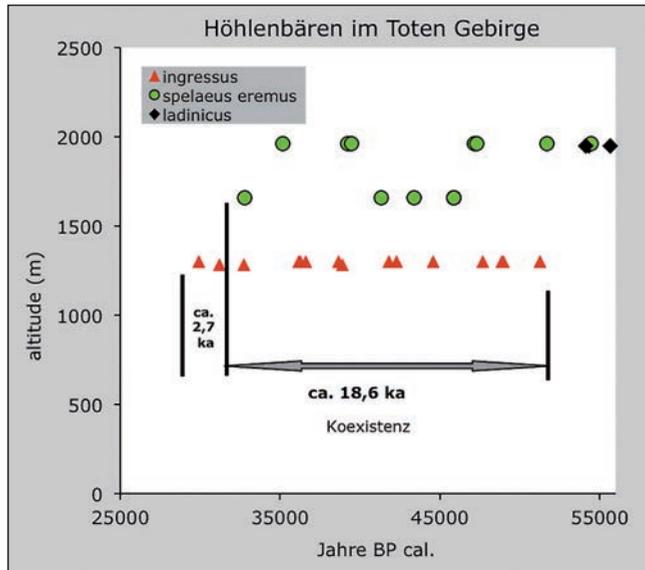


Abb. 15: Das Diagramm zeigt das zeitliche Vorkommen von *Ursus speleus eremus* Rabeder et al. 2004 in der Ramesch-Knochenhöhle (1960 m) und der Ochsenhalthöhle (1660 m) sowie von *Ursus ingressus* in der Gamssulzenhöhle (1300 m). – Fig. 15: The diagram shows the temporal occurrence of *Ursus speleus eremus* Rabeder et al. 2004 in Ramesch-Knochenhöhle (1960 m) and the Ochsenhalthöhle (1660 m) and *Ursus ingressus* in Gamssulzenhöhle (1300 m).

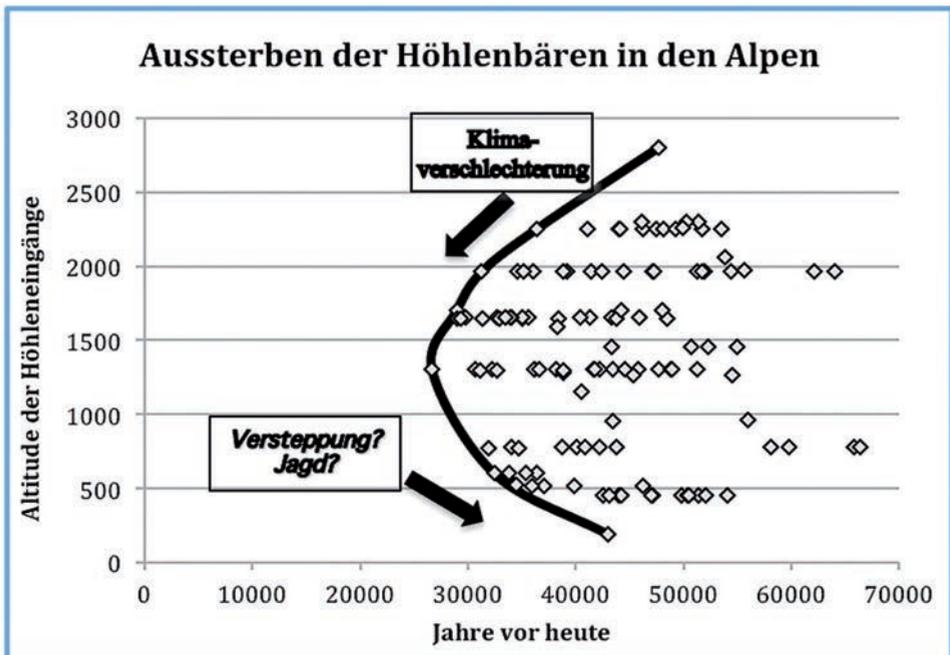


Abb. 16: Aussterbemuster der Höhlenbären in den Alpen (nach FRISCHAUF & RABEDER 2012). – Fig. 16: Range of cave bears in the Alps (after FRISCHAUF & RABEDER 2012).

Dank

Für die kritische Durchsicht des Manuskripts danke ich Herrn Prof. Dr. Erich THENIUS, für die Korrektur der englischen Texte Frau Nadja KAVCIK sehr herzlich.

Literatur

- ABEL O., 1914: Die vorzeitlichen Säugetiere. pp 304. Verlag G. Fischer, Jena.
- ABEL O. & KYRLE G., 1931: Die Drachenhöhle von Mixnitz. Speläol. Monographien 7/8, Wien.
- BASTL K., MORLO M., NAGEL D. & HEIZMANN E., 2011: Differences in the tooth eruption sequence in *Hyaenodon* („Creodonta“: Mammalia) and implications for the systematics of the genus. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31(1), 181–192.
- BASTL K., SEMPREBON G. & NAGEL D., 2012. Low-magnification microwear in Carnivora and dietary diversity in *Hyaenodon* (Mammalia: Hyaenodontidae) with additional information on its enamel microstructure. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 348–349, 13–20.
- BOCHERENS H., STILLER M., HOBSON K. A., PACHER M., RABEDER G., BURNS J. A., TÜTKEN Th. & HOFREITER M., 2011: Niche partitioning between two sympatric genetically distinct cave bears (*Ursus spelaeus* and *Ursus ingressus*) and brown bear (*Ursus arctos*) from Austria: isotopic evidence from fossil bones. *Quaternary International* 245, 238–248.
- DOCKNER M., 2006: Comparison of *Crocota crocuta crocuta* and *Crocota crocuta spelaea* through computer tomography (Master thesis). University of Vienna, Vienna, Austria.
- DÖPPES D. & RABEDER G. (eds.), 1997a: Pliozäne und pleistozäne Faunen Österreichs. Ein Katalog der wichtigsten Fossilfundstellen und ihrer Faunen. Mitt. Komm. Quartärforsch. Österr. Akad. Wiss. 10, 1–411, Wien.
- DÖPPES D., RABEDER G. & STILLER M., 2011: Was the Middle Würmian in the High Alps warmer than today? *Quaternary International* 245, 193–200.
- EHRENBERG K., 1938–1940. Die Fuchs- oder Teufelslucke bei Eggenburg (NÖ.) I und II. Abh. Zool.-bot. Ges. 17, Wien.
- ENGELBRECHT E., 2012: Intraspezifische Variation zwischen *Crocota crocuta crocuta* und *Crocota crocuta spelaea* from Central Europe. Diplomarbeit Universität Wien, 209pp.
- ENGESSER B., 1980: Insectivora und Chiroptera (Mammalia) aus dem Neogen der Türkei. Schweiz. Paläont. Abh., 102: 45–149, 76 Abb., 8 Tab., Basel.
- FRANK C. & RABEDER G., 1997: Klimageschichte des österreichischen Plio-Pleistozäns. In: DÖPPES D. & RABEDER G. (eds.), Pliozäne und pleistozäne Faunen Österreichs. Ein Katalog der wichtigsten Fossilfundstellen und ihrer Faunen. Mitt. Komm. Quartärforsch. Österr. Akad. Wiss. 10, 1–411, Wien.
- FRISCHAUF Ch. & RABEDER G., 2012: The Late Pleistocene immigration of *Ursus ingressus* (Ursidae, Mammalia) in the Alps and the problem of the extinction of cave bears. 18th International Cave Bear Symposium (ICBS) Baile Herculane, Romania 20–22 September 2012, abstr., 16–17.
- HILLE P. & RABEDER G. (eds.), 1986: Die Ramesch-Knochenhöhle im Toten Gebirge. Mitt. Komm. Quartärforsch. Österr. Akad. Wiss. 6, 1–66, Wien.
- HOLLAND L. & RABEDER G., 2012: Correlation between wear stages of teeth and plant nutrition of cave bears (Ursidae, Mammalia) from Alpine caves. 18th International Cave Bear Symposium (ICBS) Baile Herculane, Romania 20–22 September 2012, poster abstr., 53.
- HORACEK M., BOCHERENS H., FRISCHAUF Ch., PACHER M. & RABEDER G., 2011: Stable isotopic analyses of cave bear bones from the Conturines Cave (2800 m, South Tyrol, Italy). 17th Int. Cave Bear Symposium, Einhornhöhle. Abstr., 14–15.

- KERNERKNECHT S., 1940: Die Höhlenhyäne. In: EHRENBERG K., Die Fuchs- oder Teufelslucken bei Eggenburg, Niederdonau. I. Teil. Abh. Zool.-Botan. Ges. 17, H. 2, Wien.
- MÜNZEL S., STILLER M., HOFREITER M., MITTNIK A., CONARD N. J. & BOCHERENS H., 2011: Pleistocene bears in the Swabian Jura (Germany): Genetic replacement, ecological displacement, extinctions and survival. *Quaternary International* 245, 225–237.
- NAGEL D. & RABEDER G., 1992: Das Nixloch bei Losenstein-Ternberg. *Mitt. Komm. Quartärforsch.* 8, 129–131.
- NAGEL D., 1999: *Panthera pardus vavroensis* n. ssp., a new leopard from the Pleistocene of Vraona/Greece. *N. Jb. Geol. Paläont. Mh.* 3, 129–150.
- NAGEL D., 2009: Carnivores from the Miocene of Atzelsdorf. *Annalen des Naturhistorischen Museums* 111 A, 605–618.
- NAGEL D. & KOUFOS G. D., 2009: The Late Miocene Mammal Faunas of Mytilinii Basin, Samos Island, Greece: new collection. 15. Carnivore guild structure. *Beiträge zur Paläontologie* 31, 391–396.
- NAGEL D. & MORLO M., 2003: Guild structure of the carnivorous mammals (Creodonta, Carnivora) from the Taatsiin Gol area, Lower Oligocene of Central Mongolia. In: REUMER J. W. F. & WESSELS W. (eds.), *Distribution and Migration of Tertiary Mammals in Eurasia. A volume in Honour of Hans de Bruijn*. *DEINSEA* 10: 419–429, Rotterdam.
- PACHER M. & STUART A., 2009: Extinction chronology and palaeobiology of the cave bear (*Ursus spelaeus*). *Boreas* 38, 189–206.
- PACHER M., POHAR V. & RABEDER G. (eds.), 2004: Potocka zijalka. Palaeontological and archeological results of the campaigns 1997–2000. *Mitt. Komm. Quartärforsch. Österr. Akad. Wiss.* 13, 1–245, Wien.
- PACHER M., POHAR V. & RABEDER G. (eds.) 2011: Ajdovska Jama. Palaeontology, Zoology and Archaeology of Ajdovska jama near Krsko in Slovenia. *Mitt. Komm. Quartärforsch. Österr. Akad. Wiss.* 20, 1–112, Wien.
- RABEDER G., 1972a: Die Insectivoren und Chiropteren (Mammalia) aus dem Altpleistozän von Hundsheim (Niederösterreich). *Ann. Naturhist. Mus. Wien* 76, 375–474, Wien.
- RABEDER G., 1972b: Ein neuer Soricide (Insectivora) aus dem Alt-Pleistozän von Deutsch-Altenburg 2 (Niederösterreich). *N. Jb. Geol. Paläont. Mh.* 1972, 625–642, Stuttgart.
- RABEDER G., 1973a: *Galerix* und *Lanthanotherium* (Erinaceidae) aus dem Pannon des Wiener Beckens. *N. Jb. Geol. Paläont. Mh.*, 1973, 429–446, Stuttgart.
- RABEDER G., 1973b: Ein neuer Mustelide (Carnivora) aus dem Altpleistozän von Deutsch-Altenburg 2. *N. Jb. Geol. Paläont. Mh.*, 1973:674–689, Stuttgart.
- RABEDER G. (ed), 1995: Die Gamssulzenhöhle im Toten Gebirge. *Mitt. Komm. Quartärforsch. Österr. Akad. Wiss.* 9, 1–133, Wien.
- RABEDER G., 1976: Die Carnivoren (Mammalia) aus dem Altpleistozän von Deutsch-Altenburg 2. Mit Beiträgen zur Systematik einiger Musteliden und Caniden. *Beitr. Paläont. Österr.* 1, 1–119, Wien.
- RABEDER G., 1977: Wirbeltierreste aus einer mittelpleistozänen Spaltenfüllung im Leithakalk von St. Margarethen im Burgenland. *Beitr. Paläont. Österr.* 3, 79–103, Wien.
- 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., 1982: Die Gattung *Dimylosorex* (Insectivora, Mammalia) aus dem Altpleistozän von Deutsch-Altenburg (Niederösterreich). *Beitr. Paläont. Österr.* 9, 233–251, Wien.
- RABEDER G., 1986: Herkunft und frühe Evolution der Gattung *Microtus* (Arvicolidae). *Z. Säugetierkunde* 51 (6), 350–367, Hamburg.

- RABEDER G., 1991: Die Höhlenbären von Conturines. Entdeckung und Erforschung einer Dolomiten-Höhle in 2800 m Höhe. pp. 125. Athesia-Verlag Bozen.
- RABEDER G., 1999: Die Evolution des Höhlenbärengebisses. Mitt. Quartärkomm. Österr. Akad. Wiss. 11, 1–102. Wien.
- RABEDER G., 2001: Geschlechtsdimorphismus und Körpergröße bei hochalpinen Höhlenbärenfaunen. Beitr. Paläont. 26, 117–132.
- RABEDER G. & HOFREITER M., 2004: Der neue Stammbaum der Höhlenbären. Die Höhle 55, 1–4, 58–77, Wien.
- RABEDER G., PACHER M. & WITHALM G., 2010: Early Pleistocene bear remains from Deutsch-Altensburg (Lower Austria). Mitt. Komm. Quartärforsch. Österr. Akad. Wiss. 17, 1–135, Wien.
- ROHLAND N., POLLACK J. L., NAGEL D., BEAUVAL C., AIRVAUX J., PÄÄBO S. & HOFREITER M., 2005. The Population History of Extant and Extinct Hyenas. Mol. Biol. Evol. 22(12), 2435–2443. 2005 doi:10.1093/molbev/msi244.
- STEININGER F., 1975: Die fossilen Gehirne aus den jungpleistozänen Travertinen von Weimar-Ehringsdorf. Abh. Zentr. Geol. Inst. Paläont. Abh. III. Internat. Kolloquium 1968, Das Pleistozän von Weimar-Ehringsdorf 23, 533–571, Berlin.
- THENIUS E., 1965: Über das Vorkommen von Streifenhyänen (Carnivora, Mammalia) im Pleistozän Niederösterreichs. Ann. Naturhist. Mus. 68, 263–268, Wien.
- THENIUS E., 1966: Zur Stammesgeschichte der Hyänen (Carnivora, Mammalia). Z. Säugetierkunde 31, 293–300, Hamburg.
- THENIUS E., 1979: Lebensspuren von Ephemeropterenlarven aus dem Jungtertiär des Wiener Beckens. Ann. Naturhist. Mus. 82, 177–188, Wien.
- WITHALM G., 2001: Die Evolution der Metapodien in der Höhlenbären-Gruppe (Ursidae, Mammalia). Beitr. Paläont. 26, 126–249.
- ZAPFE H., 1939: Lebensspuren der eiszeitlichen Höhlenhyäne. Die urgeschichtliche bedeutung der Lebensspuren knochenfressender Raubtiere. Palaeobiologica 7, 111–146, Wien.

Eingang: 2013 09 26

Anschrift:

em. o. Prof. Dr. Gernot RABEDER, Institut für Paläontologie der Universität Wien, Althanstraße 14, 1090 Wien. E-Mail: gernot.rabeder@univie.ac.at