

Van de leeuw die geen manen had

Lars W. van den Hoek Ostende & Doris Nagel

Samenvatting

Van grottekeningen weten we dat de grottenleeuw (*Panthera spelaea*) geen manen bezat. Tot dusver ging men ervan uit dat dit te maken had met de sociale structuur. Het voedselaanbod op de mammoetsteppe was te laag voor grote groepen leeuwen, en de mannetjes hadden daardoor geen grote manen nodig om hun dominantie waar te maken. Onlangs werd een meer direct model opgesteld, waarbij de afwezigheid van manen gezien wordt als direct gevolg van de warmtehuishouding. De ijstijd was te koud om in een bontkraag rond te lopen.

Abstract

Cave drawings show that the Cave Lion (*Panthera spelaea*) did not possess a mane. Existing models related this to social structure, suggesting that prey density at the mammoth steppe was too low for large prides, which in turn resulted in a smaller mane in the males as there was a lesser need for dominance display. Recently a more straightforward model was proposed, relating the absence of mane to thermoregulation. The Ice Age was too cold to walk around with a fur collar.

Inleiding

Als de leeuw de koning der dieren is, zou je de grottenleeuw een koning zonder kroon kunnen noemen. Ongetwijfeld waren deze toppredatoren een majestueuze verschijning op de mammoetsteppe, zoals de Afrikaanse leeuwen dat nu zijn op de vlakten van de Serengeti. Toch was er een duidelijk verschil tussen de grote Pleistocene kat en de recente leeuwen. De mannetjes van de grottenleeuw moesten het, net als de vrouwtjes, stellen zonder manen. Van grottekeningen weten we dat de grottenleeuw (*Panthera spelaea*) geen manen bezat. Over het 'naakte' uiterlijk van de mannetjes van de grottenleeuw zijn al de nodige theorieën gepubliceerd, zoals bijvoorbeeld door Guthrie (1990), die de oplossing ziet in het sociale systeem van de grottenleeuw. Het voedselaanbod op de mammoetsteppe was te laag voor grote groepen leeuwen, en de mannetjes hadden daardoor geen grote manen nodig om hun dominantie waar te maken. Onlangs werd een nieuw idee gelanceerd door Nagel *et al.* (2003): er werd een meer direct model opgesteld, waarbij de afwezigheid van manen gezien wordt als direct gevolg van de warmtehuishouding. De ijstijd was te koud om in een bontkraag rond te lopen.

De grottenleeuw

Na de grottenbeer, waarvan honderdduizenden botten in grotten gevonden zijn, is de grottenleeuw het best bekende roofdier van het Laat

Pleistoceen. Het fossiele voorkomen van een grote kat in deze streken was al opgemerkt aan het begin van de 19^{de} eeuw. Veel van de vondsten van ijstijdzoogdieren in die tijd werden gedaan in grotten. Goldfuss (1810) noemde de grote kat dan ook *Felis spelaea*. In tegenstelling tot de grottenbeer zijn er echter geen aanwijzingen dat het dier zich ook daadwerkelijk in grotten ophield. De Nederlandse naam grottenleeuw is dan ook een directe vertaling van de wetenschappelijke naam. Overigens kom je in oude literatuur ook wel de naam holenleeuw tegen. Dit is echter een germanisme, want *Höhlenlöwe* moet toch echt als grottenleeuw vertaald worden (Schreuder, 1951).



Fig. 1 Bovenkaaksfragment met P3/P4 van *Panthera spelaea* uit Yerseke (foto Linda Rose Smit).

Maxillary with P3/P4 of *Panthera spelaea* from Yerseke (photo Linda Rose Smit)

In ons land werd de grottenleeuw voor het eerst beschreven door Hooijer (1947) op grond van een hielbeen (calcaneum) dat zo'n tien jaar eerder uit de Westerschelde was opgevisd. Het was de eerste van een lange reeks vondsten. Zowel uit zuiggaten als van de Bruine Bank worden regelmatig fossielen gemeld. Een deel van dit materiaal werd beschreven door Bosscha Erdbrink (1981, 1983ab, 1986). Het meest tot de verbeelding spreken uiteraard de kaken met daarin de vervaarlijke gebitselementen, zoals het fraaie exemplaar dat onlangs (oktober 2003) werd gevonden bij Yerseke door Linda Rose Smit (fig. 1). Maar daarnaast is er ook steeds meer aandacht voor de postcraniale elementen. De nauwe banden tussen verschillende verzamelaars en de boomkorvissers van de Noordzee hebben ertoe geleid dat nu ook regelmatig kleinere botten uit bijvoorbeeld het Bruine Bank gebied geborgen zijn. Voor de grottenleeuw betekent dat dat we met name meer vondsten hebben van de zo karakteristieke lange metapoden.

Complete skeletten van de grottenleeuw zijn zeldzaam. Bij het Duitse plaatsje Siegsdorf is een partieel skelet gevonden, dat uitgebreid beschreven is door Gross (1992). Heel bijzonder was dat bij het skelet ook een keratineschede van één van de klauwen gevonden is. De leeuw van Siegsdorf wordt gedateerd op ca. 38.500 jaar BP. Het skelet laat zien dat dit roofdier groter was dan de recente Afrikaanse leeuwen. Dit wordt nog eens bevestigd door Nederlandse vondsten. Bij het Drentse Nijensleek is een compleet dijbeen

gevonden met een lengte van 40,5 cm. Een dijbeen van de Noordzeebodem (collectie K. Tanis) is zelfs nog groter, en overtreft met zijn 42 cm ook de dijbeenderen van de vondst bij Siegsdorf in grootte. Voor deze Laat Pleistocene vormen kun je grofweg stellen dat ze zo'n 10% groter zijn geweest dan hun Afrikaanse verwanten. De Midden Pleistocene leeuwen van Europa waren zelfs rond de 25% groter (Nagel, 2000).

Ook de pootafdrukken van de grottenleeuw zijn bekend. Von Koenigswald *et al.* (1994) beschreven diersporen uit het Weichselien, die waren achtergelaten in een fijnkorrelige zandlaag bij Bottrop-Waldheim (Roergebied, Duitsland). Waarschijnlijk had zich tijdens hoogwater een dunne leemlaag afgezet op de rivieroever van de oer-Emscher. Onder de twaalf ijsstijdzoogdieren die hier hun sporen hebben achtergelaten, bevond zich dus ook de grottenleeuw.

De meeste kennis over het uiterlijk van de grottenleeuw hebben we echter te danken aan grottekeningen. Daardoor weten we ook dat het dier geen manen had. Een eenvoudige verklaring daarvoor zou zijn, dat de kunstenaars om een of andere reden alleen vrouwtjes afgebeeld hebben. Die vlieger gaat echter niet op. In de grot Chauvet is een tekening gevonden waarop het scrotum van het dier herkenbaar is. En uit Labastide is een leeuwenkop bekend van een dier dat *Flehmen* vertoont. Bij dit gedrag krijgt het gezicht van katachtigen een typische grimas, die bij leeuwen



Fig. 2 Een Pleistocene leeuw met de typisch flehmen grimas (uit Bothma & Walker, 1999, p. 32)

A Pleistocene lion showing flehmen (from Bothma & Walker, 1999, p. 32)

vooral bekend is als reactie van het mannetje op de urinelucht van de leeuwinnen (fig. 2).

Leeuw, tijger of gewoon zichzelf

Tot dusver hebben we in de tekst zorgvuldig de wetenschappelijke naam van de grottenleeuw vermeden. Omdat men het nog steeds niet eens is over de taxonomische positie van de grottenleeuw, komen we de soort tegen onder de namen *Panthera leo spelaea* (een ondersoort van de leeuw), *Panthera spelaea* (een eigen soort) of *Panthera tigris spelaea* (een ondersoort van de tijger). De discussie woedt al heel lang. Soergel (1912) dacht dat het een voorouder van de leeuw was. Tijdgenoten van hem als Nehring (1890) en Freudenberg (1914) meenden dat de Pleistocene kat uit het westen van Eurazië een leeuw was, maar dat de vondsten uit het oosten aan een tijger toegeschreven moesten worden. In het midden van de 20^{ste} eeuw was het gebruikelijk om de grottenleeuw als aparte soort te onderscheiden (e.g. Hilzheimer, 1922; Heller, 1953; Kabitsch, 1960; Vereshchagin, 1969). In latere literatuur komen we de grottenleeuw echter tegen als ondersoort van de leeuw, en wordt hij *Panthera leo spelaea* genoemd (e.g. Gross, 1992; von Koenigswald *et al.*, 1994). De laatste jaren is er een tendens om er toch weer een aparte soort van te maken (Nagel, 1997; Baryschnikov & Boeskorov, 2001; Nagel *et al.*, 2003). Sotnikova & Nikolskiy (2003) geven een aantal afgeleide kenmerken om deze keus te ondersteunen.

Het is bij deze discussie belangrijk om te beseffen dat het gaat om keuzes, waarbij geprobeerd wordt om zo goed mogelijk de mate van verwantschap tussen verschillende vormen in de classificatie weer te geven. Daarin ligt meteen de moeilijkheid. Welke mate van verwantschap is nodig om iets als een ondersoort te beschrijven, en wanneer zijn de verschillen groot genoeg om een aparte soort te definiëren? Om zinvol hierover te discussiëren is het wel belangrijk dat onderzoekers hun keuzes onderbouwen. De beschrijvingen van Barshnikov & Boeskorov (2001) en Sotnikova & Nikolskiy (2003) geven aan dat er morfologische verschillen zijn tussen de grote kat uit het Pleistoceen van Eurazië en recente leeuwen. Een belangrijke bijdrage aan de discussie zou geleverd kunnen worden door DNA-onderzoek, zoals dat ook gedaan is voor de grottenhyena (Rohland *et al.*, in prep.). Dit onderzoek toont een nauwe verwantschap aan tussen de Europese hyena's en de recente populaties in Afrika. Alleen op basis van morfologische

verschillen kan de grottenhyena worden onderscheiden, zodat het terecht is dat hij als een ondersoort te boek staat. DNA-onderzoek aan Pleistocene leeuwen zou in ieder geval de vraag moeten kunnen beantwoorden of deze dieren tijgers dan wel leeuwen zijn. Tot daar meer duidelijkheid over is, houden we vast aan een classificatie als aparte soort. Daarbij moet dan wel aangetekend worden, dat we de *Panthera spelaea* wel degelijk als een leeuw zien. Grottekeningen tonen een pluim aan de staart, een kenmerk dat we wel bij leeuwen en niet bij tijgers vinden. Bovendien wordt het meest kenmerkende uiterlijke kenmerk van de tijgers, de strepen, in geen van de grottekeningen teruggevonden. Er zijn zelfs aanwijzingen dat *P. spelaea*, net als leeuwen, in groepen jaagde. In Grotte Chauvet is een tableau gevonden met een hele reeks leeuwenkoppen. Omdat de lijnen elkaar nergens raken, moet deze compositie wel in één keer gemaakt zijn. Dergelijke tekeningen zijn natuurlijk altijd open voor interpretatie, maar het lijkt erop dat hier een groep jagende leeuwen is afgebeeld (Chauvet *et al.*, 1995; Clottes, 2001). Alhoewel we de grottenleeuw dus als een aparte soort classificeren, is de vraag zeker gerechtvaardigd waarom dit dier met zijn leeuwachtige kenmerken dan geen manen had.

Het nut van manen

Om een antwoord te krijgen op de vraag waarom de grottenleeuw geen manen had, moeten we ons eerst afvragen waar manen eigenlijk toe dienen. Het praktisch nut ervan lijkt beperkt. Het is zeker zo dat de manen een zekere mate van bescherming bieden wanneer mannetjes strijden om de dominante positie in de groep. Leeuwen zijn sociale dieren, waarbij een mannetje aan het hoofd staat van een aantal leeuwinnen. De leeuw die de strijd om dominantie wint, krijgt de kans om zich verder voort te planten. Wat dat betreft levert de extra bescherming dus een heel direct evolutionair voordeel op. Maar in het dagelijks leven lijkt die harendos meer in de weg te zitten dan voordeel te geven. Leeuwenmannetjes hebben de reputatie aardslui te zijn. Immers, ze laten de jacht vrijwel geheel over aan de vrouwen uit de groep, maar ze zijn er wel als eerste bij als de prooi gevelde is om hun deel op te eisen. Deze schijnbare luiheid wordt echter ingegeven door de manen. Als een mannetje actief wordt, krijgt hij al snel last van oververhitting (fig. 3). Zo beschouwd vormen de manen dus een nadeel. Nu zijn dergelijke nadelen voor mannetjes een



Fig 3 Mannetjesleeuwen zijn gevoelig voor stress door hitte

Male lion showing heat stress

bekend verschijnsel in het dierenrijk. Bij vogels zijn de mannetjes vaak fel gekleurd, hetgeen ze een gemakkelijke prooi maakt voor roofdieren. Bij pauwen gaat deze felle kleuring zelfs gepaard met een buitengewoon onhandige staart. Maar het zijn juist de felle kleuren en de pauwenstaart die indruk maken op de vrouwtjes. Volgens evolutiebiologen komt dit doordat mannetjes die ondanks hun handicap in staat zijn te overleven, wel superfit moeten zijn. Ze hebben sterke genen, en dit is weer aantrekkelijk voor de vrouwtjes. Misschien werkt dit bij leeuwen ook zo. In ieder geval lijkt een flink uitgewassen manenpartij een aantrekkelijke eigenschap voor leeuwinnen te zijn.

Het model van Guthrie (1990) om de afwezigheid van manen te verklaren gaat uit van deze sociale functie, en is gebaseerd op waarnemingen van Van Orsdol *et al.* (1985), die lieten zien dat de grootte van een jachtgroep afhankelijk is van het voedselaanbod. Mannetjes met een weelderige manenpartij zijn in staat om een groot aantal vrouwtjes aan zich te binden. Dergelijke grote groepen leeuwen kunnen alleen overleven in gebieden waar voldoende voedsel voorhanden is. Als de voedselomstandigheden ongunstig zijn, kan het mannetje niet als heer en meester van zijn groep de jachtresultaten van zijn leeuwinnen afwachten. Hij zal zelf ook moeten jagen. De groepen zijn kleiner en het mannetje dat het nu dus met minder leeuwinnen moet doen, heeft minder manen. In de barre omstandigheden van de mammoetsteppe waren de groepen zeer klein. De mannetjes hadden dan ook geheel geen manen meer (fig. 4).

Dit model is vrij complex. Zowel voedselaanbod als het uiterlijk van de mannetjes worden gezien als factoren die de grootte van een leeuwengroep bepalen, en daar doorheen speelt de veranderde rol van het mannetje. Bovendien is het model gebaseerd op de aanname dat minder manen direct leidt tot kleinere harems. Dat is echter nooit aangetoond. Daarnaast gaat het model ervan uit dat de mammoetsteppe voor leeuwen een voedselarm ecosysteem was. De grote variatie aan mogelijke prooidieren suggereert juist dat het een zeer rijke levensomgeving was.

Bontkraag

Behalve een duidelijke sociale functie, hebben manen ook een nadeel. We stelden al dat zo'n bontkraag het risico van oververhitting met zich meedraagt. Dat is gemakkelijk gezegd, maar hoe kwantificeer je de isolerende werking van manen. De oplossing voor dit probleem werd gevonden in infraroodspectografie (Nagel *et al.*, 2003). Bij deze techniek worden infraroodfoto's genomen van dieren, waarbij verschillende kleuren de temperatuursverschillen tussen delen van het lichaam weergeven.

Dergelijke infraroodfoto's van tijgers tonen een vrijwel egale kleur voor het hele lichaam. De vacht is overal even dik en het dier straalt overal evenveel warmte uit. Bij leeuwinnen zien we ditzelfde patroon. Een dergelijke foto die in het binnenvverblijf van de Aziatische leeuwen (*P. leo persica*) van een Berlijnse dierentuin is genomen, toont aan dat de leeuwinnen over het hele lijf een

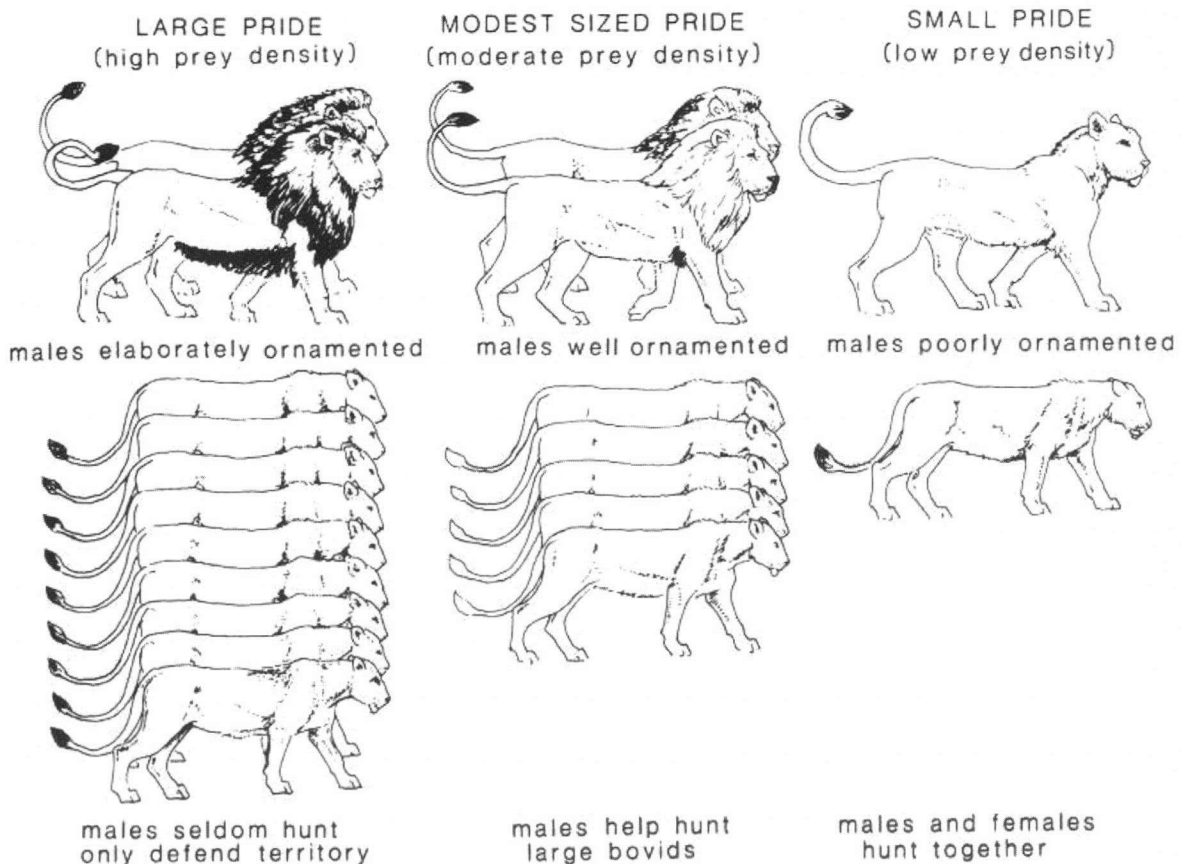


Fig 4 Het model van Guthrie (1990) correleert de ontwikkeling van de manen met de grootte van de jachtgroep

Guthrie (1990) correlates mane development with pride size

temperatuur van $\sim 29^\circ\text{C}$ uitstralen, vier graden meer dan de omgevingstemperatuur. Het mannetje op dezelfde foto laat echter een heel ander beeld zien. De isolerende werking van de manen is goed te zien, want deze zijn slechts ietsje warmer dan de omgeving. De romp straalt daarentegen des te meer warmte uit, en is met 34°C zo'n acht graden warmer dan de manen. Zo compenseert het dier voor de warmte die voor wordt vast gehouden. De manen van de Afrikaanse leeuw *P. leo leo* zijn sterker ontwikkeld dan die van de Aziatische soortgenoten. Dat dit inderdaad leidt tot grotere temperatuursverschillen blijkt uit een foto die in een buitenverblijf van een andere Berlijnse dierentuin is genomen. Het verschil in uitstraling tussen de romp en de manen bedraagt hier maar liefst elf graden.

Maar wat hebben deze waarnemingen voor consequenties voor de grottenleeuw? Wel, het eerste wat men zich moet beseffen, is dat de ijstijd

niet altijd koud was. Het was eerder een periode van grote temperatuursverschillen tussen zomer en winter. Waar de temperatuur in de winter tot onder de -40°C kon dalen, kon het in de zomer regelmatig 20°C worden. Net als bij andere ijstijdzoogdieren, moet dit gevolgen hebben gehad voor de vacht van de grottenleeuw. In tegenstelling tot de recente leeuwen, konden mannetjes zich geen kortharig achterlijf veroorloven. Dit zou in de winter tot grote problemen leiden. Maar een behaarder achterlijf kon niet meer dienen als compensatie voor de warmte die wordt vastgehouden door de manen. Om oververhitting in de zomer te voorkomen, moest de grottenleeuw dus wel zijn manen verliezen. In de ijstijd kun je niet overleven met een bontkraag, je hele lichaam moet bedekt zijn.

Een dergelijke verklaring is veel directer dan het model van Guthrie (1990), waarbij allerlei aannames gemaakt worden over het gedrag.

Maar op één punt zou Guthrie wel eens gelijk kunnen hebben. Met het verdwijnen van de manen hadden de mannetjes geen excuus meer om niet deel te nemen aan de jacht. Mogelijk stelde de grottenleeuw zich dus heel wat geëmancipeerder op dan de recente leeuw.

Dankwoord

Onze dank gaat uit naar Linda Rose Smit, die de foto van haar grottenleeuwfossiel van Yerseke ter beschikking stelde.

Adressen van de auteurs

Lars W. van den Hoek Ostende
Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis
Postbus 9517
2300 RA Leiden
hoek@naturalis.nnm.nl

Doris Nagel
Institut für Paläontologie
Althanstraße 14
A-1090 Wenen
Oostenrijk
Doris.Nagel@univie.ac.at

Literatuur

- Baryshnikov, G. & G. Boeskorov, 2001. The pleistocene cave lion, *Panthera spelaea* (Carnivora, Felidae) from Yakutia, Russia. *Cranium* 18, 1: 7-24.
- Bosscha Erdbrink, D.P., 1981. Some more Cave Lion remains I+II. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Series C* 84, 1: 21 - 43.
- Bosscha Erdbrink, D.P., 1983a. Still more Cave Lions remains. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Series B* 86, 2: 113 - 123.
- Bosscha Erdbrink, D.P., 1983b. Eleven bones: more fossil remains of cave lions and cave hyaenas from the North Sea area. *Bijdragen tot de Dierkunde* 53, 1: 1-12.
- Bosscha Erdbrink, D.P., 1986. Lions, leopards and a Hyaena from deposits along the Meuse and the Waal. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Series B* 89, 1: 381-396.
- Bothma, J. du P. & C. Walker, 1999. *Larger Carnivores of the African Savannas*. Berlin: Springer Verlag, 274 pp.
- Chauvet, J.-M., E.B. Deschamps & C. Hillaire, 1995. Grotte Chauvet bei Vallon-Pont-d'Arc. *Altsteinzeitliche Höhlenkunst im Tal der Ardèche*. Sigmaringen: Jan Thorbecke Verlag.
- Clottes, J., 2001. *La Grotte Chauvet. L'art des Origins*. Paris: Seuil.
- Freudenberg, W., 1914. Die Säugetiere des älteren Quartärs von Mitteleuropa mit besonderer Berücksichtigung der Fauna von Hundsheim und Deutsch-Altenburg in Nieder-österreich. *Geologische und paläontologische Abhandlungen N.F.* 12: 1-219.
- Gross, C., 1992: Das Skelett des Höhlenlöwen (*Panthera leo spelaea* Goldfuss, 1810) aus Siegsdorf/Ldkr. Traunstein im Vergleich mit anderen Funden aus Deutschland und den Niederlanden. *Inaugural Dissertation Tierärztliche Fakultät Universität München*, 129 pp.
- Guthrie, R. D., 1990. *Frozen fauna of the Mammoth Steppe; the story of Blue Babe*. Chicago: University of Chicago Press, 323 pp.
- Heller, F., 1953. Ein Schädel von *Felis spelaea* Goldf. aus der Frankenalb (Zugleich ein Beitrag zum Löwe-Tiger-Problem der diluvialen Großkatze). *Erlanger geologische Abhandlungen* 7: 1-24.
- Hilzheimer, M., 1922. Die systematische Stellung von *Felis spelaea* Goldf. *Sitzungsberichte der Gesellschaft für Naturforschender Freunde zu Berlin*, 1922: 11-24.
- Hooijer, D.A., 1947. Notes on some fossil mammals of the Netherlands. *Archives du Musée de Teyler, Serie 3*, 10: 33-51.
- Kabitzsch, J.F., 1960. Die Verwandtschaft vom Löwen und Tiger dargestellt in ihrem Gebiß unter Berücksichtigung der Gebisse von Jaguar und den zwei pleistozänen Großkatzen *Felis spelaea* und *Felis atrox*. *Säugetierkundliche Mitteilungen* 8: 103-140. Dissertation München.
- Koenigswald, W. von, M. Walders & M. Sander, 1994. Jung Pleistozäne Tierfährten aus der Emscher-Niederterrasse von Bottrop-Welheim. In: W. von Koenigswald (ed.). *Eiszeitliche Tierfährten aus Bottrop Welheim*. Münchener Geowissenschaftliche Abhandlungen, Reihe A, Geologie und Paläontologie 27: 1-80.
- Nagel, D., 1997. *Panthera pardus* und *Panthera spelaea* (Felidae) aus der Höhle von Merkenstein (Niederösterreich). *Wissenschaftliche Mitteilungen des Niederösterreichischen Landesmuseums* 10: 215-224.
- Nagel, D., 2000. Tierische Feinde des Höhlenbären. In: G. Rabeder, D. Nagel & M. Pacher (eds). *Der Höhlenbär*: 44-47. Stuttgart: Jan Thorbecke Verlag.
- Nagel, D., S. Hilsberg, A. Benesch & J. Scholz, 2003. Functional morphology and fur patterns in recent and fossil *Panthera* species. *Scripta Geologica* 126: 227-240.
- Nehring, A., 1890. *Über Tundren und Steppen der Jetzt- und Vorzeit*. Berlin: Verlag Ferd. Dümmler.
- Orsdol, K.G. van, J.B. Hanby & J.D. Bygott, 1985. Ecological correlates of lion social organization (*Panthera leo*). *Journal of Zoology* 206: 97-112.
- Rohland, N., D. Nagel, S. Pääbo & M. Hofreiter, in prep. Pleistocene and Holocene phylogeography and migrations of brown, striped and spotted hyenas including the European cave hyena.
- Schreuder, A., 1951. *Holenbeer en Holenleeuw? Opmerkingen van leden*. *Geologie en Mijnbouw* 13, 3: 154-155.
- Soergel, W., 1912. *Das Aussterben diluvialer Säugetiere und die Jagdmethoden des diluvialen Menschen*. *Festschrift zur 43. Versammlung Deutsche Anthropologische Gesellschaft*, Weimar: 1-81. Jena: Gustav Fischer Verlag.
- Sotnikova, M. & P. Nikolskiy, 2003. Systematic position of the cave lion (*Panthera spelaea*). 3rd International Mammoth Conference, May 2003 Dawson City, Yukon. *Program and Abstracts*: 142-143. www.yukonmuseums.ca/mammoth/abstr-s.htm
- Vereshchagin, N.K., 1969. Le lion des cavernes: *Panthera (Leo) spelaea* Goldfuss et son histoire dans l'Holarctique. 8th Congress of the International Union for Quaternary Research (INQUA), Paris 1969: 463-464.