

DE GROTENLEEUW, *PANTHERA SPELAEA* (GOLDFUSS, 1810), IN SEDIMENTEN IN NEDERLAND EN DE NOORDZEEBODEM – DEEL I

CHARLIE SCHOUWENBURG, C.SCHOUWENBURG@UPCMAIL.NL

Samenvatting

In Nederland worden naast resten van mammoeten, wolharige neushoorns en steppenwisenten ook weleens overblijfselen van de pleistocene grottenleeuw, *Panthera spelaea*, gevonden. Vondsten zijn echter zeldzaam en complete botten zelfs uiterst zeldzaam. Het grootste gedeelte is beschadigd en bestaat soms slechts uit kleine fragmenten. In dit onderzoek wordt met behulp van publicaties een overzicht gegeven van de vermoedelijke leefomstandigheden van de grottenleeuw in Nederland. Dit leidt tot een aantal vragen die in een later onderzoek beantwoord zullen worden.

Abstract

Besides bones of mammoth, woolly rhinoceros and bison, the remains of the Pleistocene cave lion, *Panthera spelaea*, can be found in the Netherlands. However, the finds are rare and complete bones even more so. Most of the remains are damaged, and sometimes consist only of small fragments. In this study an overview of the inferred living conditions of the cave lion in the Netherlands are given, based on information available in the literature. This leads to a number of questions that will be answered in a later study.

In Nederland zijn er zowel in musea als bij particulieren, grote collecties van zoogdierresten uit het Laat-Pleistoceen en in mindere mate van het Midden- en Vroeg-Pleistoceen. De collecties bevatten heel veel mammoet- en hoefdiermateriaal, maar er is zeer weinig roofdiermateriaal te vinden. Tot enige jaren geleden was er te weinig kennis aanwezig om deze zeldzame resten goed te determineren. Eerder onderzoek (Schouwenburg, 2004) heeft aangetoond dat het grootste gedeelte van het roofdiermateriaal is toe te schrijven aan de grottenleeuw.

De aanleiding voor dit onderzoek is de vraag of er aan de hand van dit, vaak ernstig beschadigde, materiaal enig inzicht te verkrijgen is in het formaat en het voorkomen van de grottenleeuw in Nederland en de huidige Noordzee. Eén van de oorzaken van het beschadigen van de botten is de methode van verzamelen. Vaak zijn het bijvangst van de visvangst met sleepnetten en zand- en grindwinning met behulp van zandzuigers. Een ander nadeel van deze methode van verzamelen is dat er niets van een eventueel aanwezig skelet bij

elkaar blijft en dat zelden met zekerheid gezegd kan worden of de los verkregen beenderen tot hetzelfde dier hebben behoord.

INLEIDING

Om enig inzicht te krijgen wordt het Nederlandse materiaal en het Noordzeemateriaal vergeleken met materiaal uit het buitenland en een aantal publicaties. Om te kunnen bepalen of dit zomaar gebruikt kan worden (in deel 2 van dit artikel in de volgende Cranium), wordt eerst van de verschillende leeuwen(onder)soorten een samenvatting uit onderzoeken en publicaties over deze leeuwen gemaakt.

In het Laat-Pliocene ontstaan in Oost-Afrika de eerste katachtigen die als leeuwen herkenbaar zijn. In het Midden-Pleistoceen trekt de leeuw Azië en Europa binnen. De oudst bekende vondst van de *Panthera fossilis* (Reichenau, 1906) is



Vrouwelijke Berberleeuw (*Panthera leo leo*) in Thüringer Zoopark Erfurt, Duitsland. Een grottenleeuw heeft er waarschijnlijk niet veel anders uitgezien.
Female Barbary lion (*Panthera leo leo*) in Thüringer Zoopark Erfurt, Germany. A cave lion probably looked very much alike.



Jonge leeuw in Dierenpark Emmen. Hier zijn duidelijk de vlekken zichtbaar, welke als primitief kenmerk gezien worden.
Young lion in Dierenpark Emmen, Netherlands. The spots, seen as primitive feature, are clearly visible.



Wintervacht van een Berberleeuw (*P. leo leo*), geschoten op 13 februari 1823 in het Atlasgebergte (Collectie NCB Naturalis).
Winter coat of a Barbary lion (*P. leo leo*), shot in the Atlas Mountains on 13 February 1823 (Collection NCB Naturalis).

in Isernia in Italië gedaan en is ongeveer 700.000 jaar oud. Uit deze *Panthera fossilis* evolueert *Panthera spelaea*. Er is een aantal stambomen bekend, maar zeker van de vroegste soorten zijn nog te weinig vondsten bekend om een juiste volgorde van verspreiding en afstamming samen te stellen.

DE SYSTEMATIEKE BESCHRIJVING

Orde: Carnivora Bowditch, 1821 (Roofdieren)
Suborde: Feliformia Kretzoi, 1945 of Feloidae
Familie: Felidae Waldheim, 1817 (Katachtigen)
Subfamilie: Pantherinae Pocock, 1917 (Grote katten)

Genus: *Panthera* Oken, 1816

Soort: *Panthera fossilis* (Reichenau, 1906)

Von Reichenau had voor onderzoek twee onderkaken uit de Mosbach-Sanden (Wiesbaden, Hessen, Duitsland) en één uit Mauer (Heidelberg, Baden-Württemberg, Duitsland) tot zijn beschikking. In het museum van Mainz, waar hij eerst preparateur en later conservator was, heeft hij de kaken vergeleken met die van een leeuw, een tijger en een grottenleeuw. Hij kwam tot de conclusie dat het een nieuwe soort moest zijn. Beide, niet ver van elkaar liggende, vindplaatsen bevinden zich in het "Cromerian Complex", waarbij waarschijnlijk de vindplaats Mauer uit een iets warmere tijd stamt dan de vindplaats Mosbach-Sanden.

Soort: *Panthera spelaea* (Goldfuss, 1810) (Grottenleeuw)

De grottenleeuw kwam voor in Eurazië, tot in Beringië, met uitzondering van het door tijgers

bewoonde oosten en zuidoosten van Azië (Kahlke, 1999). In nagenoeg elke laat-pleistocene vindplaats worden resten van de grottenleeuw gevonden. Er is lange tijd een discussie geweest, wat vele hier niet nader genoemde publicaties tot gevolg heeft gehad, of de grottenleeuw een tijger of een leeuw was. De vorm van de hersenen leek meer op die van een

tijger dan van een recente leeuw (Groiss, 1996), maar ook de onderkaak heeft een vorm die meer met een recente tijger, dan een recente leeuw overeen komt. Uiteindelijk maken Burger *et al.*, 2004) met DNA onderzoek een eind aan de discussie en tonen aan dat de grottenleeuw een leeuw is.

Het holotype, een schedel uit de Zoolithenhöhle (Burggailenreuth, Beieren, Duitsland), is zoek en is nog niet teruggevonden. Een melding van Diedrich (Diedrich, 2008) dat het zich onder nr. MB.Ma.50948 in het Museum voor Natuurkunde van de Humboldt Universiteit in Berlijn bevindt, wordt door andere onderzoekers tegengesproken (Kempe & Döppes, 2009).

De grottenleeuw sterft uit in laatste koude periode van het Weichselien, circa 23.000 jaar geleden. Vermoedelijk is hij in onze regio, Nederland en de zuidelijke bocht van de Noordzee, al tussen 30.000 en 35.000 jaar geleden verdwenen. Dit zal verderop in het artikel uitvoeriger besproken worden.

Soort: *Panthera atrox* (Leidy, 1853) (Amerikaanse leeuw)

Het verspreidingsgebied was Noord- en Zuid-Amerika. Hij is vermoedelijk ontstaan uit leeuwen die in dezelfde periode als *Mammuthus meridionalis* de Beringstraat overstaken. Het voornaamste verschil met de grottenleeuw was het grotere formaat, de slankere ledematen en in vergelijking tot de lichaamsgrootte van de grottenleeuw grotere hersenen hadden. De Amerikaanse leeuw stierf ongeveer 10.000 jaar geleden uit.

Soort: *Panthera leo* (Linnaeus, 1758) (Recente leeuw)

Komt voor in Afrika, voornamelijk zuidelijk van de Sahara en een klein deel van India. Zijn verspreidingsgebied was waarschijnlijk veel groter (er zijn resten in de Sahara gevonden) en besloeg waarschijnlijk geheel Afrika, Zuidwest-Azië, India, Pakistan en een klein gedeelte van Zuidoost Europa. Van de recente leeuw zijn veel ondersoorten bekend, waarvan een aantal is uitgestorven.

Sotnikova en Nikolskiy (2006) zijn van mening dat er in het Laat-Pleistoceen drie soorten leeuwen zijn, *Panthera leo* (Recente leeuw), *Panthera spelaea* (grottenleeuw) en *Panthera atrox* (Amerikaanse leeuw). DNA-onderzoek (Barnett *et al.*, 2009) heeft aangetoond dat de door Sotnikova en Nikolskiy genoemde soorten van elkaar te onderscheiden zijn. De door Baryshnikov en Boeskorov (2001) in Cranium beschreven leeuw uit Beringia en Oost-Azië, *Panthera vereshagini*, is in dit DNA onderzoek genetisch niet teruggevonden. De discussie of deze drie leeuwen verschillende soorten of ondersoorten zijn, loopt nog.

WAT IS BEKEND?

In de loop van de tijd, en zeker nadat Linnaeus zijn systeem van zoölogische nomenclatuur en Darwin zijn evolutie theorie hadden gepubliceerd, is er veel onderzoek gedaan aan recente leeuwen. Het gevolg is dat er veel ondersoorten zijn benoemd, waarvan onderstaande, niet complete lijst, het resultaat is:

- *Panthera leo melanochaita* (Smit, 1842), Kaapse leeuw. Leefgebied uiterst zuidelijk deel van Zuid-Afrika. Deze leeuw is gebruikt voor het Nederlandse wapen. In het wild uitgestorven in 1865. Het laatste exemplaar in gevangenschap is in 1884 in de dierentuin van Amsterdam "Natura Artis Magistra" gestorven.
- *Panthera leo bleyenberghi* (Lönnberg, 1914), Angolese of Katangese leeuw. Leefgebied Zuid- en West-Afrika.
- *Panthera leo massaicus* (Neumann, 19000, Masai leeuw. Leefgebied Oost-Afrika.
- *Panthera leo roosevelti* (Heller, 1913), Abesseinse leeuw. Leefgebied Ethiopië en Oost-Afrika. Hij wordt

AUTEUR
CHARLIE
SCHOUWENBURG

beschouwd als een ondersoort van de Masai leeuw.

- *Panthera leo krugeri* (Roberts, 1929), Transvaal leeuw. Leefgebied Zuid- en Zuidoost-Afrika.
- *Panthera leo nubica* (De Blainville, 1843), Oost-Afrikaanse leeuw, ook wel Masai leeuw genoemd. Leefgebied Kenya, Oost-Afrika.
- *Panthera leo somaliensis* (Meyer, 1826), Somalische leeuw. Leefgebied Somalië en Oost-Afrika.
- *Panthera leo vernyi* Roberts, 1945, Kalahari leeuw. Leefgebied Zuid-Afrika.
- *Panthera leo leo* (Linnaeus, 1758), Berberleeuw. Leefgebied was het noorden van Marokko en Algerije. In het wild uitgestorven in 1922. In dierentuinen zijn er nog enkele zuivere exemplaren aanwezig, maar de meeste dieren zijn al gemengd met andere (onder)soorten. Van de Berberleeuw is apart DNA-onderzoek gedaan waarbij een voor deze ondersoort specifiek stuk DNA is gevonden (Burger & Hemmer, 2006).
- *Panthera leo senegalensis* (Meyer, 1826), Senegalese leeuw. Leefgebied West-Afrika.
- *Panthera leo azandica* Allen, 1924 (Noordoost Congolese leeuw). Leefgebied Congo, West-Afrika.
- *Panthera leo hollisteri* (Allen, 1924), Congolese leeuw. Leefgebied West-Afrika.
- *Panthera leo europaea* of met het synoniem *Panthera leo tartarica* (Europese leeuw). Leefgebied Zuid- en Oost-Europa. Resten zijn gevonden in Hongarije, Oekraïne en mogelijk ook Noord-Spanje. De jongste vondst komt uit een Bronstijd nederzetting in Hongarije.

- *Panthera leo persica* (Meyer, 1826), Aziatische of Indische leeuw. Het synoniem *Panthera leo goojratensis* (Smee, 1833) wordt nog regelmatig gebruikt. Oorspronkelijk leefgebied heel Azië, maar nu beperkt tot het Gir Reservaat in India. Deze leeuwen zijn herkenbaar aan een uitstekende rand vel in de lengte langs de onderkant van de buik. Dit verschijnsel komt niet voor bij de Afrikaanse leeuw. Over het algemeen is deze huidflap bij de mannetjes bedekt met langere haren. De eerste beschrijving van de Aziatische leeuw was van dieren uit de omgeving van Iran (West-Azië), daardoor kan het zijn dat de dieren uit het Gir Reservaat, als geïsoleerde populatie, een iets ander uiterlijk hebben.

Aan het begin van de 20^e eeuw bestond deze lijst uit 24 namen, vaak was het onderscheid tussen de ondersoorten onduidelijk en speelde mogelijk de individuele variatie en leeftijd een rol bij de benoeming van de ondersoorten.

Daarom is enkele jaren geleden op basis van biologische kenmerken het aantal soorten terug gebracht tot vijf: Angolese-, Senegalese-, Massai-, Transvaal- en Berberleeuw. Voor Azië was dat de Indische- of Aziatische leeuw. Een belangrijke reden voor dit opgestarte onderzoek is natuurbehoud, ook dierentuinen willen vaker genetisch zuivere dieren houden om de (onder)soort te kunnen redden. In het wild worden in verschillende delen van Afrika en India de daar voorkomende populaties ernstig bedreigd.

Intussen wordt er veel onderzoek gedaan naar het DNA van de leeuwen. Hieronder een overzicht van enkele van de meest recente onderzoeken. Door de chaos aan benoemde ondersoorten wordt bij deze onderzoeken de plaats van herkomst als basis gebruikt.

Dubach (*et al.*, 2005) verzamelde voor hun onderzoek bloed- of huidmonsters van 26 leeuwen uit 11 locaties in Afrika (beneden de Sahara) en onderzochten het mitochondri-



Europese leeuw (*P. leo europaea*) met buikbehaarung die kenmerkend is voor de Aziatische leeuw (*P. leo persica*).
European lion (*P. leo europaea*) with stomach hair characteristic for the Asiatic lion (*P. leo persica*).



Reconstructie van een grottenleeuw (*P. spelaea*) in Natuurmuseum Brabant. Dit dier is te zwaar behaard, heeft teveel manen en mist de kenmerkende kwast aan de staart.

Reconstruction of a cave lion (*P. spelaea*) in Natuurmuseum Brabant, Netherlands. This animal is too hairy, has too many manes and is missing the characteristic tassel on the tail.

aal DNA. Het resultaat zijn zes te onderscheiden genetische groepen (haplotypes), die samen twee hoofdgroepen vormen. Een oostelijke groep, waarvan de dieren uit Uganda en West-Kenia een basisgroep vormen, aangevuld met de dieren uit het gebied van het zuidelijk deel van het Tsavo Nationaal Park tot Transvaal en Natal. De westelijke groep bestaat uit dieren uit Namibië en Botswana. De genetische verschillen zijn echter zo klein dat ze allen tot dezelfde ondersoort gerekend moeten worden.

Barnett (*et al.*, 2006) verzamelde voor hun onderzoek bot, huid en weefsel van 32 recente en 6 laat-pleistocene leeuwen, afkomstig van het gehele verspreidingsgebied van deze dieren en onderzocht het mitochondriaal DNA. Het resultaat bij de recente leeuwen: 11 te onderscheiden genetische groepen, die samen drie hoofdgroepen vormen. De eerste bestaande uit de leeuwen uit Noord-Afrika en Azië, de tweede uit de dieren uit Zuidelijk Afrika en de laatste uit Midden-Afrika. Hier worden de dieren zuidelijk van de Sahara aangewezen als basisgroep, met als oorsprong vermoedelijk Zuidoost-Afrika. Verder werd er een mogelijke bottleneck in de evolutie herkend. De pleistocene leeuwen staan in dit onderzoek op grote "afstand" in de lijn van de recente Afrikaanse leeuwen uit Zuidoost-Afrika.

Antunes (*et al.*, 2008) verzamelde voor hun onderzoek data van 357 leeuwen. Een gedeelte daarvan is uit een databank verkregen. In tegenstelling tot de vorige artikelen richtte dit onderzoek zich meer op de genenuitwisseling tussen de verschillende groepen, om daardoor meer inzicht in de evolutie te krijgen. Voor het onderzoek werd gebruik gemaakt van mitochondriaal DNA (overgebracht door de vrouwelijke die-

ren), kern DNA van het Y-chromosoom (overgebracht door de mannelijke dieren) en het DNA van FIV (kattenaids). Het FIV kent ook genetisch te onderscheiden groepen en werd hier gebruikt om de uitwisseling tussen de groepen vast te stellen. Zij komen tot de conclusie dat er diverse genetisch min of meer geïsoleerde populaties zijn, met een zeer beperkte onderlinge uitwisseling en dat de Afrikaanse leeuwen tot één ondersoort behoren. Wel stammen ze waarschijnlijk af van verschillende pleistocene refugia in Zuid- en Oost-Afrika (circa 324.000 – 169.000 jaar geleden), waarna ze ongeveer 100.000 jaar geleden uitbreidden naar Midden- en Noord-Afrika en Azië. Gedurende de Pleistoceen-Holoceen overgang was er een nieuwe expansie vanuit zuidelijke refugia naar Oost-Afrika. De leeuwen van het Serengeti ecosysteem bestaan uit drie genetisch verschillende groepen, die zich pas recent vermengen.

Mazák (2010) deed craniometrisch onderzoek aan 255 schedels van wilde leeuwen en constateerde dat ze een grote overeenkomst vertonen, met minimale verschillen tussen populaties in Oost- en Zuid-Afrika. De schedels van leeuwen uit Afrika beneden de Sahara, Noord-Afrika en Azië. Wijken hier van af, maar vertonen ook onderling veel overeenkomsten. Verder merkt hij op dat doordat de vrouwtjes meestal binnen de groep blijven waar ze geboren zijn, de schedels van deze exemplaren vrijwel identiek zijn.

Bertola (*et al.*, 2011) deden onderzoek aan het mitochondriaal DNA van 126 dierentuinleeuwen en leeuwen levend in het wild, die waren verspreid over het gehele leefgebied. Er zijn van 53 dieren uit 15 landen haar-, mest-, bloed- en vezelmonsters verzameld, aangevuld met 73 gegevens uit de genenbank.



Reconstructie van een grottenleeuw (*P. spelaea*) in Mammuthum, Duitsland. Dit dier is te zwaar behaard en te licht van kleur, de poten zijn te kort, oren staan laag, staart is te lang en de kwast ontbreekt.

Reconstruction of a cave lion (*P. spelaea*) in Mammuthum, Germany. This animal is too hairy and too light of colour, the legs are too short, ears too low, tail too long and its tassel is missing.



Grottenleeuw (*P. spelaea*) naar de vondst van leeuwenresten in de Tatra, Slowakije. Ook dit dier heeft een te dichte vacht en mist de kenmerkende kwast aan de staart.

Cave lion (*P. spelaea*) drawn after the findings of lion bones in the Tatra, Slovakia. This animal also has too heavy fur and is missing the characteristic tassel on the tail.

Zij concludeert dat er een duidelijk verschil is tussen West en Centraal-Afrikaanse leeuwen (inclusief India) aan de ene kant en Zuid en Oost-Afrikaanse leeuwen aan de andere kant. Dit zou te verklaren zijn door de klimatologische geschiedenis van Afrika en natuurlijke barrières in hun leefgebied. De enorme droogte gedurende de overgang van Pleistoceen naar Holoceen kan geleid hebben tot regionaal uitsterven, gevolgd door herkolonisatie door een restpopulatie vanuit het Midden-Oosten. Dit zou verklaren waarom er een geringe genetische diversiteit bij de West- en Centraal Afrikaanse leeuwen is, in tegenstelling tot de Zuid en Oost-Afrikaanse leeuwen met een grotere genetische diversiteit.

Volgens deze onderzoeken zijn in de opsomming van benoemde leeuwenondersoorten de nummers 1 t/m 8 sterk aan elkaar verwant en mogelijk zelfs één ondersoort en vormen de nummers 9 t/m 14 de andere ondersoort. Bij de laatste groep is in het DNA-onderzoek van Bertola *et al.* (2011) zelfs een vestigingspatroon naar West-Afrika te zien.

GROTTENLEEUWEN VERSUS RECENTE LEEUWEN

Als eerste is er onderzoek gedaan naar de onderlinge verhouding van de grote beenderen, humerus, radius, ulna, femur en tibia, binnen het skelet van de recente leeuwen (Schouwenburg, 2011). Deze verhoudingen blijken, op een enkele uitzondering na, erg constant te zijn. Deze uitzonderingen worden in artikel deel 2 behandeld. Omdat de ratio's zo constant zijn was het mogelijk om met behulp van een recent skelet (collectie nr. 2490) uit de collectie van Naturalis Biodiversity Center te Leiden aan de hand van de lengte van een enkel bot de schouderhoogte van een skelet te berekenen. Daarna zijn de weinige gegevens die bekend zijn van min of meer complete pleistocene leeuwen skeletten vergeleken met die van recente

leeuwen. Deze blijken zeer goed overeen te komen, zelfs met dezelfde afwijkingen aan de humerus en de ulna/radius. Het is dus mogelijk om aan de hand van de lengte van een enkel (groot) bot van een pleistocene leeuw de schouderhoogte te berekenen.

Daarna is er aan de hand van pathologieën onderzocht of de leefwijze vergelijkbaar is. De afwijkingen aan de botten van grottenleeuwen passen bij de verwondingen die recente leeuwen (*Panthera leo*) kunnen oplopen met hun jachtmethoden (Schouwenburg, 2012).

Naar voedingspatronen van grottenleeuwen wordt momenteel onderzoek gedaan. Het is mogelijk om met behulp van de stabiele isotopen ^{13}C en ^{15}N enig inzicht te krijgen in de voedingsgewoonte van de dieren. Tot nu toe is er een melding (Kuitens, 2007) waarbij de isotoop waarden van een wolf (*Canis lupus*) aantoonde dat deze zich niet gespecialiseerd had op een enkele soort prooidier. Een isotopen onderzoek aan een tibia van een grottenleeuw (*Panthera spelaea*) uit de collectie Schouwenburg (collectie nr. 1898) geeft een vergelijkbaar resultaat, wat inhoudt dat dit dier ook diverse prooidieren heeft bejaagd.

Slechts een enkele keer is er bewijs gevonden van dieren die door leeuwen gedood zijn. Een mooi voorbeeld hiervan is 'Blue Babe', een bizon stier (*Bison priscus*) die door meerdere Amerikaanse leeuwen (*Panthera atrox*) is aangevallen. Op zijn huid zijn diverse krassen van nagels en indrukken van hoektanden te zien (Guthrie, 1990), wat inhoudt dat er meerdere leeuwen bij de jacht betrokken waren. Ook is er bewijs dat grottenleeuwen (*Panthera spelaea*) gelijk met wolven (*Canis lupus*), rendieren (*Rangifer tarandus*), paarden (*Equus ferus*), grote runderen zoals steppenbizonen (*Bison priscus*) of oerossen (*Bos primigenius*) en andere hoefdieren geleefd hebben. In Bottrop-Welheim (Noordrijn-Westfalen, Duitsland) is onder leiding van Prof. Dr. W. von Koenigswald een stuk van

een overstromingsgebied van de rivier de Emscher, waarin van deze dieren voetsporen zijn aangetroffen (Koenigswald, 1995), blootgelegd. Deze dieren hebben daar gelopen in de periode tussen twee overstromingen. Er is op de sedimenten een aantal luminescentie-dateringen uitgevoerd die liggen tussen 42.000 en 35.000 jaar voor heden.

Tot nu zijn op de meeste vindplaatsen in Nederland waar pleistocene zoogdierresten zijn gevonden ook overblijfselen van grottenleeuwen (*Panthera spelaea*) gevonden. We mogen dus aannemen dat het dier in bepaalde perioden algemeen voorkwam. In het leefgebied van de recente leeuwen (*Panthera leo*) komt over het algemeen één roofdier voor op de honderd prooidieren. In het Laat-Pleistoceen was dit vermoedelijk hetzelfde. We zien dit terug in sommige collecties, waar op één plaats verzameld is en alles is meegenomen (Brewer & Schouwenburg, 2009).

KLIMAAT

Van de leefwijze van recente leeuwen is veel bekend. Ze leven voornamelijk in gematigde en warme gebieden in Afrika en Azië, maar konden zich ook in koude gebieden handhaven. Een voorbeeld is de Berberleeuw (*Panthera leo leo*) in het Atlasgebergte waar de temperaturen in de winter overdag kunnen dalen tot rond het vriespunt. Deze laatste dieren hebben een dikkere vacht dan dieren uit warmere gebieden, maar zeker niet zo dik als van de sneeuwpanter (*Uncia uncia*).

Leeuwen zijn, net als de prooidieren, sterk afhankelijk van het voedselaanbod. Door de geringe groeisnelheid van de welpen is het niet mogelijk om migraties van prooidieren, zoals bijvoorbeeld rendieren, te volgen. De zomerseizoenen zijn in koude tijden vaak kort met als gevolg dat ook het groeiseizoen van planten erg kort is. In de winter zal dan snel een voedsel schaarste voor de prooidieren ontstaan, waarop zij verder zuidwaarts gaan trekken om aan voedsel te komen. Bij de leeuwen is een aanpassing waarbij geboorten alleen in het voorjaar plaatsvinden goed voor te stellen, maar dan nog zijn de welpen aan het eind van het seizoen niet in staat om grote afstanden af te leggen om de kudde te volgen. De mannetjes zwerven rond tot ze een groep vrouwelijke dieren hebben veroverd op een concurrent. De vrouwtjes zijn allemaal familie van elkaar, maar in tegenstelling tot wolven en hyena's zorgen zij over het algemeen alleen voor hun eigen jongen. De jongen worden blind geboren in een soort nest, tussen hoog gras of struiken, en kunnen pas na een maand voldoende lopen. Pas dan neemt de moeder de jongen mee in de groep; voor die tijd is er een vergroot risico dat andere groepsleden de jongen doden. Bij wolven en hyena's krijgt alleen het alfavrouwtje jongen, welke door de hele groep worden verzorgd en indien nodig meege-sleept worden naar een andere plaats of achter een trekkende kudde prooidieren aan.

Leeuwen raken, net als veel andere katachtigen, snel oververhit. Vrijwel zeker hadden de grottenleeuwen wel een iets dikkere vacht dan de recente Afrikaanse leeuw, waardoor oververhitting nog sneller dan bij de recente leeuwen problemen kon geven. Daarom hadden de mannetjes zeer waarschijnlijk geen lange manen (Nagel *et al.*, 2003; Van den Hoek Ostende & Nagel, 2004). De sneeuwpanter heeft wel een dichte vacht, maar dit dier jaagt vanuit schuilplaatsen en maakt maar een heel korte sprint, terwijl leeuwen op de vlakte jagen en daardoor veel meer moeten rennen. De vacht zal dus nooit zo dik zijn als van de sneeuwpanter, maar meer in de buurt komen van de Berberleeuw.

De grottenleeuwen hebben dus vrijwel zeker in gebieden waar het hele jaar door voldoende voedsel voor de hele groep is en in de winter niet te koud was geleefd. De koudste omgeving waar ze geleefd hebben zal het zuidelijkste gebied zijn waar rendieren overwinterden.

Over het uiterlijk van deze dieren kan ook nog iets gezegd worden. Er zijn diverse grottekeningen bekend van grotten-

leeuwen. De mooiste zijn te vinden in de grot "Grotte Chauvet Pont d'Arc" bij het plaatsje Vallon-Pont d'Arc in de Ardèche in Frankrijk. In de Zaal "du Fond" is een aantal duidelijke afbeeldingen. De gebruikte kleur, okergeel, komt min of meer overeen met die van de recente leeuwen. Ook de vormen zijn zeer goed als leeuwen herkenbaar, inclusief de kenmerkende kwast aan de staart. Opvallend is dat bij geen van de dieren nekbehaaring is ingetekend, terwijl bij één van de dieren wel de contouren van het scrotum is getekend (Clottes & Packer, 2001).

Van grottenleeuwen zijn enkele dateringen bekend: 42.230 ± 570/-530 uit de Eurogeul (Glimmerveen *et al.*, 2004), 27.400 ± 110 uit de Grote Wielen en 39.970 ± 320 BP uit de Eurogeul (Mol *et al.*, 2008), 45.230 ± 570/-530 BP uit de Eurogeul (Mol *et al.*, 2008) en 37.110 ± 1070 uit de Noordzee (nieuwe datering, Collectie Schouwenburg, een tibia, coll. Nr. 1898), passen allen min of meer in de warmere interstadialen. De datering van 37.110 BP is uitgevoerd op het collageen en dus vrijwel zeker niet beïnvloed door chemische of bacteriële inwerking op het bot, waarbij recente koolstof (uit CO₂ of andere verbindingen) in het bot opgenomen kan zijn. Een ander bekend gegeven is dat indien er op een bot twee of meer dateringen worden uitgevoerd, de uitslag zelden gelijk is. Er speelt daar een tot nu toe nog onbekende factor een rol. Daarom wordt er nu een poging gedaan om van zuurstof uit fosfaat van het bot (grotendeels opgebouwd uit calciumfosfaat) de ¹⁶O/¹⁸O verhouding te bepalen. Een hoger ¹⁸O gehalte duidt op een warmere periode. Hiermee kan de datering bevestigd of afgerond worden naar een koude of warme tussenperiode (Bocherens *et al.*, 2011). Een aanwijzing dat er tijdens de koudste fase van de laatste ijstijd in onze omgeving vrijwel geen leven meer was wordt ondersteund door de opmerking van Bas van Geel, op de WPZ bijeenkomst van 27 juni 2009 in Empel, dat er in de periode tussen ca. 27.000 en ca. 12.500 BP (Before Present) geen organische afzettingen gevonden zijn en dat tijdens die periode een poolwoestijn aanwezig was, die onleefbaar was voor zoogdieren.

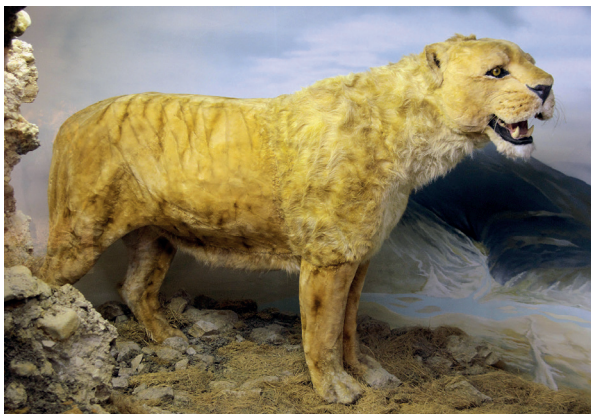
KLIMATOLOGISCHE OMSTANDIGHEDEN LAAT-PLEISTOCEEN

Er zijn veel onderzoeken gedaan naar het klimaat in het Laat-Pleistoceen, welke nog te weinig met elkaar worden vergeleken.

Op Groenland zijn er bij boringen in het landijs onder andere de verhouding tussen de zuurstof isotopen δO¹⁸ en δO¹⁶ bepaald. Tijdens koude perioden bevat het oceaanwater relatief meer water met het zware zuurstofisotoop δO¹⁸ dan tijdens warme perioden (Shackleton, 1978). Daarnaast zijn in de bodem van de oceaan ook boringen gedaan waarbij ook naar δO¹⁸ en δO¹⁶ verhoudingen zijn gekeken.

Aan de hand van deze onderzoeken is een min of meer regelmatig terugkerend patroon, van ongeveer 1470 jaar (Dansgaard-Oeschger events), van warmere tijden in het Laat-Pleistoceen gevonden (Schulz, 2002). Er worden regelmatig algemene grafieken over deze temperatuurwisselingen gepubliceerd. Nadeel: bij vrijwel al deze grafieken is de zogenaamde ruis afgevlakt tot overzichtelijke plaatjes. In de ruis vallen ook de hele kort durende perioden van afkoeling en opwarming. In de warmere tijden was er in Nederland en de Noordzee veel leven mogelijk, maar deze warme tijden worden steeds afgewisseld met een koude tijd. Deze algemene grafieken geven dus de kleine temperatuurschommelingen slecht weer.

Naast de geaccepteerde veranderingen door de invloed van de mens, is er meer aandacht voor de invloed van de zonne-activiteit. In perioden met actieve zon is er meer zonnewind; deze zonnewind houdt straling uit de ruimte tegen waardoor de temperatuur op aarde toeneemt. Bij minder zonneactiviteit



Reconstructie van een grottenleeuw (*P. spelaea*) in Südostbayerisches Naturkunde- und Mammut-Museum Siegsdorf, Duitsland. Deze reconstructie komt, ondanks de lichte vacht en mogelijke buikbehaarung, het best overeen met het beeld dat in dit artikel wordt omschreven.
 Reconstruction of a cave lion (*P. spelaea*) in Southeast Bavarian Natural History and Mammoth Museum in Siegsdorf, Germany. This reconstruction corresponds best to the animal described in this article, despite its light-coloured fur and possible stomach hair.

vindt er dus ook een afkoeling plaats. Deze temperatuurschommeling heeft invloed op de samenstelling van de flora, welke weer invloed heeft op de bestaande fauna. Kortom, ook in verhouding korte koude perioden hebben grote gevolgen gehad.

Voor het Weichselien was een warme periode, het Eemien. Deze periode werd tussen 75.000 en 60.000 jaar geleden afgesloten met een paar zeer koude en droge tijden. Voor enkele relictten uit het Midden-Pleistoceen, zoals de bosolifant (*Elephas antiquus*) en de bosneushoorn (*Dicerorhinus kirchbergensis*) waren deze tijden de genadeklap. Daarna wisselen minder invloedrijke warme en koude perioden elkaar af. Ze hebben wel degelijk invloed op de flora en fauna, maar zijn niet funest geweest. Wel moet er rekening mee worden gehouden dat er constant uit onze omgeving dieren verdwijnen en terugkomen uit zogenaamde refugia. In deze plekken, groot of klein, hebben resten van de diverse diersoorten overleefd en nemen, zodra de omstandigheden het toelaten, de opnieuw vrijgekomen gebieden weer in gebruik. Noord-West Europa zal maar af en toe zo bevolkt zijn geweest als vaak wordt aangenomen, warmte en koude minnende dieren zullen elkaar afwisselen en soms in overgangperiodes, samengeleefd hebben. De terugkeer was steeds afhankelijk van de afstand van de refugia.

In de koudere perioden van het Laat-Pleistoceen, zodra de temperaturen zodanig zijn dat er wel voldoende neerslag is, maar dat er ieder jaar minder ijs smelt, dan in de winter gevormd wordt, wordt in het Noorden weer landijs gevormd, met als gevolg dat de Noordzee meerdere malen, voor lange tijd, droog is gevallen. Tussen 35.000 en 23.000 B.P. worden de gemiddelde jaar temperaturen in de koude perioden zo laag dat er in Nederland en de Noordzee nog weinig leven overblijft. Er ontstaat dan een nieuwe situatie.

De Noordzee en het westen van Nederland lag als een diepe vallei tussen de omringende gebieden in. In het begin was er in het noorden nog verbinding met de rest van de Noordzee, maar die werd later afgesloten door het landijs, in het zuiden was het Nauw van Calais niet breed en bood alleen ruimte voor een kleine stroom. Vochtige lucht, in de vorm van wolken, uit de oceaan moest voor de Brits-Franse kust eerst stijgen. Dit kon alleen als de wolken minder zwaar werden en verloren veel vocht in de vorm van regen. Het is voorstelbaar dat uit het Noorden koudere, zwaardere lucht vanaf de gletsjers, de diepe put in stroomden, waardoor de warmere lucht vanuit de oceaan er overheen dreef. In die situatie zal het overheersende weerbeeld droog met een ijskoude wind uit het noorden geweest zijn. Deze periode duurt tot ongeveer 12.500 jaar geleden.

Verminderen en vergroten van de grote gletsjers in het noorden zijn in Denemarken aangetoond. Denemarken was alleen in het Weichselien volledig met ijs bedekt, in de periode er tussen lag het landijs alleen in het noordelijk deel van het land (Aaris-Sørensen, 2001).

ANDERE METHODEN

Pollenonderzoek is er volop gedaan, daar is uit gebleken dat er nergens in sedimenten uit het Boven-Pleniglaciaal pollen zijn aangetroffen. Uit andere perioden zijn van enkele opgravingen, zoals bij de mammoet van Borne (Akkerman, 1996), wel pollen verzameld.

Muizen (Rodentia) kennen een snelle evolutie omdat ze kort leven. Deze evolutie is echter niet snel genoeg om te kunnen gebruiken voor deze in verhouding korte periode (e-mail correspondentie F. Dieleman)

Omdat Nederland en de bodem van de Noordzee zijn opgebouwd uit klei en zand die eenvoudig (door bijvoorbeeld rivieren) verplaatsbaar zijn, is het moeilijk geologische veranderingen aan te tonen. Er zijn een paar grotere rivieren getraceerd en zeker is dat er in het westen en in de Noordzee een grote delta lag. De rivieren hebben steeds het aanwezige sediment verplaatst, waardoor zwaardere materialen, zoals zoogdierresten, uit verschillende perioden op een en dezelfde laag terecht kunnen zijn gekomen. Snelstromende rivieren laten sporen door botsingen met meegevoerde materialen op de fossiele resten achter, maar langzaam stromende rivieren laten weinig of geen schade zien op het botmateriaal. Bovendien hebben nieuwere rivieren oude rivierlopen doorkruist en/of gedeeltelijk gevolgd. Het gevolg is dat er in Nederland en de Noordzee niet of weinig een duidelijke stratigrafie is aan te tonen.

IS ER MET ONDERZOEK NOG IETS TE BEWIJZEN?

Telkens, zodra de omstandigheden weer gunstig waren, konden er leeuwen weer naar onze omgeving trekken. Dit was afhankelijk van de restpopulaties en de afstand tussen onze omgeving en die van de refugia. Hopelijk kan DNA-onderzoek in de toekomst ons meer duidelijkheid geven over deze bewegingen.

Uit de laatste DNA-onderzoeken aan recente leeuwen blijkt dat er geïsoleerde populaties zijn, vaak wordt dit veroorzaakt door natuurlijke barrières, die soms maar een beperkte doorgang voor nieuwe dieren toestaat. Kunnen we dit soort populaties ook in botten herkennen?

Dat de grottenleeuw, de Afrikaans-Aziatische leeuw en de Amerikaanse leeuw op een bepaald moment een eigen ontwikkeling hebben doorgemaakt is onder andere te zien aan het proximale deel van het vierde middenvoetsbeen. De verhouding lengte/breedte van het proximale articulatievlak van de Afrikaans-Aziatische leeuw is 1,4 (lengte gedeeld door de breedte), van de grottenleeuw is 1,6 en van de Amerikaanse leeuw is 1,5. Ook in de onderkaak is een verschil te zien tussen recente en pleistocene leeuwen. De symphysis, de verbinding tussen de beide helften van de onderkaak, is bij de grottenleeuwen beduidend groter dan bij de recente leeuwen. De onderkaak van de grottenleeuw lijkt op die plaats meer op die van een tijger. Als gevolg hiervan zal de kin iets verder naar onder uitsteken. Het is wel duidelijk dat de Afrikaans-Aziatische, Amerikaanse en grottenleeuw ieder een eigen lijn zijn gaan volgen (nader onderzoek moet nog uitwijzen wanneer dit precies heeft plaatsgevonden) en daardoor zeer waarschijnlijk niet meer onderling over kruisbaar zouden zijn.

Bij onderzoek aan runderen (Prummel, 1983) is aangetoond dat breedtematen van beenderen individueel veranderlijk zijn. Geldt dit ook voor leeuwen en zijn er mogelijke oorzaken aan



Links

Proximaal articulatievlak van een metatarsus 4 (sin.) van een recente leeuw (*P. leo*). Collectienr. 1752, Natuurhistorisch Museum Rotterdam.

Proximal articulation of a metatarsus 4 (sin.) of a recent lion (*P. leo*). Collection nr. 1752, Natuurhistorisch Museum Rotterdam, Netherlands.

Rechts

Proximaal articulatievlak van een metatarsus 4 (dex.) van een grottenleeuw (*P. spelaea*). Collectienr. 1872, Schouwenburg.

Proximal articulation of a metatarsus 4 (dex.) of a cave lion (*P. spelaea*). Collection nr. 1872, Schouwenburg.

te wijzen? Duiden dunne beenderen aan dat er te weinig voedsel is, zoals Jagt (2005) bij haar onderzoek aan de rendieren van Woerden stelt?

Craniometrisch onderzoek (Marciszak *et al.*, 2013) aan een beperkt aantal schedels van *Panthera fossilis*, alle tussenliggende vormen en *Panthera spelaea* heeft aangetoond dat de grootte van de schedels langzaam afnam en dus geleidelijk overging van *P. fossilis* in *P. spelaea*.

Er lopen nog vele onderzoeken, waar bij geprobeerd wordt de evolutielijn terug te vinden. Zolang deze onderzoeken aan de gang zijn en er geen duidelijkheid is over de onderlinge verhoudingen wordt in deze onderzoeken de Latijnse naam *Panthera spelaea* in plaats van *Panthera leo spelaea* gebruikt.

CONCLUSIE

Er zijn veel onderzoeken aan leeuwen gedaan. Van recente leeuwen (*Panthera leo*) is er intussen veel bekend, maar kunnen wij deze onderzoeksgegevens zonder meer overnemen voor de grottenleeuwen (*Panthera spelaea*)?

Er is intussen aangetoond dat de ratio's van de grote beenderen in skeletten vrijwel hetzelfde zijn en dat de leefwijzen zeer waarschijnlijk met elkaar overeenkomen. Het uiterlijk komt sterk overeen met die van de recente Afrikaanse leeuw (op de grottentekeningen is nergens de, voor Aziatische leeuwen kenmerkende, huidlap te zien). De schouderhoogte komt grotendeels overeen met recente leeuwen, slechts een beperkt aantal dieren steekt daar bovenuit. De kin steekt een fractie verder naar onder uit.

Letsels, die zichtbaar zijn op de botten van de grottenleeuwen, zijn vergelijkbaar met de verwondingen die recente leeuwen oplopen tijdens de jacht. Dit geldt ook voor de bejaagde prooien en jachtterrein (open vlakten met voornamelijk grassen en lichte bebossing).

Aannemelijk is dus dat, zeker de vrouwelijke dieren, er uiterlijk weinig anders uitgezien zullen hebben dan recente leeuwen. Misschien de vacht iets voller, de onderkin iets hoger en mogelijk iets meer vlekken, een primitieve kenmerk, zoals we ze kennen van jonge dieren.

Vragen die er voor een vervolgonderzoek gesteld kunnen worden zijn:

- Is het mogelijk om eventuele ondersoorten of aanpas-

sing aan voedingsgewoonten aan te tonen?

- Was de grottenleeuw werkelijk veel groter dan de recente leeuwen? Bovenstaand onderzoek is gedaan aan de hand van een beperkt aantal skeletten.
- Is het mogelijk om op eenvoudige wijze de zeldzame midden-pleistocene leeuw, *Panthera fossilis*, te onderscheiden van de laat-pleistocene grottenleeuw, *Panthera spelaea*? Of neemt de lengte van de beenderen net als bij de schedel geleidelijk af?
- Was de pleistocene Amerikaanse leeuw groter en heeft hij slankere ledematen dan de grottenleeuw?
- Kan er aan de hand van fragmenten bepaald worden hoe groot een bot oorspronkelijk was?
- Is de ratio in het skelet van de van andere katachtigen gelijk aan de leeuwen, of is er aan de hand van de verhouding de leefwijze af te lezen en hoe is de ratio in het skelet van andere roofdieren?
- Is seksueel dimorfisme in de fossiele resten aan te tonen?
- Speelt de regel van Bergmann een rol, of was er geen aanpassing nodig, zoals voorgaand al gesuggereerd is?
- Is het mogelijk om aan te tonen dat leeuwen al of niet "zwaar" werk hebben verricht waardoor de beenderen zwaarder en dikker zijn geworden?
- Van recente leeuwen in dierentuinen zijn een aantal afwijkingen in de ratio's bekend. Zijn deze ook bij fossielen aangetroffen, of zijn ze toe te schrijven aan de beschermde omgeving in de dierentuinen en kunnen ze in het wild hier niet mee overleven.
- Is de verhouding lichaamslengte/schouderhoogte gelijk aan die van de recente leeuwen. Bekende grottekeningen lijken te wijzen op een andere verhouding, maar dit kan ook een "artist impression" zijn.
- Zijn de poten (het onderste gedeelte) in verhouding breder dan van de recente leeuwen, zoals vaak wordt aangenomen.

DANKWOORD

Ik wil John de Vos bedanken voor het doorlezen en het begeleiden. Bas van Geel voor de correcties op zijn citaat Francien Dieleman voor haar opmerkingen over de Rodentia. Laura Bertola voor het corrigeren van het DNA gedeelte van het verhaal. Juraj Gullar voor het beschikbaar stellen van de tekeningen en de Craniumredactie voor de aanvullende opmerkingen en suggesties.

LITERATUUR

- Akkerman, H. (1996) De vondst van de maand: De opgraving van de mammoet van Borne. *Cranium*, jrg 13, no. 2, pag. 113-120.
- Antunes, A., Troyer, J.L., Roelke, M.E., Pecon-Slattey, J., Packer, C., Winterbach, C., Winterbach, H., Hemson, G., Frank, L., Stander, P., Siefert, L., Driciru, M., Funston, P. J., Alexander, K.A., Prager, K.C., Mills, G., Wildt, D., Busch, M., O'Brian, S.J., Johnson, W.E. (2008). The evolutionary Dynamics of the Lion *Panthera leo* Revealed by Host and Viral Population Genomics. *PloS Genetics Volume 4*, Issue 11: 1-10.
- Aaris-Sørensen, K. (2001) The Danish fauna throughout 20,000 years from mammoth steppe to cultural steppe – a guide to an exhibition about the changeability of nature. Zoological museum University of Copenhagen.
- Barnett, R., Yamaguchi, N., Barnes, I., Cooper, A. (2006). The origin, current diversity and future conservation of the modern lion (*Panthera leo*). *Proceedings of the Royal Society B* 273: 2119-2125.
- Barnett, R., Shapiro, B., Barnes, I., Ho, S.Y.W., Burger, J., Yamaguchi, N., Higham, T.F.G., Wheeler, T., Rosendahl, W., Sher, A.V., Sotnikova, M., Kuznetsova, T., Baryshnikov, G.F., Martin, L.D., Harrington, R., Burns, J.A., Cooper, A. (2009). Phylogeography of lions (*Panthera leo* ssp.) reveals three distinct taxa and a late Pleistocene reduction in genetic diversity. *Molecular Ecology* 18: 1668-1677.
- Baryshnikov, G., Boeskorov, G. (2001). The Pleistocene cave lion, *Panthera spelaea* (Carnivora, Felidae) from Yakutia, Russia. *Cranium*, 18 (1): 7-24.
- Bertola, L.D., van Hooft, W.F., Vrieling, K., Uit de Weerd, D.R., York, D.S., Bauer, H., Prins, H.H.T., Funston, P.J., Udo de Haes, H.A., Leirs, H., van Haeringen, W.A., Sogbohossou, R., Tumenta, P.N., de Jongh, H.H. (2011). Genetic diversity, evolutionary history and implications for conservation of the lion (*Panthera leo*) in West and Central Africa. *Journal of Biogeography* 38: 1356-1367.
- Bocherens, H., Bonjean, D., Germonpre, M., Münzel, S., Pacher, M., Wissing, C., (2011). Tracking climatic context of cave bear occupations in hibernation caves using oxygen stable isotopic ratios ($\delta^{18}O$) on bone phosphate, abstracts 17th International Cave Bear Symposium: 9-10.
- Brewer, J.G., Schouwenburg, C. (2009). Carnivora from Salland, A last Word from D.P. Boscha Erdbrink. *Cranium*, 26 (2): 13-18.
- Burger, J., Rosendahl, W., Loreille, O., Hemmer, H., Eriksson, T., Götherström, A., Hiller, J., Collins, M.J., Wess, T., Alt, K.W. (2004). Molecular phylogeny of the extinct cave lion *Panthera leo spelaea*. Elsevier, Science Direct, *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 30: 841-849.
- Burger, J., Hemmer, H. (2006). Urgent call for further breeding of the relic zoo population of the critically endangered Barbary lion (*Panthera leo leo* Linnaeus 1758). *European Journal of Wildlife Research*, 52: 54-58.
- Clottes, J., Packer, C. (2001). La Grotte Chauvet, L'Art des origins. *Éditions de Seuil*, 27: 1-225 Fig. 126, blz. 131.
- Diedrich, C.G. (2008). The holotypes of the upper Pleistocene *Crocota crocuta spelaea* (Goldfuss, 1823: Hyainidae) and *Panthera leo spelaea* (Goldfuss, 1810: Felidae) of the Zoolithen Cave hyena den (South Germany) and their palaeo-ecological interpretation. The Linnean Society of London, *Zoological Journal of the Linnean Society* 154: 822-831.
- Dubach, J., Patterson, B.D., Briggs, M.B., Venzke, K., Flamand, J., Stander, P.,
- Scheepers, L., Kays, R.W. (2005). Molecular genetic variation across the southern and eastern geographic ranges of the African lion, *Panthera leo*. *Conservation Genetics* 6: 15-24.
- Glimmerveen, J., Mol, D., Post, K., Reumer, J.W.F., van der Plicht, H., de Vos, J., van Geel, B., van Reenen, G., Pals, J.P. (2004). The North Sea project: the first palaeontological, palynological, and archaeological results. In Flemming, N.C. *Submarine prehistoric archaeology of the North Sea. CBA Research Report 141, English Heritage/Council for British Archaeology*: 43-52.
- Groiss, J.Th. (1996). Der Höhlentiger *Panthera tigris spelaea* (Goldfuss), *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 1996 Stuttgart: 399-414.
- Guthrie, R.D. (1990). Frozen fauna of the Mammoth steppe, The story of Blue babe. *The university of Chicago Press*: 1-323.
- van den Hoek Ostende, L., Nagel, D. (2004). Van de leeuw die geen manen had. *Cranium* 21 (1-2): 12-18.
- van der Jagt, I.M.M. (2005). Pleistoceen van Woerden, en archeozoologisch onderzoek naar de ouderdom van de Cervidae, in het bijzonder Rangifer tarandus. *MA-thesis archeozoölogie van het Pleistoceen*, Leiden Universiteit, 1-52.
- Kahlke, R.D. (1999). The history of the origin, evolution and dispersal of the late Pleistocene *Mammuthus-Coelodonta* faunal complex in Eurasia (Large Mammals). *Mammoth Site of Hot Springs, South Dakota*, 1-219.
- Kempe, S., Döppes, D. (2009). Cave Bear, Cave Lion and Cave Hyena skulls from the public collection at the Humboldt Museum in Berlin. *Acta Carsologica* 38/2-3: 253-264.
- von Koenigswald W. (1995). Eiszeitliche Tierfährten aus Bottrop-Welheim. *Müncher Geowissenschaftliche Abhandlungen* 27: 1-80.
- Kuitens, M. (2007). De stabiele isotopen ^{13}C en ^{15}N in gedateerd botmateriaal. *Bachelorscriptie archeologie, richting Science Based Archaeology*, Universiteit Leiden.
- Marciszak, A., Schouwenburg, C., Darga, R. (2013). Decreasing size process in the cave (Pleistocene) lion *Panthera spelaea* (Goldfuss, 1810) evolution, a review in *Quaternary International* 25 October 2013. <http://dx.doi.org/10.1016/j.quaint.2013.10.008>.
- Mazák, J.H. (2010). Geographical variation and phylogenetics of modern lions based on craniometric data. *Journal of Zoology*, 281: 194-209.
- Mol, D., de Vos, J., Bakker, R., van Geel, B., Glimmerveen, J., van der Plicht, H., Post, K. (2008). *Kleine Encyclopedie van het leven in het Pleistoceen. Mammoeten, neushoorns en andere dieren van de Noordzeebodem*. Veen Magazines, Diemen: 1-233
- Nagel, D., Hilsberg, S., Benesch, A., Scholz, J. (2003). Functional morphology and fur patterns recent and fossil *Panthera* species. *Scripta Geologica*, 126: 227-241.
- Prummel, W. (1983). Excavations at Doretsad/2./Early medieval Dorestad: an archaeozoological study/ (= Nederlandse Oudheden 11; Kromme Rijn project 2). Amersfoort: 1-273 + microfiches.
- Schouwenburg, C. (2004). Determinatiekenmerken van de lange beenderen van Katachtigen (Felidae) en Beren (Ursidae). *Cranium* 21 (1-2): 3-11.
- Schouwenburg, C. (2011). Did the Pleistocene lion, *Panthera spelaea* (GOLDFUSS, 1810), have the same body proportions as modern lions, *Panthera leo* (LINNAEUS, 1758)? A preliminary study. *Quaternaire, Hors série*, 4: 209-214.
- Schouwenburg, C. (2012). Afwijkingen aan de botten van grottenleeuwen (*Panthera spelaea*, Goldfuss, 1810), een mogelijke aanwijzing voor hun leefwijze. *Cranium* 29 (2): 26-32.
- Schulz, M. (2002). On the 1470-year pacing of Dansgaard-Oeschger warm events. *Paleoceanography*, Vol. 17, No.2: 4-9.
- Shackleton, N.J., (1978). Oxygen isotope stratigraphy of the Middle Pleistocene. *Shotton, F.W., British Quaternary Studies*. Recent advances. Clarendon Press, Oxford. 1-16
- Sotnikova, M., Nikolskiy, P. (2006). Systematic position of the cave lion *Panthera spelaea* (Goldfuss) based cranial and dental characters. Elsevier, Science Direct, *Quaternary International* 142-143: 218-228.
- von Reichenau, W. (1906). *Felis leo fossilis = Felis spelaea* Goldfuss? *Abhandlungen der Grossherzoglich Hessischen Geologischen Landesanstalt zu Darmstadt*. Band IV. Heft 2: 301-310.