

CHRONOLOGIE DE L'OURS DES CAVERNES EN AUTRICHE

par

Doris NAGEL et GERNOT RABEDER

Résumé : Environ trente faunes autrichiennes à ours des cavernes ont été datées à partir de l'analyse morphodynamique de l'évolution de la quatrième prémolaire. Ces datations ont pu être confirmées par une série de dates radiométriques (^{14}C et Uranium-Thorium).

Abstract : Approximately thirty Austrian cave bear faunas were determined chronologically by morphodynamic analysis of the « evolution of the P4 ». The so found stratigraphic ranking of evolutionary levels are confirmed by radiometric dating (^{14}C - and Uranium-series-Method).

Introduction

Le mode d'évolution rapide, qui commence avec l'*Ursus deningeri* au Pléistocène moyen et se poursuit avec la forme moderne de l'ours des cavernes (*Ursus spelaeus*), a été décrit par de nombreux auteurs (Ehrenberg ; Mottl ; Kurtén ; Musil ; Schütt ; etc.). Les différents stades d'évolution se distinguent par une forme arctoïde primitive et une forme moderne spéléoïde de l'ours des cavernes. M. Mottl (1933 ; 1964) fut la première à employer l'analyse de l'évolution de la distribution des caractères pour viser à une attribution chronologique. La torsion de l'articulation distale du tibia et la fréquence de la troisième prémolaire (en principe absente chez l'ours des cavernes) permettent d'atteindre une bonne précision chronologique.

Les éléments du squelette postcrânien existent en abondance, mais ils ont été relativement peu étudiés. Leur apport peut cependant s'avérer très important en matière de taphonomie, de paléopathologie, parfois d'archéozoologie, et bien sûr de paléontologie. Parmi les rares études en la matière, on peut citer l'observation d'un raccourcissement progressif de la longueur relative des éléments distaux du squelette des membres entre l'ours de Deninger et l'ours des cavernes (Zapfe, 1946 ; Kurtén & Poulianos, 1977 ; Chagneau, 1985). Cependant, les restes d'ours de Deninger étant en général mal conservés, cette observation demande à être étayée. Les éléments squelettiques postcrâniens de l'ours des cavernes permettent une analyse statistique plus conséquente. Dans cette optique, G. K. Kunst (1992) a fait des recherches sur la métrique et les caractéristiques

morphologiques des métapodes de l'ours des cavernes du Nixloch en Autriche.

Depuis quelque temps, il est possible de quantifier le degré d'évolution de l'ours des cavernes par l'étude statistique de la quatrième prémolaire (Rabeder, 1983). Cette méthode d'analyse, dite morphodynamique, a été perfectionnée et utilisée sur de nombreux vestiges d'ours des cavernes (Carls & al., 1988 ; Rabeder, 1989 ; 1991 ; 1992 ; 1995 ; Rabeder & Tsoukala, 1990). Depuis quinze ans, nous avons la possibilité de confirmer les résultats de l'analyse morphodynamique par des datations radiométriques (^{14}C et U/Th) et de définir la vitesse de l'évolution dentaire. Le Projet 9320 du "Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung" : « Die pliozänen und pleistozänen Faunen Österreichs » permet d'effectuer des recherches sur tous les sites importants de Vertébrés et de mollusques fossiles autrichiens. Les résultats de cette étude de trois ans ont été publiés par Döppes & Rabeder (1997).

Il est fondamental de connaître la position des complexes fauniques sur l'échelle chronologique. Le pléistocène supérieur a produit une grande quantité de restes d'ours des cavernes, sur lesquels des analyses radiométriques ont pu être effectuées dans le but de déterminer leur rythme d'évolution. Cette évolution correspond à une adaptation de cette espèce à une nourriture de plus en plus végétale et l'existence d'une saison froide, qui l'a obligé à hiberner.



- 5 Schusterlucke
- 16 Lettenmayerhöhle
- 25 Brettsteinbärenhöhle, Brieglersberghöhle, Liegloch
- 26 Schottloch, Schreiberwandhöhle
- 27 Gamsulzenhöhle, Ramesch-Knochenhöhle
- 29 Hartsgrabenhöhle
- 30 Äußere Hennenkopfhöhle
- 31 Herdengelhöhle, Schwabenreith-Höhle
- 33 Merkensteinhöhle
- 34 Nizloch
- 36 Salzofenhöhle
- 40 Sulzfluh-Höhlen
- 46 Windener Bärenhöhle
- 49 Drachenhöhle bei Mixnitz
- 51 Tropfsteinhöhle am Kugelstein, Tunnelhöhle
- 52 Lungrotte, Große Badhöhle, Reipolsthöhle, Frauenthöhle bei Semriach
- 53 Grifflener Tropfsteinhöhle
- 55 Torrener Bärenhöhle

Ausführung: D. Doppes, G. Witthalm; Inst. f. Paläontologie, Universität Wien

Figure 1 : Carte des sites à ours des cavernes les plus importants d'Autriche (avec Sulzfluh/Suisse)

Les modifications suivantes ont été enregistrées :

- 1 - augmentation générale de la taille ;
- 2 - réduction des prémolaires (P2, P1, P3) ;
- 3 - agrandissement des molaires par le développement des éléments broyeur ;
- 4 - augmentation de la massivité des os longs ;
- 5 - accentuation de la torsion de la partie distale du tibia.

L'analyse statistique permet une évaluation chronologique ; elle se base sur des dents dont la surface d'attrition n'est pas trop usée. La quatrième prémolaire est le meilleur élément pour une analyse quantitative et une évaluation chronologique.

Sites et vestiges

Tous les restes d'Ursidés étudiés proviennent de cavernes où *Ursus spelaeus* est abondant ; il s'agit de sites d'hibernation. Tous se situent dans le karst alpin. Il y a néanmoins deux exceptions, celle de Schusterlucke (Böhmischen Masse) et celle de la Lettermayer-Höhle qui se trouvent en contrebas des Alpes. Les informations les plus importantes sur les types de sites, l'historique des recherches, la paléoclimatologie, la faune actuelle des environs et la bibliographie, sont rassemblées dans Döppes & Rabeder (1997).

Méthode

a) Analyse morphodynamique

Les caractéristiques morphologiques évoluent au cours d'une période géologique. L'analyse morphodynamique permet d'observer et de quantifier ce processus. Les recherches sur la quatrième prémolaire ont été présentées par plusieurs auteurs (Carls & al., 1988 ; Hille & Rabeder, 1986 ; Leitner & al., 1994 ; Nagel & Rabeder, 1992 ; Rabeder, 1983 ; 1989a ; 1989b ; 1991 ; 1995). Cette analyse comporte quatre étapes :

- 1.) différenciation des morphotypes ;
- 2.) établissement d'un schéma morphodynamique, fondé sur les stades morpho-fonctionnels ;
- 3.) dénombrement des stades évolutifs qui forment un nouveau morphotype en se basant sur les facteurs de valence (w) ;
- 4.) établissement de la fréquence (=f) des différents morphotypes pour chaque complexe faunique ;
- 5.) détermination des indices morphodynamiques [=S(w₁ . f₁)] à partir de la fréquence (f₁) et de la valence (w₁).

La fiabilité des indices chronologiques dépend du nombre de dents disponibles. La comparaison avec des faunes datées par des méthodes radiométriques permet d'obtenir des résultats valables à partir d'échantillons de plus de 20 pièces. Les ours des cavernes du grand interstade würmien provenant de haute altitude constituent la seule exception. Ainsi, dans la Ramesch-Knochenhöhle par exemple, l'indice

morphodynamique de la P⁴ s'inverse à la fin de l'interstade.

Un autre problème se présente lorsqu'il y a mélange de différents assemblages correspondant à différentes périodes. Dans les fouilles anciennes, peu de chercheurs ont tenu compte de la position stratigraphique du matériel. Aujourd'hui, il est parfois nécessaire de réunir des dents de niveaux différents pour obtenir un échantillonnage quantitativement suffisant. De même, des faunes mélangées, datées par des méthodes radiométriques, ne peuvent produire que des valeurs moyennes, incontrôlables. La datation par le radiocarbone AMS (¹⁴C par accélérateur) permet de dater de petits échantillons du Pléistocène supérieur récent, mais pour la plupart des niveaux plus anciens, on ne dispose que de résultats confus.

b) Datations radiométriques

L'ours des cavernes est un bon élément pour la recherche sur l'évolution des Mammifères du fait de sa vitesse d'évolution, de la richesse des vestiges et de la possibilité de déterminer son âge géologique à l'aide de méthodes radiométriques. Ses vestiges offrent donc une bonne possibilité de contrôler la pertinence des analyses morphodynamiques.

La méthode de datation par les séries radioactives de l'uranium a pris de l'importance au cours des cinq dernières années. Il est entre temps devenu possible de dater des restes osseux jusqu'à 300 000 ans BP (au moins 250.000 ans de plus qu'avec le radiocarbone) et d'appréhender ainsi une partie plus importante de l'évolution de l'ours des cavernes (Leitner-Wild & al., 1994). Depuis quelques années, de nombreuses collections d'ours des cavernes ont été datées, et dans cinq cavernes, des séries importantes de datations ont été établies pour permettre de mieux comprendre cette période.

E. Letner-Wild (Institut für Radiumforschung und Kernphysik) et I. Steffan (Institut für Analytische Chemie, Universität Wien) ont effectué les datations U/Th, lesquelles ont été subventionnées par le « Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung » dans le cadre de nombreux projets. Les dates radiocarbone ont été effectuées à Vienne (VR1), Zurich (ETH), Groningen (Gr) et Hannover (Hr). De plus amples informations sur le sujet, par exemple le nombre de résultats, leur position stratigraphique, etc., peuvent être trouvées dans Döppes & Rabeder (1997).

Résultats

1) Corrélation

L'évolution des P⁴ et P₄ montre une bonne corrélation (fig. 2 & 2a). Dans la mesure où les crêtes et cuspidés des dents des maxillaires et mandibules ne s'apposent pas, la synchronie de leur apparition et de leur modification est quelque peu inattendue. Quelques résultats divergent du fait de la quantité insuffisante de dents.

2) Quantité suffisante

Ces divergences proviennent de sites ayant livré moins de 10 dents : Tunnelhöhle, Schottloch, Ramesch 4, Schreiberwandhöhle, ou moins de 20 : Herdengel I et Nixloch. Toutes les autres faunes s'alignent sensiblement le long d'une courbe de régression. On peut donc en conclure que pour obtenir une évaluation correcte de l'indice morphodynamique, il faut disposer d'au moins vingt P4.

3) Vitesse d'évolution

La figure 3 présente un essai de corrélation du stade d'évolution de la P4 avec les dates radiométriques disponibles. Les assemblages osseux correspondent à des laps de temps très variables. Néanmoins, les valeurs moyennes présentent une distribution très intéressante. L'évolution de la P4 au Pléistocène moyen semble plus rapide que celle de la P4, augmentant la pente de la courbe moyenne des P4 (Rabeder, 1991 : 119 : fig. 27). Pendant le Würm récent, la courbe devient plus plate, du fait du développement de la surface de mastication de la P4. La courbe garde sa forme en S même lorsque les résultats sont standardisés. La valeur standard a été définie à partir du matériel très abondant de la Gamssulzenhöhle.

4) Faunes du Würm récent

Le matériel de la Gamssulzenhöhle, grotte très proche de la Ramesch-Knochenhöhle, comme celui de quatre autres sites, se distingue nettement des assemblages du Würm moyen. Il y a deux explications possibles à cette observation surprenante : la première supposerait une immigration d'ours des cavernes depuis les zones de basse altitude, la seconde correspondrait à un processus évolutif très rapide (hypothèse de saltation). La révision de toutes les faunes d'ours des cavernes en Autriche a montré que seuls quatre autres sites correspondent à ce niveau évolutif (Nixloch, Lurgrotte, Kugelstein-Tropfsteinhöhle, Mixnitz-Feuerstelle). Les dates radiométriques les placent dans le Würm récent (34-13 000 ans BP).

5) Faunes du Würm moyen

Les datations par le radiocarbone placent quelques faunes et sites dans le Würm moyen (65-34 000 ans BP). Le niveau Herdengelhöhle 3 (HD3) est très important pour séparer le Würm récent du Würm moyen en Autriche. Cette grotte a produit une quantité suffisante de prémolaires et les dates U/Th placent ces vestiges d'Ursidés à 65 000 ans BP. Tous les niveaux qui présentent des indices morphodynamiques des P4 dépassant HD3, et qui n'appartiennent pas au Würm récent, doivent correspondre au Würm moyen. Les sites suivants appartiennent à cette période : Drachenhöhle près de Mixnitz, Frauenhöhle près de Semriach, Hartelsgrabenhöhle, Herdengelhöhle niveaux 4-6, Lettenmayerhöhle, Windener Höhle, Salzofenhöhle, Hennenkopfhöhle et Ramesch-Knochenhöhle niveaux

1-3. L'évolution apparemment inversée de l'ours de Ramesch dans les Alpes représente un problème qui n'a pas encore été résolu. Les sites de Große Badlhöhle et Tunnelhöhle ne comportent pas assez de restes osseux, mais les données radiométriques les placent également dans le Würm moyen.

6) Faunes du Würm ancien

Nous avons peu de dates absolues concernant le Würm ancien (120-65 000 ans BP) et l'interglaciaire Riss-Würm. La Schwabenreith-Höhle date du Würm ancien, à moins de 112 000 ans BP. Brieglersberghöhle, Sulzfluhhöhle, Brettsteinhöhle, et, peut-être Schusterlucke, ont été placées au Würm ancien par les valeurs des indices morphodynamiques. La position stratigraphique de la faune de la Torrener Bärenhöhle est incertaine parce que les restes osseux sont très mal conservés.

7) Repolust

De tous les assemblages à ours plus anciens, seule la faune de Repolust a livré suffisamment de P4 pour permettre d'évaluer son niveau évolutif. En l'absence de dates absolues, il n'est cependant pas possible de déterminer leur position exacte dans le Pléistocène moyen. Les faunes à ours de Deninger de Hundsheim et de Deutsch-Altenburg ont livré trop peu de P4.

Conclusion

L'analyse morphodynamique, en déterminant le niveau évolutif des dents, permet une attribution chronologique des assemblages à ours des cavernes, mais à condition de disposer de plus de vingt P4. Il est déjà possible de faire une distinction entre le Würm ancien, le Würm moyen et le Würm récent. Cette chronologie pourrait peut-être s'affiner en étendant cette méthode d'analyse aux autres molaires et en tenant compte des données du squelette postcrânien.

Remerciements : Nous tenons à remercier ici D. Döppes et G. Withalm (Institut de Paléontologie de Vienne), qui ont rassemblé des données, et nous ont aidés à réaliser les tableaux, et G. Höck (Musée d'Histoire Naturelle de Vienne) ainsi que F. Flaðerer (Institut de Paléontologie de Vienne) pour le prêt de certaines pièces étudiées. Ce travail se base sur les résultats des projets scientifiques n° 9320 et n° 11 019, financés par le "Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung".

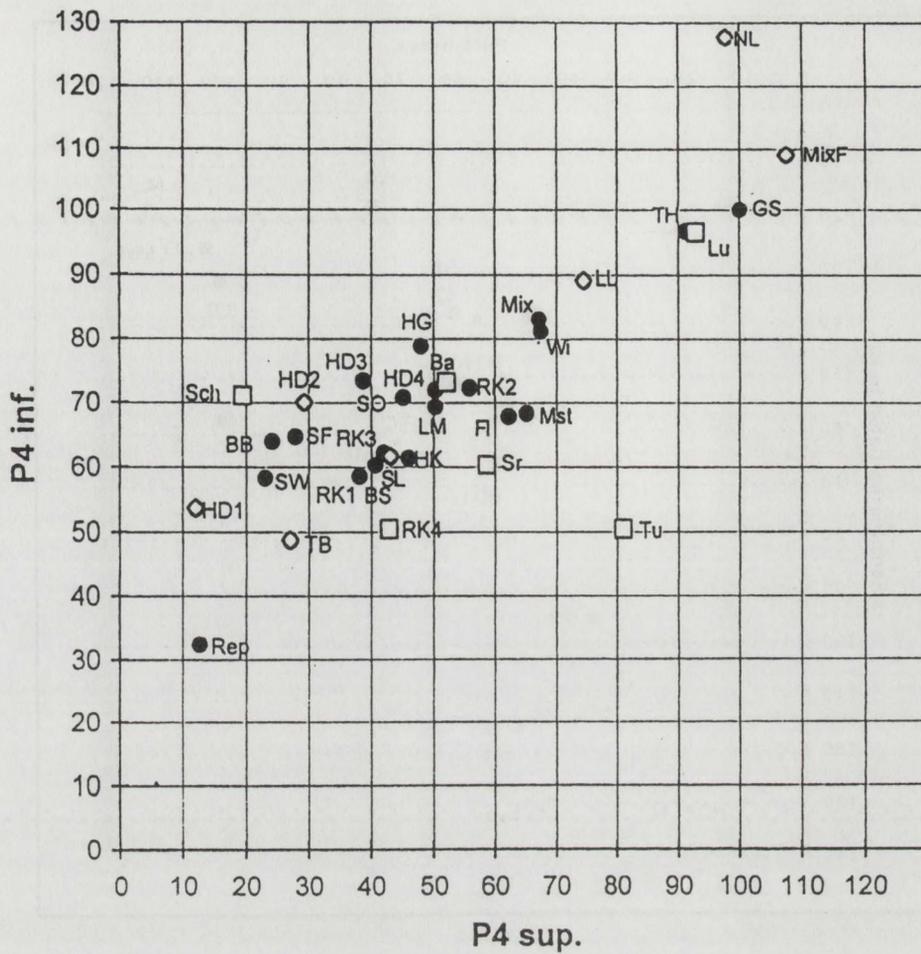


Figure 2 : Indices morphodynamiques des P4 (P^4 et P_4) pour les gisements les plus importants d'Autriche

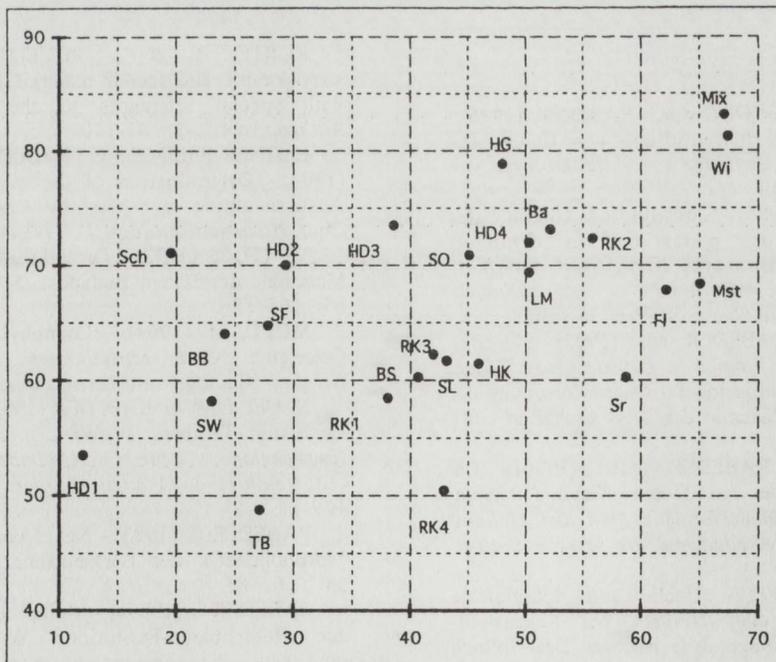


Figure 2a : Détail de la figure 2 : Würm moyen et ancien

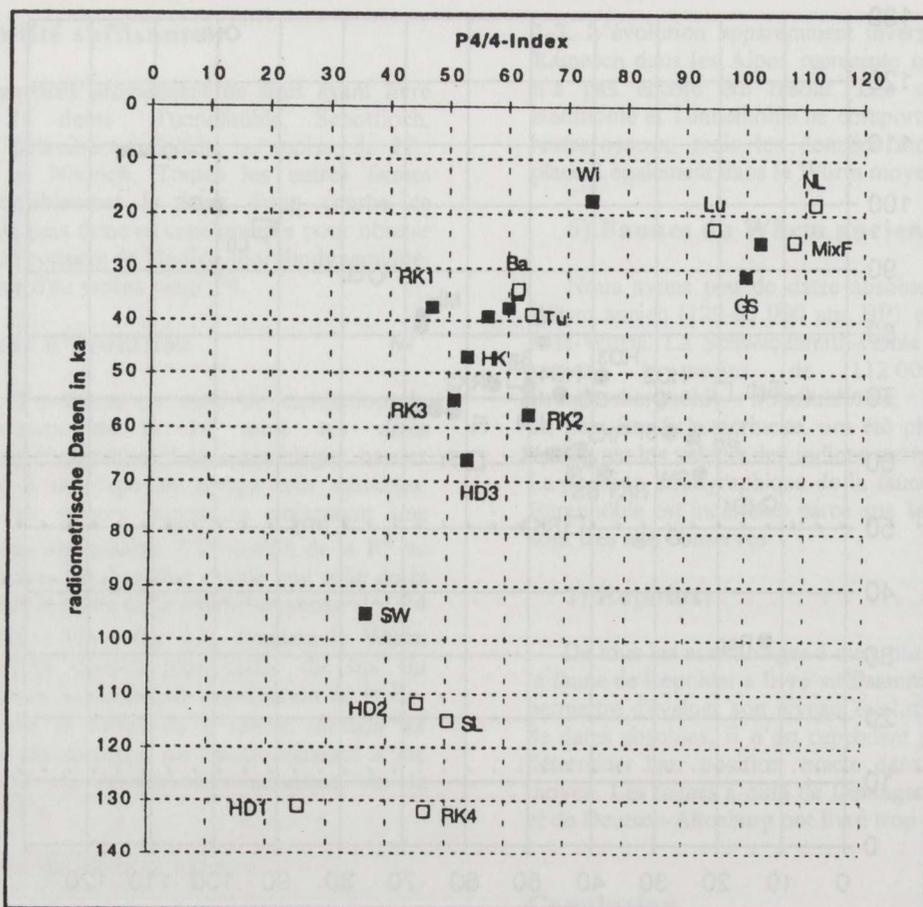


Figure 3 : Indices $P^4/4$ (moyenne géométrique des indices $P^4/4$) en rapport avec la valeur moyenne des dates radiométriques

Références

CARLS N., J.Th. GROISS & G. RABEDER (1988).- Die mittelpleistozäne Höhlenfüllung von Hunas, Die Fränkische Alb, Wien, *Beitrage zur Paläontologie von Österreich*, 14 : 139-49.

CHAGNEAU J. (1985).- Contribution à l'étude des os des extrémités des pattes d'*Ursus deningeri romeviensis*. Comparaison avec *Ursus arctos* et *Ursus spelaeus*. Bordeaux, *Bulletin de la Société d'Anthropologie du Sud Ouest*, 20 (2-3) : 61-107.

DÖPPES D. & G. RABEDER (eds) (1997).- *Pliozäne und pleistozäne Faunen Österreichs*. Wien, *Mitteilungen der Kommission für Quartärforschung der Österreichischen Akademie der Wissenschaften*, 10 : 411 p.

HILLE P. & G. RABEDER (eds) (1986).- Die Ramesch-Knochenhöhle im Toten Gebirge. Wien, *Mitteilungen der Kommission für Quartärforschung der Österreichischen Akademie der Wissenschaften*, 6 : 1-66.

KUNST G.K. (1992).- Hoch- und spätglaziale Grobsäugerreste aus dem Nixloch bei Losenstein-Ternberg (O.Ö.). In D. Nagel & G. Rabeder, *Das Nixloch bei Losenstein-Ternberg*. Wien, *Mitteilungen der Kommission für Quartärforschung der Österreichischen Akademie der Wissenschaften*, 8 : 83-127.

KURTEN B. & A. POULIANOS (1977).- New stratigraphic and faunal material from Petralona cave with special references to the Carnivora. Athen, *Anthropos*, 4 (1-2) : 47-130.

LEITNER-WILD E., G. RABEDER & I. STEFFAN (1994).- Determination of the evolutionary mode of Austrian alpine cave bears by Uranium series dating. Chur, *Historical Biology*, 7 : 97-104.

MOTTL M. (1933).- Die arktoiden und spelaeoiden Merkmale der Bären. Budapest, *Földtani Közlemények*, 63 : 165-77.

MOTTL M. (1964).- Bärenphylogese in Südost-Österreich. Graz, *Mitteilungen des Museums für Bergbau, Geologie und Technik Joanneum*, 26 : 1-56.

NAGEL D. & G. RABEDER (1992).- Das Nixloch bei Losenstein-Ternberg. Wien, *Mitteilungen der Kommission für Quartärforschung der Österreichischen Akademie der Wissenschaften*, 8 : 129-31.

RABEDER G. (1983).- Neues vom Höhlenbären: zur Morphogenetik der Backenzähne. Wien, *Die Höhle*, 34/2 : 67-85.

RABEDER G. (1989a).- Modus und Geschwindigkeit der Höhlenbären-Evolution. Wien, *Schriftenreihe des Vereins fuer Verbreitung naturwissenschaftlichen Kenntnisse Wien*, 127 : 105-26.

| Sites | Symbol | Altitude en m. | P ⁴ -index | P ₄ -index |
|--------------------------|--------|----------------|-----------------------|-----------------------|
| Gr. Badlhöhle | Ba | 495 | 133,3 (6) | 145,0 (10) |
| Brieglersberghöhle | BB | 1960 | 61,7 (30) | 126,85 (27) |
| Brettstein-Bärenhöhle | BS | 1700 | 103,9 (70) | 119,4 (86) |
| Frauenhöhle/Semriach | FI | 600 | 159,0 (50) | 134,4 (24) |
| Gamssulzenhöhle | GS | 1300 | 255,7 (123) | 198,2 (97) |
| Herdengelh. 420-380 | HD 1 | 878 | 30,7 (22) | 106,3 (12) |
| Herdengelh. 360-380 | HD 2 | 878 | 75,0 (34) | 138,8 (17) |
| Herdengelh. 330-360 | HD 3 | 878 | 98,8 (41) | 145,6 (34) |
| Herdengelh. 200-330 | HD 4-6 | 878 | 128,6 (58) | 142,7 (36) |
| Hartelsgrabenhöhle | HG | 1230 | 122,7 (53) | 156,3 (20) |
| Äußere Hennenkopfhöhle | HK | 2070 | 117,4 (23) | 121,7 (41) |
| Lettenmayerhöhle | LM | 380 | 128,6 (14) | 137,5 (12) |
| Lieglloch | LL | 1290 | 190,4 (26) | 176,5 (17) |
| Lurgrotte | Lu | 407 | 237,50 (2) | 191,3 (11) |
| Mixnitz-Drachenh. Gesamt | Mix | 949 | 171,6 (100) | 164,8 (100) |
| Mixnitz Jagdstation | MixF | 949 | 275,0 (14) | 215,9 (11) |
| Merkenstein | Mst | 441 | 166,3 (43) | 135,5 (43) |
| Nixloch | NL | 770 | 250,0 (31) | 252,9 (18) |
| Repolusthöhle | Rep | 525 | 32,4 (105) | 64,1 (71) |
| Ramesch 1, 0-50cm | RK 1 | 1960 | 97,3 (73) | 115,9 (66) |
| Ramesch 2, 50-100cm | RK 2 | 1960 | 142,7 (48) | 143,4 (38) |
| Ramesch 3, 100-200cm | RK 3 | 1960 | 107,3 (41) | 123,3 (45) |
| Ramesch 4, 200-250cm | RK 4 | 1960 | 108,9 (14) | 100,0 (4) |
| Schottloch | Sch | 1980 | 50,0 (4) | 140,9 (11) |
| Sulzfluhhöhlen | SF | 2300 | 71,1 (32) | 128,3 (38) |
| Schusterlucke | SL | 560 | 106,5 (23) | 120,83 (18) |
| Salzofen | SO | 2005 | 115,3 (31) | 140,5 (37) |
| Schreiberwandhöhle | Sr | 2250 | 150,0 (6) | 119,4 (9) |
| Schwabenreithöhle | SW | 959 | 58,8 (74) | 115,4 (86) |
| Torrener Bärenhöhle | TB | 810 | 69,23 (13) | 96,67 (15) |
| Kugelstein-Tropfsteinh. | TH | 482 | 270,0 (10) | 197,2 (27) |
| Kugelstein-Tunnelhöhle | Tu | 500 | 207,1 (7) | 100,0 (5) |
| Windener Bärenhöhle | Wi | 190 | 172,4 (29) | 161,0 (34) |

Tableau. 1: Faunes à ours des cavernes avec l'altitude de l'entrée des cavités et les indices morphodynamiques des P4 correspondants

| Sites | Symb. | Dates radiométriques (ka) | Méth. | Labos | P ⁴ -index standard | P ₄ -index standard |
|----------------------|--------|---------------------------|-----------------|-------|--------------------------------|--------------------------------|
| Gr. Badlhöhle | Ba | > 34,0 | ¹⁴ C | VRI | 52,13 | 73,15 |
| Gamssulzenhöhle | GS | 25,4 +/-1,5 | US | VRI | 100,00 | 100,00 |
| | | 26,0 +/-0,8 | ¹⁴ C | Hv | | |
| | | 27,5 +/-0,7 | ¹⁴ C | Hv | | |
| | | 31,5 +1,3/-1,1 | ¹⁴ C | VRI | | |
| | | 34,3 +2,4/-1,9 | ¹⁴ C | VRI | | |
| | | 38,0 +2,5/-1,9 | ¹⁴ C | VRI | | |
| Herdengelh. 420-380 | HD 1 | 126,9 +/-6,7 | US | VRI | 12,00 | 53,63 |
| | | 135,2 +10,9/-9,6 | US | VRI | | |
| Herdengelh. 360-380 | HD 2 | < 110,9 +11/-10,0 | US | VRI | 29,33 | 70,03 |
| | | < 112,8 +13,1/-11,6 | Uth | UKGI | | |
| Herdengelh. 330-360 | HD 3 | < 65,8 +/-2,3 | US | VRI | 38,64 | 73,46 |
| | | < 66,4 +/-3,0 | US | VRI | | |
| Herdengelh. 200-330 | HD 4-6 | 36,2 +2,9/-2,1 | ¹⁴ C | VRI | 50,29 | 72,00 |
| | | 36,8 +2,3/-1,8 | ¹⁴ C | VRI | | |
| | | 37,7 +/-0,6 | AMS | RTH | | |
| | | 40,0 +/-0,7 | AMS | VRI | | |
| Hartelsgrabenhöhle | HG | 35,0 +8,4/-7,7 | US | VRI | 47,99 | 78,86 |
| Hennenkopfhöhle | HK | 50,0 > HK > 43,9 | AMS | Gr | 45,91 | 61,40 |
| Lurgrotte | Lu | 22,6 +4,5/-2,9 | ¹⁴ C | VRI | 92,88 | 95,52 |
| Mixnitz Jagdstation | MixJ | 25,0 +/-0,3 | AMS | ETH | 107,55 | 108,93 |
| Nixloch | NL | 18,1 +/-0,6 | ¹⁴ C | VRI | 97,77 | 127,60 |
| Ramesch 1, 0-50cm | RK 1 | 31,3 +1,9/-1,8 | US | VRI | 38,05 | 58,48 |
| | | 34,6 +2,8/-2,7 | US | VRI | | |
| | | 34,9 +1,8/-1,5 | ¹⁴ C | VRI | | |
| | | 36,1 +3,0/-2,8 | US | VRI | | |
| | | 37,2 +1,9/-1,6 | ¹⁴ C | VRI | | |
| | | 38,9 +2,3/-2,2 | US | VRI | | |
| | | 42,4 +5,3-4,9 | US | VRI | | |
| | | 44,5 +2,9/-4,9 | US | VRI | | |
| Ramesch 2, 50-100cm | RK 2 | 51,3 +2,8/-2,7 | US | VRI | 55,81 | 72,35 |
| | | 64,0 +5,4/-5,1 | US | VRI | | |
| Ramesch 3, 100-200cm | RK 3 | 51,3 +2,8/-2,7 | US | VRI | 41,96 | 62,21 |
| | | 52,0 +4,7/-4,5 | US | VRI | | |
| | | 62,1 +4,1/-3,9 | US | VRI | | |
| Ramesch 4, 200-250cm | RK 4 | 117,4 +11,3/-10,0 | US | VRI | 42,86 | 50,45 |
| | | 128,4 +12,8/-11,0 | US | VRI | | |
| | | 150,4 +24,7/-19,0 | US | VRI | | |
| Salzofen | SO | 34,0 +/-3,0 | ¹⁴ C | Gr | 45,09 | 70,89 |
| | | > 44,5 | ¹⁴ C | Gr | | |

| | | | | | | |
|----------------------------|----|--------------------|-----------------|-----|--------|-------|
| Schusterlucke | SL | 115 +9,8/-8,8 | US | VRI | 43,10 | 61,66 |
| Schwabenreithöhle | SW | < 78,4 +30,2/-23,4 | US | VRI | 23,00 | 58,22 |
| | | > 112,0 +/-5,0 | US | VRI | | |
| | | > 116,0 +/-5,0 | US | VRI | | |
| Kugelstein-Tropfst. | TH | 15,0 +/-0,9 | ¹⁴ C | Hv | 105,59 | 99,50 |
| | | 17,9 +1,9/-1,4 | ¹⁴ C | Hv | | |
| | | 24,2 +/-0,9 | ¹⁴ C | VRI | | |
| | | 27,0 +4,5/-2,9 | ¹⁴ C | VRI | | |
| Kugelstein-Tunnelh. | Tu | 38,8 +/-0,7 | AMS | ETH | 80,99 | 50,45 |
| Winden | Wi | 17,7 +/-0,2 | ¹⁴ C | VRI | 67,42 | 81,23 |

Tableau 2: Ages radiométriques et indices morphodynamiques des P4 standardisés (standard 100 = Gamssulzenhöhle des ours des cavernes provenant de quelques gisements autrichiens)

(AMS = accelerated mass spectrometry, ou radiocarbone par accélérateur, ETH = Eidgenössische Technische Hochschule Zürich, Gr = Groningen, Hv = Hannover, VRI Institut für Radiumforschung und Kernphysik der Universität Wien, UKGI = Universität Köln Geologisches Institut, US = Uranium-Series)

RABEDER G. (1989b).- Die Höhlenbären der Tropfsteinhöhle im Kugelstein. In G. Fuchs (ed.), *Höhlenfundplätze im Raum Peggau -Deutsch-Feistritz*, Steiermark, Österreich. Tropfsteinhöhle Kat. Nr. 2784/3, Grabung 1986/87. - Oxford, BAR. *International series*, 510 : 171-8.

RABEDER G. (1991).- *Die Höhlenbären von Conturines. Entdeckung und Erforschung einer Dolomiten-Höhle in 2 800 m Höhe*. Bozen, 125 s., Athesia-Verl.

RABEDER G. (ed.) (1995).- *Die Gamssulzenhöhle im Toten Gebirge*. Wien. *Mitteilungen der Kommission für Quartärforschung der Österreichischen Akademie der Wissenschaften*, 9 : 1-133.

RABEDER G. & E. TSOUKALA (1990).- Morphodynamic analysis of some cave-bear teeth from Petralona cave (Chalkidiki, North Greece). Wien, *Beiträge zur Paläontologie von Österreich*, 16 : 103-9.

ZAPFE H. (1946).- Die altpliozänen Bären von Hundsheim in Niederösterreich. Wien, *Jahrbuch der geologischen Bundesanstalt*, 3/4 : 95-164.

D. Nagel et G. Rabeder

Insitut für Paläontologie, Universität Wien, Wien, Autriche