

Neue Daten von den Lunzer Höhlenbären

Gernot Rabeder¹  | Doris Döppes² | Nadja Kavcik-Graumann¹  | Federica Alberti³

¹ Universität Wien, Institut für Paläontologie, Joseph-Holaubek-Platz 2, 1090 Wien, Österreich

² Reiss-Engelhorn-Museen, Zeughaus, C5, 68759 Mannheim, Deutschland

³ Universität Potsdam, Institut für Biochemie und Biologie, AG Evolutive und Adaptive Genomik,

derzeit: Charité Universitätsmedizin Berlin, Institut für Pathologie, AG Molekulare Tumorphathologie, Charitéplatz 1, 10117 Berlin, Deutschland

✉ gernot.rabeder@univie.ac.at



Published | 23.10.2025

© 2025 The Author(s)

This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution 4.0 International License (CC-BY 4.0), which permits unrestricted use, distribution and reproduction in any medium, provided the original authors and source are properly credited. Images or other third party material in this article are included in the article's Creative Commons license, unless indicated otherwise in the credit line at the material. If material is not included in the article's license, permission is to be obtained directly from the copyright holder.

Published by

Museum Burg Golling
Markt 1
5440 Golling an der Salzach
Austria
office@museumgolling.at
www.museumgolling.at

Abstract

We report new radiometric data on bone samples and molecular age values from the Herdengelhöhle (1823/4) and the Schwabenreith-Höhle (1823/32) near Lunz am See (Lower Austria), which are among the most fossil-rich cave bear dens in Europe. The problem of the contradictory views on the chronology of the cave bear remains could be clarified with these new data and an analysis of the deposition processes of sinter and bones.

Kurzfassung

Wir berichten über neue radiometrische Daten von Knochenproben und molekulare Alterswerte aus der Herdengelhöhle (1823/4) und der Schwabenreith-Höhle (1823/32) bei Lunz am See (Niederösterreich), die zu den fossilreichsten Höhlenbärenhöhlen Europas gehören. Das Problem der widersprüchlichen Ansichten über die Chronologie der Lunzer Höhlenbären konnte mit diesen neuen Daten und einer Analyse der Ablagerungsvorgänge von Sinter und Knochen geklärt werden.

1 | Einleitung

Die Herdengelhöhle (1823/4) und die Schwabenreith-Höhle (1823/32) bei Lunz am See (Niederösterreich) gehören zu den fossilreichsten Bärenhöhlen der Alpen. Über die Grabungen in diesen Höhlen, die über viele Jahre gedauert haben, liegen umfangreiche Publikationen vor, die uns zeigen, dass die Erhaltung der fossilen Knochen und Zähne besonders gut ist. Das gilt besonders für die Bärenreste aus der Schwabenreith-Höhle: Es gibt viele makellos erhaltene Schädel, Kiefer und Knochen, die für die Erstellung des Knochenatlas »Atlas of cave bear osteology« (FRISCHAUF & RABEDER, 2021) herangezogen wurden.

Die Überreste von Höhlenbären kommen in beiden untersuchten Höhlen häufig vor und befinden sich in weitgehend ungestörten Lehmschichten, was bei alpinen Bärenhöhlen selten ist. Es gibt sogar in situ-Lagen, also Knochen, die noch im Gelenkverband liegen (RABEDER & MAIS, 1985; PACHER, 2000). Trotz oder auch wegen der außergewöhnlich günstigen Fundumstände sind die geologischen Alter der Fossilien bis vor Kurzem unsicher und widersprüchlich geblieben, wie ein kurzer Rückblick über die Datierungsgeschichte der beiden Höhlen zeigen soll.

Das erste absolute Datum eines Sinterstückes der Herdengelhöhle aus einer Grabungstiefe von 355 cm ergab ein Alter von rund 113.000 Jahren vor heute, was die herrschende Lehrmeinung unterstützt hat, dass die alpinen Höhlenbären im Riss-Würm-Interglazial die Alpen bewohnt hätten. Weitere Uran-Thorium- und Radiokarbon-Daten zeigten jedoch, dass die fossilführenden Lehme der Herdengelhöhle vorwiegend im Mittelwürm zwischen 41.000 und 34.000 Jahren entstanden sind (DÖPPES & RABEDER, 1997: 182), was auch mit den Grabungsergebnissen in der Ramesch-Knochenhöhle im Toten Gebirge übereinstimmt (HILLE & RABEDER, 1986).

In der Schwabenreith-Höhle schien zunächst die Ablagerungsgeschichte und somit die Datierung klarer zu sein. An der Grabungsstelle 2 bestehen die fossilführenden Sedimente aus einer einheitlichen Schicht, die zum größten Teil aus Knochen und Zähnen vom Höhlenbären besteht. Sie liegt über einem sterilen Sand oder auf Sinterfiguren, die entweder auf einem Sandpaket stehen oder auf der Höhlensohle. Die fossilführenden Lehme werden von einer massiven Sinterschicht überlagert, die zunächst ein einheitliches Bild ergab.

Das Alter der Sinterdecke wurde nach der Uran-Thorium-Methode mit 78.400 (+30.200, -23.400) Jahren vor heute ermittelt und dem Frühwürm zugeordnet, während eine basale Sinterfigur mit einem Alter von 116.000 und 112.000 (± 5.000) Jahren vor heute in der gleichen Warmphase gebildet worden sein könnte wie das Sinterstück aus der Herdengelhöhle. Alle Versuche, fossile Knochen aus der Schwabenreith-Höhle mit der Radiokarbonmethode zu datieren, schlugen zunächst wegen des Mangels an Kollagen fehl. Bei diesem Wissenstand war anzunehmen, dass die Höhlenbärenreste aus der Zeit zwischen rund 100.000 und 80.000 Jahren vor heute stammen, ihr geologische Alter konnte von der Radiokarbonmethode nicht erfasst werden, weil diese nur bis etwa 50.000 Jahre zurückreicht (DÖPPES & RABEDER, 1997).

2 | Material und Methoden

Die Untersuchungsobjekte dieser Studie sind die Höhlenbären-Daten aus der Schwabenreith-Höhle sowie im Vergleich dazu die Fossilien der Herdengelhöhle. Die taxonomische Zuordnung zu den Höhlenbären (*Ursus spealeus*-Gruppe) ist auf Grund der hervorragenden Erhaltung der Knochen und Zähne eindeutig (DÖPPES & RABEDER, 1997). Zur Bestimmung des geologischen Alters wurde sowohl die Radiokarbon-Methode (^{14}C -Methode) als auch genetische Methoden (DNA-Methode) angewendet. Während die ^{14}C -Daten nur Altersbestimmungen bis etwa 50.000 Jahre vor heute zulassen, kann durch die molekularen Altersschätzungen auch die Zeit davor erfasst werden. Durch die Anwendung beider Methoden können sich die Daten gegenseitig bestätigen und ergänzen. Im Zentrum der Studie stehen auch die vorliegenden Sinterdaten aus beiden Höhlen (SPÖTL et al., 2019). Es sind mit der Uran-Thorium-Methode ermittelten Alterswerte von Speläothemen aus der unmittelbaren Umgebung der fossilen Bärenreste.

Probe	Element	Grabungsstelle/Quadrant	LaborNr.	¹⁴ C-Alter	error ±	Ref.	cal BP [2σ]	Mittelwert cal BP	error ±
HD 15	Rippen-Fr.	E11, 260-270	MAMS-26761	36.710	340	2	42.076-41.145	41.612	244
HD ohne Nr.	Knochen-Fr.	208 cm	ETH-11567	37.670	590	1	42.645-41.399	42.087	303
HD ohne Nr.	Knochen-Fr.	259 cm	VRI-1506	36.800	2300/1800	1	48.474-36.915	42.201	2848
HD 146	Halswirbel	C12, 400-410 cm	MAMS-26775	38.290	250	2	42.585-42.161	42.371	104
HD ohne Nr.	Knochen-Fr.	200 cm	VRI-1507	36.200	2900/2100	1	51.833-36.013	42.625	3924
HD ohne Nr.	Knochen-Fr.	292 cm	ETH-11568	40.030	740	1	44.465-42.519	43.460	537
HD 541	Calcaneus-Fr.	G14, 370-380 cm	MAMS-26772	42.120	370	2	45.468-44.339	44.858	287
HD 458	Mandibel-Fr.	G16, 320-330 cm	MAMS-26767	44.940	500	2	48.353-46.095	47.261	595
HD 88	Knochen-Fr.	Schicht 4, 290-300 cm	MAMS-14899	44.130	1530	3	51.650-44.382	47.345	1913
HD 561	Knochen-Fr.	Schicht 2, 360-370 cm	MAMS-14901	45.460	370	3	48.702-46.829	47.759	495
HD 334	Tibia-Fr.	X/Z9/11, 280-290 cm	MAMS-26763	45.860	560	2	49.767-46.901	48.2260	741
HD 85	Knochen-Fr.	Schicht 1, 380-390 cm	MAMS-14902	46.510	410	3	> 50.000-47.8002	≥ 49.000	–
SW 773a	Humerus	2/F5 oder F6, gestört	MAMS-14912	34.010	200	3	39.674-38.454	39.148	308
SW 468	Vertebra	2/F5, 150-160 cm	MAMS-17791	37.410	290	3	42.331-41.678	42.028	161
SW 137a	Scapula-Fr.	2/F5 oder F6, gestört	MAMS-14911	47.350	800	3	> 50.000-47.972	≥ 49.000	1403
SW 140	Calcaneus-Fr.	2/F5 Wand	MAMS-17.796	48.270	930	3	> 50.000-48.760	≥ 49.000	–
SW 793*	Calcaneus	2/F5 oder F6, gestört	MAMS-17797	47.820	800	3	> 50.000-48.509	≥ 49.000	–
SW 793*	Calcaneus	2/F5 oder F6, gestört	MAMS-26755	48.890	1200	2	> 50.000-49.470	≥ 49.000	–

Tab. 1 | Zusammenfassung aller finiten Radiokarbon-Daten von Höhlenbärenresten aus der Herdengelhöhle (HD, *Ursus s. eremus* und *Ursus ingressus*) und aus der Schwabenreith-Höhle (SW, *Ursus s. eremus*). Für die ¹⁴C -Probe SW 793* ergab sich eine molekulare Zuordnung zu *Ursus s. eremus*, das molekulare Alter wurde mit 51.000 vor heute geschätzt (Tab. 2). Die ¹⁴C-Alter wurden unter Verwendung der Kalibrierungskurve IntCal2020 (REIMER et al., 2020) und der Software OxCal 4.4 (BRONK RAMSAY, 2001) kalibriert. Referenzen: 1 = DÖPPES & RABEDER, 1997; 2 = neu; 3 = DÖPPES et al., 2016.

3 | Ergebnisse

3.1 | Radiokarbon-Daten

Ein neuer Versuch, die fossilen Knochen aus den Lunzer Höhlen zu datieren wurde am Curt-Engelhorn-Zentrum Archäometrie in Mannheim unternommen. Durch die Entwicklung der Beschleuniger-Massenspektrometrie (AMS) war es nicht nur möglich geworden, die Menge der benötigten Proben deutlich zu minimieren, sondern auch die Messgeschwindigkeit und die Präzision der Zähltechnik erheblich zu steigern (DÖPPES et al., 2016: 27).

11 Knochenproben mit ausreichendem Kollagengehalt (DÖPPES et al., 2016: Tab. 1) wurden mit der Methode datiert. Sechs neue AMS-Daten zwischen rund 48.800 bis 36.700 Jahren vor heute belegen die Anwesenheit von Höhlenbären in der Schwabenreith-Höhle und in der Herdengelhöhle, während der sogenannten »Alpinen Höhlenbärenzeit«, die ungefähr dem Mittelwürm bzw. der Sauerstoff-Isotopenstufe 3 entspricht. Weitere Proben aus der Schwabenreith-Höhle erbrachten »älter als 49.000 Werte« (SPÖTL et al., 2019: Tab.1), die es wahrscheinlich machen, dass die Besiedelung der Schwabenreith-Höhle schon vor 50.000 Jahren begonnen hat. Mit diesen neuen ¹⁴C-Daten ist ein Widerspruch zu den bisherigen Sinterdaten entstanden. Wenn der hangende Sinter ungefähr 78.000 Jahre alt ist, können die darunterliegenden Höhlenbärenreste nicht wesentlich jünger sein.

3.2 | Neue Uran-Thorium-Daten von Sinterstücken

Zur Klärung dieses Widerspruches wurden an den Sedimentprofilen der Grabungsstelle 2 drei Sinterproben entnommen und datiert. Die neuen Daten zeigen, dass der über der fossilführenden Schicht liegende Sinter (»younger spelaeothem generation« in SPÖTL et al., 2019: Abb. 2) keiner einheitlichen

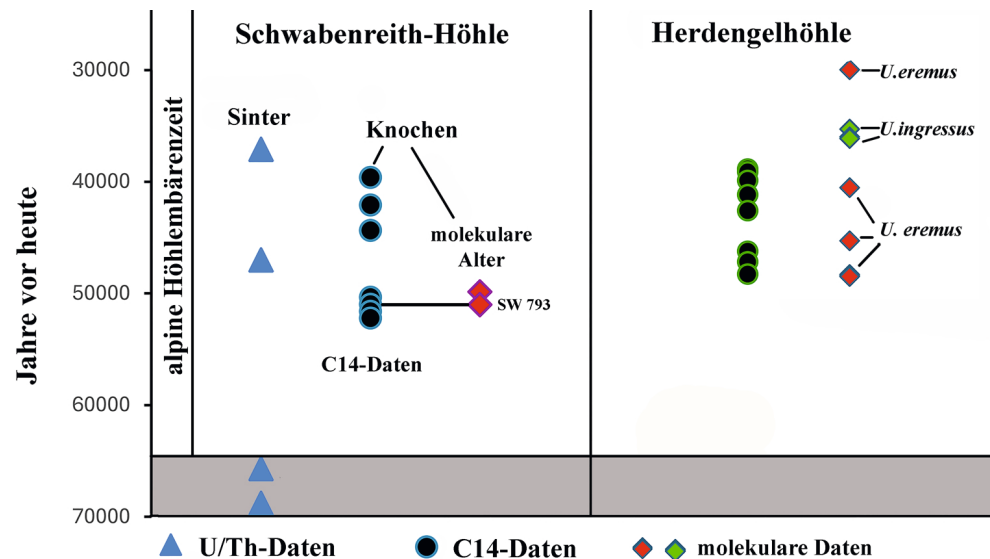


Abb. 1 | Vergleich der Knochen- und Sinterdaten aus den beiden großen Lunzer Höhlen. Alle Alterswerte der Knochen liegen im Bereich der alpinen Höhlenbärenzeit. Daten nach SPÖTL et al. (2019) und DÖPPES et al. (2016).

Sinterdecke entspricht, sondern sich aus zahlreichen Sinterstücken zusammensetzt. Die sogenannte »Sinterbrockenschicht« setzt sich aus zahlreichen Sinterbruchstücken zusammen, deren Uran-Thorium-Datierungen auf ein Alter zwischen etwa 150.000 und 37.000 Jahren vor heute schließen lassen. Diese Datierungsergebnisse geben somit wertvolle Hinweise auf die Zeitstellung der geborgenen Schicht und erlauben eine Einordnung der darin enthaltenen Fossilfunde in einen geochronologischen Rahmen.

Sie stammen wahrscheinlich hauptsächlich von Sinterfragmenten, die von der Höhlendecke und der Seitenwände erst nach der Höhlenbärenphase auf dem Höhlenboden gefallen sind und somit über der Fossilschicht abgelagert wurden, aber auch von umgelagerten Stalagmiten und Bodensintern. Wann dieser Abbruch der Sinterfragmente und ihre Umlagerung stattgefunden haben, lässt sich aus den Daten der Sinterstücke nicht eruieren. Die Uran-Thorium-Werte der Sinter lassen sich mit einer genaueren Datierung der Höhlenbären-Reste nicht in Verbindung bringen. Daher konnte der Versuch, das Alter der Höhlenbärenreste nach den Uran-Thorium-Werten der Sintergenerationen zeitlich einzuordnen, nicht gelingen.

Auch die von SPÖTL et al. (2019) datierte Sinterlagen, die einen Knochenrest umschließen, können für die Altersbestimmung der Höhlenbärenreste nicht herangezogen werden. Das Knochenfragment, das von den verschiedenen alten Sinterlagen umschlossen ist, war nicht direkt datierbar und auch nicht bestimmbar. So es ist auch nicht sicher, dass dieses Knochenfragment von einem Höhlenbären stammt. Die Uran-Thorium-Daten dieses Sinterbrockens zeigen nur, dass ein Knochenstück vorhanden ist, das älter als rund 110.000 Jahre ist und vielleicht aus dem Zeitabschnitt zwischen 112.000 und 108.000 Jahren vor heute stammt. Entscheidend ist auch, dass dieses Knochen-Sinter-Stück – datiert als SCHW 1 – nicht »in situ« vorliegt, sondern Teil der Sinterbrockenschicht ist und daher auf sekundärer Lagestelle liegt. Selbst wenn der Sinter in situ – d.h. direkt aufgewachsen – wäre, könnten seine Uran-Thorium-Werte nichts über das Alter der Höhlenbären aussagen.

3.3 | Molekulare Daten

Die aus den fossilen Knochen extrahierte DNA wird nicht nur für die phylogenetischen Beziehungen fossiler Taxa verwendet, sondern auch für die Bestimmungen des geologischen Alters von Knochenproben. Es sind »Altersschätzungen« nach Daten der DNA-Analyse (SHAPIRO et al., 2011; SHAPIRO & HOFREITER, 2014; FORTES et al., 2016; NAGEL et al., 2023, 2024), die mit den ^{14}C -Daten aber übereinstimmen. Die molekularen Alter der Höhlenbären der Alpen stammen von GRETZINGER et al. (2019), FORTES et al. (2016) und F. ALBERTI, Universität Potsdam. Die molekularen Daten von rund 51.000 bis 30.000 Jahren vor heute bestätigen die ^{14}C -Alter: die Höhlenbären haben die Lunzer Höhlen auch in der Mittelwurm-Warmzeit – auch »Alpine Höhlenbärenzeit« genannt – bewohnt.

Fundstelle	LaborNr.	Taxon	Molekulares Alter (Jahre vor heute)	Autor
Schwabenreith-Höhle	SW 1867	<i>U. s. eremus</i>	49.845	FORTES et al., 2016
Schwabenreith-Höhle	SW 793*	<i>U. s. eremus</i>	51.000	neu
Herdengel-Höhle	SP 1232	<i>U. s. eremus</i>	30.260	neu
Herdengel-Höhle	SP 1224	<i>U. ingressus</i>	35.959	neu
Herdengel-Höhle	SP 1226	<i>U. ingressus</i>	36.699	neu
Herdengel-Höhle	SP 1225	<i>U. ingressus</i>	36.878	neu
Herdengel-Höhle	SP 1236	<i>U. s. eremus</i>	41.595	neu
Herdengel-Höhle	FN 390847	<i>U. s. eremus</i>	46.707	FORTES et al., 2016
Herdengel-Höhle	SP 1237	<i>U. s. eremus</i>	49.950	neu
Herdengel-Höhle	SP 1235	<i>U. s. eremus</i>	50.055	neu
Herdengel-Höhle	SP 1234	<i>U. s. eremus</i>	50.124	neu

Tab. 2 | Molekulare Alter von Höhlenbärenproben aus der Schwabenreith-Höhle und der Herdengelhöhle bei Lunz am See. Die Alter werden mit Hilfe des Bayes'schen phylogenetischen Ansatzes in BEAST geschätzt (SHAPIRO et al., 2011; FORTES et al., 2016). Das Radiokarbon-Alter der Knochen-Probe SW 793* (*Ursus s. eremus*) wurde mit 47.820 Jahren vor heute bestimmt (s. Tab.1).

3.4 | Zwei Höhlenbären-Arten

Durch die molekularen Daten der Höhlenbärenknochen konnte die Vermutung bestätigt werden (DÖPPES et al., 2016: Abb. 3), dass die Herdengelhöhle nicht nur von *Ursus spelaeus eremus*, sondern auch von einer zweiten Höhlenbären-Art bewohnt war. *Ursus ingressus* ist durch drei DNA-Daten belegt, die zeigen, dass diese Bärenart in der Zeit von ca. 37.000 bis 36.000 Jahre vor heute die Höhle genutzt hat. Dass aber auch *Ursus s. eremus* im gleichen Gebiet gelebt hat, sagt uns ein Datum um 30.000 Jahre vor heute (Tab. 2). Es liegt also kein »Replacement« vor, wie dies aus dem schwäbischen Achental beschrieben worden ist (MÜNZEL et al., 2007). Nach den neuen Daten lebten *U. s. eremus* und *U. ingressus* in der Umgebung der Herdengel-Höhle nebeneinander von mindestens 36.000 bis 30.000 Jahre vor heute.

4 | Diskussion

Angeichts der nun vorliegenden Daten lässt sich erkennen, wie die Verwirrung über die Chronologie der Lunzer Höhlenbärenfunde zustande gekommen sind:

1. Weil sich die Bärenreste der Schwabenreith-Höhle zunächst einer direkten absoluten Datierung entzogen haben, wurde das Uran-Thorium-Datum von rund 79.000 Jahren aus einem über der Fossilien-schicht liegenden Sinterstück herangezogen, ohne zu erkennen, dass die sogenannte »Sinterschicht« (DÖPPES & RABEDER, 1997: 229, Abb. 1) in Wirklichkeit aus zahlreichen Sinterbrocken besteht, die unterschiedlich alt sind und die durch die Umlagerung von Sinterfragmenten entstanden ist – erst nach dem Ende der Höhlenbärenbesiedelung.
2. Das niedrige Evolutionsniveau der Höhlenbären aus der Schwabenreith-Höhle wurde durch das vermutete höhere geologische Alter erklärt, was sich nun als falsch herausgestellt hat. Die höheren Werte der Herdengel-Bären sind dadurch zu erklären, dass ein Teil der Backenzähne vom *Ursus ingressus* stammt, dessen Gebiss wesentlich höher evolviert ist als bei *U. spelaeus eremus*.
3. Der Versuch, das Alter der Höhlenbärenreste der Schwabenreith-Höhle anhand der Uran-Thorium-Werte der Sintergenerationen einzustufen, ist missglückt, weil die wahre Natur der »Sinterschicht« (= Sinterbrockenschicht) nicht erkannt worden war. Heute wissen wir, dass sie eine sekundäre Lagerstätte von Sinterstücken ist.
4. Die Einstufung der Höhlenbärenreste der Schwabenreith-Höhle in eine Phase des frühen Jungpleistozäns um 112.000 bis 108.000 Jahren vor heute (SPÖTL et al., 2019) ist damit auch irrelevant. Ob Höhlenbären bereits vor 112.000 Jahren in der Herdengel-Höhle lebten, lässt sich mangels weiterer Daten nicht bestätigen oder ausschließen.

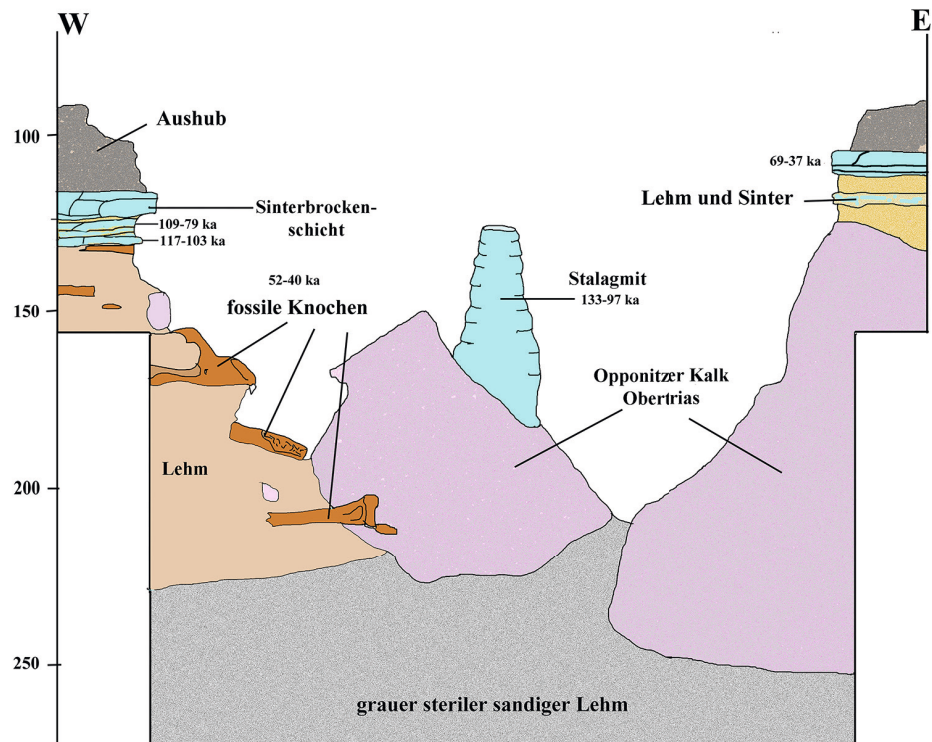


Abb. 2 | Schematischer Querschnitt durch die Grabungsstelle 2 der Schwabenreith-Höhle bei Lunz am See mit Datierungen der Knochen- und Sinterproben (Tab. 1-2 und SPÖTL et al., 2019). Die Skala links bezeichnet die Sedimenttiefe unter NN. Vermessen und gezeichnet von Petra Cech, Robert Pichler und Gerhard Withalm 1999.

5 | Schlussfolgerungen

Die neuen molekularen Alterswerte bestätigen die radiometrischen Daten der Knochenproben aus der Schwabenreith- und der Herdengelhöhle (Abb. 1). Die Uran-Thorium-Daten der Sinter aus der Schwabenreith-Höhle stehen nur beschränkt im Zusammenhang mit den Alterswerten der Höhlenbärenreste dieser Höhle (SPÖTL et al., 2019), weil sich herausgestellt hat, dass die »Sinterschicht« oberhalb der »Fossilschicht« (DÖPPES & RABEDER, 1997: 239, Abb. 1) aus sehr verschieden alten Sinterstücken besteht und deshalb besser als »Sinterbrockenschicht« bezeichnet wird, die in einem unbekannten Zeitintervall nach der Höhlenbärenzeit zur Ablagerung kam. Neue Analysen zeigen, dass der Höhlenbär im Mittelwürm rund um Lunz lebte und nicht, wie bisher angenommen, nur aus dem Frühwürm stammt.

6 | Literatur

- BRONK RAMSEY, C. (2001): Development of the radiocarbon calibration program. – Radiocarbon 43: 355–363.
- DÖPPES, D. & RABEDER, G. (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: 1–411.
- DÖPPES, D., PACHER, M., RABEDER, G., LINDAUER, S., RONNY, F., KROMER, B. & ROSENDAHL, W. (2016): Unexpected! New AMS datings from Austrian cave bear sites. – Cranium 33/1: 26–30.
- DÖPPES, D., RABEDER, G., FRISCHAUF, C., KAVCIK-GRAUMANN, N., KROMER, B., LINDAUER, S., FRIEDRICH, R. & ROSENDAHL, W. (2018): Extinction pattern of Alpine cave bears - new data and climatological interpretation. – Historical Biology 31/4: 422–428.
- FRISCHAUF, C. & RABEDER, G. (2021): Atlas of cave bear osteology. – Naturkundliche Mitteilungen aus den Landessammlungen Niederösterreich 30: 1–138.
- FORTES, G., GRANDAL-D'ANGLADE, A., KOLBE, B., FERNANDES, D., MELEG, I. N., GARCÍA-VÁZQUEZ, A., PINTO-LLONA, A. C., CONSTANTIN, S., DE TORRES, T. J., ORTIZ, J. E., FRISCHAUF, C., RABEDER, G., HOFREITER, M. & BARLOW, A. (2016): Ancient DNA reveals differences in behaviour and sociality between

- brown bears and extinct cave bears. – *Molecular Ecology* 25: 4907–4918.
- GRETZINGER, J., MOLAK, M., REITER, E., PFRENGHLE, S., URBAN, C., NEUKAMM, J., BLANT, M., CONARD, N. J., CUPILLARD, C., DIMITRIJEVIC, V., DRUCKER, D. G., HOFMANN-KAMINSKA, E., KOWALCZYK, R., KRAJCARZ, M. T., KRAJCARZ, M., MÜNZEL, S., PERESANI, M., ROMANDINI, M., RUFI, I., SOLER, J., TERLATO, G., KRAUSE, J., BOCHERENS, H. & SCHUENEMANN, V. (2019): Large-scale mitogenomic analysis of the phylogeography of the Late Pleistocene cave bear. – *Scientific Reports* 9, DOI: 10.1038/s41598-019-47073-z.
- HILLE, P. & RABEDER, G. (1986): Die Ramesch-Knochenhöhle im Toten Gebirge. – *Mitteilungen der Kommission für Quartärforschung der Österreichischen Akademie der Wissenschaften* 6: 1–66.
- MÜNZEL, S., HOFREITER, M., RABEDER, G., BOCHERENS, H., UERPMANN, H-P. & CONARD, J. (2007): Correlating genetic results for the replacements of cave bears at 28,000 B.P. from the Ach Valley (Swabian Jura) with metrical and morphological data. – *Scripta Facultatis Scientiarum Naturalium Universitatis Masarykianae Brunensis* 35: 123–128.
- NAGEL, D., DÖPPES, D., HOFREITER, M., ALBERTI, F., LINDAUER, S., KAVCIK-GRAUMANN, N. & RABEDER, G. (2023): The climate of the Alps of the last 65,000 years. Climate reconstruction according to fossil vertebrate remains. – *International Cave Bear Symposium 2023, Bayreuth (Bavaria, Germany)*, poster presentation, abstract.
- NAGEL, D., ALBERTI, F., DÖPPES, D., KAVCIK-GRAUMANN, N., LINDAUER, S. & RABEDER, G. (2024): Jungpleistozäne Säugetierreste aus der Schwaighöhle bei Mixnitz im Grazer Bergland. – *Die Höhle* 75/1-4: 189–202.
- PACHER, M. (2000): Taphonomische Untersuchungen der Höhlenbärenfundstellen in der Schwabenreith-Höhle bei Lunz am See (Niederösterreich). – *Beiträge zur Paläontologie* 25: 11–85.
- RABEDER, G. & MAIS, K., (1985): Erste Grabungsergebnisse von der Herdengelhöhle bei Lunz am See (Niederösterreich). – *Die Höhle* 36/2: 35–51.
- REIMER, P. J., AUSTIN, W. E. N., BARD, E., BAYLISS, A., BLACKWELL, P. G., RAMSEY, C. B., BUTZIN, M., CHENG, H., EDWARDS, R. L. & FRIEDRICH, M. (2020). The IntCal20 Northern Hemisphere radiocarbon age calibration curve (0–55 cal kBP). – *Radiocarbon* 62: 725–757.
- SHAPIRO, B., HO, S. Y. W., DRUMMOND, A. J., SUCHARD, M. A., PYBUS, O. G. & RAMBAUT, A. (2011): A Bayesian Phylogenetic Method to Estimate Unknown Sequence Ages. – *Molecular Biology and Evolution* 28/2: 879–887.
- SHAPIRO, B. & HOFREITER, M. (2014): A Paleogenomic Perspective on Evolution and Gene Function: New Insights from Ancient DNA. – *Science* 343, 6169, DOI: 10.1126/science.1236573.
- SPÖTL, C., SCHOLZ, D., RABEDER, G. & REIMER, P. (2019): Cave bear occupation in Schwabenreith Cave, Austria, during the early last glacial: constraints from ²³⁰Th/U-dated speleothems. – *Journal Quaternary of Science* 34/6: 424–432.