

# Die jungpleistozäne Höhlenfauna der Bärenfalle im Tennengebirge (Salzburg, Österreich) Ergebnisse aus der Forschungskampagne 2015-2017

Sebastian Krutter, Christine Frischauf, Gernot Rabeder, Daniel Brandner, Doris Döppes, Ronny Friedrich, Susanne Lindauer, Wilfried Rosendahl & Wolfgang Strasser

## Summary

**The Upper Pleistocene cave fauna of the Bärenfalle in the Tennengebirge (Salzburg, Austria). Results from the research campaign 2015-2017.** The fossil material from the excavations in 2015 and 2016 in the Bärenfalle as well from the former excavations that are stored in the Museum Burg Golling and the Haus der Natur Salzburg were metrically and morphologically examined and inventoried. The presumptive taxonomical classification of the cave bears was confirmed. According to radiocarbon dating the finds from the Bärenfalle belong in the Middle Würmian (36.600 BP and older). Furthermore, the coexistence of cave bears and cave lions in a high alpine cave is discussed. A digital 3D-model of the cave and the analyses of the sediments complete the results of the research project „Bärenfalle“.

## Key words

Alps, cave bear, cave lion, cave sediments, paleoclimate, radiocarbon dating

## Zusammenfassung

Das bei den Grabungen 2015 und 2016 in der Bärenfalle geborgene Fossilmaterial wurde zusammen mit den Altbeständen im Museum Burg Golling und dem Haus der Natur Salzburg metrisch und morphologisch aufgenommen und analysiert. Die bisher vermutete taxonomische Stellung der Höhlenbären konnte bestätigt werden. Die Fossilreste aus der Bärenfalle sind mittels Radiokarbondatierung in das Mittelwürm (um 36.600 BP und älter) zu stellen. Das gemeinsame Vorkommen von Höhlenbären und Höhlenlöwen in einer heute hochalpinen Höhle wird diskutiert. Ein digitales 3D-Modell der Höhle und die Bearbeitung der Sedimente runden die Ergebnisse aus dem Forschungsprojekt „Bärenfalle“ ab.

## 1. Einleitung

Die Bärenfalle (Höhlenkatasternnr. 1511/169, KLAPPACHER & HASEKE-KNAPCZYK 1985, 360) ist eine Höhle auf rund 2100 m Seehöhe am westlichen Hochplateau des Tennengebirges in den österreichischen Nördlichen Kalkalpen. Die im triassischen Dachsteinkalk in einer markanten Kluft in der Nordostwand des Windischkopfes hoch über dem Pitschenbergtal angelegte Höhle, weist eine Gesamtganglänge von rund 50 m auf und zieht, ausgehend von ihrem rund 4 x 3 m messenden Eingangsportale, in einem leicht ansteigenden Horizontalgang über grobes Blockwerk in annähernd südwestliche Richtung. Nach einer Verengung öffnet sich der Horizontalgang in einen annähernd nord-süd-orientierten und stetig abfallenden Gang mit grobem Blockwerk und einer abschließenden, rund 4 m hohen, glatten Wandstufe. Am Fuß dieser Wandstufe befindet sich der tiefste, mit fossilführendem Sediment verfüllte Bereich der Höhle, welcher allgemein als „Knochenlager“ bezeichnet wird.

Über die tatsächliche Entdeckung der Höhle ist nur wenig überliefert. Die Erstbefahrung der Höhle erfolgte jedenfalls am 09. Oktober 1965 durch die Salzburger Höhlenforscher Theo Rullmann, Elisabeth Rullmann, Walter Klappacher, Heinz Schwarz, Albert Morocutti sen., Albert Morocutti jun. und

Gernot Stuchlik. Bereits bei dieser ersten Befahrung wurde zahlreiches jungpleistozänes Fossilmaterial entdeckt, welches teils oberflächlich ohne Sedimentabdeckung sowie in dislozierter Streulage im „Knochenlager“ angetroffen wurde und wovon einige Fossilreste für die Sammlungsbestände am Haus der Natur geborgen wurden (Abb. 1-2). In ihrem Befahrungsbericht wird auch eine „schlüpfrige Wandstufe, die in einen nicht besonders großen, lehmbedeckten, mit Bruchmaterial und Knochen erfüllten Raum mündet“ erwähnt, welche als „regelrechte Bärenfalle“ interpretiert wurde und infolgedessen namensgebend für die Höhle war.

Im Jahr 1966 folgte durch die beiden Salzburger Höhlenforscher Gernot Stuchlik und Albert Strasser eine weitere Befahrung, um Probenmaterial für eine mineralogische Untersuchung zu entnehmen (STRASSER 1970), wobei erstmals auch eine einsetzende Plünderung des Fossilmaterials erkannt wurde. In den Jahren 1967-1970 wurde durch Richard Kohlreiter und Erich Urbanek weiteres Fossilmaterial aus der Höhle entnommen, wobei dieses geborgene Fossilmaterial, darunter zwei Höhlenbärenschädel sowie die im Jahr 1969 entdeckten Fossilreste eines Höhlenlöwen (TICHY 1985), in die Sammlungsbestände des



Abb. 1. Walter Klappacher im Jahr 1965 bei der Entdeckung von Fossilmaterial im „Knochenlager“ der Bärenfalle (Foto: G.Stuchlik/Landesverein für Höhlenkunde in Salzburg).



Abb. 2. Elisabeth Rullmann, Heinz Schwarz und Theo Rullmann im Jahr 1965 im „Knochenlager“ der Bärenfalle (Foto: G.Stuchlik/Landesverein für Höhlenkunde in Salzburg)..

Museum Burg Golling sowie des Haus der Natur Salzburg gelangten. Durch überlieferte Beobachtungen von oberflächlich durchwühltem Sediment, für den Abtransport vorbereiteten Anhäufungen von Fossilresten, intentionell angelegten Steinhäufungen, zurückgelassenem Arbeitsmaterial sowie durch zahlreiche Fossilreste mit rezenten Bruchstellen, sind intensive, seit den 1970er Jahren stattgefundene, Plünderungen belegt, wodurch heute vermutlich ein Großteil des ursprünglich in der Höhle eingelagerten Fossilmaterials unwiederbringlich verloren gegangen ist. Im Jahr 2013 konnte schließlich ein interdisziplinäres Forschungsprojekt initiiert werden, um das in den musealen Sammlungen verwahrte Fossilmaterial einer fundierten paläontologischen Auswertung zu unterziehen und um in der Höhle erstmals eine wissenschaftlich dokumentierte Grabungskampagne durchzuführen (FRISCHAUF et al. 2015a, FRISCHAUF et al. 2015b, STRASSER 2016, BANDNER 2018, DÖPPES et al. 2019). Die hierbei erzielten Forschungsergebnisse, welche nachfolgend abschließend vorgelegt werden, führten letztlich im Jahr 2017 dazu, dass die Höhle aufgrund der wissenschaftlichen Bedeutung als „besonders geschützte Höhle“ unter Schutz gestellt wurde.

## 2. Material und Methoden

Die Vermessung zur Erstellung eines aktuellen Höhlenplanes erfolgte im Jahr 2014 einerseits auf traditionelle Weise mit einem Laserdistanzmesser vom Typ Leica-Disto-X und andererseits im Jahr 2017 ergänzend mittels der nachfolgend erläuterten Structure-from-Motion-Methode, wobei der absolute Lage- und Höhenanschluss jeweils über den Vermessungsnullpunkt am Höhleneingang mittels eines HandheldGPS vom Typ Garmin GPSMap 60 CS vorgenommen wurde. Die durchgeführte Grabungskampagne in den Jahren 2015-2016 erfolgte nach der für Höhlen etablierten paläontologischen Grabungsmethodik (KÜHTREIBER 1995). Die Oberfläche des im „Knochenlager“ befindlichen

fossilführenden Sedimentpaketes wurde anhand eines Quadrantennetzes mit 1x1 m messenden Quadranten unterteilt, welche in 10 cm mächtigen Schichtpaketen ergraben wurden. Die Farbbestimmung des Sedimentes basiert auf den Munsell Soil Color Charts (MUNSELL 2012). Die vermessungstechnische Dokumentation der Grabung erfolgte mittels einer Laserwasserwaage sowie eines Laserdistanzmessers vom Typ Leica-Disto-D2, wobei der relative Höhenanschluss der Quadranten über Vermessungspunkt 6 an der Höhlendecke vorgenommen wurde. Das abgebaute fossilführende Sediment wurde im Höhleneingang hinsichtlich kleinster Fossilreste händisch ausgelesen, jedoch nicht geschlämmt. Größere Fossilreste wurden bereits direkt an der Grabungsstelle geborgen sowie differenziert nach Quadranten und Plana dokumentiert. Das geborgene Fossilmaterial wurde anschließend am Institut für Paläontologie der Universität Wien präpariert und befindet sich heute in den musealen Sammlungen des Museum Burg Golling sowie des Haus der Natur Salzburg.

Das im Rahmen der Grabungskampagne entnommene sedimentologische Probenmaterial aus dem fossilführenden Sediment der Bärenfalle wurde auf Komponenten von 0,1 bis 1 mm lichtmikroskopisch mittels Streupräparaten und Dünnschliffen sowie anhand röntgendiffraktometrischer Analysen (XRD) an der Universität Salzburg untersucht (STRASSER 2016).

Um ein hochauflösendes, dreidimensionales Modell der Bärenfalle zu erstellen wurde im Jahr 2017 die Höhle mittels der Structure-from-Motion-Methode dokumentiert. Dabei handelt es sich um ein fotogrammetrisches Verfahren, bei dem aus einer Reihe von überlappenden Digitalfotos der Hohlraum digital rekonstruiert werden kann (WESTOBY et al. 2012, CARRIVICK et al. 2016, 37-59). Mit einer digitalen Spiegelreflexkamera (Nikon D7000, 16 mm Brennweite)

wurden in einem Zeitraum von 3,5 Stunden insgesamt 1800 Fotos aufgenommen, welche die Grundlage für die Erstellung des 3D-Modells bildeten. Für die Ausleuchtung kam ein bewährter LED-Strahler mit 2000 Lumen zum Einsatz, der jeweils von einer zweiten Person gehandhabt wurde. Nach der Datenerfassung erfolgte über die Verwendung von spezieller Computersoftware (Agisoft Photoscan Professional) die weitere Verarbeitung zum 3D-Modell. Dabei werden zunächst durch die Identifikation übereinstimmender Merkmale auf den unterschiedlichen Bildern automatisch die Ausrichtung und Position der Fotos und darauf aufbauend die Geometrie der fotografierten Oberfläche rekonstruiert. Es entstand eine dreidimensionale Punktwolke der Bärenfalle, die 170 Millionen mit Farbinformation versehene Einzelpunkte aufweist. Zur Referenzierung dieser Punktwolke wurden sechs Fixpunkte des 2014 angelegten Messzuges verwendet. Auf Basis dieser Daten war es möglich verschiedene Auswertungen durchzuführen: Zum einen erfolgte die Erstellung eines 3D-Modells der Höhle, für dessen fotorealistische Texturierung die Digitalfotoserien herangezogen wurden und weiters auf der Onlineplattform Sketchfab befahren werden kann. Weiters bildeten die durch Abfrage aus der 3D-Punktwolke erhobenen Daten in Form von Grundriss, Quer- und Längsschnitten, digitalen Höhenmodellen der Sohle sowie Höhenschichtlinienplänen die Grundlage zur Weiterverarbeitung in zweidimensionalen Plänen (Abb. 3, BRANDNER 2018, 79-80).

Das nachfolgend beschriebene Fossilmaterial stammt von diversen älteren Aufsammlungen (s. Kap. 1, FRISCHAUF et al. 2015a) sowie aus der durchgeführten zweijährigen Grabungskampagne und wird heute in den musealen Sammlungen des Museum Burg Golling sowie des Haus der Natur Salzburg verwahrt. Zur taphonomischen Charakteristik der Fundstelle wurden die Höhlenbärenreste analysiert: Aus den relativen Häufigkeiten der vollständig überlieferten Zähne sowie der kleinen und großen Knochen kann auf jene Faktoren geschlossen werden, welche die Überlieferung der Skelettelemente reduziert haben (RABEDER 2001a, 2001b) und woraus auf eine Störung der Fundschichten durch Umlagerung und Korrosion geschlossen werden. Vom umfangreichen Höhlenbärenmaterial wurden die Zähne und Metapodien metrisch und morphologisch aufgenommen und die hieraus resultierenden Mittelwerte und morphodynamischen Indices für die Rekonstruktion der Körpergröße, des Geschlechterverhältnisses und der Evolutionsniveaus herangezogen. Im Vergleich mit anderen – vor allem alpinen – Höhlenbärenfaunen wurde die taxonomische Stellung und die Anpassungen an das Hochgebirge bestimmt (KAVCIK-GRAUMANN et al. 2016). Die Begleitfauna wurde metrisch aufgenommen und mittels der Vergleichssammlung am Institut für Paläontologie der Universität Wien bestimmt.

Um zu ermitteln, ob die fossile Fauna der Bärenfalle aus einer älteren (> 50.000 BP) oder jüngeren Phase des Jungpleistozäns stammt, wurden sechs Fossilreste beprobt und am Curt-Engelhorn-Zentrum Archäometrie gGmbH (CEZA) in den Reiss-Engelhorn-Museen in Mannheim mittels der

Radiokarbondatierung analysiert. Aus den Knochen wurde Kollagen extrahiert und mit Ultrafiltration die Fraktion >30kD abgetrennt, welche gefriergetrocknet und in einem Elementaranalysator zu CO<sub>2</sub> verbrannt wurde. Das dabei entstandene CO<sub>2</sub> wurde katalytisch zu Graphit reduziert. Nach der Graphitisierung der Proben wurde der <sup>14</sup>C-Gehalt mit dem MICADAS-Beschleuniger der CEZA gemessen (KROMER et al. 2013). Die <sup>14</sup>C-Alter werden in BP (before present), also in Jahren vor 1950, angegeben. Für die Korrektur möglicher Isotopenfraktionierung wurde ebenfalls  $\delta^{13}\text{C}$  am MICADAS gemessen und damit die <sup>14</sup>C-Alter normiert (STUIVER & POLACH 1977). Die <sup>14</sup>C-Alter müssen kalibriert werden, um absolute Kalenderalter angeben zu können. Die kalibrierten Alter sind sowohl für den 1 $\sigma$  (68,2%), als auch für den 2 $\sigma$  (95,4%) Bereich angegeben. Die Kalibration wurde mit dem Datensatz INTCAL13 (REIMER et al. 2013) und der Software OxCal 4.3 (BRONK RAMSEY, 1995) durchgeführt.

### 3. Stratigrafie

Im Rahmen der zweijährigen Grabungskampagne konnten im „Knochenlager“ vier Quadranten untersucht werden; die übrigen Bereiche des fossilführenden Sedimentpaktes blieben unberührt (Abb. 3). Die Quadrantenreihe konnte bis an den gewachsenen, rund 45° nord-süd-abfallenden Felsuntergrund ergraben werden. Lediglich in Quadrant D9 wurde der Felsuntergrund nicht erreicht, da hier in einer Tiefe von -3,20 m aus Sicherheitsgründen aufgrund der instabil werdenden Profilwände die Grabung eingestellt werden musste. In Anbetracht der vermutbaren sich fortsetzenden Gangmorphologie ist jedoch anzunehmen, dass das Sedimentpaket im Bereich des „Knochenlagers“ noch deutlich weiter in die Tiefe reicht und es sich daher möglicherweise um einen, mit Sediment und Bruchmaterial verlegten, Siphon mit unbekannter Fortsetzung handelt.

Das insgesamt bis zu 1,4 m mächtige Grabungsprofil (Abb. 4) lässt in seinem obersten Bereich (-1,60 bis -1,70 m) ein stark aufgelockertes, mit teils sehr großen Kalksteinblöcken durchsetztes, sandig-trockenes, dunkel-rotbraunes (2.5YR 2.5/3, nach MUNSELL 2012) Sediment erkennen, welches aufgrund seiner vergleichsweise geringen Fossilführung und beobachtbarer seichter Grabgruben als anthropogen gestörter „Raubgräberhorizont“ anzusprechen ist. Die darunterliegenden, anthropogen ungestörten, Bereiche zeigen ohne signifikante stratigrafische Unterschiede ein dunkel-rotbraunes (2.5YR 2.5/2-3), sandig-trockenes Sediment, welches vereinzelt mit fossilereeren, kleinen, kompakten, gelb-bräunlichen (10YR 5/6) Lehmlinsen sowie waagrecht eingelagerten Lehmabändern durchsetzt ist. In das Sediment eingelagert sind zudem, von natürlichem Deckenverbruch stammende, mittelgroße bis kleine autochthone Kalksteinblöcke sowie kleine, schneeweiße Kalksteinchen mit mehlig-sandig verwitterter Oberfläche. Das Fossilmaterial tritt in den einzelnen Plana in annähernd konstanter Intensität, ohne erkennbare Sortierung sowie in überwiegend dislozierter Streulage auf. Desartikulierte, jedoch zu einem Individuum assoziierbare Fossilreste, wie beispielsweise ein aus Quadrant D6, Planum -1,90 m, stammender Schädel eines Höhlenbären mit zugehöriger

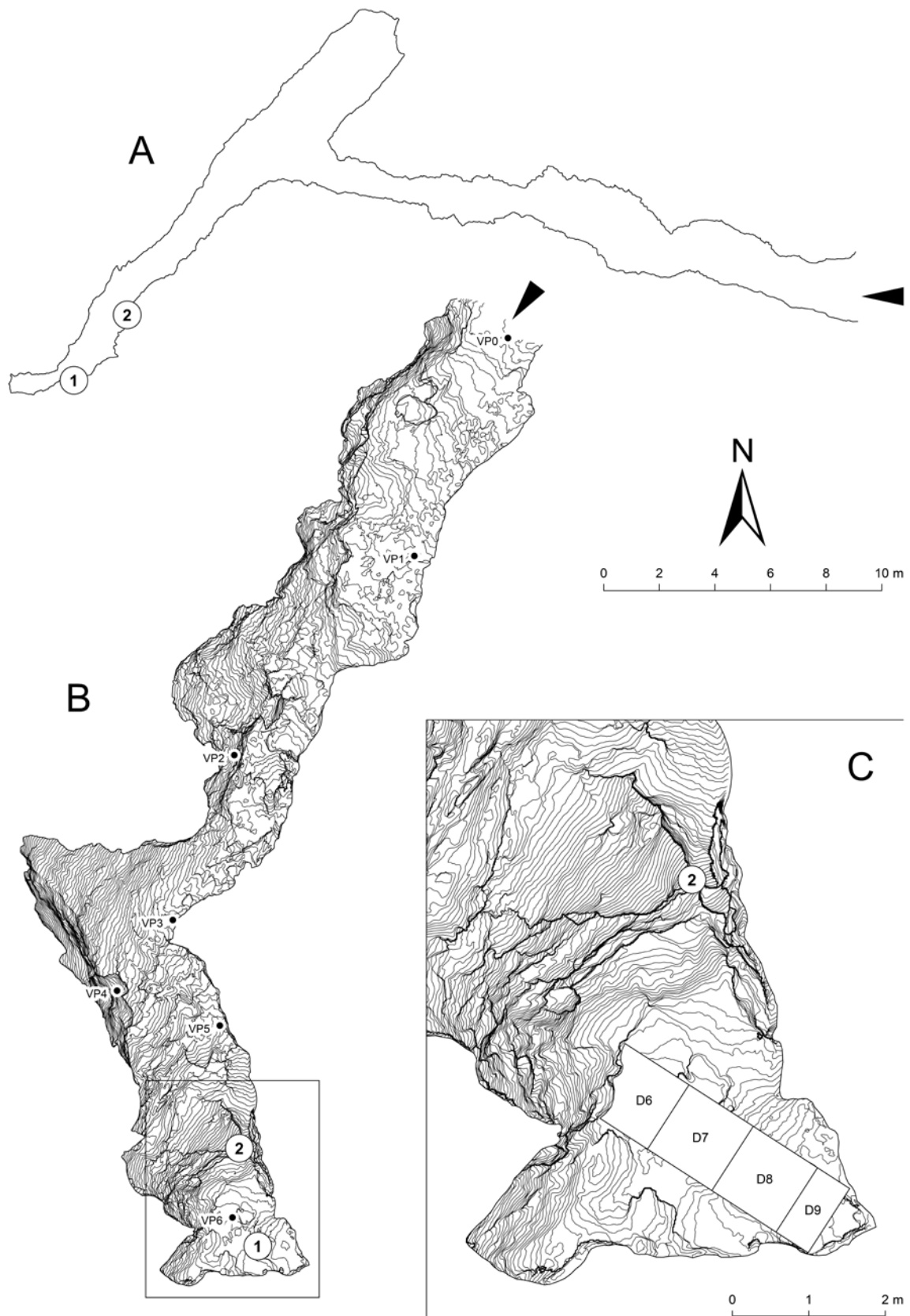


Abb. 3. Projizierter Aufriss (A), Grundriss mit 10 cm Isolinien (B) und Detailplan des „Knochenlagers“ mit 5 cm Isolinien und Quadranten D6-D9 (C), basierend auf den dreidimensionalen Daten der Structure-from-Motion-Methode. 1: Grabungsstelle 2015-2016. 2: Bärenschliff (Grafik: D. Brandner, S. Krutter).

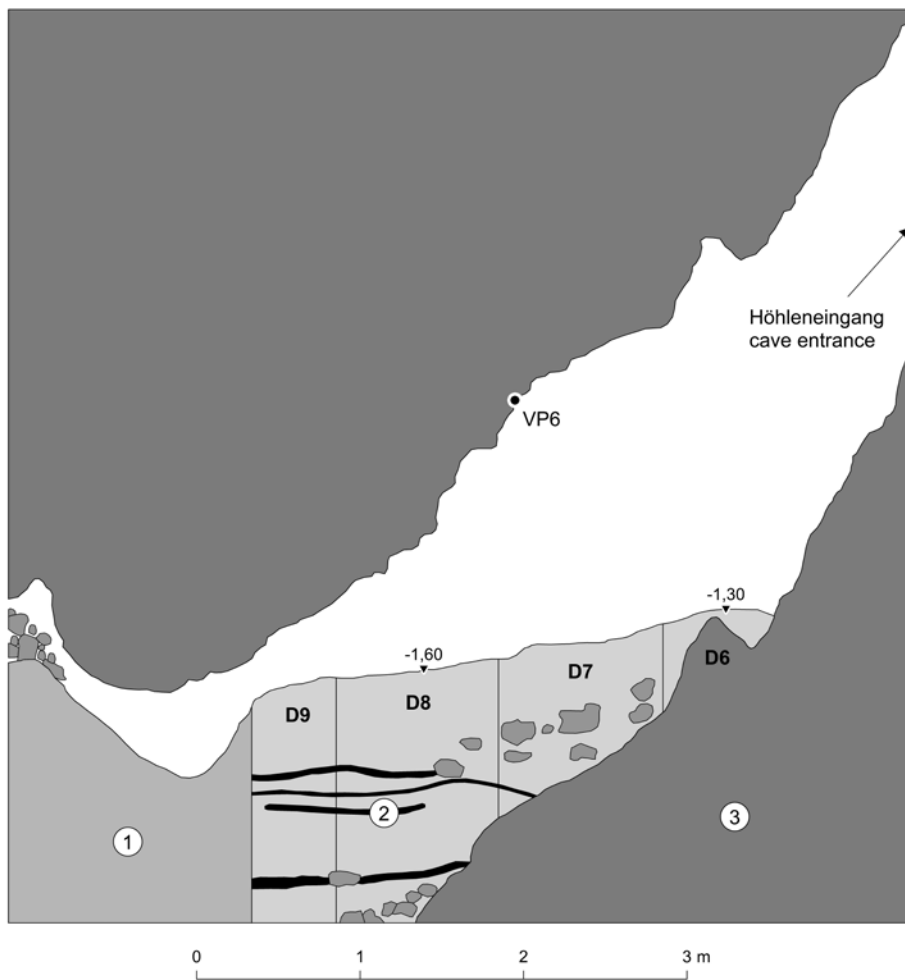


Abb. 4. Profil der Grabungsstelle mit Quadranten D6-D9 im „Knochenlager“. 1: ungestörtes Sediment. 2: gelb-bräunliche Lehmblätter. 3: Dachsteinkalk (Grafik: S. Krutter).

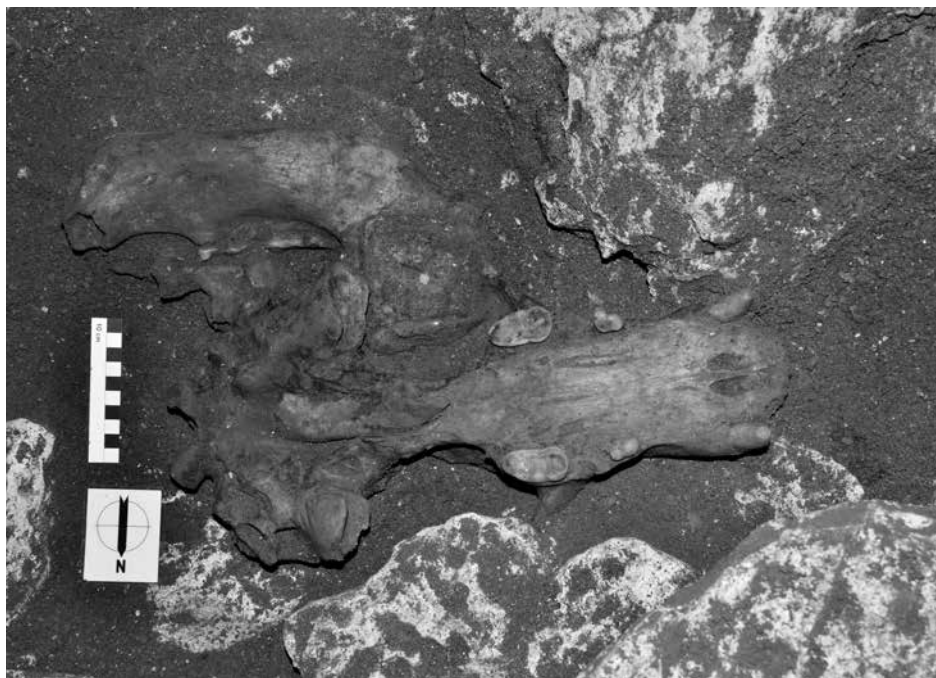


Abb. 5. Schädel in situ mit assoziierbarer Mandibula und Epistropheus des Höhlenbären (*Ursus spelaeus eremus*) in Quadrant D6, Planum -1,90 m (Foto: D. Brandner).

Mandibula dex. und Epistropheus (Abb. 5), konnten nur sehr selten beobachtet werden, was auf kleinräumige Umlagerungen durch fluviatile Prozesse hinweisen mag.

## 4. Fossilmaterial

### 4.1. Höhlenbärenreste

Die Reste des Höhlenbären dominieren im Fossilmaterial der Bärenfalle mit über 95%. Durch die Grabungskampagne in den Jahren 2015 und 2016 konnte das Fossilmaterial des Höhlenbären soweit vermehrt werden, dass zumindest für das Zahnmaterial statistisch aussagekräftige Mengen vorliegen (Tab. 1). Vom Schädel liegen insgesamt drei gut erhaltene Exemplare sowie 120 Schädelfragmente und vier Mandibulae vor.

### Individuenzahl

Die Mindestindividuenzahl der adulten Höhlenbären (MNI), die in der Höhle verendet sind, kann nach dem häufigsten Element (m1 inf.) geschätzt werden: es liegen insgesamt jeweils 24 linke und rechte m1 inf. vor. Aus den beiden Quadranten D6 und D7 aus der Grabungskampagne in den Jahren 2015 und 2016 wurden 20 rechte und 12 linke m1 geborgen, womit die Mindestindividuenzahl für 2 m<sup>2</sup> mit 20 Individuen anzugeben ist. Hochgerechnet auf die Gesamtfläche des fossilführenden Sedimentpaketes im „Knochenlager“ von rund 8 m<sup>2</sup> ergibt sich eine MNI von etwa 80 adulten Individuen. Relativ hoch ist jedenfalls die Menge der überlieferten Milchzähne, wobei aus den Quadranten D6 und D7 insgesamt 49 Milcheckzähne vorliegen.

Tab. 1. Anzahl der überlieferten und messbaren Zähne, Langknochen, Autopodien (Carpalia und Tarsalia), Metapodien (Metacarpalia und Metatarsalia) sowie der Phalangen des Höhlenbären aus der Bärenfalle.

Abkürzungen: I = Incisivi, inf. = inferior, C = Canini, P = Prämolare, M = Molare, sup. = superior, Phb = basale Phalanx, Phm = mittlere Phalange, Pht = Endphalange, Scl = Scapholunatum, Tri = Dreiecksbein, Pisi = Erbsenbein, C1 = Trapezium, C2 = Trapezoid, Cap = Kopfbein, Ham = Hakenbein, Astr = Sprungbein, Calc = Fersenbein, Nav = Kahnbein, T1, T2, T3 = distale Tarsalia 1-3, Cub = Würfelbein.

<b>Incisivi</b>						<b>Canini</b>	
Erhaltung	I1, I2 sup.	i1 inf.	i2 inf.	I3 sup.	i3 inf.	Canini	
vollständig	63	27	37	32	27	36	
<b>Molares</b>							
Erhaltung	p4 inf.	P4 sup.	M1 sup.	m1 inf.	M2 sup.	m2 inf.	m3 inf.
vollständig	30	33	33	42	35	41	27
<b>Langknochen</b>							
Erhaltung	Humerus	Ulna	Radius	Femur	Tibia	Fibula	
vollständig	4	6	8	7	15	8	
<b>Phalangen</b>							
Erhaltung	Phb 1	Phb 2-5	Phm	Pht			
vollständig	6	23	23	27			
<b>Carpalia</b>							
Erhaltung	Scl	Tri	Pisi	C1	C2	Cap	Ham
vollständig	10	1	5	4	2	5	6
<b>Tarsalia</b>							
Erhaltung	Astr	Calc	Nav	T1	T2	T3	Cub
vollständig	5	4	4	3	2	3	3
<b>Metacarpalia</b>							
Erhaltung	Mc1	Mc2	Mc3	Mc4	Mc5		
vollständig	8	6	10	6	4		
<b>Metatarsalia</b>							
Erhaltung	Mt1	Mt2	Mt3	Mt4	Mt5		
vollständig	6	8	6	9	7		

Hochgerechnet ergeben sich hieraus rund 200 Milcheckzähne, die vorwiegend von juvenilen Höhlenbären stammen, welche die Milcheckzähne in den Sommermonaten des zweiten Lebensjahres in der Höhle verloren haben. Dies ist ein Hinweis dafür, dass besonders die hochgelegenen Höhlen, wie die Bärenfalle, auch im Sommer (bei Schlechtwetterphasen?) immer wieder als Unterschlupf aufgesucht wurden (RABEDER 1991).

#### Funddefizit

Im Vergleich zum am häufigsten überlieferten Element sollten alle anderen Skelettelemente in entsprechender Anzahl im Fundgut vorliegen. Das trifft aber für fast keine fossile Fauna zu. Das Phänomen, dass die diversen Elemente in wesentlich geringerer Anzahl vorliegen wird „Funddefizit“ genannt (RABEDER 2001a, 2001b). Als wichtigste Faktoren für die Verzerrung des überlieferten Fossilmaterials sind Korrosion (chemische Zerstörung durch Säuren), Frachtsonderung und Fragmentierung bei der

Tab. 2. Häufigkeit der Zähne und kleineren Knochen des Höhlenbären im Fossilmaterial der Bärenfalle sowie die Berechnung der relativen Häufigkeit. Abkürzungen der Elemente siehe Tab. 1. n = Stückzahl. Der größte Durchmesser (bei Incisivi und Canini die Höhe, bei Langknochen die Länge) entspricht dem größten Längenmaß eines vollständigen Elements und gibt die durchschnittliche Größe an, die bei der fluviatilen Sortierung oder Aufsammlung relevant sein kann. Berechnung der Äquivalenz nach FRISCHAUF et al. (2014).

Element	größter Durchmesser	n	Äquivalenzfaktor	M1-Äquivalenz	relative Häufigkeit (%)
i1 inf.	6,56	29	1	29	6,90
i2 inf.	9,58	42	1	42	100,00
I1, I2 sup.	9,98	69	0,5	34,5	82,14
i3 inf.	13,2	32	1	32	76,19
p4 inf.	15,24	30	1	30	71,43
I3 sup.	18,72	32	1	32	76,19
P4 sup.	20,13	33	1	33	78,57
m3 inf.	27,56	27	1	27	64,29
M1 sup.	28,73	33	1	33	78,57
m1 inf.	30,22	42	1	42	100,00
m2 inf.	30,63	41	1	41	97,62
M2 sup.	44,4	35	1	35	83,33
Canini	103,6	27	0,5	13,5	32,14
				Mittelwert Zähne	70,46
				Mittelwert kl. Knochen	12,76
				Korrosionsindex	5,52
Element	größter Durchmesser	n	Äquivalenzfaktor	M1-Äquivalenz	relative Häufigkeit (%)
T2	25,9	2	1	2	4,76
Phm	29,13	23	0,125	2,875	6,85
T1	29,18	3	1	3	7,14
T3	31,02	3	1	3	7,14
Cap	32,68	5	1	5	11,90
Ham	33,57	6	1	6	14,29
Pht	37,95	27	0,1	2,7	6,43
Phb	41,41	29	0,1	2,9	6,90
Mc1	63,5	8	1	8	19,05
Mt1	63,5	6	1	6	14,29
Mc2	73,7	5	1	5	11,90
Mt2	73,7	8	1	8	19,05
Mc3	79,8	10	1	10	23,81
Mt3	79,8	6	1	6	14,29
Mc5	82,5	4	1	4	9,52
Mt5	82,5	7	1	7	16,67
Mc4	83,6	6	1	6	14,29
Mt4	83,6	9	1	9	21,43

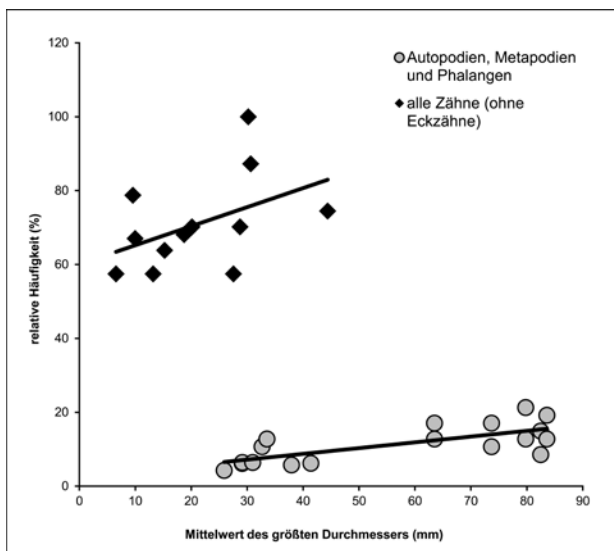


Abb. 6. Im „Funddefizitdiagramm“ wird die relative Häufigkeit der vollständig überlieferten Skelettelemente der Bären mit der durchschnittlichen Größe der Elemente in Beziehung gesetzt (Grafik: G. Rabeder).

Umlagerung durch fließendes Gewässer sowie eine Auswahl durch die Ausgräber der Fossilien zu nennen (FRISCHAUF et al. 2014).

Vergleichbar mit vielen anderen fossilen Höhlenbärenfaunen ist der erste Unterkiefermolar (m1 inf.) das häufigste Element (Tab. 2). Es liegen insgesamt 47 messbare m1 inf. vor, welche daher als Basis für die Errechnung der relativen Häufigkeit verwendet werden. Es werden die relativen Häufigkeiten der kleineren Elemente in Beziehung zum durchschnittlich größten Durchmesser gebracht; als Standard dienen hierbei die Werte von *Ursus ingressus* aus der Gamssulzenhöhle (RABEDER 1995, FRISCHAUF et al. 2014) und die relative Häufigkeit wird aus der Stückzahl des Elements unter Berücksichtigung der Äquivalenz berechnet (relative Häufigkeit =  $n \cdot \text{Äquivalenzfaktor} / 47$ ). Aus dem Diagramm (Abb. 6) können folgende Schlüsse gezogen werden: 1. Die Canini ausgenommen, sind die Zähne wesentlich besser erhalten als die „kleinen Knochenreste“ wie Phalangen und distale Autopodien. Das spricht dafür, dass das Defizit der Knochenreste auf Korrosion zurückzuführen ist, da der Zahnschmelz widerstandsfähiger gegen Säuren ist als die Knochensubstanz. 2. Die Canini sind unterrepräsentiert, was vielleicht auf Umlagerungen zurückzuführen ist, bei denen die frühadulten Canini so stark zerbrochen sind, dass sie nicht mehr gemessen und bestimmt werden können. 3. Für geringe, kleinräumige Umlagerungen durch Wasser spricht die positive Korrelation zwischen der Größe der Elemente sowie der relativen Häufigkeit bei den Zähnen und den Knochenresten. 4. Die Errechnung des Korrelationsindex (durchschnittliche relative Häufigkeit der Zähne / durchschnittliche Häufigkeit der „kleinen Knochenreste“) zeigt, dass die Zähne mehr als fünf Mal so häufig überliefert sind wie Knochenreste.

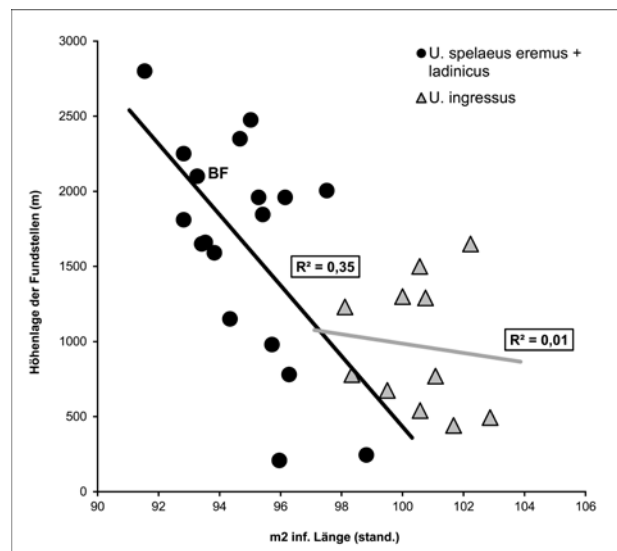


Abb. 7. Vergleich der standardisierten Mittelwerte der Unterkieferm2-Länge von alpinen und außeralpinen Höhlenbärenfaunen mit der Höhenlage der Höhleneingänge. Als Standards werden die Mittelwerte von *Ursus ingressus* aus der Gamssulzenhöhle (RABEDER 1995) herangezogen (Grafik: G. Rabeder).

### Gebirgsanpassung

Die Mittelwerte der Zahnängen (Tab. 3-5) aus der Bärenfalle sind rund 5-7% geringer als bei der Standardfauna von *Ursus ingressus* aus der Gamssulzenhöhle. Die Metapodien sind im Durchschnitt um 5% kürzer, aber um mehr als 12% schmaler, sprich diese sind wesentlich schlanker als die Vergleichsstücke aus der Gamssulzenhöhle. Die Höhlenbären der Bärenfalle entsprechen hiermit dem Schema der „hochalpinen Kleinform“, welche bereits in zahlreichen anderen alpinen Bärenhöhlen belegt ist (KNAUS et al. 2018, RABEDER et al. 2019). Die Dimensionen am Beispiel des zweiten Unterkiefermolaren (m2 inf.) der Faunen mit *Ursus spelaeus eremus* und *Ursus spelaeus ladinicus* sind mit der Höhenlage negativ korreliert, während die Faunen mit *Ursus ingressus* keine Korrelation zeigen (Abb. 7). Als Ursache dieses Phänomens lässt sich vermuten, dass es sich um eine Anpassung an das Leben im Hochgebirge mit einem kürzeren Sommer und einem längeren Winterschlaf handelt. Kleinere Individuen können Ernährungsrisiken wahrscheinlich leichter überleben als große Individuen, wobei ähnliche Überlegungen für die Zwergformen von Elefanten auf Inseln angestellt wurden (THENIUS 1980).

### LHD-Diagramm

Im LDH-Diagramm („Locomotion versus Dietary Habits“ diagram, Abb. 8), wird die durchschnittliche Länge der Metapodien als Maß für die Fortbewegung und die durchschnittliche Länge der Backenzähne als Maß für die Kauleistung in Beziehung gebracht (KAVCIK-GRAUMANN et al. 2016). Die Anzahl der messbaren Metapodien aus der Bärenfalle ist so gering, dass die Mittelwerte einzelner Finger- und Zehenstrahlen nur geringe Aussagekraft besitzen, weshalb die standardisierten Werte aller messbaren Metapodien herangezogen wurden, um statistisch relevante Mengen zu erhalten. Als Standard dienten die Werte von



Tab. 3. Maße und morphodynamische Indices (md-Index) der Incisivi von *Ursus s. eremus* aus der Bärenfalle.

Element		Länge	Breite	md-Index
i1 inf.	Mittelwert	6,33	8,25	94,83
	stand.	96,46	93,96	117,58
	n	29	32	29
i1 i2 sup.	Mittelwert	9,23	10,53	205,15
	stand.	92,50	92,50	64,20
	n	69	70	68
i2 inf.	Mittelwert	9,52	10,26	100,00
	stand.	99,37	94,52	100,00
	n	42	37	42
i3 inf.	Mittelwert	12,45	11,28	226,56
	stand.	94,32	90,47	88,29
	n	32	32	32
i3 sup.	Mittelwert	17,32	14,15	8,62
	stand.	92,54	95,88	8,62
	n	26	27	31

Tab. 4. Maße und Geschlechtsdimorphismus der Canini von *Ursus s. eremus* aus der Bärenfalle.

Element		Länge	Breite	Anzahl
Eckzähne total	Mittelwert	21,50	16,44	27
	stand.	89,96	92,99	
Eckzähne weiblich	Mittelwert	19,44	14,91	16
	stand.	92,02	97,05	
Eckzähne männlich	Mittelwert	24,64	18,78	11
	stand.	93,14	95,68	
Sexdimorphismus-Index		126,71	126,00	
Sex-Index				59,26

Tab. 5. Maße und morphodynamische Indices (md-Index) der Molares von *Ursus s. eremus* aus der Bärenfalle.

Element	Anzahl	Länge	Breite	md-Index
p4 inf.	Mittelwert	14,30	9,59	133,89
	stand.	93,85	92,93	67,55
	n	30	30	28
P4 sup.	Mittelwert	18,51	12,44	127,42
	stand.	91,95	87,51	49,83
	n	33	32	31
<b>P4/4-Index</b>	Wert			<b>130,62</b>
	stand.			<b>58,02</b>
m1 inf.	Mittelwert	28,64	13,65	110,81
	stand.	94,77	94,17	84,59
	n	42	42	37
M1 sup.	Mittelwert	26,83	18,52	-
	stand.	93,40	93,77	-
	n	33	32	-
m2 inf.	Mittelwert	28,74	17,30	185,94
	stand.	93,82	94,81	100,34
	n	41	41	32
M2 sup.	Mittelwert	41,26	21,51	333,33
	stand.	92,92	95,41	88,89
	n	35	35	30
m3 inf.	Mittelwert	24,85	17,92	-
	stand.	90,17	93,78	-
	n	25	27	-
<b>m3/2-Index</b>		<b>86,48</b>	<b>103,58</b>	
		<b>96,12</b>	<b>98,02</b>	

*Ursus ingressus* aus der Gamssulzenhöhle (RABEDER 1995, WITHALM 2001). Auch in diesem Diagramm liegt die Bärenfalle im Cluster von *Ursus spelaeus eremus* und *Ursus spelaeus ladinicus*, während sich die Punktwolke von *Ursus ingressus* wegen der relativ längeren Molare deutlich absetzt.

### Evolutionsebene des Gebisses

Aus der Vermehrung von Elementen der Kaufläche besonders von Prämolaren und Molaren gegenüber den Vorläufern der Höhlenbären (*Ursus deningeri*) oder den Braunbären (*Ursus arctos* L.) lässt sich auf die Zuordnung einer Höhlenbärenfauna zu einem bestimmten Taxon schließen. Am besten eignen sich hierzu die Prämolaren (P4 sup. und p4 inf.), welche sich durch die Bildung zusätzlicher Höcker und Kauleisten morphologisch an die Molaren angleichen, wofür der Ausdruck „Molarisierung“ verwendet wird. Das beste Instrument für die Quantifizierung dieser Molarisierung ist der P4/4-Index (RABEDER 1999), welcher für die Höhlenbären der Bärenfalle 130,62 beträgt und bei einer Standardisierung (GS-Standard = 225,12) nur 58,02% ergibt. Dieser Wert ist typisch für Faunen mit *Ursus spelaeus eremus* und *Ursus spelaeus ladinicus*, weshalb *Ursus ingressus* auszuschließen ist. Für die Unterscheidung von *Ursus spelaeus eremus* und *Ursus spelaeus ladinicus* ist der Enthypoconid-Index des m2 inf. am besten geeignet. Die Höhlenbärenfaunen mit *Ursus spelaeus ladinicus* haben wesentlich höhere Werte bei diesem Index, der die Anzahl der Höcker am Enthypoconid des m2 inf. metrisch ausdrückt (RABEDER 1999, RABEDER et al. 2008, KNAUS et al. 2018). Dieser Index ist mit der Seehöhe der Höhleneingänge positiv korreliert. Die Bären aus der Bärenfalle gehören hierbei eindeutig dem Cluster von *Ursus spelaeus eremus* an (Abb. 9).

### Sex-Index

Im Fossilmaterial lassen sich weibliche und männliche Individuen am besten an den Canini unterscheiden. Im Längen-Breiten-Diagramm sind meist gut abgetrennte Cluster zu erkennen (Abb. 10), die es erlauben, den zahlenmäßigen Anteil der Geschlechter zu bestimmen. Leider ist die Anzahl der messbaren Canini im Material der Bärenfalle nicht sehr groß, weswegen die Berechnung des Sex-Index (= Anzahl der weiblichen / Anzahl aller Eckzähne x 100) kein eindeutiges Ergebnis liefert. Es ergibt sich ein relativer Sex-Index von 59,26 (Tab. 4), woraus ableitbar ist, dass weibliche Individuen etwas häufiger vertreten sind als männliche Individuen.

### Taxonomische Zuordnung

Nach den Dimensionen sowie den morphodynamischen Indices, vor allem des m2-Enthypoconid-Index, sind die Höhlenbärenreste aus der Bärenfalle dem Taxon *Ursus spelaeus eremus* Rabeder et al., 2004 zuzuordnen, was auch durch genetische Analysen bestätigt wird (GRETZINGER et al. 2019, FORTES et al. 2016, BARLOW et al. 2018). Nach der Analyse der mitochondrialen DNA besteht die größte Übereinstimmung mit den Höhlenbären aus der Ramesch-Knochenhöhle im Toten Gebirge (RABEDER et al. 2004), der Typuslokalität von *Ursus spelaeus eremus*, sowie der Schwabenreithöhle und der Herdengelhöhle bei Lunz, dem

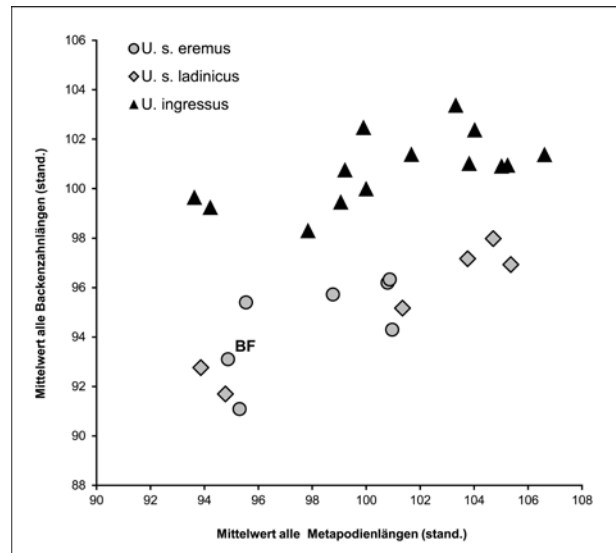


Abb. 8. LDH-Diagramm alpiner und außeralpiner Höhlenbärenfaunen. BF: Bärenfalle (Grafik: G. Rabeder)

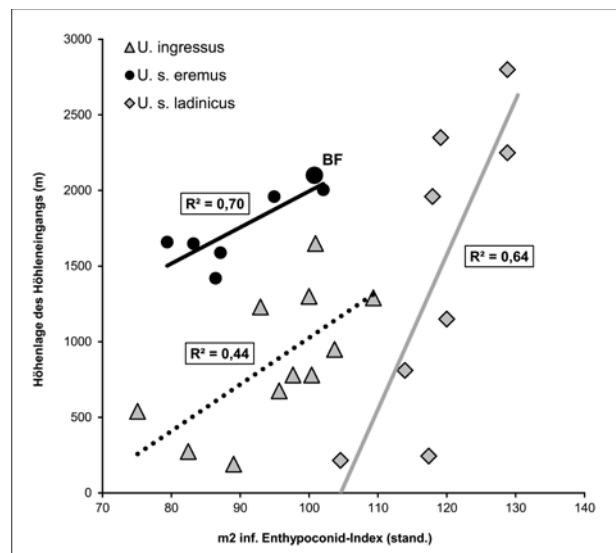


Abb. 9. Die Abhängigkeit des m2-Enthypoconids von der Höhenlage der Höhleneingänge, BF: Bärenfalle (Grafik: G. Rabeder)

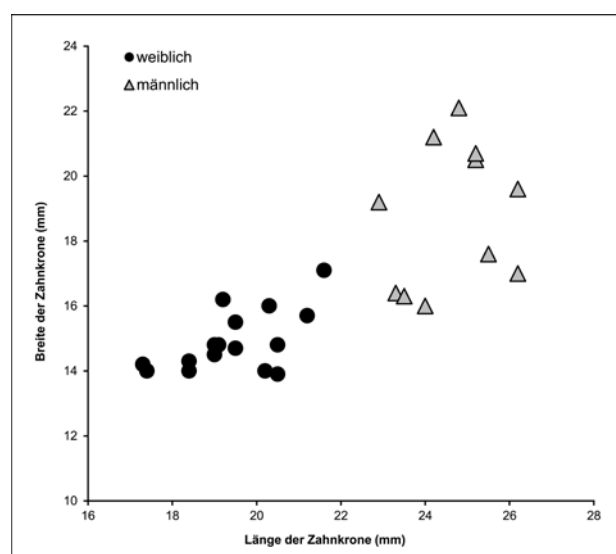


Abb. 10. Längen-Breiten-Diagramm der Bären-Canini aus der Bärenfalle (Grafik: G. Rabeder).

Tab. 6. Die wichtigsten Maße der Metapodien von *Ursus s. eremus* aus der Bärenfalle.  
 Abkürzungen: dEB = distale Epiphysenbreite, PI = Plumpeits-Index (distale Epiphysenbreite / Länge \* 100)

InvNr.	Element	SubNr.	Länge	dEB	PI
BF 11	Mc1	1	62,3	17,2	27,6
BF 11	Mc1	2	56,2	17,3	30,8
BF 16	Mc1	1	57,0	17,1	30,0
BF 26	Mc1	1	56,2	17,0	30,2
BF 35	Mc1	1	65,2	19,8	30,4
BF 59	Mc1	1	60,0	17,9	29,8
BF 76	Mc1	1	54,6	16,1	29,5
BF 8	Mc1	1	66,6	20,0	30,0
IN 848	Mc2	1	68,8	22,2	32,3
IN 848	Mc2	2	68,8	22,2	32,3
IN 848	Mc2	3	68,5	23,6	34,5
BF 9	Mc2	1	69,5	22,8	32,8
BF 11	Mc2	1	71,5	22,4	31,3
BF 28	Mc2	1	66,4	19,7	29,7
IN 848	Mc3	1	70,8	22,3	31,5
IN 848	Mc3	2	81,7	25,0	30,6
IN 848	Mc3	3	71,6	23,7	33,1
BF 1	Mc3	1	72,4	23,0	31,8
BF 1	Mc3	2	81,0	25,8	31,9
BF 23	Mc3	1	73,9	20,4	27,6
BF 31	Mc3	1	70,3	20,5	29,2
BF 35	Mc3	1	69,8	19,7	28,2
BF 38	Mc3	1	74,7	19,4	26,0
BF 72	Mc3	1	75,3	20,3	27,0
IN 848	Mc4	1	71,5	23,0	32,2
IN 848	Mc4	2	76,1	24,6	32,3
BF 1	Mc4	1	74,0	23,3	31,5
BF 8	Mc4	3	88,5	29,2	33,0
BF 17	Mc4	1	76,9	25,2	32,8
BF 64	Mc4	1	74,2	21,2	28,6
IN 848	Mc5	1	75,9	26,2	34,5
BF 17	Mc5	1	87,0	31,2	35,9
BF 28	Mc5	1	73,8	23,1	31,3
BF 59	Mc5	1	70,8	20,3	28,7
IN 848	Mt1	1	57,5	18,1	31,5
BF 8	Mt1	1	47,2	15,8	33,5
BF 31	Mt1	1	49,3	13,6	27,6
BF 38	Mt1	1	50,5	15,1	29,9
BF 54	Mt1	1	48,9	15,2	31,1
BF 55	Mt1	1	59,6	17,8	29,9
IN 848	Mt2	1	75,0	22,8	30,4
IN 848	Mt2	2	70,2	21,6	30,8
IN 848	Mt2	3	62,1	19,2	30,9
BF 3	Mt2	1	60,8	19,2	31,6
BF 8	Mt2	1	62,0	18,8	30,3
BF11	Mt2	1	62,1	17,8	28,7
BF 16	Mt2	1	62,4	19,3	30,9
BF 35	Mt2	1	73,9	20,2	27,3
IN 848	Mt3	3	68,7	18,5	26,9

IN 848	Mt3	2	69,0	19,0	27,5
IN 848	Mt3	1	71,2	20,3	28,5
BF 1	Mt3	1	71,0	19,8	27,9
BF 3	Mt3	1	75,0	20,0	26,7
BF 54	Mt3	1	73,6	17,0	23,1
IN848	Mt4	1	76,9	21,8	28,3
IN848	Mt4	2	79,1	21,5	27,2
IN848	Mt4	3	91,1	25,6	28,1
IN848	Mt4	4	82,5	21,7	26,3
IN848	Mt4	5	78,6	20,5	26,1
IN848	Mt4	6	77,0	21,7	28,2
BF 9	Mt4	1	77,4	20,6	26,6
BF 31	Mt4	1	76,5	19,9	26,0
BF 59	Mt4	1	82,0	20,1	24,5
BF 35	Mt5	1	80,9	22,5	27,8
BF 31	Mt5	1	93,3	24,3	26,0
BF 31	Mt5	2	79,3	21,3	26,9
BF 60	Mt5	1	77,1	20,8	27,0
IN848	Mt5	1	76,8	21,8	28,4
IN848	Mt5	2	84,4	21,8	25,8
IN848	Mt5	3	79,2	20,7	26,1

Tab. 7. Mandibula- und Zahnmaße von *Panthera spelaea* aus der Bärenfalle.

Element	InvNr.	Länge C-M1	Condylare Länge	Coronoid-höhe	P3-Länge	P4-Länge	M1-Länge
Mandibula	IN 850-1	101,3	ca. 180	74,5	-	24,4	26,2
p3 inf.	BF 37	-	-	-	15,7	-	-
p4 inf.	BF 2	-	-	-	-	23,1	-
Element	InvNr.	SubNr.	Länge I1-I3	I1-Länge	I2-Länge	I3 Länge	
Praemaxillare	BF 12	1	23,5	5,8	7,1	10,3	

Tab. 8. Maße der postcranialen Fossilresten von *Panthera spelaea* aus der Bärenfalle.

Element	InvNr.	SubNr.	Länge	prox. Breite	prox. Tiefe
Pisi	BF 3	1	40,8	22,6	12,5
Ham	IN850	9	28,3	21,1	29,1
Ham	BF 17	1	27,4	20,4	28,2
Nav	BF 4	1	22,8	42	33,1
T3	IN850	11	19,3	19,4	43,1
Cub	BF 5	1	30,9	29,9	34,3
Mc2	IN850	4	fragm.	22,2	29,7
Mc3	IN850	3	fragm.	23,9	24,8
Mt2	IN850	5	fragm.	19,4	29,8
Mt4	IN850	6	fragm.	23,4	33,7
Mt5	IN850	10	fragm.	25,4	17,1
Phb	IN850	7-1	54,6	21,3	16,9
Phb	IN850	7-2	46,2	18,1	16,8
Phb	IN850	7-3	53,5	22,7	18,0
Phb	IN850	7-4	57,3	22,0	17,3

Phb	BF 34	1	48,5	19,8	15,7
Phb	BF 36	1	54,9	21,2	17,5
Phb	BF 18	1	58,1	21,9	16,9
Phb	BF 21	1	21,7	22,0	17,5
Phm	IN850	8-1	38,1	18,7	16,7
Phm	BF 24	1	35,7	18	15,4
Phm	BF 27	1	38,9	8,4	16,1
Phm	BF 26	1	34,0	16,5	15,5

Bärenloch bei Charmey in den Freiburger Voralpen und der Schneiberhöhle im Steinernen Meer (Abb. 11). Als Unterart *Ursus spelaeus eremus* oder als eigene Art *Ursus eremus* hat der „Rameschbär“ in mehreren Gebirgen im Bundesland Salzburg gelebt. Der Zeitabschnitt, in dem die herbivoren Höhlenbären ausreichend Nahrung im Hochgebirge gefunden haben, ist mit vor mehr als 50.000 cal BP bis etwa 26.000 cal BP einzugrenzen (DÖPPES et al. 2018).

#### Schliffmarken

Schliffmarken an den Canini, so genannte „Kiskevélyer Klingen“ oder „keilförmige Defekte“ an den Incisivi können als Hinweis dafür dienen, dass Höhlenbären mit derartigen Schliffmarken relativ große Mengen an Gras gefressen haben, was als wichtiges Indiz für aride Einflüsse gelten kann. Im Fossilmaterial der Bärenfalle gibt es nur einen einzigen Caninus, der als „Kiskevélyer Klinge“ bezeichnet werden kann und dem Typ „distolingual grinding mark“ entspricht (FRISCHAUF et al. 2016, Abb. 3-4). Unter den Incisivi gibt es kein einziges Exemplar mit „keilförmigen Defekten“ an der Kronenbasis. Somit dürften die durch das Fressen von Gras verursachten Defekte sehr selten sein, wobei eine genauere Aussage über die Häufigkeit von Schliffmarken wegen der geringen Menge des Zahnmaterials nicht möglich ist.

#### Bissspuren

Zahlreiche Fossilreste des Höhlenbären tragen postmortale Bissspuren, die sich aufgrund von meist kreisrunden Vertiefungen auf beiden Seiten von Langknochen als Spuren eines Raubtieres interpretieren lassen. Als Verursacher solcher Spuren wird meist der Wolf (*Canis lupus* L.) genannt, aber es ist nicht auszuschließen, dass diese Bissspuren durch den Höhlenlöwen (*Panthera spelaea*) verursacht wurden.

#### 4.2. Höhlenlöwenreste

Fossilreste des Höhlenlöwen (*Panthera spelaea*) sind aus zahlreichen Höhlen der Alpen bekannt, sind jedoch insgesamt deutlich seltener als Höhlenbärenreste anzutreffen. Im Hochgebirge, wie dem Tennenengebirge, wirken Höhlenlöwen aufgrund des heutigen Verbreitungsgebietes ihrer rezenten Verwandten besonders exotisch, weshalb ihr Vorkommen meist mit paläoklimatologischen Fragen verknüpft wurde. Schon bei den ersten Aufsammlungen in der Bärenfalle konnten einige Fossilreste des Höhlenlöwen, darunter eine vollständig erhaltene Mandibula und zwei Humerusfragmente, gefunden und beschrieben werden (TICHY 1985). Zudem konnten in dem in den beiden musealen Sammlungen verwahrten Fossilmaterial noch bislang unerkannte, vier Metapodien, fünf Phalangen und drei Autopodien entdeckt

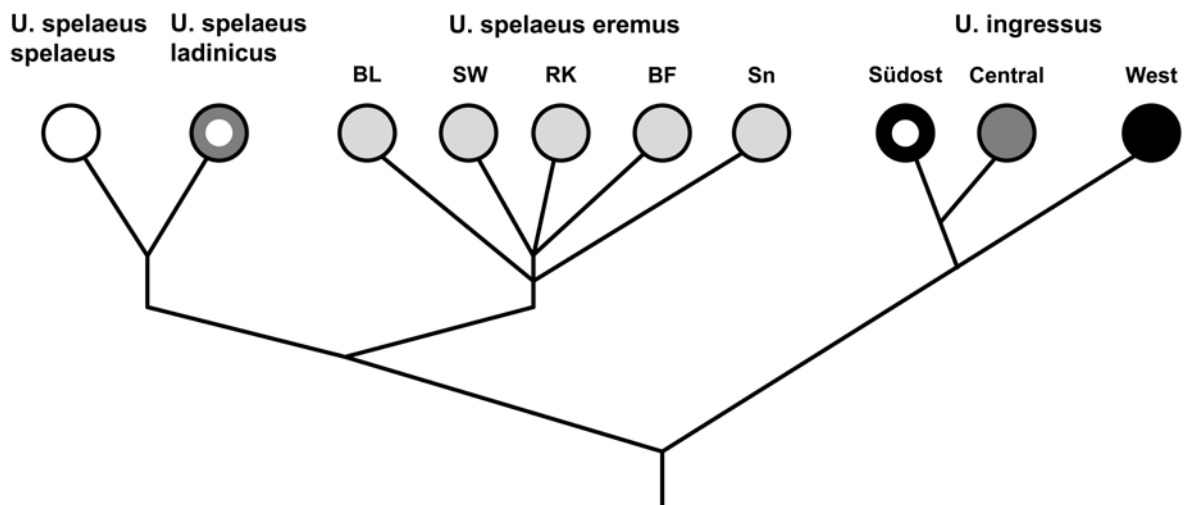


Abb. 11. Genetischer Stammbaum (mDNA) der jungpleistozänen Höhlenbären in Europa und die Stellung der Bärenfauna der Bärenfalle. Vereinfacht und generalisiert nach Gretzinger et al. (2017). BF: Bärenfalle, BL: Bärenloch (Charmey, Schweiz), RK: Ramesch-Knochenhöhle (Totes Gebirge, Oberösterreich), Sn: Schneiberhöhle (Steinernes Meer, Bayern), SW: Schwabenreithöhle (Lunzer Voralpen, Niederösterreich) (Grafik: G. Rabeder).

werden, die ebenfalls dem Höhlenlöwen zugeordnet werden können. Weiteres Fossilmaterial konnte schließlich noch im Rahmen der Grabungskampagne geborgen werden, worunter sich zahlreiche Autopodien, Metapodien, Phalangen, zwei isolierte Zähne, eine Patella sowie ein gut erhaltenes Oberkieferfragment (Praemaxillare) mit I1, I2 und I3 in situ befinden. Vom Höhlenlöwen liegen somit insgesamt 34 Fossilreste (Tab. 7-8) vor: Ein Praemaxillare mit drei Incisivi in situ (I1-I3 sup.), eine Mandibula sin. mit p4 inf. und m1 inf., einen isolierten p3 inf. dex. und p4 inf. dex., zwei Humerusfragmente sin. und dex., zwei Ossa pisiformia sin. und dex., zwei Ossa hamata sin. und dex., ein Carpale 2 dex., ein Tarsale 3 dex., ein Cuboid dex., ein Metacarpale 1 sin. (pathologisch verändert), ein Metacarpale 2 und 3 sin., ein Metatarsale 2 sin., ein Metatarsale 4 und 5 dex., acht Phalanges basales, vier Phalanges mediae, zwei Phalanges terminales sowie eine Patella dex. Alle 34 Fossilreste des Höhlenlöwen stammen von einem Individuum, welches aufgrund der relativ geringen Dimensionen als weiblich einzustufen ist (vgl. PACHER 2009). Aus mehreren DNA-Analysen der rezenten und fossilen Großkatzen geht hervor, dass der Höhlenlöwe des europäischen Jungpleistozäns mit dem heutigen Löwen verwandt war (BURGER et al. 2004, BARNETT et al. 2009, ERSMARK et al. 2015). Nach neuesten Untersuchungen ist der Höhlenlöwe als eigene Art *Panthera spelaea* (GOLDFUSS 1810) zu bezeichnen (BARNETT et al. 2016, STANTON et al. 2020).

#### 4.3. Steinbockreste

Das geringe Steinbockmaterial besteht aus einem Mandibulafragment, zwei Molaren, einem Radiusfragment, einem Triquetrum und einem Acetabulum. In Farbe und Erhaltung besteht kein Unterschied zu den Fossilresten der Höhlenbären und Höhlenlöwen, weshalb vermutet werden kann, dass alle drei Taxa etwa zeitgleich im Tennengebirge gelebt haben. Nach der Morphologie liegen hier Reste eines mittelgroßen Wiederkäuers vor, deren Zuordnung zum Steinbock (*Capra ibex* L.) aufgrund der Dimensionen und der Form des Acetabulums und des Triquetrums eindeutig ist. Das Vorkommen von Steinböcken im Fossilmaterial alpiner Bärenhöhlen ist nicht ungewöhnlich, da der Steinbock steile, felsdurchsetzte Hänge in verschiedenen Höhenlagen bevorzugt und somit auch an vielen Höhlenbärenfundstellen der Ostalpen nachweisbar ist (DÖPPES & RABEDER 1997).

#### 4.4. Holozäne Begleitfauna

Im Rahmen der Grabungskampagne kamen auch Reste von Kleinsäugetern und Vögeln zu Tage, die aufgrund ihres Erhaltungszustandes nicht gleichhalt mit den Höhlenbären- und Höhlenlöwenresten sein können. Die fragilen Knochen und Kiefer von Fledermäusen, Wühlmäusen und Vögeln sind von hellbrauner Farbe und zeigen nicht die typischen Korrosionsspuren wie die jungpleistozänen Fossilreste. Auch aufgrund des Artenspektrums ist anzunehmen, dass diese von holozänen Individuen stammen, welche noch heute in der Umgebung der Höhle leben. Die Reste der holozänen Begleitfauna umfassen vier Humerusfragmente von kleinen bis mittelgroßen Fledermausarten (*Chiroptera* indet.), mehrere Mandibulae der Schneemaus (*Microtus nivalis*), eine

Mandibula ohne Zähne der Wühlmaus (*Microtus* sp.), zwei Ulnae, zwei Carpometacarpi, einen Radius und einen Tibiotarsus des Schneehuhns (*Lagopus lagopus*) sowie einen Humerus des Bergfinken (*Fringilla montifringilla*).

### 5. Chronologie

Mittels der Radiokarbonmethode konnten sechs Fossilreste (Tab. 9) aus der Bärenfalle datiert werden, wovon ein Mandibulafragment (IN848-12), ein M1 (IN848-2), ein Maxillafragment dex. mit M1 und den Alveolen von C, P3 und P4 (BF75) sowie ein Langknochenfragment (BF74) dem Höhlenbären (*Ursus spelaeus eremus*) zuzuweisen sind. Die beiden ersten Fossilreste stammen aus dem im Museum Burg Golling verwahrten Altmaterial; die übrigen beiden Fossilreste wurden dem Material der Grabungskampagne 2016 entnommen. Vom Höhlenlöwen (*Panthera spelaea*) konnten zwei Phalangen (BF24, BF36) aus dem Material der Grabungskampagne 2016 datiert werden.

Die ermittelten C:N-Verhältnisse liegen mit 2,8 bis 3,2 innerhalb des typischen Bereichs von 2,6 bis 3,3 und zeigen somit eine gute Erhaltung des Knochenkollagens (VAN KLINKEN 1999). Auch die relativen Kollagenmengen der sechs datierten Proben von 4,7 bis 8,3% zeigen zuverlässige Werte an. Für das Mandibulafragment (IN848-12, MAMS-18215) konnte ein Ergebnis von  $48.740 \pm 800$  BP und für den M1 (IN848-2, MAMS-40184) von  $36.600 \pm 200$  BP erzielt werden. Die kalibrierten  $^{14}\text{C}$ -Kalenderalter liegen bei 50.541-47.270 cal BP [2 $\sigma$ ] und 41.681-40.766 cal BP [2 $\sigma$ ], was in den Bereich des jungpleistozänen Mittelwürms (65.000-35.000 BP) fällt. Die Probe des Mandibulafragmentes liegt am Rande des maximal möglichen Kalibrierbereiches, wobei das Maximalalter hier allein dadurch bestimmt wird, dass die Kalibrationskurve nicht weiter zurück reicht. Vier  $^{14}\text{C}$ -Daten liegen jenseits der Nachweisgrenze der Datierungsmethode und sind daher lediglich als „älter als“ 49.000 BP anzugeben.

### 6. Sedimentologie

Das Sediment der Bärenfalle ist typisch für hochgelegene Höhlen der Nördlichen Kalkalpen und gut vergleichbar mit Sedimenten aus anderen Höhlen der Region, wie der Eiskogelhöhle oder der Eisriesenwelt (STRASSER 2015). Aufgrund der in der Bärenfalle vorliegenden Durchmischung mit jungpleistozänen Fossilresten sind hier zudem Phosphat- und Schwefelverbindungen mit ins Spiel gekommen, welche Mineralneubildungen ermöglicht haben. Diese biogenen Komponenten verleihen dem Sediment eine warmbraune Farbgebung und eine weiche, erdige Konsistenz. Das rund 1,4 m in die Tiefe reichende Grabungsprofil ließ zwar leichte Farbunterschiede in annähernd waagerechter Lagerung erkennen, die mineralogische Zusammensetzung blieb jedoch im Wesentlichen unverändert. Schon während der ersten Erforschung der Höhle im Jahr 1965 hat sich der Höhlenforscher Albert Strasser mit den Mineralneubildungen beschäftigt, die an Fossilresten und an im Sediment eingebetteten Gesteinsbruchstücken beobachtet werden konnten, wobei die Nachweise der Neubildungen Gips, Carbonat-Apatit und Brushit gelangen (STRASSER 1970). Im Sediment der Bärenfalle sind im Wesentlichen drei Gruppen

Tab. 9. Radiokarbonaten von Höhlenbären- und Höhlenlöwenresten aus der Bärenfalle.

LabNr.	Probe	Taxon	Stratigrafie	Material	<sup>14</sup> C-Alter [BP]	cal BP [1σ]	cal BP [2σ]	C:N	C [%]	Kollagen [%]
MAMS-18215	IN848-12	<i>Ursus s. eremus</i>	unstratifiziert	Uk F	48.740 ± 800	49.591-47.971	50.541-47.270	3,2	36,3	5,2
MAMS-34501	BF74	<i>Ursus s. eremus</i>	D8, 310-320	Lg F	>49.000			2,8	30,7	6,9
MAMS-34502	BF75	<i>Ursus s. eremus</i>	D9, 300-320	Max F	>49.000			2,9	35,8	7,4
MAMS-34496	BF36	<i>Panthera spelaea</i>	D8, 210-220	Phb	>49.000			2,9	37,2	8,3
MAMS-34511	BF24	<i>Panthera spelaea</i>	D6/D7, Aushub bis 210 cm	Ph II	>49.000			2,9	34,0	6,4
MAMS-40184	IN848-2	<i>Ursus s. eremus</i>	unstratifiziert	M1	36.600 ± 200	41.489-41.042	41.681-40.766	3,0	38,7	4,7

von Komponenten zu unterscheiden: Komponenten aus dem Umgebungsgestein, Fremdgesteine sowie biogen induzierte Neubildungen.

### 6.1. Komponenten aus dem Umgebungsgestein

Zu den Komponenten aus dem Umgebungsgestein gehören verwitterter Dachsteinkalk, unlösliche Bestandteile desselben wie Tonminerale und Eisenverbindungen sowie Bruchstücke und Grus von Tropfsteinen.

### 6.2. Fremdgesteine

Fremdgesteine machen einen großen Teil des Sediments aus. Es handelt sich um verwitterte Gesteine, die aus geologisch anderen Gebieten stammen und hierher verlagert wurden. Ihr prozentueller Anteil nimmt mit zunehmender Kleinheit der Komponenten zu. Sie stammen aus der südlich des Tennengebirges liegenden Grauwackenzone und aus den dahinter liegenden Hohen Tauern. Bei beiden handelt es sich vorwiegend um silikatische Minerale, wobei Quarz und Glimmer am häufigsten festzustellen sind. Die feinsten Anteile sind meist Vertreter aus der großen Gruppe der Tonminerale. Seltener sind sogenannte Schwerminerale. Sie können besonders gut im Lichtmikroskop erkannt werden, sind in der Regel härter als andere Minerale und können weite Transporte gut überstehen. Sie können sich daher in Höhlensedimenten anreichern, wie dies auch im Sediment der Bärenfalle beobachtet wurde. Bei den meisten Höhlensedimenten ist eine mehrmalige Umlagerung anzunehmen, wodurch gewisse Selektionen in der Zusammensetzung stattfinden konnten. An Schwermineralen konnten Granat, Epidot und Turmalin nachgewiesen werden, wobei Granat in auffallend hoher Konzentration vorkommt. Hinsichtlich der Herkunft und Anlieferung dieser Fremdkomponenten ist davon auszugehen, dass zum Zeitpunkt der phreatischen Entstehung der heute am Plateau des Tennengebirges liegenden Höhlen, vor mehr als 30 Mio. Jahren, die Hohen Tauern noch nicht so hoch waren wie heute (FRISCH et al. 2003). Mit dem Fortschreiten der Heraushebung der Alpen begann gleichzeitig auch deren Erosion durch Verwitterung. Das entstehende Verwitterungsmaterial wurde in Flüssen nach Norden verfrachtet, wobei solche Flüsse auch an der Entstehung des

hochalpinen, präglazialen Pitschenbergtales beteiligt gewesen sein dürften (WEINGARTNER 1983). Das zu jenem Zeitpunkt noch wenig herausgehobene Tennengebirge war unter mehreren Hunderten Metern von Alpenabtrag aus Sand und Schotter begraben. Die Sedimentzufuhr aus dem Süden fand schließlich durch die tektonisch bedingte Herausbildung der Ost-West-Quertäler von Salzach und Enns ihr Ende. Dieser Zeitraum wird allgemein auch als „Augensteinzeit“ bezeichnet, welche ihren Namen von gut gerundeten Steinchen, die zumeist die Größe eines Augapfels aufweisen und oftmals aus weißem Quarz oder Quarzit bestehen, abstammt. Anschließend folgte der Abtrag dieser Schotterdecken nach Norden, bis die Kalksteinplateaus wieder weitestgehend frei geworden sind. Hierbei gelangten diese Augensteinsedimente auch in Höhlen, so auch in die Bärenfalle. Das Komponenteninventar der Fremdminerale in der Bärenfalle spiegelt genau diese geschilderten Prozesse wieder. Teile dieser ehemaligen Augensteinüberdeckung sind auch heute noch am Hochplateau des Tennengebirges zu finden und sind den Höhlensedimenten durchaus ähnlich. Zu den Fremdgesteinen sind weiters auch winzige Quarzkristalle mit schönem Habitus zu zählen, deren Herkunft möglicherweise in dem unter den Kalkalpen liegenden permischen Haselgebirge zu suchen ist, worin sie massenhaft vorkommen (STRASSER 2015).

### 6.3. Mineralneubildungen

Aus den phosphathältigen Substanzen der biogenen Reste, im vorliegenden Fall sind dies hauptsächlich die Knochenreste von Höhlenbären, entstanden in Hohlräumen des Fossilmaterials sowie an Gesteinsoberflächen neue Minerale, vorwiegend aus der Gruppe der Apatite. Während im Jahr 1970 bereits Karbonatapatit festgestellt wurde (STRASSER 1970), konnte zuletzt röntgendiffraktometrisch Hydroxylapatit nachgewiesen werden und es ist anzunehmen, dass auch die Varietät Fluorapatit vorkommt. Schon mit bloßem Auge sind an Gesteinsbruchstücken aus dem Sediment sowie an den festen Höhlenwänden vereinzelt, eisenoxidhaltigen Krusten ähnlich sehende, Überzüge zu erkennen, welche bei genauerer Betrachtung sowie unter leichter Vergrößerung wie ein transparentes, muschelig brechendes Harz erscheinen, wobei es sich um die vorab erwähnten Überzüge aus Apatit handelt.

Diese Gruppe von Phosphatmineralneubildungen wurde früher zumeist als „Kollophan“ bezeichnet, abgeleitet aus dem griechischen „kolla“ für Leim und „phanos“ für hell, leuchtend. Diese Minerale wurden bereits im Jahr 1931 in der Drachenhöhle bei Mixnitz (Steiermark) näher untersucht und beschrieben (ABEL & KYRLE 1931). Im Rahmen der Grabungen in der Bärenfalle konnte bezüglich dieser Überzüge die interessante Beobachtung gemacht werden, dass diese Überzüge nicht nur im tiefsten Höhlenteil, mit dem im Sediment eingebetteten jungpleistozänen Fossilmaterial, auftreten, sondern auch in den höhergelegenen Abschnitten der Höhle an Boden und den bodennahen Wänden kleben, obwohl hier kein Sediment mehr lagert. Diese Beobachtung lässt den Schluss zu, dass auch diese Höhlenteile einst mit fossilführendem Sediment bedeckt oder verfüllt waren, da hier ansonsten keine Apatitbildungen erfolgt wären. Schließlich kann aus dieser Beobachtung geschlossen werden, dass nach oder bereits während der Ablagerung der Fossilien im Jungpleistozän gelegentliche Sedimentumlagerungen oder -abtransporte durch fluviatile Prozesse stattgefunden haben müssen. Zumindest seit dem Ende der letzten Maximalvereisung und im Holozän dürfte die Höhle jedoch trocken geblieben sein. Die Gruppe der neugebildeten Minerale konnte zuletzt noch um das Mineral Aragonit erweitert werden, welches in einem Dünnschliff einer Gipsfüllung aus einem jungpleistozänem Fossilrest des Höhlenbären erkannt werden konnte. Abschließend zu nennen sind Eisenoxid- und Eisenhydroxid-Minerale, welche quasi in allen Höhlensedimenten enthalten sind und zumeist maßgeblich für die ockerfarbene oder rotbraune Farbgebung verantwortlich sind. Hierzu gehören auch die sogenannten Bohnerze und Raseneisenerze, welche auch im Sediment der

Bärenfalle feststellbar sind. Die Herkunft und Bildung dieser Eisenminerale ist hingegen eine schwierige Thematik, da hierfür mehrere Möglichkeiten bestehen: eine Entstehung aus dem Muttergestein selbst, eine Herkunft aus Fremdgesteinen oder auch eine Entstehung durch saure, eisenhaltige Wässer, welche in der späten Kreidezeit oder im frühen Tertiär in die Höhle flossen und deren Eisenverbindungen infolge einer Änderung des pH-Wertes zur Ausfällung kamen (SEEMANN 1979).

## 7. Bärenschliff

Als Bärenschliff werden glatte, poliert aussehende, Stellen an den Wänden oder an der Decke von Höhlenräumen bezeichnet, von denen angenommen wird, dass sie von Höhlenbären verursacht wurden (RABEDER & FRISCHAUF 2016). Diese Schriffe können dadurch entstanden sein, dass Höhlenbären durch oftmaliges Durchzwängen an Engstellen, durch bewusstes Scheuern an der kantigen Felsoberfläche zur Befreiung von Parasiten sowie durch bewusstes Reiben mit dem Fell zum Anbringen von Duftmarken als Orientierungshilfen in großen Höhlenräumen die Felsoberfläche über einen langen Zeitraum hindurch geglättet haben. Als Beispiele gut erhaltener Bärenschriffe in alpinen Höhlen sind die Drachenhöhle bei Mixnitz (ABEL & KYRLE 1931), die Arzberghöhle bei Wildalpen (DÖPPES et al. 2012) und die Schwaigerhöhle bei Mixnitz (NAGEL et al. 2019) zu nennen. Auch in der Bärenfalle ist ein großflächig ausgeprägter Schliff an der rund 4 m hohen, glatten Wandstufe erhalten, an deren Fuß sich das „Knochenlager“ mit dem fossilführenden Sediment befindet (Abb. 3, 12). Die Entstehung dieses Schliffes ist hierbei weniger auf die vorab genannten Erklärungen zurückzuführen, sondern vielmehr



Abb. 12. Bärenschliff oberhalb des „Knochenlagers“ mit polierten Stellen am Boden (a) und an der Höhlenwand (b) (Foto: W. Strasser).



mit einem oftmaligen Hinaufklettern und Hinabrutschen der Höhlenbären über diese Wandstufe zu assoziieren. Die von den erstbefahrenden Höhlenforschern als „regelrechte Bärenfalle“ interpretierte Wandstufe, welche infolgedessen namensgebend für die Höhle war, ist zwar steil, aber für Höhlenbären keinesfalls als unüberwindbares Hindernis anzusehen.

## 8. Diskussion

Die Beobachtungen aus der Grabungskampagne 2015-2016 sowie die Erkenntnisse aus dem Funddefizit lassen in taphonomischer Hinsicht eine, kleinräumig durch fluviatile und zoogene Prozesse durchmischte, vermutlich autochthone Ablagerung des Fossilmaterials im „Knochenlager“ erkennen, was insbesondere auch durch die Lage des Bärenschliffes knapp oberhalb des „Knochenlagers“ bestätigt wird. Konträr hierzu stehen jedoch die Ergebnisse der sedimentologischen Untersuchungen, wonach anhand der Neubildung von Kollophan nicht nur das „Knochenlager“, sondern auch die heute sedimentfreien, höherliegenden Bereiche der Höhle mit fossilführendem Sediment verfüllt gewesen sein mussten und somit eine sekundäre Verfrachtung dieses fossilführenden Sedimentes in den tiefsten Höhlenbereich nahelegen.

Diese gegensätzlichen Erkenntnisse und die Tatsache, dass im Rahmen der Grabungskampagne das fossilführende Sedimentpaket im „Knochenlager“ nicht bis an dessen unteres Ende untersucht werden konnte, könnte möglicherweise auf zwei Phasen geologischer Prozesse und zoogener Nutzung hindeuten: In einer ersten Phase (47.270 cal BP und älter) könnten sich die Winterquartiere der Höhlenbären im höherliegenden, noch mit Sediment verfüllten Horizontalgang befunden haben, wobei die dortige Ablagerung von Fossilmaterial zur Bildung von Kollophan an den bodennahen Höhlenwänden und im Sediment selbst führte. Durch anschließende fluviatile Erosionsprozesse wurde dieses fossilführende Sediment in den tiefsten Höhlenbereich verfrachtet und führte in Verbindung mit größerem Bruchmaterial zur Verlegung des hier vermuteten Siphons. In einer zweiten Phase (um 41.000 cal BP) fungierte schließlich die im „Knochenlager“ entstandene Sedimentfläche als neues Winterquartier, woraus einerseits der oberhalb des „Knochenlagers“ situierte Bärenschliff und andererseits die autochthone Ablagerung von weiterem Fossilmaterial resultiert, wobei letztere wiederum eine Neubildung von Kollophan in diesem Höhlenbereich ermöglichte. Fluviatile Prozesse sowie die zoogene Aktivität nachkommender Individuen sorgten für eine kleinräumige Durchmischung des Fossilmaterials, weshalb im Rahmen der Grabungskampagne auch nur selten, noch im Sehnenverband abgelagerte, zu einem Individuum assoziierbare Fossilreste in situ angetroffen werden konnten. Die annähernd horizontal in das fossilführende Sediment eingelagerten gelb-bräunlichen Lehmblätter lassen zudem auf kurzzeitige fluviatile allochthone Sedimenteintragungen schließen.

Erwähnenswert ist auch die geländemorphologische Situation im Bereich des Höhleneinganges, zumal dieser

heute nur mehr über einen schmalen und ausgesetzten, durch die Felswand des Windischkopfes führenden, Felsvorsprung erreichbar ist und folglich für Höhlenbären sowie -löwen kaum passierbar gewesen wäre. Zahlreiche aus dem letzten Glazial stammende Geländeformen sowie abgelagertes Moränenmaterial lassen eine ausgeprägte glaziale Ausformung des Pitschenbergtrogtales erkennen (WEINGARTNER 1983). Unter anderem führte dies, gefolgt von postglazialen Erosionsprozessen, auch zu einer Veränderung der ursprünglich jungpleistozänen Geländemorphologie im Umfeld des Höhleneinganges sowie zu einem Abtrag des ursprünglichen, während des Mittelwürms bestehenden Höhlenportales.

Ungeachtet der taphonomischen Situation sind Höhlenbären und -löwen aus einer hochalpinen Lage als Klimaproxy anzusehen, da die heutigen Umweltbedingungen einer Höhle auf rund 2100 m Seehöhe in einer weitgehend vegetationslosen Karstlandschaft, weder einem Herbivoren wie dem Höhlenbären noch einem Carnivoren wie dem Höhlenlöwen, zu dessen Beute die Höhlenbären zählten, entsprechen könnte. Dies impliziert, dass das Klima zur Zeit der Höhlenbären – im Falle der Bärenfalle vor 36.600 und mehr Jahren – deutlich wärmer gewesen sein muss als heute (DÖPPES et al. 2011). Als reine Herbivoren ernährten sich Höhlenbären vorwiegend von Kräutern und Blättern, wobei auch anhand allgemein niedriger <sup>13</sup>C-Werte in hochalpinen Höhlenbärenfaunen (HORACEK et al. 2012) sowie der Seltenheit von Schliffmarken an Zähnen, wie den „Kiskevélyer Klingen“, anzunehmen ist, dass die Nahrung der hochalpinen Höhlenbären aus weichen Pflanzen bestand, welche im Halbschatten lichter Bergwälder gewachsen sind (BOCHERENS et al. 2011, HOLLAND 2013, HORACEK et al. 2012, FRISCHAUF et al. 2016, DÖPPES et al. 2018). Hieraus ist zu schließen, dass das Hochplateau des Tennengebirges im Mittelwürm bewaldet war und die Waldgrenze daher mindestens um 300 m höher war als heute – die heutige Waldgrenze liegt im Norden des Tennengebirges bei 1800 m Seehöhe und das Plateau hat eine durchschnittliche Höhenlage von 2000 bis 2200 m Seehöhe.

Das gleichzeitige Auftreten des Höhlenlöwen untermauert diesen Aspekt, denn Löwen leben heute ausschließlich in Trockengebieten wie Savannen, Trockenwäldern und Halbwüsten der Subtropen und Tropen. Es galt die Meinung, dass der Höhlenlöwe Anpassungen an wesentlich kältere Klimazonen erworben hätte, die es ihm ermöglichten, auch in der Kältesteppe des Jungpleistozäns, der „Mammutsteppe“, zu leben. Das gleichzeitige Auftreten mit anderen Taxa wie Hyänen und Halbeseln, deren rezente Vertreter heute ausschließlich in subtropischen und tropischen Steppengebieten leben (NAGEL et al. 2018), machen es wahrscheinlich, dass auch der Höhlenlöwe nur Biotope bewohnte, welche klimatisch dem heutigen Verbreitungsgebiet in den Subtropen von Afrika und Asien ähnlich waren. Diese „subtropischen Elemente“ haben die Alpen und das Alpenvorland in der frühen Phase der Mittelwürm-Warmzeit – allgemein auch als „Höhlenbärenzeit“ bezeichnet – bewohnt.

---

## 9. Fazit

Ungeachtet der noch unklaren taphonomischen Situation, sind anhand der Größe der Zähne, des Größenverhältnisses von Zähnen und Metapodien, des Evolutionsniveaus der Prämolaren (P4/4-Index) und besonders der zweiten Unterkiefermolaren (m2-Enthypoconidindex) sowie anhand der genetischen Analysen alle ursiden Fossilreste aus der Bärenfalle dem Taxon *Ursus spelaeus eremus* Rabeder et al., 2004 zuzuordnen. Das Fossilmaterial des Höhlenlöwen (*Panthera spelaea*) stammt von einem einzigen weiblichen Individuum und stellt zugleich einen der höchstgelegenen Nachweise des Höhlenlöwen in Österreich dar. Durch die Grabungskampagne in den Jahren 2015-2016 liegt nun ausreichend Fossilmaterial vor, sodass die Bärenfalle zu den „großen Bärenhöhlen“ der Nordalpen zu zählen ist. In Kontext der Radiokarbonaten fungieren die Höhlenlöwen- und Höhlenbärenreste als Proxy für ein warmes Klima während des alpinen Mittelwürms („Höhlenbärenzeit“), in welchem die Waldgrenze höher lag als heute.

## 10. Zusätzliche elektronische Daten

Unter <https://skfb.ly/6vSFx> ist das digitale dreidimensionale Modell der Bärenfalle kostenlos einsehbar.

## 11. Dank

Das Forschungsprojekt „Bärenfalle“ erfolgte in Kooperation mit dem Institut für Paläontologie der Universität Wien, der Arbeitsgruppe „Fossil Animals of Caves in Europe“ an der Universität Wien, dem Landesverein für Höhlenkunde in Salzburg, den Reiss-Engelhorn-Museen in Mannheim, dem Curt-Engelhorn-Zentrum für Archäometrie in Mannheim, dem Haus der Natur Salzburg, dem Museum Burg Golling, dem Fachbereich Materialwissenschaften und Mineralogie der Universität Salzburg, der Arbeitsgruppe „Evolutionary Adaptive Genomics“ an der Universität Potsdam sowie mit freundlicher Unterstützung des Landesfachreferates für Wissenschaft und Forschung der Naturfreunde Salzburg. Die Finanzierung erfolgte anhand von Subventionen durch das Amt der Salzburger Landesregierung, Referat 2/04, dem Haus der Natur Salzburg, dem Museum Burg Golling, der Gemeinde Pfarrwerfen sowie Privatsponsoren. Für wertvolle Hinweise und tatkräftige Mitarbeit ist folgenden KollegInnen und UnterstützerInnen sehr herzlich zu danken: Anna Bieniok, Sophia Burtscher, Edgar Dachs, Andreas Gremmel, Claudia Gstöttl, Karin Hackl, Sebastian Heiland, Walter Klappacher, Michael Krebs, Robert Lindner, Anke Oertel, Peter Pointner, Josef Ries, Dieter Schenk, Alfred Schlagbauer, Heinz Schwarz, Helmut Schwarzenberger, Fritz Spitzeneder, Barbara-Melanie Stary, Reinhold Strasser, Albert Strasser, Gernot Stuchlik, Gerold Tippelt, Erich Urbanek, Annett Werner, Anton Wintersteller, Gerhard Zehentner und Phillip Zeilinger. Für die freundliche Erlaubnis zur Nutzung des Hubschrauberlandeplatzes am Pass Lueg ist last but not least Rupert Schröcker vielmals zu danken.

---

## 12. Literatur

ABEL O. & G. KYRLE (1931): Die Drachenhöhle bei Mixnitz. Speläologische Monographien, Band 7/8. – Speläologisches Institut beim Bundesministerium für Land- und Forstwirtschaft, Wien: 953 pp.

BARLOW A., J. A. CAHILL, S. HARTMANN, C. THEUNERT, G. XENIKOUDAKIS, G. G. FORTES, J. L. A. PAIJMANS, G. RABEDER, C. FRISCHAUF, A. GRANDAL-D'ANGLADE, A. GARCIA-VAZQUEZ, M. MURTSKHVALADZE, U. SAARMA, P. ANIJALG, T. SKRBINŠEK, G. BERTORELLE, B. GASPARIAN, G. BAR-OZ, R. PINHASI, M. SLATKIN, L. DALÉN, B. SHAPIRO & M. HOFREITER (2018): Partial genomic survival of cave bears in living brown bears. – *Nature Ecology & Evolution* **2**: 1563-1570.

BARNETT R., B. SHAPIRO, I. BARNES, S. Y. W. HO, J. BURGER, N. YAMAGUCHI, T. F. G. HIGHAM, H. T. WHEELER, W. ROSENDAHL, A.V. SHER, M. SOTNIKOVA, T. KUZNETSOVA, G. F. BARYSHNIKOV, L. D. MARTIN, C. R. HARRINGTON, J. A. BURNS & A. COOPER (2009): Phylogeography of lions (*Panthera leo* ssp.) reveals three distinct taxa and a late Pleistocene reduction in genetic diversity. – *Molecular Ecology* **18** (8): 1668-1677.

BARNETT R., M. L. ZEPEDA MENDOZA, A. E. R. SOARES, S. Y. W. HO, G. ZAZULA, N. YAMAGUCHI, B. SHAPIRO, I. V. KIRILLOVA, G. LARSON & M. T. P. GILBERT (2016): Mitogenomics of the Extinct Cave Lion, *Panthera spelaea* (Goldfuss, 1810), Resolve its Position within the Panthera Cats. – *Open Quaternary* **2** (4): 1-11.

BOCHERENS H., M. STILLER, K. A. HOBSON, M. PACHER, G. RABEDER, J. A. BURNS, T. TÜTKEN & M. HOFREITER (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.

BRANDNER D. (2018): Mit Fotos zum 3D-Höhlenmodell. Leitfaden zur dreidimensionalen Höhlendokumentation mit Structure-from-Motion. – *Die Höhle* **69** (1-4): 71-83.

BRONK RAMSEY C. (1995): Radiocarbon calibration and analysis of stratigraphy: The OxCal program. – *Radiocarbon* **37**(2): 425-430.

- BURGER J., W. ROSENDAHL, O. LOREILLE, H. HEMMER, T. ERIKSSON, A. GÖTHERSTRÖM, J. HILLER, M. J. COLLINS, T. WESS & K. W. ALT (2004): Molecular phylogeny of the extinct cave lion *Panthera leo spelaea*. - *Molecular Phylogenetics and Evolution* **30** (3): 841-849
- CARRIVICK J. L., M. W. SMITH & D. J. QUNICEY (2016): *Structure-from-Motion in the Geosciences*. - New York (Wiley Blackwell).
- DÖPPES D. & G. RABEDER (1997): Pliozäne und pleistozäne Faunen Österreichs. Ein Katalog der wichtigsten Fossilfundstellen und ihrer Faunen. Mitteilungen der Kommission für Quartärforschung der Österreichischen Akademie der Wissenschaften 10. - Verlag der Österreichischen Akademie der Wissenschaften, Wien: 411 pp.
- DÖPPES D., G. RABEDER & M. STILLER (2011): Was the Middle Würmian in the High Alps warmer than today? - *Quaternary International* **245**: 193-200.
- DÖPPES D., M. PACHER, FRISCHAUF C. & G. RABEDER (2012): New scientific results from the Arzberg Cave near Wildalpen, Styria, Austria. - *Braunschweiger Naturkundliche Schriften* **11**: 41-48.
- DÖPPES D., G. RABEDER, C. FRISCHAUF, N. KAVCIK-GRAUMANN, B. KROMER, S. LINDAUER, R. FRIEDRICH & W. ROSENDAHL (2018): Extinction pattern of Alpine cave bears - new data and climatological interpretation. - *Historical Biology*, DOI: 10.1080/08912963.2018.1487422
- DÖPPES D., S. KRUTTER, & A. WERNER (2019): Bärenfalle - Gernots jüngste hochalpine Höhlengrabung. In: NAGEL, D. & N. KAVCIK-GRAUMANN (Hrsg.), Festschrift zum 80. Geburtstag von emer. Univ.-Prof. Dr. Mag. Gernot Rabeder. - *Berichte der Geologischen Bundesanstalt* **132**: 1-9.
- ERSMARK E., L. ORLANDO, E. SANDOVAL-CASTELLANOS, I. BARNES, R. BARNETT, A. STUART, A. LISTER & L. DALÉN (2015): Population Demography and Genetic Diversity in the Pleistocene Cave Lion. - *Open Quaternary* **1** (4): 1-14.
- FORTES G., A. GRANDAL-D ANGLADE, B. KOLBE, D. FERNANDES, I. N. MELEG, A. GARCIA-VAZQUEZ, A. C. PINTO-LLONA, S. CONSTANTIN, T. J. DE TORRES, J. E. ORITZ, C. FRISCHAUF, G. RABEDER, M. HOFREITER & A. BARLOW (2016): Ancient DNA reveals differences in behaviour and sociality between brown bears and extinct cave bears. - *Molecular Ecology* **25**, 4907-4918.
- FRISCH W., J. KUHLEMANN, B. SZEKELY & I. DUNKL (2003): Die Hochplateaus in den Kalkalpen - 35 Millionen Jahre alte Landoberflächen. - *Beiträge zur Geologie des Salzkammerguts. Gmundner Geo-Studien* **2**: 181-189.
- FRISCHAUF C., P. LIEDL & G. RABEDER (2014): Revision der fossilen Fauna der Drachenhöhle (Mixnitz, Steiermark). - *Die Höhle* **65**: 47-55.
- FRISCHAUF C., S. KRUTTER & G. RABEDER (2015a): Die fossile Höhlenfauna der Bärenfalle im Tennengebirge. In KRUTTER S. & F. SCHRÖDER (Hrsg.): *Durch die Schichten der Zeit! Neue Erkenntnisse zwischen Mesozoikum und Gegenwart. Festschrift für Erich Urbanek zum 75. Geburtstag*. - *Forschungen des Museum Burg Golling* **1**: 33-44.
- FRISCHAUF C., S. KRUTTER & G. RABEDER (2015b): Neue Forschungen zur jungpleistozänen Höhlenfauna der Bärenfalle (1511/169) im Tennengebirge. - *Atlantis, Mitteilungen des Landesvereins für Höhlenkunde in Salzburg* **37** (3-4): 45-47.
- FRISCHAUF C., R. GOCKERT, N. KAVCIK-GRAUMANN & G. RABEDER (2016): „Kiskevély knives“ indicate the menu of Alpine cave bears. Comparative studies on wedge shaped defects of canines and incisors. - *Cranium* **33** (1): 14-17.
- GRETZINGER, J., M. MOLAK, E. REITER, S. PFRENGLE, C. URBAN, J. NEUKAMM, M. BLANT, N. J. CONARD, C. CUPILLARD, V. DIMITRIJEVIĆ, D. G. DRUCKER, E. HOFMAN-KAMIŃSKA, R. KOWALCZYK, M. T. KRAJCARZ, M. KRAJCARZ, S. C. MÜNZEL, M. PERESANI, M. ROMANDINI, I. RUFÍ, J. SOLER, G. TERLATO, J. KRAUSE, H. BOCHERENS & V. J. SCHUENEMANN (2019): Large-scale mitogenomic analysis of the phylogeography of the Late Pleistocene cave bear. - *Scientific Report* **9**, 10700 doi:10.1038/s41598-019-47073-z
- HOLLAND L. (2013): Correlation between the degree of dental abrasion, ontogenetic age and nutrition of Alpine cave bears (DARA method). Diplomarbeit, Universität Wien [unveröffentlicht].
- HORACEK M., C. FRISCHAUF, M. PACHER & G. RABEDER (2012): Stable isotopic analyses of cave bear bones from the Conturnes cave (2,800 m, South Tyrol, Italy). - *Braunschweiger Naturkundliche Schriften* **11**: 47-52.
- KAVCIK-GRAUMANN N., D. NAGEL, G. RABEDER, B. RIDUSH & G. WITHALM (2016): The bears of Illinka cave near Odessa (Ukraine). - *Cranium* **33** (1): 18-25.
- KLAPPACHER W. & H. HASEKE-KNAPCZYK (1985): *Salzburger Höhlenbuch*, Band 4. - Verlag des Landesvereins für Höhlenkunde in Salzburg, Salzburg: 556 pp.
- KNAUS T., B. SCHOPF, C. FRISCHAUF & G. RABEDER (2018): Die fossilen Bären der Schlenkendurchgangshöhle bei Bad Vigaun (Osterhorngruppe, Salzburg). - *Die Höhle* **69** (1-4): 100-108.
- KROMER B., S. LINDAUER, H.-A. SYNAL & L. WACKER (2013): MAMS - a new AMS facility at the Curt-Engelhorn-Centre for Archaeometry, Mannheim, Germany. - *Nuclear Instruments and Methods in Physics Research* **B294**: 11-13.
- KÜHTREIBER T. (1995): Ablauf und Methodik der paläontologischen archäologischen Grabungsarbeiten in der Gamsulzenhöhle, Totes Gebirge. In RABEDER G. (Hrsg.): *Die Gamsulzenhöhle im Toten Gebirge*. - *Mitteilungen der Kommission für Quartärforschung der Österreichischen Akademie der Wissenschaften* **9**: 17-22.
- MUNSELL (2012): Munsell soil color charts with genuine Munsell color chips. - *Munsell Color*, Grand Rapids.

- NAGEL N., J. LINDENBAUER, N. KAVCIK-GRAUMANN & G. RABEDER (2018): Subtropical steppe inhabitants in the Late Pleistocene cave faunas of Eastern Middle Europe. - Slovenský Kras, Acta Carsologica Slovaca **65** (1): 99-110.
- NAGEL, D., D. DÖPPES & G. RABEDER (2019): The Schwaiger cave near Mixnitz (Styria, Austria). - Abstracts of the 25rd International Cave Bear Symposium (ICBS 2019): 16.
- PACHER M. (2009): Funde des Höhlenlöwen (*Panthera leo spelaea*) aus der Herdengelhöhle (1823/4) bei Lunz am See (Niederösterreich). - Die Höhle **60** (1-4): 21-27.
- RABEDER G. (1991): Die Höhlenbären von Conturines. Entdeckung und Erforschung einer Dolomiten-Höhle in 2800 m Höhe. - Athesia-Verlag, Bozen: 125 pp.
- RABEDER G. (1995): Die Gamssulzenhöhle im Toten Gebirge. - Mitteilungen der Kommission für Quartärforschung der Österreichischen Akademie der Wissenschaften **9**. Verlag der Österreichischen Akademie der Wissenschaften, Wien: 133 pp.
- RABEDER G. (1999): Die Evolution des Höhlenbärengebisses. Mitteilungen der Kommission für Erdwissenschaften der Österreichischen Akademie der Wissenschaften **11**. - Verlag der Österreichischen Akademie der Wissenschaften, Wien: 102 pp.
- RABEDER G. (2001a): Funddefizite in alpinen Höhlenfaunen und ihre Bedeutung für die Bestimmung von Geschlechtsverhältnissen und durchschnittlicher Körpergröße. - 7. Jahrestagung der Österreichischen Paläontologischen Gesellschaft (Mannersdorf am Leithagebirge), Abstracts: 11.
- RABEDER G. (2001b): Geschlechtsdimorphismus und Körpergröße bei hochalpinen Höhlenbärenfaunen. - Beiträge zur Paläontologie **26**: 117-132.
- RABEDER G., M. HOFREITER, D. NAGEL & G. WITHALM (2004): New Taxa of Alpine Cave Bears (Ursidae, Carnivora). - Cahiers Scientifiques, Hors Série **2**: 49-67.
- RABEDER G., I. DEBELJAK, M. HOFREITER & G. WITHALM (2008): Morphological response of cave bears (*Ursus spelaeus* group) to high-alpine habitats. - Die Höhle **59** (1-4): 59-72.
- RABEDER G. & C. FRISCHAUF (2016): Fossile Bären in Höhlen. In: SPÖTL C., L. PLAN & E. CHRISTIAN (Hrsg.): Karst und Höhlen in Österreich. - Denisia 37, Kataloge des Oberösterreichischen Landesmuseums NS 177, Wissenschaftliches Beiheft zur Zeitschrift „Die Höhle“ **61**: 183-198.
- RABEDER, G., D. DÖPPES, N. KAVCIK-GRAUMANN & C. FRISCHAUF (2019): Revision der fossilen Fauna aus der Schreiberwandhöhle (1543/27) im Dachsteinmassiv (Oberösterreich). - Die Höhle **70**: 120-128.
- REIMER P. J., E. BARD, A. BAYLISS, J. WARREN BECK, P. G. BLACKWELL, Ch. BRONK RAMSEY, C. E. BUCK, H. CHENG, R. LAWRENCE EDWARDS, M. FRIEDRICH, P. M. GROOTES, T. P. GILDERSON, H. HAFIDASON, I. HAJDAS, Ch. HATTÉ, T. J. HEATON, D. L. HOFFMANN, A. G. HOGG, K. A. HUGHEN, K. F. KAISER, B. KROMER, S. W. MANNING, M. NIU, R. W. REIMER, D. A. RICHARDS, E. M. SCOTT, J. R. SOUTHON, R. A. STAFF, Ch. TURNEY & J. VAN DER PLICHT (2013): Intcal13 and Marine13 radiocarbon age calibration curves 0-50,000 years cal BP. - Radiocarbon **55**(4): 1869-1887.
- SEEMANN R. (1979): Die sedimentären Eisenvererzungen der Karstgebiete der Nördlichen Kalkalpen. - Annalen des Naturhistorischen Museums Wien **82**: 209-289.
- STANTON, D., ALBERTI, F., PLOTNIKOV, V., ANDROSOV, S., GRIGORIEV, S., FEDOROV, S., KOSINTSEV, P., NAGEL, D., VARTANYAN, S., BARNES, I., BARNETT, R., ERSMARK, E., DÖPPES, D., GERMONPRÉ, M., HOFREITER, M., ROSENDAHL, W., SKOGLUND, P., & DALÉN, L. (2020). Early Pleistocene origin and extensive intra-species diversity of the extinct cave lion. - Scientific Reports, **10**/1: 12621.
- STRASSER A. (1970): Phosphatminerale aus einer Salzburger Höhle. - Die Höhle **21**: 80-82.
- STRASSER W. (2015): Bergkristalle in Höhlensedimenten der Salzburger Kalkalpen. - Die Höhle **66** (1-4): 96-106.
- STRASSER W. (2016): Mineralogische Untersuchungen zu Höhlensedimenten der Bärenfalle (1511/169) im westlichen Tennengebirge. - Atlantis, Mitteilungen des Landesvereins für Höhlenkunde in Salzburg **38** (3-4): 43-50.
- STUIVER M. & H. A. POLACH (1977): Discussion: Reporting of <sup>14</sup>C data. - Radiocarbon **19**: 355-363.
- THENIUS E. (1980): Grundzüge der Faunen- und Verbreitungsgeschichte der Säugetiere. - Gustav Fischer, Stuttgart: 375 pp.
- TICHY G. (1985): Über den Fund eines Höhlenlöwen (*Panthera felis spelaea* GOLDFUSS) aus dem Tennengebirge bei Salzburg. - Mitteilungen der Gesellschaft für Salzburger Landeskunde **125**: 845-864.
- VAN KLINCKEN G. J. (1999): Bone collagen quality indicators for palaeodietary and radiocarbon measurements. - Journal of Archaeological Science **26**: 687-695.
- WEINGARTNER H. (1983): Geomorphologische Studien im Tennengebirge. Arbeiten aus dem Institut für Geographie der Universität Salzburg 9. - Selbstverlag des Institutes für Geographie der Universität Salzburg, Salzburg: 196 pp.
- WESTOBY M. J., J. BRASINGTON, N. F. GLASSER, M. J. HAMBREY & J. M. REYNOLDS (2012): Structure-from-Motion photogrammetry. A low-cost, effective tool for geoscience applications. - Geomorphology **179**: 300-314.
- WITHALM G. (2001): Die Evolution der Metapodien in der Höhlenbären-Gruppe (Ursidae, Mammalia). - Beiträge zur Paläontologie **26**: 126-249.

---

## **Anschriften der Verfasser**

Sebastian Krutter  
Museum Burg Golling  
Quartärpaläontologische und  
Archäologische Sammlung  
Markt 1  
A-5440 Golling an der Salzach  
s.krutter@burg-golling.at

Christine Frischauf  
Universität Wien  
Institut für Paläontologie  
UZAll/Geozentrum  
Althanstraße 14  
A-1090 Wien  
christine.frischauf@univie.ac.at

Gernot Rabeder  
Universität Wien  
Institut für Paläontologie  
UZAll/Geozentrum  
Althanstraße 14  
A-1090 Wien  
gernot.rabeder@univie.ac.at

Daniel Brandner  
Fennerstraße 7  
A-6020 Innsbruck  
daniel.brandner@gmx.at

Doris Döppes  
Reiss-Engelhorn-Museen  
Zeughaus, C5  
D-68159 Mannheim  
doris.doeppes@mannheim.de

Ronny Friedrich  
Curt-Engelhorn-Zentrum Archäometrie gGmbH  
C4, 8  
D-68159 Mannheim  
ronny.friedrich@ceza.de

Susanne Lindauer  
Curt-Engelhorn-Zentrum Archäometrie gGmbH  
C4, 8  
D-68159 Mannheim  
susanne.lindauer@ceza.de

Wilfried Rosendahl  
Reiss-Engelhorn-Museen  
Zeughaus, C5  
D-68159 Mannheim  
und  
Curt-Engelhorn-Zentrum Archäometrie gGmbH  
C4, 8  
D-68159 Mannheim  
wilfried.rosendahl@mannheim.de

Wolfgang Strasser  
Landesverein für Höhlenkunde in Salzburg  
Schloss Hellbrunn, Objekt 9  
A-5020 Salzburg  
w.strasser@a1.net