



universität
wien

DIPLOMARBEIT/ DIPLOMA THESIS

Titel der Diplomarbeit/ Title of the Diploma Thesis

Panthera leo spelaea, der Höhlenlöwe, aus den Niederlanden
(Jungpleistozän) - ein Größenvergleich

verfasst von/ submitted by

Michael Reisenauer

angestrebter akademischer Grad/ in partial fulfilment of the requirements for the degree of
Magister der Naturwissenschaften (Mag.rer.nat.)

Wien, 2016/ Vienna, 2016

Studienkennzahl lt. Studienblatt/
degree programme code as it appears on
the student record sheet:

A 190 482 445

Studienrichtung lt. Studienblatt/
degree programme as it appears on
the student record sheet:

Lehramtsstudium UniStG
UF Bewegung und Sport UniStG
UF Biologie und Umweltkunde UniStG

Betreut von/ Supervisor:

Ao. Univ.-Prof. Mag. Dr. Doris Nagel

Ehrenwörtliche Erklärung

Ich erkläre hiermit, dass ich die vorliegende Diplomarbeit selbständig und ohne Benutzung anderer als der angegebenen Hilfsmittel verfasst habe. Die aus fremden Quellen direkt oder indirekt übernommenen Gedanken sind als solche kenntlich gemacht. Ich versichere, dass ich diese Diplomarbeit bisher weder im Inland noch im Ausland in irgendeiner Form als Prüfungsarbeit vorgelegt habe.

Wien, 01.05.2016



Michael Reisenauer

Inhaltsverzeichnis

| | |
|---|----|
| 1. Einleitung | 5 |
| 1.1. Fossilerhaltung..... | 5 |
| 1.2. Datierungsmethoden | 8 |
| 1.3. Quellen der Klimageschichte..... | 12 |
| 1.4. Im Zeitalter des Höhlenlöwen | 14 |
| 1.4.1. Das Pleistozän ist eine Eiszeit..... | 15 |
| 1.4.2. Eiszeitursachen..... | 15 |
| 1.4.3. Klimaschwankungen des Pleistozäns..... | 16 |
| 1.4.4. Zeitliche Gliederung des Pleistozäns | 17 |
| 1.4.5. Lebensraum im Mittel- und Jungpleistozän | 20 |
| 1.4.5.1. Der warmzeitliche Lebensraum des Eem-Interglazials | 20 |
| 1.4.5.2. Der kaltzeitliche Lebensraum des Weichsel-Glazials..... | 21 |
| 1.4.6. Der Mensch in Mitteleuropa im Pleistozän..... | 22 |
| 1.4.7. Die Sonderstellung von Mitteleuropa im Pleistozän..... | 23 |
| 1.4.8. Der Faunentausch Mitteleuropas im Pleistozän | 25 |
| 1.4.9. Artensterben am Ende des Jungpleistozäns | 27 |
| 1.5. Verbreitung der Löwen im Pleistozän | 32 |
| 1.6. Phylogenie von <i>Panthera leo spelaea</i> | 32 |
| 1.7. Eiszeitliche Löwen Europas | 36 |
| 1.7.1. Der Mosbacher Löwe <i>Panthera leo fossilis</i> | 37 |
| 1.7.2. Der Höhlenlöwe <i>Panthera leo spelaea</i> | 37 |
| 1.7.2.1. Körpermerkmale | 38 |
| 1.7.2.2. Habitat..... | 39 |
| 1.7.2.3. Sozialverhalten..... | 40 |
| 1.7.2.4. Beute | 40 |

| | | |
|----------|--|----|
| 1.7.2.5. | Kämpfe mit Individuen gleicher und anderer Arten | 41 |
| 1.7.2.6. | Aussterben der Löwen | 42 |
| 2. | Forschungsfrage | 43 |
| 3. | Das Material | 43 |
| 3.1. | Das neu vermessene pleistozäne Material aus den Niederlanden | 43 |
| 3.2. | Das rezente Material aus dem Naturhistorischem Museum Wien | 46 |
| 3.3. | Das Vergleichsmaterial aus der Literatur | 49 |
| 4. | Vorgehensweise und Methoden | 51 |
| 4.1. | Knochenvermessung..... | 51 |
| 4.2. | Datenauswertung | 52 |
| 5. | Messergebnisse..... | 52 |
| 6. | Auswertung und Interpretation der Messergebnisse | 55 |
| 6.1. | Größenvergleich des pleistozänen Materials | 55 |
| 6.2. | Größenvergleich des rezenten Materials | 58 |
| 6.3. | Größenvergleich zwischen pleistozänen und rezenten Material | 60 |
| 7. | Humeri von Löwe, Tiger und Leopard im Vergleich..... | 65 |
| 8. | Diskussion | 70 |
| 9. | Abstract | 73 |
| 10. | Danksagung..... | 74 |
| 11. | Abbildungsverzeichnis | 75 |
| 12. | Tabellenverzeichnis..... | 77 |
| 13. | Literaturverzeichnis..... | 79 |

1. Einleitung

Diese Diplomarbeit beschäftigt sich mit Fossilfunden aus der Nordsee des ausgestorbenen Höhlenlöwen *Panthera leo spelaea* und dessen Lebenswelt. Das Material stammt von einem Privatsammler aus den Niederlanden. Auffällig ist zunächst der Erhaltungszustand. Die Knochenreste sind dunkelbraun bis fast schwarz gefärbt, typisch für Nordsee-Funde. Kompakte Knochen sind eher erhalten, als kleine Elemente, wie Fingerknochen. Ziel ist es die Funde nach ihrer Größenvariabilität mit bereits bekannten Fossil-Resten, sowie mit dem heutigen Löwen zu vergleichen.

1.1. Fossilerhaltung

Fossilien sind Reste von Lebewesen oder Lebensspuren von Lebewesen, die vor mehr als zumindest 10.000 Jahren gelebt haben. Durch besondere Umstände wurden Knochen, Zähne oder sogar Weichteile von Lebewesen von der natürlichen Zersetzung bewahrt und sind Abdrücke von Tieren und Pflanzen bis in die heutige Zeit erhalten geblieben. Diese verschiedenen, besonderen Umstände treten oft an typischen Standorten auf, welche nun näher erläutert werden (RUST, 2011).

Große Flüsse transportieren Sand und Kies und lagern diese Stoffe an Stellen ab, an denen die Fließgeschwindigkeit des jeweiligen Flusses nachlässt. Auch Teile von toten Lebewesen werden mit dem Fluss transportiert und oft an den gleichen Stellen wie Kies und Sand abgelagert und darin eingeschlossen. Sind der Kies und der Sand etwas kalkhaltig, so kann das saure Grundwasser Knochensubstanzen nicht zersetzen. Die Knochen bleiben im Sand und Kies überliefert. Daher stammen Knochen, die man in Sand- und Kiesbänken findet ursprünglich nicht direkt von der Stelle, an der die Lebewesen gestorben sind. Die Tiere sind entweder weiter stromaufwärts am Flussufer gestorben oder ihre Kadaver sind bei Hochwasser aus den Flussauen in den Fluss gelangt. Nach einer kürzeren oder längeren Reise im Fluss werden sie an typischen Stellen wie Sandbänken abgelagert und von nachkommendem Material überlagert. Somit finden sich in Kies- und Sandbänken Fossilien aus dem gesamten Einzugsgebiet eines Flusses. Je größer ein Fluss ist, desto größer ist das potentielle Gebiet, aus dem die Fossilien stammen könnten. Aus Ablagerungen von großen Flüssen wie es sie beispielsweise in Sibirien und Nordamerika gibt, auf die Herkunft zu schließen, ist daher viel schwieriger, als aus Ablagerung von den viel kleineren europäischen Flüssen (KOENIGSWALD & MEYER, 1994).

Quellen die aus Karstgebieten entspringen, lagern unmittelbar im Quellbereich oft Kalktuff oder Travertin als Ausfällungsprodukt ab. Dabei werden Wasserbecken und Kaskaden mit

einer Dicke von oft mehreren Metern gebildet. Da die Quellen beliebte Aufenthaltsorte von Tieren waren, sind an diesen Plätzen auch immer wieder Tiere verstorben. Ihre Überreste wurden oftmals in dem Kalktuff oder Travertin eingeschlossen. Dieses Gestein bietet hervorragende Erhaltungsbedingungen für Knochen und Schnecken. Aber auch Abdrücke von Pflanzenteilen, die in den sich bildenden Kalktuff oder Travertin gefallen sind, bleiben bis heute erhalten. Travertin kann industriell genutzt werden, und so wird das Gestein bevorzugt abgebaut. Dabei werden viele Fossilien gefunden (KOENIGSWALD, 2010).

Auch in Seebecken, deren Boden mit nicht allzu saurem Sediment bedeckt ist, finden sich Fossilien. Weil es in Seebecken kaum Strömungen gibt, werden Knochen auch oft im Skelettverband eingebettet. Häufig finden sich Fossilien in Seebecken, die durch Toteislöcher gebildet wurden. Beim Rückzug der Gletscher blieben größere Eisblöcke unter dem Moränenschutt erhalten und schmolzen je nach ihrer Größe erst lange nachdem die Gletscher schon verschwunden waren ab. Es entstanden Mulden und Löcher, in denen sich Wasser sammelte und die zu Seebecken wurden. Manche dieser Seebecken existieren heutzutage noch und werden Toteislöcher genannt. So sind vor allem Fossilien aus dem Spätpleistozän in den Sedimenten von Seebecken beziehungsweise Toteislöchern zu finden. (KOENIGSWALD, 2010).

Löss entsteht vor allem während vegetationsarmen Kaltzeiten durch Staubpartikel, die durch Stürme abgelagert werden. Im Laufe der Zeit entstehen dicke Lösspakete, die durch viele, oft zeitlich weit auseinanderliegende Lössstürme gebildet werden. Zwischenzeitlich bildet sich auf dem Löss eine gras- und krautreiche Steppe, die einen geeigneten Lebensraum für viele Tiere bietet. Wenn Tiere verenden, werden sie wenn sie nicht von Raubtieren und Nagern verschleppt werden, mit dem nächsten Lösssturm überdeckt. Sie können aber auch von Löss überdeckt werden, wenn sich dieser mit Wasser vollsaugt, und entlang dem Gefälle weiterläuft. Ist ein Knochen einmal in Löss eingebettet, bleibt er meist gut erhalten, weil der Löss in der Regel kalkhaltig ist. Manchmal werden auch ganze Skelettverbände in den Löss eingeschlossen und überliefert (KOENIGSWALD, 2010).

Viele Tiere, wie beispielsweise Murmeltiere oder Hamster, bauen sich im Löss ihren Unterschlupf. Sterben diese Tiere in ihrem Bau, wie es beispielsweise im Winterschlaf öfters vorkommt, so ist die Chance groß, dass sie fossilisieren. Auch Füchse und Hyänen graben sich Höhlen in den Löss. Diese Tiere tragen ihre Beute in die Höhle und sorgen damit dafür, dass die Knochen ihrer Beutetiere überliefert werden. So finden sich im Löss immer wieder Stellen mit einer großen Anzahl verschiedener fossiler Knochen. Sogar Knochen von

Mammuten, Nashörnern und Hirschen sind auf diese Weise vermutlich überliefert worden (KOENIGSWALD, 2010).

Häufige Fundorte für fossile Knochen sind Höhlen der Karstgebiete. Da der Höhlenlehm meist kalkig ist, werden Knochen gut fossilisiert. In den Höhlen finden sich Knochen von Hyänen, Bären, Mammuten, Nashörnern, Fledermäusen, Eulen, Kleinsäugetieren und vielen weiteren Tieren, die auf verschiedene Weise in die Höhlen gelangt sind. Jedenfalls kann viel Information aus den Knochenfunden der Höhlen gewonnen und damit die eiszeitliche Fauna genauer beschrieben werden (KOENIGSWALD, 2010).

In Höhlen die ein offenes Dach haben finden sich, vergleichsweise zu anderen Höhlen vermehrt Raubtiere. Vermutlich sind Beutetiere in Höhlen, aus denen es keinen Ausweg gab gefallen. Raubtiere sind ihren Beutetieren nachgesprungen und damit selbst in die Falle geraten.

Hyänen nutzten die Höhlen zum Schutz vor Feinden und schlechter Witterung und zogen ihre Nachkommen dort auf. Sie schleppten auch ihre Beutetiere in die Höhlen, deren Knochen manchmal als meterdicke Auflagen zurückgeblieben sind. Die Funde von Mammut- und Nashornknochen kann man sich dadurch erklären, dass wahrscheinlich Hyänen auch Kadaverteile von diesen Tieren in die Höhlen verschleppt haben (KOENIGSWALD, 2010).

Fledermäuse und Eulen nutzten die Höhlen als Schutz. Eulen haben ihre Horste vor allem zu Zeiten, in denen die Baumbestände knapp waren genutzt und darin ihre Horste gebaut. Die Gewölle, die die Eulen herausgewürgt haben, enthielten Knochen von ihren Beutetieren, den Kleinsäugetieren. Durch die Benützung der Horste über viele Jahre hinweg, entstanden darunter große Ansammlungen von Kleinsäugetierknochen.

Bären nutzten Höhlen zum Winterschlaf und verendeten dabei manchmal. Da die Höhlen über einen langen Zeitraum von verschiedenen Bären genutzt werden, finden sich auch mächtige Ansammlungen von Bärenknochen in einigen Höhlen (KOENIGSWALD, 2010).

In den Sedimentschichten von Höhlen findet man aufgrund der außerordentlich starken Benutzung oft Knochen vieler Lebewesen, die sich aber nie getroffen haben müssen und die wahrscheinlich auf verschiedene Weise in die Höhlen gelangt sind, wie oben beschrieben. Um möglichst viel Informationsgehalt aus den Funden gewinnen zu können, ist es aber wichtig, zwischen den verschiedenen Einträgen zu unterscheiden, was meist eine Schwierigkeit darstellt. (KOENIGSWALD, 2010).

Auch der Mensch hat Höhlen als Unterschlupf verwendet und Küchenabfälle zurückgelassen, die wir heutzutage wieder finden. Menschenspuren findet man in Höhlen auch als Ascheschichten, die durch Lagerfeuer entstanden sind. Viele Felsmalereien in Höhlen, die durch den Menschen angefertigt wurden, stellen die eiszeitliche Fauna, nicht nur in ihrer Gestalt, sondern auch in ihrem Verhalten dar (KOENIGSWALD, 2010).

Permafrostböden überliefern tierische und pflanzliche Gewebe auf exzellente Art, da auch Weichteile erhalten bleiben. Nach ihrem Tod werden die Tiere von Schnee und Eis bedeckt und eingefroren und bleiben so erhalten. Meist werden sie viel Jahre im Eis konserviert, bis sie durch Auftauen des Eises oder Freilegung an Steilstufen und Eisbrüchen wieder an die Oberfläche kommen. Solche Funde können zur Aufklärung der anatomischen Strukturen und Funktionen von inneren Organen beitragen. Auch DNA-Sequenzen können aus den erhalten gebliebenen Weichteilen extrahiert werden. Da es in Europa nach der letzten Eiszeit deutlich wärmer geworden ist und die Permafrostböden bis in höhere Lagen aufgetaut sind, sind solche Funde nahezu auf Alaska und Sibirien beschränkt (SCHMALZBAUER, 2001).

Wenn man ein Fossil gefunden hat, gilt es es zu bestimmen. Knochen und vor allem Zähne kann man meist gut zuordnen. Zähne sind aufgrund ihrer Härte fast immer sehr gut erhalten und auch sehr aussagekräftig. So haben die Zähne von Säugetieren spezifische Merkmale, womit die Art im Normalfall zweifelsfrei bestimmt werden kann. Bei Knochen ist dies nicht ganz so einfach, aber auch möglich. Nachdem die Position des Knochens im Skelett bestimmt wird, verwendet man die Größe, um die in Frage kommenden Arten einzugrenzen. Spezifische Merkmale von Knochen weisen oft auf eine Gattung oder sogar auf eine bestimmte Art. Manche Knochen besitzen solche spezifischen Merkmale, andere aber nicht. Deshalb kommt es neben dem Erhaltungszustand auch darauf an, welche Knochen und wie viele man gefunden hat. Moderne Methoden, wie beispielsweise DNA-Analysen helfen hier, indem sie das Bestimmen nach morphologischen Strukturen ergänzen und ersetzen. Die Richtigkeit der Bestimmung ist jedenfalls wesentlich, um bestimmten Arten einem bestimmten Zeitpunkt in einem bestimmten Gebiet zuordnen zu können (KOENIGSWALD, 2010).

1.2. Datierungsmethoden

Zweifelsfrei ist es von enormer Bedeutung, das Alter von Fossilien bestimmen zu können. Kritik wird oft an der Richtigkeit der Altersangaben geübt, weil die Zeitangaben so unvorstellbar groß sind. Nachfolgend werden gängige Datierungsmethoden erklärt.

Im Normalfall geht man davon aus, dass Fossilien ungefähr so alt sind, wie die Gesteinsschicht, in der sie gefunden wurden, da ein Fossil meist gleichzeitig mit dem Sediment abgelagert wurde, das es umschließt. Natürlich gibt es Ausnahmen, die genau geprüft werden müssen. So sind Knochen aus Tierbauten immer jünger als das umgebene Gestein, da Tierbauten nur in schon vorhandenem Material gegraben werden können (KOENIGSWALD, 2010).

Das stratigraphische Prinzip besagt, dass jüngerer Gestein auf älterem Gestein liegt. Damit kann man bestimmten Schichten ein relatives Alter zuordnen, das heißt man kann sagen, welches Gestein jünger oder älter ist. Klarerweise muss man tektonische Aktivitäten wie auch Erdbeben in die relative Altersbestimmung miteinbeziehen, da sie die Schichtfolge vertauschen können (REY, 1991).

Aufgrund der fortschreitenden Evolution hat es bestimmte Lebewesen nur zu einer bestimmten Zeit gegeben. Die Überreste solcher Lebewesen werden Leitfossilien genannt, weil durch ihre Anwesenheit in einer Gesteinsschicht ein relatives Alter definiert werden kann. Das heißt, dass zwei von einander scheinbar unabhängige Schichten gleich alt sein müssen, wenn sie das gleiche Leitfossil enthalten. Des Weiteren weiß man, dass die Evolution in Richtung höher entwickelter Lebewesen geht. Finden sich nun in zwei verschiedenen, auch örtlich getrennten Schichten verschiedene Leitfossilien, kann man oft sagen, welche Schicht älter ist, da man weiß, welches Leitfossil älter ist. Diese Methode wird Biostratigraphie genannt. Die Geschwindigkeit der Evolution setzt ihr aber Grenzen. So können damit Altersunterschiede nur dann kenntlich gemacht werden, wenn zwischen zwei Proben so viel Zeit vergangen ist, dass die Evolution sichtbar vorangeschritten ist (REY, 1991).

Aus Ablagerungen der Fauna, etwa von Pollen, die sich in Gesteinsschichten finden, kann man genauere Rückschlüsse auf das Klima ziehen. Weil bestimmte Klimazeiten für bestimmte Pflanzen charakteristisch sind, kann man verschiedene Schichten zumindest einer Warm- oder Kaltzeit zuordnen. Das funktioniert auch für Ablagerungen aus dem Pleistozän (REY, 1991).

Ablagerungen an Land und unter Wasser lassen sich mit der Biostratigraphie nur über Umwege vergleichen. Mit dieser Methode kann man nicht sagen, wie viel Zeit zwischen den jeweiligen Schichten vergangen ist, außer das Alter der gefundenen Leitfossilien wurde durch andere Methoden schon auf absolute Werte datiert (REY, 1991).

Mittlerweile gibt es mehrere Methoden zur absoluten Altersbestimmung. Damit kann man ein Alter für Fossilien als Zahlenwert angeben. Das heißt, dass man sagen kann vor wie vielen

Jahre das fossil gewordene Lebewesen gelebt hat. Als Internationalen Standard wird als Alter als years before present (übersetzt: Jahre vor unserer Zeit) mit der Abkürzung a BP angegeben. Dabei wird aber immer von 1950 rückgerechnet, da sich sonst das Alter jährlich ändern würde (STEINER & EINWÖGERER, 2008).

Den Wachstumsverlauf von Bäumen kann man im Stammquerschnitt als Jahresringe erkennen, da ein Baum unter verschiedenen klimatischen Bedingungen unterschiedlich wächst. Jedes Jahr hat in unseren Breiten verschiedene Klimaperioden, wodurch jedes Jahr für sich charakteristische und unterscheidbare Jahresringe als Abbild des Wachstums entstehen lässt (STEINER & EINWÖGERER, 2008).

Die Dendrochronologie nutzt dieses charakteristische Abbild zur Altersbestimmung. Hat man mehrere Baumstämme, die sich in ihrer Lebenszeit überschneiden, so kann man über die Jahresringe mehrere Bäume weit in die Vergangenheit zurückgehen. Für verschiedene Baumarten sind für mehrere Landschaften Jahresringkurven angefertigt worden. Diese Jahresringkurven sind präzise datiert und gehen bis auf eine Zeit vor 10.000 Jahren zurück (STEINER & EINWÖGERER, 2008).

Unter ruhigen Wasserbedingungen wird ständig Sediment abgelagert. Diese Sedimente unterscheiden sich ähnlich der Jahresringe je nach Bedingungen und bilden Schichten, die Warven genannt werden. In den Eisstauseen unterscheidet sich deutlich eine mineralreiche Sommerschicht von einer dünnen Winterschicht. Somit können eine Sommer- und eine Winterschicht immer als ein Jahr angesehen werden und kann schichtweise in die Vergangenheit zurückgegangen werden. Auch für andere abgeschlossene Seen hat man, beispielsweise auf Grundlage des jahrzeitlich wechselnden Kieselalgengehalts die Warven ausgezählt. Auch besondere Ereignisse, wie der Ausbruch von Vulkanen hinterlassen in den Sedimentablagerungen seine Spuren (REY, 1991).

Mit Hilfe der Methode der Warvenauszählung konnte beispielsweise der Ausbruch des Laacher-See-Vulkans im heutigen Rheinland-Pfalz in Deutschland auf 12.880 BP bestimmt werden (KOENIGSWALD, 2010).

Material enthält immer verschiedene radioaktive Isotope, welche im Gegensatz zu stabilen Isotopen zerfallen. Durch den Stoffwechsel in Organismen werden radioaktive Stoffe aber ständig bis auf eine bestimmte Menge wieder in den Körper eingebaut, sodass ihre Menge zu Lebzeiten gleich bleibt. Sobald durch den Tod eines Tieres oder einer Pflanze kein Stoffwechsel mehr vorhanden ist, schwindet die Menge an radioaktiven Isotopen, da sie zerfallen aber nicht wieder aufgebaut werden. Der Zerfall beträgt immer die Hälfte des

vorhandenen Materials pro einer bestimmten, für jeden Stoff charakteristischen Zeiteinheit. Dadurch ist es bei einigen radioaktiven Isotopen möglich, zurückzurechnen, wann sein Zerfall begonnen hat. Voraussetzung dafür ist aber, dass man weiß, wie lange solch eine Zeiteinheit, in der Fachsprache Halbwertszeit genannt, dauert. Weiters muss man das Verhältnis des radioaktiven Isotopes zu einem stabilen Isotop zu Lebzeiten des Organismus kennen, um zu wissen, wie viele Halbwertszeiten man zurückrechnen muss, bis man beim ursprünglichen Verhältnis der Isotope angelangt ist. Natürlich muss auch die Menge an übrig gebliebenen radioaktiven Isotopen oder die Menge der Zerfallsprodukte des radioaktiven Isotops gemessen werden, um eine Rückrechnung beginnen zu können (REY, 1991).

Mittels diesem Prinzip können verschiedene radioaktive Isotope zur Datierung verwendet werden. Die Kalium/Argon-Methode, die Uran/Thorium und die Radiokarbonmethode sind beispielsweise gängige Verfahren zur Datierung mittels radioaktiver Isotope (STEINER & EINWÖGERER, 2008).

Letztere findet einen großen Anwendungsbereich, weil sie das radioaktive Isotop ^{14}C zur Datierung verwendet. Kohlenstoff ist in allen organischen Substanzen vorhanden und in Form der stabilen Isotope ^{12}C und ^{13}C und dem instabilen, radioaktiven Isotop ^{14}C auffindbar. In einem bestimmten Verhältnis werden ^{14}C und ^{12}C - Isotope in pflanzliche Strukturen eingebaut und gelangen durch die Nahrung auch in tierische Körper. Solange Pflanzen oder Tiere leben, bleibt dieses Verhältnis aufgrund ihrer Stoffwechselforgänge gleich. Stirbt eine Pflanze oder ein Tier, so finden keine Stoffwechselforgänge mehr statt und das Verhältnis von ^{14}C zu ^{12}C - Isotopen verändert sich, da ^{12}C -Isotope stabil sind, aber die ^{14}C - Isotope im Laufe der Zeit zerfallen. Je weniger ^{12}C -Isotope im Verhältnis zu ^{14}C -Isotopen vorhanden sind, desto länger ist ein Tier oder eine Pflanze schon tot. Das ^{14}C -Isotop hat eine Halbwertszeit von 5568 Jahren. Somit dauert es immer 5568 Jahre, bis dieses Isotop auf die Hälfte seiner Menge an Atomen reduziert ist. Eine Grenze der Datierung stellt die Konzentration des ^{12}C -Isotops dar, da es nach 10 Halbwertszeiten und damit ungefähr 55.000 Jahren nur mehr in so geringen Mengen vorhanden ist, dass es nicht mehr messbar ist. Der Vorteil der kurzen Halbwertszeit ist aber, dass Fossilien geringeren Alters sehr genau datiert werden können (LIBBY, 1969).

Ein Problem für die Genauigkeit dieser Methode stellt das schwankende Verhältnis zwischen ^{12}C -Isotopen und ^{14}C -Isotopen in der Atmosphäre dar. Die beiden Kohlenstoffisotope werden immer in jenem Verhältnis in Organismen eingebaut, das zum jeweiligen Zeitpunkt in der Atmosphäre vorliegt. Veränderungen dieses Verhältnisses in der Atmosphäre sind unter anderem auf Änderungen der Strahlungsaktivität der Sonne zurückzuführen, da die Menge an

gebildetem ^{14}C von der Sonnenstrahlung abhängig ist. Nur von den letzten 30.000 Jahren kennt man aus Untersuchungen von Eisbohrkernen das genaue Verhältnis zwischen den Kohlenstoffisotopen. Für Fossilien, die älter als 30.000 Jahre sind ist die Radiokarbonmethode daher Ungenauigkeiten unterworfen (KOENIGSWALD, 2010).

Die Kalium/Argon-Methode hingegen eignet sich vor allem für die Datierung sehr alter Fossilien. Das instabile Isotop ^{40}K hat eine Halbwertszeit von 1,3 Milliarden Jahre und ist daher auch in sehr altem Material messbar. Die Datierung erfolgt dann durch die Bestimmung des Verhältnisses zum stabileren ^{40}Ar -Isotop, einem Zerfallsprodukt des ^{40}K - Isotopes. Da Kalium und Argon kaum in Knochen oder Schalen eingebaut werden, findet diese Methode keine breite Anwendung. (STEINER & EINWÖGERER, 2008).

1.3. Quellen der Klimageschichte

In dieser Diplomarbeit wird auf die klimatischen Bedingungen des Pleistozäns eingegangen, um sich ein genaues Bild von der Lebenswelt des Höhlenlöwen machen zu können. Die nachfolgenden Absätze erläutern die Quellen und Methoden, die zu den Kenntnissen über das vergangene Klima geführt haben.

Kaum übersehbar sind die Spuren, die Gletscher hinterlassen, wenn sie über Gestein fließen. Anhand vieler abgeschliffener Felsen, kann man klar nachvollziehen, dass es in Europa Inlandvereisungen großen Ausmaßes gegeben hat. Gletscher transportieren in ihrem Eis auch große Mengen an Gesteinen, die sich am unteren Ende und an den Seiten der Gletscher ablagern und Moränen bilden. Findlinge sind Gesteinsblöcke, die von den Gletschern mitgetragen und an bestimmten Stellen abgelagert wurden. So findet man in Norddeutschland Findlinge, die ursprünglich aus dem Gestein Skandinaviens stammen und von den Gletschern nach Süden transportiert wurden. Durch den langen Transsport sind die Kanten der Findlinge abgerundet worden und es finden sich auch Kratzspuren an ihrer Oberfläche (KOENIGSWALD & MEYER, 1994).

Ein aussagekräftiger Indikator für das Klima ist definitiv die Biosphäre. Das heißt, dass man über das Vorhandensein oder Fehlen von Tieren und Pflanzen Rückschlüsse auf das Klima machen kann. Tiere und Pflanzen können nur unter bestimmten klimatischen Bedingungen existieren. Werden bestimmte Grenzwerte in einem bestimmten Gebiet über- oder unterschritten, so sterben die Organismen dort aus. Vor allem Temperatur und Luftfeuchtigkeit sind wichtige klimatische Komponenten für Tiere und Pflanzen und lassen sich über ihre Existenz oder ihr Fehlen deuten. Klarerweise sind solche Rückschlüsse vor allem dann aussagekräftig, wenn sich das Klima so ändert, dass es ihre Existenz zeitweise

ermöglicht und zeitweise unmöglich macht. Viele Arten haben sehr enge klimatische Ansprüche, wodurch ihre Anwesenheit konkrete Hinweise auf das Klima ergeben. Moschusochsen beispielsweise vertragen zwar große Kälte, sind aber nur in Regionen mit wenig Schnee aufzufinden. Damit können fossile Knochen wichtige Beiträge zur Aufklärung der Klimageschichte und Ökologie leisten (KOENIGSWALD & MEYER, 1994).

Die Zusammensetzung der Flora zählt als wichtiger Indikator für das Klima und lässt sich über Pollenuntersuchungen einfach rekonstruieren. Besonders in Mooren und feingeschichteten Seeablagerungen bildete der Blütenstaub des Pleistozäns Schichten, die heute noch gut erhalten sind. Tiefe Seebecken erweisen sich als sehr aufschlussreich, da hier feine Jahresschichten mit Pollen zu finden sind, die eine genaue Abbildung der früheren Flora ergeben.

Durch die Zusammenführung der Daten vieler Tier- und Pflanzenarten ergibt sich letztendlich ein sehr klares und sicheres Klimaprofil der Vergangenheit, da sich erhebliche Mengen an einzelnen Indizien gegenseitig bestätigen und ergänzen (KOENIGSWALD, 2010).

Im Meerwasser ist Sauerstoff in den beiden Isotopen ^{16}O und ^{18}O vorhanden. Das Verhältnis der beiden Isotope zueinander ist von der Wassertemperatur und den klimatischen Bedingungen an Land abhängig. Wärmere Gewässer haben eine höhere Verdunstungsrate. Das leichtere ^{16}O -Isotop wird bevorzugt verdunstet und seine Konzentration damit verringert. Fällt dieser Wasserdampf mit hoher ^{16}O -Konzentration als Niederschlag auf vereiste Landmassen, so wird das Wasser dort im Gletscher gebunden und fließt nicht mehr zurück ins Meer. Die verdunsteten ^{16}O -Isotope werden dem Meer nicht wieder zugeführt, was eine Verringerung der ^{16}O -Isotope bewirkt (EHLERS, 2011).

Im Meer existieren seit sehr langer Zeit einzellige Organismen. Zu ihnen gehören die Foraminiferen, welche Kalkschalen (CaCO_3) bauen. Dafür wird auch Sauerstoff mit den beiden Isotopen ^{16}O und ^{18}O verwendet. Das Verhältnis der beiden Isotope entspricht immer genau dem momentanen Verhältnis im Wasser und ändert sich nach Einbau in die Kalkschalen nicht mehr. Die Schalen lagern sich nach dem Tod der Foraminiferen am Tiefseeboden ab und stapeln sich im Laufe der Zeit ungestört übereinander (KOENIGSWALD, 2010).

Entnimmt man einen Bohrkern aus diesen Tiefseesedimenten, so hat man Ablagerungen dieser Kalkschalen von mehreren Tausenden von Jahren in chronologischer Reihenfolge, denn jede Schicht repräsentiert einen Zeitabschnitt in der Vergangenheit. Analysiert man die Kalkschalen der Bohrkernkerne auf ihr Verhältnis der Isotope ^{16}O und ^{18}O , so kann man damit die

Wassertemperatur im zeitlichen Verlauf genau nachvollziehen. Durch die Analyse von Tiefseebohrkernen, konnte man die Meerestemperatur während des Pleistozäns für verschiedene Regionen rekonstruieren werden. Die Analysen mehrerer verschiedener Tiefseebohrkerne ergaben sich bestätigende Ergebnisse. Mit den Daten der Meerestemperatur die klimatischen Bedingungen am Festland zu rekonstruieren, erweist sich als schwierig, weil sich die Wassertemperatur deutlich träger ändert, als die Temperatur an Land (KOENIGSWALD, 2010).

Vergangene Klimabedingungen sind auch über Analysen von Eisbohrkernen zu erkennen. So führt der CO₂-Gehalt der Atmosphäre zu chemisch nachweisbaren Veränderungen im Eis. Auch die Gletscher Grönlands und der Antarktis sind davon betroffen. Die Entnahme von Eisbohrkernen aus diesen Gletschern bietet sich aufgrund der dort vorherrschenden besonderen Gegebenheiten an. Das Eis der antarktischen und grönländischen Gletscher fließt nicht wie in den Hochgebirgsgletschern ab, sondern bleibt erhalten. Niederschläge lagern sich übereinander und werden verdichtet und zu kompaktem Eis mit einer erkennbaren Jahresschichtung aufgebaut. Dadurch entstehen bis zu 3000 Meter dicke Gletscher, in deren datierten Eisschichten Umweltbedingungen aufgrund ihrer chemischen Zusammensetzung ablesbar sind. Die Konzentrationskurve von CO₂ konnte damit bis zu einer Zeit von vor mehr als 100.000 Jahren zurückgezeichnet werden.

Zwei sehr aufschlussreiche Eiskerne sind der GRIP-Eiskern aus Grönland und der WOSTOK-Eiskern aus der Antarktis. Ihre Ergebnisse stimmen mit denen von Tiefseebohrkernen und den Pollen-Analysen überein (KOENIGSWALD, 2010).

1.4. Im Zeitalter des Höhlenlöwen

Der Höhlenlöwe *Panthera leo spelaea* war in Europa im Zeitraum von etwa 300.000 bis 10.000 Jahre vor unserer Zeit heimisch. Dieser Zeitraum ist dem Pleistozän, genauer gesagt dem späten Mittelpleistozän und dem Jungpleistozän zuzuordnen (PROBST, 2015). Um einen besseren Einblick in die Lebenswelt des Höhlenlöwen zu bekommen, wird nachfolgend im laufe dieser Arbeit das Pleistozän, vor allem aber das Mittel- und Jungpleistozän mit seiner Klimageschichte, Fauna und Flora skizziert.

1.4.1. Das Pleistozän ist eine Eiszeit

Die meiste Zeit der Vergangenheit waren die Polregionen nicht von Eis bedeckt und das Klima in den gemäßigten Breiten wärmer als heute. So war es auch im Neogen, dem Zeitalter vor dem Pleistozän. Allmählich änderte sich aber das Weltklima und die Pole bildeten Eisschilder, die bis heute noch existieren (EHLERS, 2011).

Das Quartär wird aufgrund seiner Klimabedingungen auch Eiszeitalter genannt. Man kann immer dann von einem Eiszeitalter sprechen, wenn zumindest eine Polarregion mit Eis bedeckt ist. Oft sind aber auch Kontinente in mittleren Breiten von Eis bedeckt, wie es im Quartär zeitweise der Fall war (KOENIGSWALD, 2010). Für das gesamte Quartär trifft aber zumindest die Vereisung der Polarregionen zu und somit leben auch wir jetzt im Eiszeitalter (EHLERS, 2011).

1.4.2. Eiszeitursachen

Die Eiszeit des Quartärs ist mit Sicherheit nicht die erste und einzige Eiszeit der Erdgeschichte. Schon zu jüngeren Jahren, beispielsweise im Perm, Karbon, Ordovizium und Präkambrium herrschten eiszeitliche Klimabedingungen. Daher stellt sich die Frage nach den Auslösern von Eiszeiten, die teilweise, aber noch nicht gänzlich beantwortet werden können (EHLERS, 2011).

Zu Eiszeiten kann es immer nur dann kommen, wenn sich große Landmassen, also zumindest ein Kontinent, in Polnähe befinden. Laut STEINER und EINWÖGERER (2008) beginnt die initiale Schnee- und Eisbildung immer in Pol-Lage, weil dort der Bereich mit der geringsten Sonneneinstrahlung ist. Die initiale Schnee- und Eisbildung ist aber nur dann möglich, wenn sich dort ein Kontinent befindet oder die Wassermassen direkt von Kontinenten umgeben sind, wie es zurzeit bei der Arktis der Fall ist. Im offenen Ozean kann sich initial kaum und wenn, dann nur in den Wintermonaten Eis bilden. Ist eine Polregion mit Schnee und Eis bedeckt, so führt dies zur weiteren Auskühlung der Erde, da die weiße Oberfläche der Polregion einfallende Sonnenstrahlung nicht absorbiert sondern reflektiert. Gletscherbildung in verschiedenen geographischen Lagen ist dann bei genügend Niederschlag möglich.

In der jetzigen Eiszeit befindet sich die Antarktis in Südpolnähe. Dort hat die initiale Eisbildung des Quartärs auch begonnen. Zu Zeiten der präkambrischen Vereisungen lagen beispielsweise fast alle Kontinente in Polposition (EHLERS, 2011).

Die Lage der Kontinente hat abgesehen von der Pol-Lage über die Veränderung von Meeresströmungen großen Einfluss auf das Klima. So sorgt die jetzige Lage der Kontinente

dafür, dass äquatoriale Meeresströmungen bis in höhere Breiten abgelenkt werden. Dadurch vermischt sich das kalte Wasser der höheren Breiten mit dem wärmeren aus äquatorialen Bereichen (KOENIGSWALD, 2010). Als sich im Pliozän die Straße von Panama schloss, wurden die Meeresströmungen entlang des Äquators unterbrochen. Das sorgte aber auch für einen rascheren Austausch von Wassermassen zwischen Norden und Süden, was wiederum die Vereisung der Nordregionen begünstigt hat (EHLERS, 2011).

Auch wenn diese zwei Faktoren maßgeblich zur Erstehung von eiszeitlichem Klima beigetragen haben, können sie alleine nicht der Auslöser für eine Eiszeit sein. Aus dem Devon, zu dessen Zeit sich auch Landmassen in Polnähe befanden, gibt es keine Hinweisung auf eine Vereisung. Somit kann aus dem jetzigen Stand der Erkenntnisse die Frage der Auslöser von Eiszeiten nicht vollkommen geklärt werden (EHLERS, 2011).

1.4.3. Klimaschwankungen des Pleistozäns

Auch wenn wir von einer Eiszeit reden, war das Klima nicht während des gesamten Pleistozäns eisig und ist es auch jetzt im Holozän, welches zum Eiszeitalter gehört, nicht. Weltweit, besonders aber in Europa gab es erhebliche Klimaschwankungen. Diese Schwankungen machten sich als Warm- und Kaltzeiten innerhalb des Eiszeitalters bemerkbar. Die Kaltzeiten werden als Glaziale oder Kryomere bezeichnet und dauerten jeweils länger als die Warmzeiten, welche als Interglaziale oder Thermomere bezeichnet werden und meist 10.000 bis 20.000 Jahren dauerten. Diese Klimaschwankungen sind unabhängig von der Kontinentalverschiebung und resultieren aus astronomischen Parametern der Erdbahn (KOENIGSWALD, 2010).

Die zyklischen Veränderungen der Exzentrizität der Erdumlaufbahn, des Neigungswinkels der Erdachse und der Präzession der Erdachse verändern die Sonneneinstrahlung auf der Erde und somit das Klima. Auf diese Parameter wird daher jetzt genauer eingegangen (MILANKOVIĆ, 1958).

Die Bahn der Erde um die Sonne ist elliptisch. Die Form der Ellipse ändert sich aber durch den Einfluss von anderen Planeten unseres Sonnensystems. Durch die Änderung der Ellipsenform ändert sich auch die Entfernung der Sonne zur Erde und der Einstrahlungswinkel von Sonnenstrahlen. Beides hat einen Einfluss auf unser Klima. Veränderungen in der Ellipsenform der Erdumlaufbahn treten in einem Zyklus von etwa 100.000 Jahren auf (MILANKOVIĆ, 1958).

Die Achse, durch die sich unsere Erde dreht, steht nicht normal auf jene Ebene, auf der sich die Erde um die Sonne bewegt. Der Achsenwinkel ändert sich aber in einem Zyklus von ungefähr 41.000 Jahren. Durch einen veränderten Erdachsenwinkel ändern sich vor allem die Jahreszeitenschwankungen, was letztendlich auch Auswirkungen auf das Klima, besonders aber auf Vereisungsraten hat (MILANKOVIĆ, 1958).

Die Erdachse selbst bleibt nicht stabil im Raum, sondern taumelt in einer Kreisförmigen Bewegung, sodass der Vektor durch die Erdachse alle 26.000 Jahre einen Kreis gezogen hat. Das Perihel, also der Zeitpunkt im Zyklus der Erdumlaufbahn der kleinsten Distanz zwischen Sonne und Erde, ist dadurch nicht immer zur gleichen Jahreszeit. Zurzeit ist das Perihel im Jänner, also zur Winterzeit im Norden. Daher fallen die Winter im Norden wärmer und die Sommer kühler aus. Das kehrt sich in einem Zyklus aber um, was die Klimabedingungen verändert (MILANKOVIĆ, 1958).

Im Pleistozän hat es mehrere Kalt- und Warmzeiten gegeben. Speist man ein Modell mit den drei astronomischen Parametern, so ergeben sich für das Pleistozän genau jene Kalt- und Warmzeiten, die man auch mittels Isotopen-Analysen gefunden hat (MILANKOVIĆ, 1958).

1.4.4. Zeitliche Gliederung des Pleistozäns

Das Pleistozän ist, gemeinsam mit dem darauffolgendem Holozän, Teil des Quartärs, dem jüngsten Zeitabschnitt unseres Erdzeitalters. Der Beginn des Quartärs ist somit gleichzeitig der Beginn des Pleistozäns. Diese Zeitgrenze steckt den Übergang von der Warmzeit des Neogen zur Eiszeit des Quartärs ab. Auch wenn die Zeitgrenze in einem konkreten Zeitpunkt festgelegt ist, war der klimatische Übergang aber allmählich und setzte nicht überall auf der Welt zum gleichen Zeitpunkt ein.

Für eine Zeit vor etwa 2,6 Millionen Jahre sind deutliche Änderungen in den Sedimenten des Niederrheins datiert und zeugen von einem Wechsel des Klimas. Für die gleiche Zeit ist eine Änderung der Vegetation und der Molluskenarten erkennbar. In Italien sind wiederum die ersten Kaltwasserindikatoren für die Zeit von vor 1,8 Millionen Jahren bestätigt. Diese und weitere Untersuchungsergebnisse machten es den Wissenschaftlerinnen und Wissenschaftlern nicht leicht, sich auf eine Neogen-Quartär-Grenze zu einigen. 1948 wurde die Grenze auf 1,8 Millionen Jahre BP festgelegt. Diese Zeitgrenze wurde im Jahr 2009 von der Internationalen Commission on Stratigraphy auf 2,58 Millionen Jahren BP geändert. Daher ist in der Literatur von vor 2009 die Neogen Quartär Grenze nicht auf dem aktuellen Stand angeführt (EHLERS, 2010).

Wie aus der **Abbildung 1** ersichtlich ist, wird das Pleistozän zeitlich gesehen in drei Stufen eingeteilt. Das Altpleistozän ist die älteste Stufe des Pleistozäns und beginnt im Anschluss an das Neogen vor etwa 2.588.000 Jahren. Sie endet mit der Matuyama-Brunhes-Grenze vor 781.000 Jahren. Diese Grenze bezeichnet das Ereignis der Umpolung des Erdmagnetfeldes und ist sowohl terrestrisch als auch marin gut erkennbar. Das darauffolgende Mittelpleistozän dauert bis etwa 127.000 Jahre vor unserer Zeit (EHLERS, 2011). Während dieser Stufe des Pleistozäns tauchte der Löwe erstmals in Europa auf. (PROBST, 2015). Das Jungpleistozän schließt die Periode des Pleistozäns ab. Darauf folgt das Holozän, das in der zeitlich maßstabsgerechten **Abbildung 1** kaum sichtbar ist, da es erst 11.500 Jahre andauert (EHLERS, 2011).

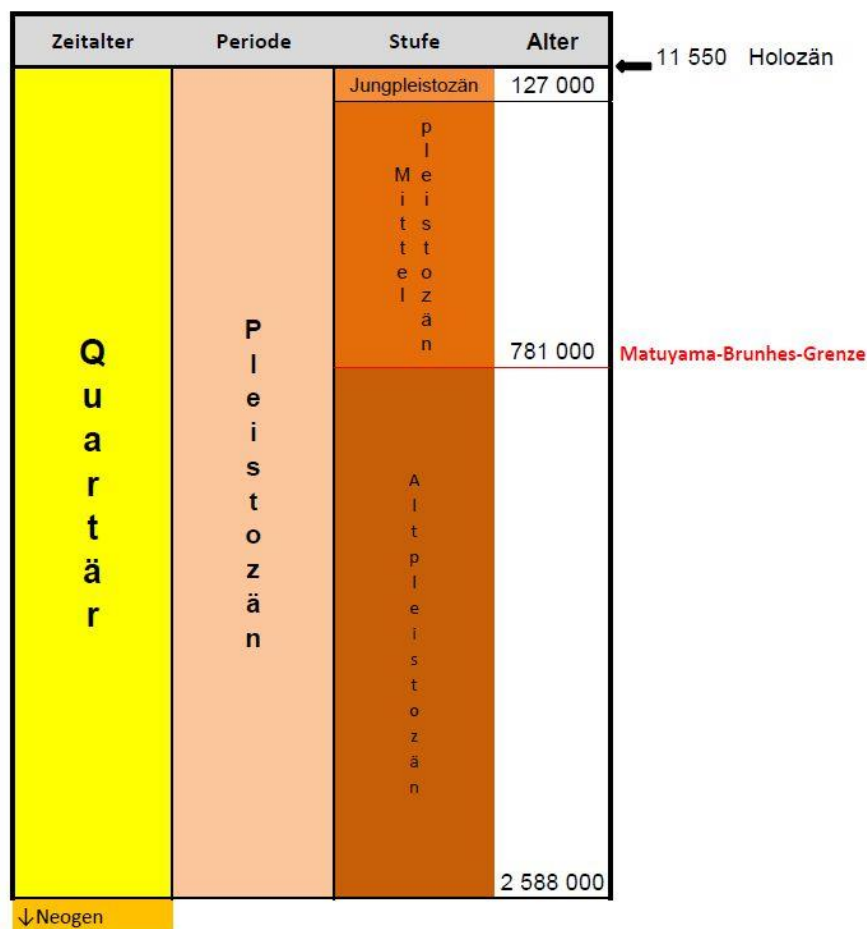


Abbildung 1: Gliederung des Pleistozäns (EHLERS, 2011).

Da die Höhlenlöwen im Mittel- und Jungpleistozän in Europa heimisch waren, wird in weiterer Folge nur mehr dieser Zeitraum genauer behandelt. Ab dem Mittelpleistozän fallen die Kaltzeiten des Pleistozäns härter aus. Die skandinavischen Inlandgletscher haben sich in diesen stärkeren Kaltzeiten bis nach Mitteleuropa ausgedehnt. In **Abbildung 2** werden die Glaziale und Interglaziale des Mittel- und Jungpleistozäns maßstabsgetreu darstellen. Alle Kaltzeiten sind blau und alle Warmzeiten grün gehalten. Die maßgetreue Abbildung soll auch

die verhältnismäßig langen Kaltzeiten im Vergleich zu den Warmzeiten zeigen. Der Cromer-Komplex wurde absichtlich anders eingefärbt, da er mehrere Warm- und Kaltzeiten beinhaltet deren zeitliche Abgrenzung nicht vollständig geklärt ist (EHLERS, 2011).

In den Alpen ist man früher von vier großen Vereisungen ausgegangen. Tatsächlich hat es diese Vereisungen und viele weitere gegeben (EHLERS, 2011). Da nur diese vier Vereisungen benannt wurden, habe ich in **Abbildung 2** auch diese Vereisungen namentlich erwähnt.

| Stufe | Klimazeit | Klimazeit Alpen | Jahre vor unserer Zeit |
|------------------|-----------------------|-----------------|--------------------------|
| Jungpleistozän | Weichsel-Glazial | Würm | 115 000 |
| | | | Holozän 11 500 |
| Mittelpleistozän | Saale-Glazial | Riss | 347 000 |
| | | | Eem-Interglazial 127 000 |
| | Holstein-Interglazial | | 370 000 |
| | Elster-Glazial | Mindel | 475 000 |
| | | | |
| | | Cromer-Komplex | Günz |
| | | | 781 000 |

Abbildung 2: Glaziale und Interglaziale des Mittel- und Jungpleistozäns (EHLERS, 2011)

Das Mittelpleistozän beginnt mit dem Cromer-Komplex und wird wie folgt gegliedert: Interglazial I, Glazial a, Interglazial II, Glazial b, Interglazial III, Glazial c, Interglazial IV. Die drei Glaziale wurden früher als die Günz-Vereisung der Alpen gesehen.

Vor 450.000 Jahren beginnt das Elster-Glazial und dauert etwas mehr als 100.000 Jahre. Darauf schließt das etwas mehr als 20.000 Jahre dauernde Holstein-Interglazial an. Das Saale-Glazial war die längste große Kaltzeit des Pleistozäns und dauerte von ungefähr 347.000 Jahre bis vor 127.000 Jahre. Das Eem-Interglazial war mit 12.000 Jahren dagegen sehr kurz. Das letzte große Glazial, das Weichsel endet vor 11.500 Jahren und beendet gleichzeitig auch das Pleistozän. Seitdem dauert das Holozän, eine Warmzeit, an (EHLERS, 2011).

1.4.5. Lebensraum im Mittel- und Jungpleistozän

Für die Glaziale, sowie für die Interglaziale stellte sich jeweils ein charakteristischer Lebensraum ein. Klima, Flora und Fauna der letzten Warmzeit, sowie der letzten Kaltzeit des Pleistozäns werden nun beschrieben und sollen einen Einblick in den damaligen Lebensraum bieten.

1.4.5.1. Der warmzeitliche Lebensraum des Eem-Interglazials

Das Meeresniveau während des Eem-Interglazials war in etwa auf heutiger Höhe, zeitweise ein wenig höher als heute. Gletscher waren in Europa nur im Hochgebirge zu finden. Die Durchschnittstemperaturen waren die meiste Zeit über ähnlich zu den des heutigen Holozäns. Im Höhepunkt des Eem-Interglazials waren die Durchschnittstemperaturen sogar um bis zu 3°C höher als heute. Das Vorkommen von Flusspferden zeigt, dass es Zeitabschnitte gegeben hat, in denen keine langen Frostperioden existierten, wie es sie beispielsweise heutzutage in Mitteleuropa gibt. Zumindest mehrere Jahre hinweg waren die Winter milder und die Sommer etwas kühler und feuchter als heute (KOENIGSWALD, 2010).

Zu Beginn des Eem-Interglazials setzt sich der Baumbestand allmählich durch. Die Pollenanalyse aus Seesedimenten und Mooren zeigt die schrittweise Einwanderung von Baumbeständen an, die während der gesamten weiteren Warmzeit dominant waren. Mitteleuropa war dann fast vollständig mit laufwerfenden Wäldern bedeckt. Im klimatischen Optimum der Warmzeit beherrschten Eichenmischwälder die Landschaft. Nur entlang von größeren Flüssen gab es über längere Zeiten hinweg Grasfluren. Eine ähnlich starke Dominanz hatten die laufwerfenden Bäume nach dem Eem-Interglazial noch einmal im frühen Holozän (KOENIGSWALD, 2010).

Die Fauna des Eem-Interglazials beinhaltete jene Arten, die auch im Holozän heimisch sind. Reh, Wildschwein, Spitzmaus und viele andere Tiere beheimateten Europa. Aber es gab sowohl unter den Pflanzenfressern, als auch unter den Raubtieren im Eem-Interglazial und in früheren Interglazialen zahlreiche Arten, die heute in Europa nicht mehr zu finden sind. Als namensgebende Art für die Fauna des Eem-Interglazials waren Waldelefanten in Europa heimisch. Die Waldelefantenfauna mit ihrem Kerngebiet im Mittelmeerraum, beinhaltete aber auch den Auerochen, das Waldnashorn und das Steppennashorn, den Breitstirnelch, das Bison und sogar das Flusspferd, den Wasserbüffel und die Sumpfschildkröte. Unter den Raubtieren waren Löwen, Hyänen, Wölfe, Dachse, Rotfüchse und Bären zu finden (KOENIGSWALD, 2010).

Die Bestandsdichte der Fauna war definitiv nicht sehr hoch und ist keinesfalls mit dem Artenaufkommen in Savannen zu vergleichen. Zwar kann man aus dem Fossilbericht die Tierdichte kaum abschätzen, da die meisten Knochen gar nicht fossil werden, aber aufgrund des Weidedruckes auf die Pflanzenwelt und aufgrund von Vergleichen mit heutigen Lebenswelten kann eine hohe Dichte an Tieren ausgeschlossen werden. Wäre die Tierdichte größer gewesen, wären die Bäume aufgrund des Weidedruckes so geschädigt worden, dass mehr offene Flächen entstanden wären. Das widerlegen aber zahlreiche Pollenbefunde. Jedenfalls war die Diversität der Fauna aber besonders hoch und deutlich höher als heute. Auf das Massenaussterben am Ende des Pleistozäns, welches die Diversität verringerte, wird später noch genau eingegangen (KOENIGSWALD, 2010).

1.4.5.2. Der kaltzeitliche Lebensraum des Weichsel-Glazials

Im Gegensatz zu den Warmzeiten verlaufen die Kaltzeiten mit erheblicheren Klimaschwankungen. Auch beim Weichsel-Glazial unterscheidet man kalte Phasen, die Stadialen und etwas wärmere Phasen, die Interstadialen. Die tiefen Temperaturen des Weichsel-Glazials lassen in Verbindung mit Niederschlägen große Gletscher auf den Kontinenten entstehen. Die Eiskuppel über Skandinavien erreichte wahrscheinlich eine Dicke von drei Kilometern und war im Höhepunkt des Weichsel-Glazials mit der Eiskuppel über den britischen Inseln verbunden. Sie reichte auch bis etwa auf die Höhe des heutigen Berlins. Auch in den Alpen waren die Täler mit Eis bedeckt, sodass nur die Bergspitzen aus dem Eis ragten. Zwischen dem skandinavischen Eisschild und den Gletschern der Alpen befand sich in den kälteren Stadialen Permafrostboden. Die enormen Wassermassen, die als Eis gebunden waren, wirkten sich auch deutlich auf den Meeresspiegel aus. Dieser war um bis zu 120 Meter im Vergleich zu heute abgesenkt. Weite Bereiche der Nordsee waren somit trocken und gehörten zur Landmasse (KOENIGSWALD, 2010).

Nur zu Zeiten von Interstadialen konnte sich ein lichter Birken-Kiefern-Mischwald ausbreiten. Ansonsten verhinderten die klimatischen Bedingungen eine Bewaldung. Laubbäume konnten während den Glazialen keinesfalls wachsen. Großteils bestimmte eine krautige Vegetation das Landschaftsbild. Diese Vegetation, die als Mammutsteppe bekannt ist, war aber sehr arten- und nährstoffreich. Vor allem in den gemäßigten Breiten erbrachte die Vegetation eine außerordentlich hohe Pflanzenproduktion, an die die Vegetation des Holozäns nicht herankommt. Am Ehesten kann man die damalige Vegetation mit baumfreien Zonen des Hochgebirges vergleichen. Besonders förderlich für die hohe Primärproduktion

waren die lange andauernden Hochdrucksituationen, die durch die großen Gletscher verursacht worden sind (KOENIGSWALD, 2010).

Im Weichsel-Glazial, wie auch in früheren Glazialen bildete sich eine charakteristische Fauna, die sogenannte Mammut-Fauna, die während Stadialen und Interstadialen relativ konstant blieb. Nur für das Hochweichsel, dem Höhepunkt des Weichsel-Glazials fehlen gesicherte Funde vieler typischer Faunenarten. Zu den ersten Arten, die im Glazial einwanderten, gehörten Mammut, Wollnashorn und Rentier. Weiters wanderten, Riesen- und Rothirsche, Steppenbisons, Pferdespringer, Graulemminge und zeitweise auch Moschusochsen und Saiga-Antilopen ein. Das Pferd und der Rothirsch gehörten zu den wenigen Pflanzenfressern, die sowohl in den Glazialen als auch in den Interglazialen in Europa heimisch waren. Zu den Raubtierbeständen des Weichsel-Glazials zählten Löwe, Hyäne, Wolf, Bär, Dachs, Eisfuchs und Vielfraß, wobei letztere zwei nur während der Glaziale in Europa heimisch waren. Die restlichen Raubtiere waren sowohl während Warmzeiten, als auch während Kaltzeiten in Europa heimisch (KOENIGSWALD, 2010).

1.4.6. Der Mensch in Mitteleuropa im Pleistozän

Die ältesten Funde der Gattung *Homo* in Europa stammen aus Atapuerca in Spanien und sind ungefähr 780.000 Jahr alt. Die ersten Vertreter der Gattung *Homo* waren daher zumindest seit dem Mittelpleistozän in Europa heimisch. Vor ungefähr 130.000 Jahren, also am Ende des Saale-Glazials kam der Neandertaler nach Europa. Er breitete sich in ganz Mitteleuropa aus, denn Funde belegen seine Anwesenheit von Gibraltar bis zur Grenze zu Asien. Der Neandertaler lebte als Nomade und jagte von Kleinsäugetern bis Großsäugetern, einschließlich Mammut, Nashörner und Wildrinder, die komplette Fauna Mitteleuropas. Dafür verwendete er Waffen wie beispielsweise Holzlanzen. Gejagt hat der Neandertaler vor allem an offenen Flächen. Seine Behausungen aus Fell oder Leder stellte er meist an Stellen mit Überblick, wie beispielsweise an Anhöhen auf. Dort hat er auch einen Teil seiner Beute zerlegt und seine Mahlzeiten angerichtet. Weiters benutzte er Höhlen als Jagdstationen. Es gibt Hinweise darauf, dass sich schon der Neandertaler mit komplexen sozialen Strukturen vernetzte und gegenseitig unterstützte (STEINER & EINWÖGERER, 2008).

Vor zumindest 45.000 Jahren, am Ende des Weichsel-Glazials kam der moderne Mensch, der *Homo sapiens* nach Europa. Der bisher älteste Fund des *Homo sapiens* in Europa stammt aus der Grotta del Cavallo in Süditalien und ist mit 45.000 Jahren datiert (MELLARS, 2011).

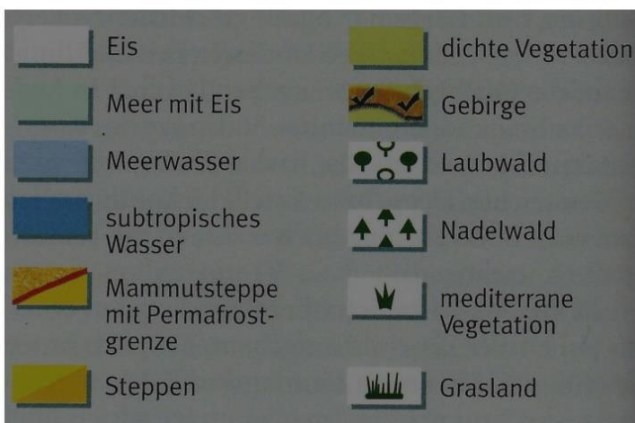
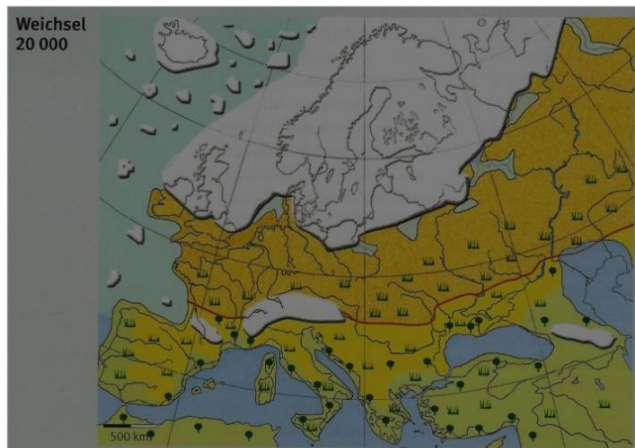
Zumindest 15.000 Jahre lebten *Homo sapiens* und *Homo neanderthalensis* gemeinsam in Europa. Das Aussterben des Neandertalers um 30.000 Jahre vor unserer Zeit ist noch nicht vollständig geklärt (STEINER & EINWÖGERER, 2008).

Auch der moderne Mensch breitete sich schnell vom äußersten Südwesten Europas bis nach Sibirien aus und lebte nomadisch in Kleingruppen. Im Gegensatz zum Neandertaler entwickelte und verwendete der moderne Mensch eine Reihe von Spezialwerkzeugen für die Jagd, das Ausweiden von Tieren und den Bau von Behausungen. Aufgrund seiner komplexen Sozialstrukturen verbreitete sich sein Wissen und Können auf alle Kleingruppen in Europa. Weiters bildet der Mensch schnell Kulturen aus, die sich in Form von Schmuck, Zeremonien und Kunstwerken wie Höhlenmalereien und Schnitzereien bemerkbar machten. Erhalten gebliebene Kulturgüter des frühen modernen Menschen können uns heute mehr Aufschluss über die damalige Zeit geben (STEINER & EINWÖGERER, 2008).

1.4.7. Die Sonderstellung von Mitteleuropa im Pleistozän

Für Mitteleuropa gilt die Besonderheit, dass sich klimatische Veränderungen meist stärker als überall anders ausgewirkt haben. Daher gilt für Europa eine Sonderstellung, die in weiterer Folge erklärt wird.

Während den Glazialen war der Meeresspiegel um mehr als 100 Meter tiefer als heute. Der Grund dafür ist, dass weltweite Vereisungen viel Wasser gebunden haben, welches in den Ozeanen fehlte. Jedenfalls fielen weite Bereiche der flachen Nord- und Ostsee trocken oder waren mit Eis bedeckt. Von Skandinavien bis zu den britischen Inseln befand sich ein riesiges Eisschild. Im mittleren Bild der **Abbildung 3** ist Europa im Weichsel-Glazial mit der beschriebenen Situation abgebildet. Diese Konstellation sorgte dafür, dass Mitteleuropa einem stark kontinental geprägten Klima ausgesetzt war. Es herrschten kalte Winter und große Trockenheit (KOENIGSWALD, 2010). Das steht völlig im Gegensatz zu den Interglazialen. Aufgrund des deutlich höheren Meeresspiegels bildeten die Nord- und Ostsee ein Meer nördlich von Mitteleuropa, das wie ein klimatischer Puffer fungierte und für ein maritim geprägtes Klima in Mitteleuropa sorgte. **Abbildung 3** zeigt genau diese Situation anhand einer Zeichnung von Europa im Eem-Interglazial. Wie man aus der untersten Zeichnung der **Abbildung 3** erkennen kann, finden sich diese, für das Klima maßgebenden Gegebenheiten auch im jetzigen Erdzeitalter, dem Holozän, in Europa wieder.



Dadurch wird erklärt, dass in Glazialen und Interglazialen völlig verschiedene klimatische Bedingungen, nicht nur hinsichtlich der Temperatur, sondern auch im Bezug auf die sehr bedeutenden Niederschlagsraten geherrscht haben. In keinem anderen Gebiet der gemäßigten Breiten stellte sich während der Glaziale ein kontinental geprägtes und während der Interglaziale ein maritim geprägtes Klima ein. Die Klimaschwankungen in Mitteleuropa vielen damit deutlich stärker als in anderen Gebieten aus (KOENIGSWALD, 2010).

Abbildung 3: Europa in Glaziale und Interglaziale (KOENIGSWALD, 2010)

1.4.8. Der Faunentausch Mitteleuropas im Pleistozän

Die in Mitteleuropa besonders stark ausfallenden klimatischen Veränderungen zwischen Glazialen und Interglazialen bewirkten auch einen besonders ausgeprägten Faunentausch. Diesen Faunentausch beschreibt KOENIGSWALD (2010) anhand eines Modells, welches nun genauer erläutert wird.

Wie bereits beschrieben, gab es in Mitteleuropa ein charakteristisches Klima für Glaziale und für Interglaziale. Die Klimaschwankungen innerhalb eines Glazials oder Interglazials haben in der Regel keine großartigen Änderungen der Fauna bewirkt. Aber der Wechsel zwischen den Klimazeiten erfolgte immer verhältnismäßig schnell, sodass die meisten Arten nicht genügend Zeit hatten, um sich auf die neuen, völlig anderen Klimaverhältnisse einstellen zu können und starben im betroffenen Gebiet aus. Pferd, Rothirsch und Riesenhirsch waren die einzigen Pflanzenfresser, die sowohl zu Warmzeiten als auch zu Kaltzeiten in Mitteleuropa heimisch waren. Alle anderen Pflanzenfresser hatten eine zu enge Bindung an einen bestimmten Vegetationstyp und starben mit diesem gemeinsam aus. Für die Raubtiere stellte das wechselnde Klima kein Problem dar, da sie nur ihre Beutetiere wechselten.

Im Zuge eines Klimawechsels starb im betroffenen Gebiet somit ein großer Teil der Fauna aus. Relativ schnell wanderten danach Arten aus einem Gebiet ein, in dem die gleichen Klimabedingungen wie die, die in Mitteleuropa mit der Klimazeit neu waren, schon längere Zeit herrschten. Es fand somit zu jedem Wechsel zwischen zwei Klimazeiten ein Faunentausch statt. Da Europa räumlich begrenzt ist, wird schnell klar, von wo die jeweilige neu auftretende Fauna zuwanderte (KOENIGSWALD, 2010). Wenn wir uns **Abbildung 4** ansehen, erkennen wir, dass im Nordosten Europas das Kerngebiet der kaltzeitlichen Fauna ist. Diese Fauna wird aufgrund seines größten Vertreters Mammutfauna genannt und beinhaltet beispielsweise Wollnashorn, Rentier und Steppenbison. Kerngebiet bedeutet, dass dieses Gebiet langfristig, also sowohl zu Kaltzeiten als auch zu Warmzeiten die Heimat einer Fauna, in diesem Fall der Mammutfauna ist. Im Süden von Europa im Mittelmeerraum befindet sich hingegen das Kerngebiet der warmzeitlichen Fauna, die auch als Waldelefantenfauna bekannt ist. Zu ihr zählen neben dem Elefanten das Wald- und Steppennashorn, das Bison, das Flusspferd und der Wasserbüffel. Mitteleuropa ist in **Abbildung 4** als temporäres Verbreitungsgebiet angeführt. Dies hat den Grund, dass sich weder die Mammutfauna, noch die Waldelefantenfauna längere Zeit, das heißt über mehrere Klimazeiten hinweg, in Mitteleuropa halten konnte. Je nach dem, ob trocken-kaltes glazial-

typisches Klima oder feucht-warmes interglazial-typisches Klima herrschte, war es für die eine oder andere Fauna nur ein temporäres Verbreitungsgebiet (KOENIGSWALD, 2010).



Abbildung 4: Kerngebiete und temporäres Verbreitungsgebiet der Fauna in Europa
(KOENIGSWALD, 2010)

Wechselte die Klimazeit von einer Interglaziale zu einer Glaziale starb zuerst die Waldelefantenfauna in Mitteleuropa, ihrem temporären Verbreitungsgebiet aus. Sobald es das Klima erlaubte, wanderten die südöstlichen Randpopulationen der Mammutfauna in das temporäre Verbreitungsgebiet ein. Nach und nach erweiterte sich ihr temporäres Verbreitungsgebiet bis zu den Pyrenäen. Jedenfalls waren es aber immer die Randpopulationen mit ihrem Geburtenüberschuss, die einwanderten. Die Populationen des mittleren Kerngebietes waren so weit vom temporären Verbreitungsgebiet weg, dass sie mit den neuen Gebietszuwächsen nichts zu tun haben konnten (KOENIGSWALD, 2010).

Die Waldelefantenfauna blieb nur in ihrem Kerngebiet, dem Mittelmeerraum bestehen. Änderte sich die Klimazeit von einer Glaziale zu einer Interglaziale, starb die Mammutfauna aufgrund der ändernden klimatischen Bedingungen in Mitteleuropa aus. Nun breiteten sich die Randpopulationen der Mammutfauna in ihr temporäres Verbreitungsgebiet aus. Funde belegen, dass sich die Waldelefanten zumindest bis nach Polen ausgebreitet haben. Erst mit dem nächsten Klimawechsel tauschten sich die Faunen in Mitteleuropa wieder aus. Nur die Raubtiere hatten Mitteleuropa als Kerngebiet und gehörten damit zu beiden Faunen. Sie wechselten je nach Klimazeit einfach ihre Beutetiere. Für die Pflanzenfresser, mit Ausnahme des Pferdes, Rothirsches und Riesenhirsches, hat der Faunentausch im Pleistozän mit jedem Wechsel der Klimazeit stattgefunden (KOENIGSWALD, 2010).

1.4.9. Artensterben am Ende des Jungpleistozäns

Mit dem Beginn des Weichsel-Glazials wandern die Arten der Mammutfauna wieder nach Mitteleuropa ein. Im Frühweichsel war es zeitweise so trocken und kalt, dass sogar Moschusochsen und Saiga-Antilopen einwanderten. Andererseits gab es immer wieder Wärmephasen, deren Fossilbefunde schwer von denen des Eem-Interglazials zu unterscheiden sind. Das Mittelweichsel verläuft ähnlich der vorangehenden Glaziale. Dies ändert sich im Spätweichsel. Es wird durch das Hochglazial eingeleitet, welches einen Zeitraum von vor 22.000 bis 18.000 Jahre zugeschrieben wird. Zu dieser Zeit war im schmalen Korridor zwischen dem skandinavischen und dem alpinen Eisschild wahrscheinlich Permafrostboden, worauf sich kaum Vegetation halten konnte. Daher ist es nicht verwunderlich, dass für diesen Zeitraum gesicherte Fossilfunde von Säugetieren fehlen. Die Lebensbedingungen im Hochglazial waren einfach so ungünstig, dass sich sogar die Mammutfauna in Mitteleuropa kaum halten konnte (KOENIGSWALD, 2010).

Vor etwa 16.000 Jahren verbesserten sich die Lebensbedingungen wieder, sodass sich die Mammutfauna wieder in Mitteleuropa ausbreiten konnte. Auch der Mensch tauchte zu dieser Zeit wieder in Europa auf. Allerdings war die Fauna nach dem Hochglazial nicht mehr so artenreich wie davor. **Abbildung 5A** und **Abbildung 5B** zeigen die Artenverteilung der Säugetiere in Mitteleuropa vom Jungpleistozän bis zum frühen Holozän. Daraus ist erkennbar, dass einige Arten, welche vor dem Hochglazial in Mitteleuropa heimisch waren, nachher nicht mehr vorhanden waren. Dies trifft beispielsweise auf die Höhlenhyäne und den Höhlenbären zu. Der Höhlenlöwe konnte für die Zeit nach dem Hochglazial mit einigen Funden nachgewiesen werden (KOENIGSWALD, 2010).

Das wichtigste Interstadial des Spätpleistozäns, das Alleröd ist auf eine Zeit von 13.500 bis 12.700 BP festgeschrieben. Die vorläufige Erwärmung bewirkte, dass sich der skandinavische Gletscher bis auf die Höhe von Oslo und Stockholm zurückzog und sich zumindest bis in den Norden Deutschlands ein Baumbestand bildete. Im Fossilbericht für den Raum Hamburg finden sich Kiefern mit Stammdurchmessern von 30 cm. Der Ausbruch des Laacher-See-Vulkans 12.880 BP half dabei, dass viele Tierreste in der Asche überliefert wurden und stellt für weite Gebiete eine wichtige Zeitmarke im Gestein dar (KOENIGSWALD, 2010).

Nach dem Alleröd kam es zu einem weiteren Kälterückschlag, der jüngeren Dryaszeit, die von 12.770 bis 11.500 BP dauerte. Die Gletscher rückten nochmals vor und im Großteil Deutschlands finden sich ein lichter Birkenwald und weite Offenlandschaften. Das Klima war aber etwas feuchter als in der Zeit davor. Ab nun sind im Fossilbericht auch keine Höhlenlöwen

| | Eem | Früh-Weichsel | Mittel-Weichsel | Spät-Weichsel | Holozän | |
|---|-----|---------------|-----------------|---------------|---------|---|
| Raubtiere | | | | | | |
| Wolf – <i>Canis lupus</i> | ■ | ■ | ■ | Hochglazial | ■ | |
| Rotfuchs – <i>Vulpes vulpes</i> | ■ | ? | ? | | ? | |
| Eisfuchs – <i>Alopex lagopus</i> | • | ■ | ■ | | ■ | • |
| Braunbär – <i>Ursus arctos</i> | ■ | ■ | ■ | | ■ | ■ |
| † Höhlenbär – <i>Ursus spelaeus</i> | ■ | ■ | ■ | | • | • |
| † Kleinbär – <i>Ursus mediterraneus</i> | ■ | • | • | | • | • |
| Hermelin – <i>Mustela erminea</i> | ■ | ■ | ■ | | ■ | ■ |
| Mauswiesel – <i>Mustela nivalis</i> | ■ | ■ | ■ | | ■ | ■ |
| Ittis – <i>Putorius putorius</i> | ■ | ■ | ■ | | ■ | ■ |
| Steppeniltis – <i>Putorius eversmanni</i> | • | ■ | ■ | | ■ | • |
| Dachs – <i>Meles meles</i> | ■ | ■ | ■ | | ■ | ■ |
| Vielfraß – <i>Gulo gulo</i> | • | ■ | ■ | | ■ | • |
| Fischotter – <i>Lutra lutra</i> | ■ | ? | ■ | | ■ | ■ |
| Steinmarder – <i>Martes foina</i> | ■ | ? | ? | | ? | ■ |
| Baumwilder – <i>Martes martes</i> | ■ | ■ | ■ | | ? | ■ |
| † Höhlenlöwe – <i>Panthera leo spelaea</i> | ■ | ■ | ■ | | ■ | • |
| Leopard – <i>Panthera pardus</i> | ■ | ? | ? | | • | • |
| Luchs – <i>Lynx lynx</i> | ■ | ■ | ■ | | ■ | ■ |
| Waldkatze – <i>Felis silvestris</i> | ■ | ■ | ■ | | ■ | ■ |
| † Höhlenhyäne – <i>Crocuta crocuta spelaea</i> | ■ | ■ | ■ | | • | • |
| Elefanten | | | | | | |
| † Waldelefant – <i>Elephas antiquus</i> | ■ | • | • | • | • | |
| † Mammut – <i>Mammuthus primigenius</i> | • | ■ | ■ | ■ | • | |
| Unpaarhufer | | | | | | |
| † Waldnashorn – <i>Stephanorhinus kirchbergensis</i> | ■ | • | • | • | • | |
| † Steppennashorn – <i>Stephanorhinus hemitoechus</i> | ■ | • | • | • | • | |
| † Wollnashorn – <i>Ceolodonta antiquitatis</i> | • | ■ | ■ | ■ | • | |
| † Pferd – <i>Equus tauchbachensis</i> | ■ | • | • | • | • | |
| † Pferd – <i>Equus germanicus</i> | ■ | ■ | ■ | • | • | |
| Pferd – <i>Equus ferus</i> | • | • | • | ■ | • | |
| † Esel – <i>Equus hydruntinus</i> | ■ | ■ | • | • | • | |
| Paarhufer | | | | | | |
| Wildschwein – <i>Sus scrofa</i> | ■ | • | ■ | ■ | ■ | |
| Flusspferd – <i>Hippopotamus amphibius</i> | ■ | • | • | • | • | |
| Rothirsch – <i>Cervus elaphus</i> | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | |
| Damhirsch – <i>Dama dama</i> | ■ | • | • | • | • | |
| † Riesenhirsch – <i>Magaloceros giganteus</i> | ■ | ■ | ■ | ■ | • | |
| Reh – <i>Capreolus capreolus</i> | ■ | • | • | • | ■ | |
| † Breitstirnloch – <i>Alces latifrons</i> | ■ | • | • | • | • | |
| Elch – <i>Alces alces</i> | ? | ? | • | • | ■ | |
| Rentier – <i>Rangifer tarandus</i> | • | ■ | ■ | ■ | • | |
| † Auerochse – <i>Bos primigenius</i> | ■ | ? | • | • | ? | |
| † Steppenbison – <i>Bison priscus</i> | ■ | ■ | ■ | ? | • | |
| Wisent – <i>Bison bonanus</i> | • | • | • | • | ■ | |
| Wasserbüffel – <i>Bubalus murrensis</i> | ■ | • | • | • | • | |
| Moschusochse – <i>Ovibos moschatus</i> | • | ■ | ■ | ■ | • | |
| Steinbock – <i>Capra ibex</i> | ▲▲ | ■ | ■ | ■ | ▲▲ | |
| Gämse – <i>Rupicapra rupicapra</i> | ▲▲ | ? | ? | ? | ▲▲ | |
| Saiga-Antilope – <i>Saiga tatarica</i> | • | ■ | ? | ■ | • | |
| <p>Im Spätglazial werden das Hochglazial (ohne Funde) sowie Alleröd und Jüngere Dryas ausgegliedert</p> <p>■ = regelmäßiges Vorkommen ■ = einzeltes oder seltenes Vorkommen • = fehlen ▲▲ = Vorkommen im Gebirge ? = fragliches Vorkommen † = ausgestorben</p> | | | | | | |

Abbildung 5A: Artenverteilung der Großsäugetiere vom Jungpleistozän bis zum Holozän (KOENIGSWALD, 2010)

| | Eem | Früh-Weichsel | Mittel-Weichsel | Spät-Weichsel | Holozän | |
|---|-----|---------------|-----------------|---------------|---------|---|
| Insektenfresser | | | | | | |
| Igel – <i>Erinaceus europaeus</i> | ■ | ■ | ■ | Hochglazial | ■ | |
| Maulwurf – <i>Tapla europaea</i> | ■ | ■ | ■ | | ■ | |
| † Wassermaulwurf – <i>Desmana nehringi</i> | • | ■ | • | | ■ | • |
| Weißzahnspezmaus – <i>Crocidura sp.</i> | ■ | ■ | ■ | | ■ | ■ |
| Feldspitzmaus – <i>Crocidura leucodon</i> | ■ | • | • | | ■ | ■ |
| Hausspezmaus – <i>Crocidura russula</i> | • | • | • | | ■ | ■ |
| Waldspitzmaus – <i>Sorex araneus</i> | ■ | ■ | ■ | | ■ | ■ |
| Zwergspitzmaus – <i>Sorex minutus</i> | ■ | ■ | ■ | | ■ | ■ |
| Knirpspezmaus – <i>Sorex minutissimus</i> | • | • | • | | ■ | • |
| Wasserspezmaus – <i>Neomys fodiens</i> | ■ | ■ | ■ | | ■ | ■ |
| Sumpfspezmaus – <i>Neomys anomalus</i> | • | • | • | • | ■ | |
| Hasen | | | | | | |
| Feldhase – <i>Lepus europaeus</i> | ■ | • | • | ? | ? | |
| Schneehase – <i>Lepus timidus</i> | • | ■ | ■ | ■ | ? | |
| Pfeifhase – <i>Ochotona pusilla</i> | • | ■ | ■ | ■ | ■ | |
| Nagetiere | | | | | | |
| Eichhörnchen – <i>Sciurus vulgaris</i> | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | |
| Murmeltier – <i>Marmota primigenia</i> | ▲▲ | ■ | ■ | ■ | ▲▲ | |
| † Ziesel – <i>Spermophilus superciliosus</i> | • | ■ | ■ | ■ | • | |
| † Ziesel – <i>Spermophilus citelloides</i> | ■ | ■ | • | ■ | • | |
| Gartenschläfer – <i>Eliomys quercinus</i> | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | |
| Haselmaus – <i>Muscardinus avellanarius</i> | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | |
| Baumschläfer – <i>Dryomys nitetula</i> | ■ | • | • | ■ | ■ | |
| Siebenschläfer – <i>Glis glis</i> | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | |
| Feldhamster – <i>Cricetus cricetus</i> | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | |
| † Zwerghamster – <i>Allocricetus bursae</i> | ■ | • | • | ■ | • | |
| † Zwerghamster – <i>Phodopus sungorus</i> | ■ | • | • | ■ | • | |
| Waldmäuse – <i>Sylvaemus sylvaticus/flavicollis</i> | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | |
| Berglemming – <i>Lemmus lemmus</i> | • | ■ | ■ | ■ | • | |
| † Halsbandlemming – <i>Dicrostonyx gulielmi rotundus</i> | • | ■ | ■ | ■ | • | |
| † Halsbandlemming – <i>Dicrostonyx gulielmi gulielmi</i> | • | • | • | ■ | • | |
| Graulemming – <i>Lagurus lagurus</i> | • | ■ | • | ■ | • | |
| Rötelmaus – <i>Clethrionomys glareolus</i> | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | |
| † Schermaus – <i>Arvicola cantianus/terrestris</i> | ■ | • | • | ■ | • | |
| Schermaus – <i>Arvicola terrestris</i> | • | ■ | ■ | ■ | ■ | |
| Feld/Erdmaus – <i>Microtus arvalis/agrestis</i> | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | |
| Sibirische Zwiebelmaus – <i>Microtus gregalis</i> | • | ■ | ■ | ■ | • | |
| Schneemaus – <i>Microtus nivalis</i> | ▲▲ | ■ | ■ | ■ | ▲▲ | |
| Sumpfwühlmaus – <i>Microtus oeconomus</i> | ? | ■ | ■ | ■ | ■ | |
| Kleinwühlmaus – <i>Microtus (Terricola) subterraneus</i> | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | |
| Pferdespringer – <i>Allactaga major</i> | • | ■ | ■ | ■ | • | |
| Birkenmäuse – <i>Sicista sicista-betulina</i> | • | ■ | ■ | ■ | ■ | |
| Biber – <i>Castor fiber</i> | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | |
| Stachelschwein – <i>Hystrix vinogradovi</i> | ■ | ■ | • | ■ | • | |
| <p>Im Spätglazial werden das Hochglazial (ohne Funde) sowie Alleröd und Jüngere Dryas ausgegliedert.</p> <p>■ = regelmäßiges Vorkommen ■ = vereinzelt oder seltenes Vorkommen • = fehlen ▲▲ = Vorkommen im Gebirge ? = fragliches Vorkommen † = ausgestorben</p> | | | | | | |

Abbildung 5B: Artenverteilung der Kleinsäugetiere vom Jungpleistozän bis zum Holozän (KOENIGSWALD, 2010)

mehr zu finden. Wie aus **Abbildung 5A** und **Abbildung 5B** zu entnehmen ist, sterben mit dem Alleröd viele weitere Säuger aus.

Mit dem Beginn des Holozäns setzten sich recht schnell flächendeckend Baumbestände durch. Der Rest der Mammutfauna, der am Ende des Weichsel-Glazials noch übrig war, stirbt nun in Mitteleuropa klarerweise aus, da sich hier nur ein temporäres Verbreitungsgebiet dieser Fauna befand. Aber auch im Kerngebiet der Mammutfauna finden sich viele der in Mitteleuropa ausgestorbenen Arten nicht mehr. Auf den Grund dieses Aussterbens wird an späterer Stelle noch genauer eingegangen (KOENIGSWALD, 2010).

Jedenfalls sollte man meinen, dass mit der Wiedererwärmung die Waldelefantenfauna mit all ihren Arten wieder ihren Platz in Mitteleuropa einnimmt. So war es aber nicht. Aus **Abbildung 5A** und **Abbildung 5B** ist zu entnehmen, dass einige Arten, die im Eem-Interglazial in Mitteleuropa heimisch waren, im Holozän nicht mehr zum Artenbestand gehören. Mitteleuropa war nur in den Warmzeiten für diese Arten nur ein temporäres Verbreitungsgebiet. Dass sie im Holozän, der nächsten Warmzeit, nicht mehr heimisch waren, hat den Grund, dass einige von ihnen auch in ihrem Kerngebiet ausgestorben sind und andere von ihnen soweit zurückgedrängt worden sind, dass eine Wiederbesiedelung nicht gelang.

Im Weichsel-Glazial hat, im Gegensatz zu den anderen Glazialen, eine schwere Klimadepression auch das Mittelmeergebiet erreicht. Funde vom Mammut und Wollnashorn sind bis weit in die mediterranen Halbinseln zu finden. Bei Granada in Spanien und bei Neapel in Italien hat man Fossilien beider eben genannten Arten auf das Weichsel-Glazial datiert. Das bedeutet, dass dort vorübergehend kaltzeitliches Klima geherrscht hat. Somit kann man den Schluss ziehen, dass den Arten der Waldelefantenfauna sogar in ihrem südlichen Kerngebiet der Lebensraum unbewohnbar wurde und sie deshalb ausstarben. Dammhirsch und Flusspferd könnten im östlichen Mittelmeerraum überleben. Ihr Geburtenüberschuss reichte im Holozän aber nicht aus, um die weiten Gebiete bis nach Mitteleuropa wieder zu besiedeln (KOENIGSWALD, 2010).

Nachdem das Aussterben vieler Arten der Elefantenfauna geklärt ist, widmen wir uns dem Aussterben der Mammutfauna. Das Kerngebiet der Mammutfauna hat sich am Ende des Weichsel-Glazials, beziehungsweise im Holozän einen geographischen und ökologischen Wandel unterzogen. Heute kommen die überlebenden Arten der Mammutfauna in zwei räumlich getrennten Gebieten vor. Ein Teil bewohnt die zentralasiatische Steppe und der andere Teil die nördlichen Tundren. Es gibt kein zusammenhängendes Biotop für die Mammutfauna mehr. Weite Teile Sibiriens gehören nicht mehr zu ihrem Verbreitungsgebiet.

Seit der Grenze zwischen dem Spätweichsel und dem Holozän ist das Klima vor allem feuchter geworden, was eventuell mit anderen noch nicht bekannten Faktoren, das Ökosystem verändern ließ. Speziell die Vegetation hat sich durch die vermehrten Niederschlagsraten deutlich geändert. Daher kann man zusammenfassend sagen, dass ein komplexer ökologischer Wandel den Lebensraum der Mammutfauna weitgehend verändert hat (KOENIGSWALD, 2010).

Somit steht fest, dass die veränderten klimatischen Bedingungen der Waldelefantenfauna und der Mammutfauna stark zugesetzt haben und Auslöser für ihr Aussterben waren. Viele Kritikerinnen und Kritiker dieser Theorie bringen den Menschen bei der Ursache des Artensterbens mit ins Spiel. Schließlich ist sehr auffallend, dass das Artensterben begonnen hat, nachdem der Mensch nach Europa gekommen ist. Warum also konnte es nicht der Mensch gewesen sein, der die Tiere ausgerottet hat?

Der Mensch ist es wahrscheinlich nicht gewesen sein, weil er dazu gar nicht im Stande war. Es waren zu wenig Menschen in Europa, als dass er ganze Populationen hätte dezimieren können. Die Dichte an Menschen in Europa betrug vor dem Hochglazial 0,005 Menschen pro km². Aufgerechnet auf eine Fläche so groß wie Deutschland bedeutet das 2.000 Einwohner. Nach dem Hochglazial stieg die Bevölkerungsdichte stark an und betrug zu Beginn des Holozäns 0,1 Menschen pro km², sprich 40.000 Menschen auf der Fläche Deutschlands. Selbst wenn die Einwohnerzahl tatsächlich deutlich höher als diese Schätzung gewesen wäre, würde das Ausrotten von Populationen für jeden Menschen einen Jagderfolg notwendig machen, der zur damaligen Zeit unmöglich war (KOENIGSWALD, 2010).

Möglich wäre das Ausrotten einer Art für den Menschen aber nur gewesen, wenn er eine Art systematisch bejagt hätte. Anzeichen dafür finden sich aber erst ab 7.000 Jahr vor unserer Zeit, als die Menschen begannen, Haustiere zu halten und die Wildtiere von diesen fernhalten wollten. In Zeiten davor hat der Mensch jene Tiere bejagt, die am Einfachsten zu jagen waren. Das waren vor allem Rentiere und Wildpferde, da diese Tiere in Herden umherzogen. Auch aus dem Fossilbericht lässt sich ablesen, dass genau diese Tiere in großer Anzahl bejagt wurden. Rentier und Wildpferd haben aber in ihrem Kerngebiet überlebt.

Möglich ist natürlich, dass der Mensch die letzten Individuen bestimmter Arten getötet hat. In diesem Fall war der Mensch aber eher nicht der Grund für das Aussterben einer Art, denn etwas anderes hat die Populationen zuvor schon massiv geschädigt und hätte sie wahrscheinlich auch bis zum Aussterben weiter geschädigt. Der mögliche kleine Beitrag des

Menschen zum Artensterben kann damit kaum als Ursache des Artensterbens gerechnet werden (KOENIGSWALD, 2010).

1.5. Verbreitung der Löwen im Pleistozän

Vor etwa 700.000 Jahren wanderten die ersten Löwen in Europa ein. Dies bestätigt ein Fund aus dem süditalienischen Isernia bei Molise, der auf diesen Zeitraum datiert und als *Panthera leo fossilis* bestimmt wird. Eingewandert sind die Löwen aus Afrika. Der Fund eines Löwenunterkiefers aus der Olduvai-Schlucht in Tansania, der auf rund 1,75 Millionen Jahre datiert wurde, ähnelt Unterkieferfunden des *Panthera leo fossilis* aus Deutschland sehr (PROBST, 2015).

Aus *Panthera leo fossilis* entwickelte sich der europäische Höhlenlöwe *Panthera leo spelaea*. Dieser breitete sich in ganz Europa und Nordasien aus. Vor allem männliche Löwen können innerhalb von einem Jahr mehr als 100 Kilometer weite Strecken zurücklegen und deshalb breiten sich Löwen schnell aus. Von Spanien bis nach Sibirien ist *Panthera leo spelaea* durch Funde belegt (YAMAGUCHI et al., 2006).

Durch die hohen Vereisungsraten im Jungpleistozän war der Meeresspiegel über mehrere Jahrtausende so niedrig, dass eine Landbrücke zwischen Asien und Nordamerika entstand, genannt Beringia. Im Saale-Glazial erreichten die ersten Löwen Nordamerika und rückten vereinzelt bis nach Südamerika vor. Dies bezeugt ein Fund bei Talara im Norden von Peru (PROBST, 2015).

1.6. Phylogenie von *Panthera leo spelaea*

Wann *Panthera leo spelaea* genau in Europa aufgetaucht ist, ist unklar. Die mittelpleistozänen Großkatzen sind erst wenig erforscht und von *Panthera leo fossilis* gibt es wenig Funde. SOTNIKOVA und NIKOLSKIY (2006) haben morphologisch Untersuchungen an Schädelknochen rezenter Löwen und Tiger und fossiler Löwen unternommen. Der Vergleich zwischen *P. leo fossilis* und *P. leo spelaea* ergibt einige Gemeinsamkeiten, was die Aussage von YAMAGUCHI et al. (2006) und PROBST (2015), dass *P. leo spelaea* aus *P. leo fossilis* hervorgegangen ist untermauert (SOTNIKOVA und NIKOLSKIY, 2006).

Seit den ersten Funden von *Panthera leo spelaea* wurde darüber diskutiert, ob er eine eigene Art, eine Unterart des Löwen oder eine Unterart des Tigers ist. BURGER et al. (2004) konnten mit ihren molekularen DNA-Analysen Klarheit in diese Diskussion bringen. Sie haben zwei Proben von *Panthera leo spelaea* mit 16 Proben rezenter Großkatzen verglichen.

Probe 1 von *Panthera leo spelaea* stammt aus einem 1985 in Siegsdorf in Bayern, Deutschland gefundenen Skelett. Aus der kompakten Knochenmasse des rechten Oberschenkelknochens wurde Gewebe entnommen und für die DNA-Analyse und eine Datierung mit der C¹⁴-Methode verwendet. Die Datierung ergab ein Alter von 47,180 + 1190/–1040 Jahre B.P.

Probe 2 von *Panthera leo spelaea* stammt aus der Tischhofer Höhle bei Kufstein, Österreich und wurde 1906 entdeckt. Es handelt sich dabei um einen juvenilen Löwen. Die Probe des Knochenmaterials wurde aus dem Beckenknochen entnommen und die Datierung mit der C¹⁴-Methode ergab ein Alter von 31,890 ±300 Jahre B.P.

Von den 16 Proben der modernen Großkatzen stammen zwei von Indischen Löwen *Panthera leo persica* und eine von einem Leoparden *Panthera pardus*, allesamt aus dem Zoo Frankfurt am Main. Vier Proben stammen von von *Panthera tigris*, wobei je eine Probe von *P. tigris corbetti*, *P. tigris altaica*, *P. tigris sumatrae* und *P. tigris tigris* stammt. Von den neun Proben von *Panthera leo* aus Afrika stammen fünf von *P. leo bleyenberghi*, zwei von *P. leo krugeri* und zwei von *P. leo nubica* (BURGER et al., 2004).

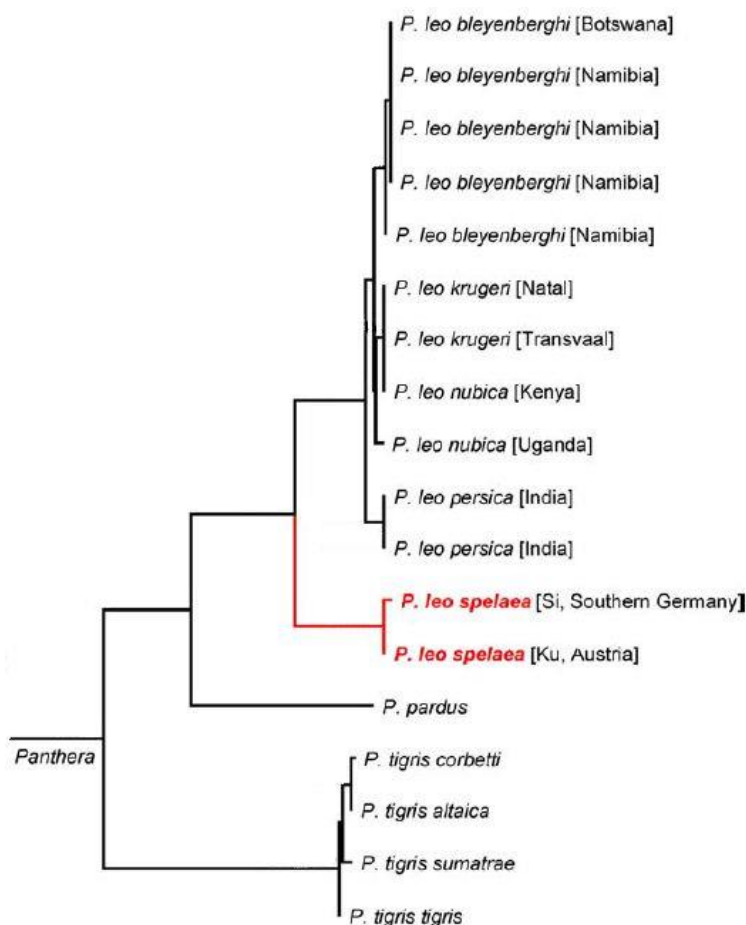


Abbildung 6: Phylogenie von *Panthera leo*. (BURGER et al., 2004)

Die Analyse der DNA aller 18 Proben hat folgende Verwandtschaftsbeziehungen, die auch in **Abbildung 6** als Stammbaum dargestellt werden, ergeben. *Panthera tigris*, welcher heute mit mehreren Unterarten existiert, hat sich zuerst von allen anderen eigentlichen Großkatzen getrennt. Dies dürfte zu einer Zeit vor zwischen 1,4 und 2,2 Millionen Jahren gewesen sein. Als nächstes hat sich vor 1–1,5 Millionen Jahren der Leopard vom Löwen getrennt. Die Diversifizierung der Löwen begann mit dem Einzug der Löwen in Europa im frühen Mittelpleistozän. Ab diesem Zeitpunkt entwickeln sich die europäischen Höhlenlöwen unabhängig von ihren Artgenossen in Afrika, welche frühestens vor 200.000 Jahren auch nach Asien migrierten (BURGER et al., 2004).

Die Ergebnisse der DNA-Untersuchungen zeigen, dass zwischen den ausgestorbenen europäischen Höhlenlöwen und den rezenten Löwen größere genetische Distanzen liegen, als zwischen den rezenten Löwen untereinander. Das bedeutet, dass die europäischen Höhlenlöwen bald nach ihrem Einwandern in Europa von den modernen Löwen genetisch isoliert waren. Deutlich später haben sich die asiatischen Löwen von den afrikanischen Löwen isoliert (BURGER et al., 2004).

Insgesamt verstehen sich laut BURGER et al (2004) die europäischen Höhlenlöwen als eine und die afrikanischen und indischen Löwen als eine zweite Unterart der Löwen.

SOTNIKOVA und NIKOLSKIY (2006) haben in ihren morphologischen Untersuchungen große Unterschiede zwischen *Panthera leo spelaea* und den rezenten Löwen erkannt. Sie ordnen die europäischen Höhlenlöwen entgegen BURGER et al. (2004) nicht als Unterart zu *Panthera leo* ein, sondern betrachten sie als eigene Art *Panthera spelaea*.

BARNETT et al. (2009) haben nach dem Vorbild von BURGER et al. (2004) weitere DNA-Analysen an Löwenerbgut unternommen, um die Verwandtschaftsbeziehungen unter den Löwen weiter zu untersuchen. Dafür haben sie 59 DNA- Proben entnommen und bearbeitet. Diese Proben stammen von pleistozänen Löwenknochen aus Afrika, Europa, Asien und Amerika und von rezenten Löwen. Die pleistozänen Knochen wurden von mehreren Museen zur Verfügung gestellt. In **Abbildung 7** sind die Herkünfte der Proben, die BARNETT et al. (2009) für ihre DNA-Analysen verwendet haben, eingezeichnet. Damit zeigt sich, dass Proben aus allen Landteilen, auf welchen Löwen vorgekommen sind, genommen wurden (BARNETT et al., 2009).

Die Auswertung hat die Existenz von drei genetisch isolierten Löwenpopulationen ergeben, wie in **Abbildung 7** in den drei Farben grün, gelb und blau ersichtlich ist. Das Ergebnis von BURGER et al. (2004), dass die modernen Löwen und die Höhlenlöwen Unterarten sind, hat

sich jedenfalls bestätigt. In **Abbildung 7** grün eingezeichnet sind die modernen Löwen, welche zur *leo*-Gruppe zusammengefasst werden. Sie unterteilen sich in die genetisch isolierten Untergruppen *persica* in Südostasien und *senegalensis* in Afrika (BARNETT et al., 2009).

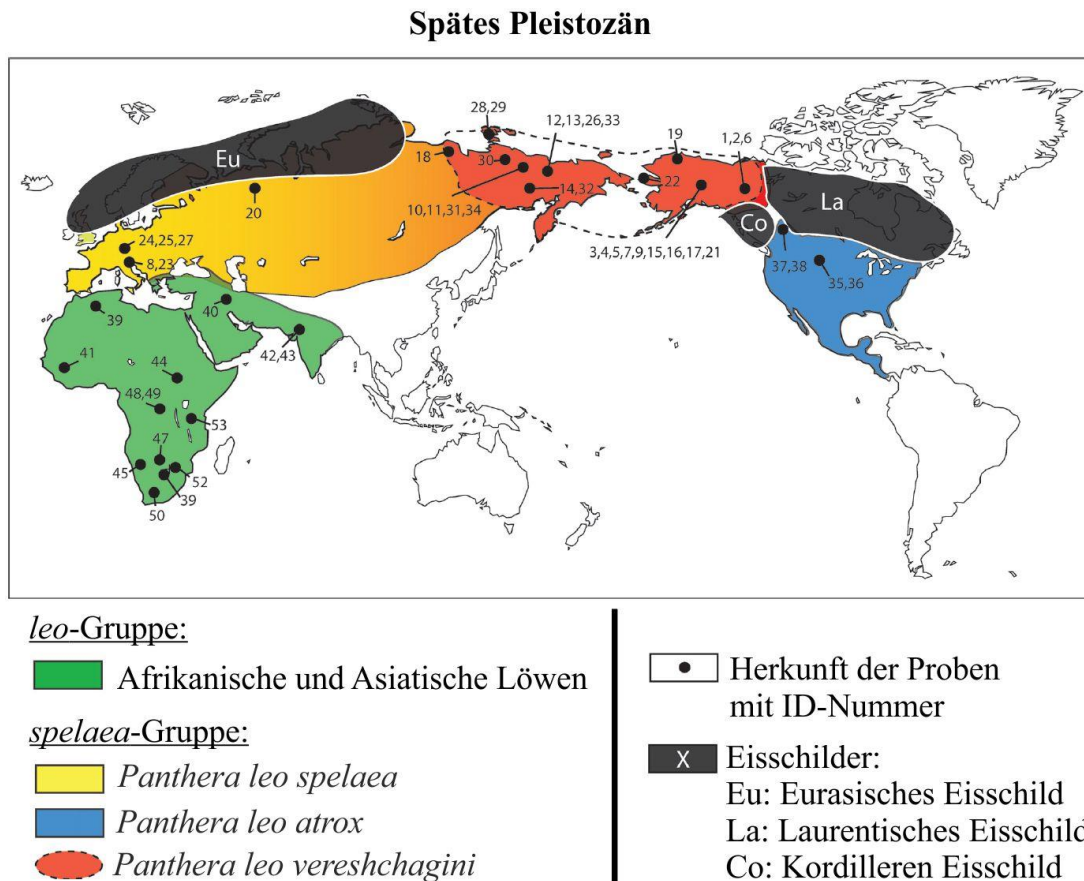


Abbildung 7: Unterarten der Löwen im späten Pleistozän (BARNETT et al., 2009)

Neu herausgefunden hat BARNETT et al. (2009), dass es innerhalb der Höhlenlöwen zu einer genetischen Isolation zwischen den in Europa und Nordasien vorgekommenen *Panthera leo spelaea* und den in Amerika beheimateten *Panthera leo atrox* gekommen ist. Diese Isolation begann vor ungefähr 340.000 Jahren. Der Grund für diese Trennung ist noch nicht vollständig geklärt. Das Laurentische und das Kordilleren-Eisschild haben zu glazialen Zeiten die Amerikanischen Höhlenlöwen von den in Europa und Nordasien lebenden Höhlenlöwen definitiv getrennt. Zu interglazialen Zeiten hat es aber bei anderen Arten wie Pferd und Bison einen Genfluss zwischen Asien und Europa gegeben. Warum das bei den Löwen nicht der Fall gewesen ist, bleibt offen (BARNETT et al., 2009).

In **Abbildung 7** findet sich auch der rot eingezeichnete Beringia-Löwe *Panthera leo vereshchagini*. Er wurde 2001 von den russischen Forschern Gennady F. Baryshnikov und Gennady Boeskorov anhand morphologischer Merkmale erstbeschrieben. Der Schädel des

Panthera leo vereshchagini ist kürzer als jener der amerikanischen Höhlenlöwen. Der Beringia-Höhlenlöwe ist außerdem größer als der europäische Höhlenlöwe aber kleiner als der amerikanische Höhlenlöwe. Daher beschreibt auch PROBST (2015) die Beringia-Populationen als eine eigene Unterart (PROBST, 2015).

Genetische Untersuchungen von BARNETT et al. (2009) finden keinen Hinweis auf eine genetische Isolation der Beringia-Löwen von den in Europa und Nordasien lebenden Höhlenlöwen. Trotzdem widersprechen sie den Erstbeschreibern Gennady F. Baryshnikov und Gennady Boeskorov nicht und sehen die Beringia-Populationen als eigene Unterart an.

STUART und LISTER (2011) ordnen die Löwen aus Beringia den restlichen *spelaea*-Populationen zu. Sie sehen keine Anhaltspunkte für eine genetische Isolation dieser Löwen. Definitiv klar ist für sie aber, dass die amerikanischen Höhlenlöwen eine eigene Unterart ist.

SOTNIKOVA und NIKOLSKIY (2006) haben für ihre morphologischen Untersuchungen an Schädelknochen auch neues Material von der russischen Ebene und Nordsibirien verwendet. Sie konnten außer der geringeren Größe der Beringia-Löwen keine morphologischen Unterschiede zwischen den Löwen aus Beringia und aus Europa und Nordasien feststellen. Generell sind die Schädel der Populationen aus Europa und Nordasien jenen aus Amerika sehr ähnlich (SOTNIKOVA und NIKOLSKIY, 2006).

Beachtet man die Ergebnisse der verschiedenen Autoren, so ist es wahrscheinlich, dass die Beringia-Populationen keine eigene Unterart der Höhlenlöwen bildeten, sondern zu *Panthera leo spelaea* gehörten. Definitiv kann man das zum jetzigen Zeitpunkt der Wissenschaft aber noch nicht sagen.

Jedenfalls ist aber klar, dass die verwandten Höhlenlöwen aus Europa, Nordasien, Beringia und Amerika zur *spelaea*-Gruppe zusammengefasst werden und gemeinsam ein Schwesterntaxon zu den Löwen der *leo*-Gruppe bilden. Innerhalb der *spelaea*-Gruppe haben sich *P. leo spelaea* und *P. leo atrox* voneinander isoliert und zu zwei Unterarten entwickelt (BARNETT et al., 2009).

1.7. Eiszeitliche Löwen Europas

Knapp 700.000 Jahre lang waren Löwen in Europa heimisch. Der Mosbacher Löwe war der erste Löwe auf europäischen Boden und ist der Holotyp für *Panthera leo fossilis*. Aus ihm entwickelten sich später der europäische Höhlenlöwe und in weiterer Folge der amerikanische Höhlenlöwe (PROBST, 2015).

1.7.1. Der Mosbacher Löwe *Panthera leo fossilis*

Erstbeschrieben wurde *Panthera leo fossilis* 1906 von Wilhelm von Reichenau anhand von Fossilien aus den Mosbach-Sanden im heutigen Stadtkreis von Wiesbaden in Deutschland. Bei diesen Sanden handelt es sich um eiszeitliche Flussablagerungen von Rhein und Main. Viele weitere Funde von *Panthera leo fossilis* stammen aus den Mosbach-Sanden (PROBST, 2015).

Wilhelm von Reichenau ordnete seinen Fund als Unterart des Löwen ein und wählte den wissenschaftlichen Namen *Felis leo fossilis*. Der heute gültige wissenschaftliche Name für die von ihm erstbeschriebene Unterart des Löwen lautet aber *Panthera leo fossilis*. Im deutschsprachigen Raum wird er auch Mosbacher Löwe bezeichnet (PROBST, 2015).

Der Mosbacher Löwe erreichte eine Gesamtkörperlänge von bis zu 3,60 Meter. Seine Kopfrumpflänge wird mit bis zu 2,40 Meter angegeben und sein Schwanz konnte eine Länge von 1,20 Meter erreichen. Damit war der Mosbacher Löwe genauso groß wie der sibirische Tiger *Panthera tigris altaica*, welcher die größte rezente Katze auf unserer Erde ist. Größer war nur der amerikanische Höhlenlöwe *Panthera leo atrox*, der eine Gesamtkörperlänge von bis zu 3,70 Meter erreichte (PROBST, 2015).

Ein fast kompletter 43 Zentimeter langer Oberschädel des Mosbacher Löwen aus den Mauerer Sanden bei Heidelberg in Deutschland gibt Aufschluss über die Hirnentwicklung dieses Löwen. Das Gehirn weist eine ursprünglichere Stufe der Gehirnentwicklung auf als jenes der meisten rezenten Löwen. Dementsprechend vermutet man, dass das Sozialverhalten des Mosbacher Löwen noch weniger weit entwickelt war, was eine Lebensweise als Einzelgänger oder zu zweit bedingte (PROBST, 2015).

Die Gehirnmasse des Mosbacher Löwen ist mit der des indischen Löwen *Panthera leo goojrantensis* und des asiatischen Löwen *Panthera leo persica* vergleichbar. Afrikanische Löwen haben im Gegensatz dazu eine größere Hirnmasse (PROBST, 2015).

1.7.2. Der Höhlenlöwe *Panthera leo spelaea*

Der Höhlenlöwe *Panthera leo spelaea* ist aus dem Mosbacher Löwen hervorgegangen und war von vor etwa 300.000 Jahren bis vor 10.700 Jahren in Europa heimisch. Anhand eines Schädel Fundes aus der Zoolithenhöhle bei Muggendorf in der Fränkischen Schweiz wurde *Panthera leo spelaea* von Georg August Goldfuß im Jahr 1810 erstbeschrieben. Dieser Holotypus, befindet sich zurzeit im Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität in Berlin. Der Schädel misst eine Länge von 40,2 Zentimeter und stammt aus der Würm-Eiszeit.

Er setzt sich aus zumindestens zwei Tieren zusammen. Der linke Oberkieferast ist um drei Zentimeter kürzer als der rechte und auch deutlich schlanker ist. Der rechte stammt von einem Männchen, der linke von einem Weibchen (PROBST, 2015).

Die Zoolithenhöhle zeichnet sich durch eine große Anzahl von Fossilien aus. Knochen von hunderten Höhlenbären, mehreren Höhlenhyänen und Höhlenlöwen wurden in dieser Höhle bisher gefunden (PROBST, 2015).

1.7.2.1. Körpermerkmale

Die europäischen Höhlenlöwen erreichten eine Gesamtkörperlänge von zwischen 2,45 Meter und 3,20 Meter. Der Schwanz maß eine Länge von rund einem Meter. So ergibt sich eine Kopf-Rumpflänge von mindestens 1,45 Meter und maximal 2,30 Meter. Europäische Höhlenlöwen erreichten eine Schulterhöhe von 0,90 Meter bis 1,50 Meter und ihr Gewicht konnte 300 Kilogramm überschreiten. Jedenfalls ist auffallend, dass die bisherigen Untersuchungen auf eine große innerartliche Variabilität der Größe der Höhlenlöwen schließen lassen (PROBST, 2015).

Im Vergleich der Unterarten der Löwen waren nur der Mosbacher Löwe mit einer Gesamtkörperlänge von 3,60 Meter und der amerikanische Höhlenlöwe mit einer Gesamtkörperlänge von bis zu 3,70 Meter größer. Rezente Löwen sind im Durchschnitt kleiner als ihre ausgestorbenen Vorfahren (PROBST, 2015).

NAGEL et al. (2003) schreiben, dass die größten pleistozänen Löwen um etwa 25% größer als rezente Löwen waren. Die größten Löwen hatten im Mittelpleistozän gelebt, denn im Jungpleistozän waren die Individuen etwas kleiner.

Einen Grund dafür sieht PROBST (2015) in den klimatischen Bedingungen. Säugetiere der gleichen Art sind in kälteren Gebieten in der Regel größer als in wärmeren Gebieten. Weil ein größerer Körper im Verhältnis zu seinem Volumen eine kleinere Oberfläche hat, kann er sich in kalter Umgebung besser warm halten.

Dass sich auch die Klimaschwankungen innerhalb des Pleistozäns auf die Größe der Höhlenlöwen ausgewirkt haben, können NAGEL et al. (2003) nicht bestätigen. Löwen aus den Glazialen waren nicht signifikant größer als aus den Interglazialen.

Männliche Höhlenlöwen waren sichtbar größer als ihre weiblichen Artgenossen. Der Größendimorphismus der pleistozänen Löwen war mindestens genauso stark ausgeprägt, wie bei rezenten Löwen (TURNER, 1984).

Das Gebiss der Höhlenlöwen war ähnlich dem der heutigen afrikanischen Löwen ausgebildet. Der Fund eines Schädels einer Löwin in Neumarkt-Nord, Deutschland lässt Rückschlüsse auf das Gebiss der Löwen zu. Sie hatten zwar kurze Backenzahnreihen, aber kräftige Reißzähne (PROBST, 2015).

Aus Verhaltensuntersuchungen rezenter Löwen weiß man, dass Fellmuster und Mähne eine wichtige Rolle im Sozialverhalten der Löwen tragen. Weibliche afrikanische Löwen wählen am ehesten Männchen mit langer Mähne und dunklem Haar. Die Mähne hilft den Männchen auch beim Verteidigen des Reviers (NAGEL et al., 2003).

Eiszeitliche Höhlenmalereien von Menschen bilden auch manchmal Löwen ab. Auf diesen Abbildungen ist das Fell der Löwen stets einfarbig gezeichnet. Die Löwen sind aber auch immer ohne Mähne, jedoch manchmal mit Schwanzquaste gezeichnet worden. Das legt die Vermutung nahe, dass die europäischen Löwenmännchen im Gegensatz zu ihren rezenten Verwandten keine Mähne gehabt haben (PROBST, 2015).

NAGEL et al. (2003) haben die Bedeutung der Mähne für die Thermoregulation untersucht. Messungen mit Infrarot-Thermokameras an afrikanischen und asiatischen Löwen zeigen, dass die Wärmeabgabe durch die Mähne deutlich verringert wird. Somit erhöht die Mähne den Thermostress der Löwen. Männliche Löwen haben aber, um dennoch ausreichend Wärme abgeben zu können ein kürzeres Fell. Im Pleistozän in Europa herrschten kalte Wintertemperaturen von -40°C und mehr und warme Sommertemperaturen von mehr als $+20^{\circ}\text{C}$. Der größere Körper der europäischen Löwen und die klimatischen Bedingungen hätten eine funktionierende Thermoregulation mit einer kräftigen Mähne wahrscheinlich nicht möglich gemacht. Während der Sommermonate hätte ein große Körper mit einer Mähne nicht ausreichend Wärme abgeben können. Um den Körper während der Wintermonate ausreichend warm halten zu können, war aber auch ein etwas längeres Fell, wie es etwa der Amurtiger *Panthera tigris altaica* hat notwendig.

Somit stellt eine funktionierende Thermoregulation einen Grund für die mähnenlosen Männchen der europäischen Höhlenlöwen dar (NAGEL et al., 2003).

1.7.2.2. Habitat

Höhlenlöwen haben sich im Gegensatz zu eiszeitlichen Bären und Hyänen nur selten in Höhlen aufgehalten. Ihr Name entstand deshalb, weil viele fossile Knochenreste in Höhlen gefunden wurden. Dort liegen oft Bedingungen vor, die Material sehr gut fossilisieren lassen. Daher werden Fossilien oft in Höhlen gesucht und gefunden. Höhlenlöwen nutzten Höhlen

weder als Geburts- noch als Lebensort und nur selten als Versteck. Löwenknochen wurden aber auch von Hyänen, denen sie zum Opfer gefallen sind oder die ihre Kadaver gefunden haben, in Höhlen verschleppt (PROBST, 2015).

Die Zoolithenhöhle, aus welcher Georg August Goldfuß einen Löwenschädel barg, mit dem er den Höhlenlöwen erstbeschrieb, war eigentlich ein Hyänenhorst. Hyänen hatten die Kadaver von zumindest zwei Löwen in ihren Horst gebracht. Die Knochen dieser Kadaver sind dann in der Höhle fossilisiert (PROBST, 2015).

Höhlenlöwen lebten in Steppenlandschaften und Busch- und Waldtundren. Funde beweisen, dass Löwen auch in alpinen Höhenlagen beheimatet waren. Der bisher höchstgelegene Fund von Löwenfossilien wurde in der Conturineshöhle in Südtirol, Italien gemacht. Diese Höhle befindet sich auf einer Höhe von rund 2800 Meter über dem Meer. Dieser und viele weitere Funde in ähnlichen Höhenlagen sind auf die Mittelwürm-Warmzeit datiert. In dieser Interstadiale, die von vor 55.000 Jahren bis vor 40.000 Jahren dauerte, war es wärmer als heute. In diesem warmen Klima liegt auch der Grund für das Vorrücken der Höhlenlöwen in solche Höhen (PROBST, 2015).

1.7.2.3. Sozialverhalten

PROBST (2015) vermutet, dass die europäischen Höhlenlöwen in Rudeln lebten. Er schätzt die Rudelgröße, ähnlich wie die der rezenten Löwen in Afrika, auf ein bis sechs Männchen und vier bis zwölf Weibchen. Andere Autoren können diese Vermutung von PROBST (2015) aber nicht teilen.

Weitere Aufklärung über das Sozialverhalten der Löwen bringt der Fund einer Tibia aus Flussablagerungen des Rheins bei Hessenaue. Das Knochenmark dieser Tibia war vorübergehend von einer schweren Entzündung betroffen. Das bedeutet, dass dieser Löwe, solange er an dieser Entzündung litt, nicht jagdfähig war und sich selbst nicht hätte ernähren können. Andere Löwen hatten ihre Beute mit ihren kranken Lebensgefährten geteilt, bis dieser wieder in der Verfassung war, selbst seine Beute zu erlegen (KOENIGSWALD, 1987).

1.7.2.4. Beute

Moderne Löwen lauern ihrer Beute auf und springen sie nach einem kurzen Sprint an. Dabei bringen sie ihre Beute zu Fall und beißen ihr danach gezielt in den Kehlkopf oder Nacken, um sie zu töten. Die Eisleiche des Steppenbisons Blue Babe, die nahe Fairbanks in Alaska gefunden wurde zeigt genau solche charakteristischen Bissverletzungen. Daher schreibt

KOENIGSWALD (2010), dass die pleistozänen Löwen ihre Beute mit der gleichen Vorgehensweise wie die modernen Löwen erlegt haben (KOENIGSWALD, 2010).

Zur Beute der europäischen Höhlenlöwen gehörten Wildpferde, Steppenbisons, Saiga-Antilopen, Rot- und Riesenhirsche, Rentiere, Rehe und andere kleinere Säugetiere. Außerdem wurden Jungtiere von Mammuts und Fellnashörnern erbeutet. Auch der Vormensch und der moderne Mensch gehörten zum Beutespektrum der Höhlenlöwen. Im Gegensatz zu den Hyänen, konnten die Löwen die Knochen ihrer Beute nicht verwerten, da sie dafür keine geeigneten Zähne besaßen (PROBST, 2015).

DIEDRICH (2014) behauptet, dass Löwen auch Jagd auf Bären gemacht haben. Er ist der Meinung, dass Höhlenlöwen systematisch Jagd auf sich im Winterschlaf befindende Bären gemacht haben. Bearbeitungen von BOCHERENS et al. (2011) hingegen belegen auf Grund von Isotopenuntersuchungen, dass Löwen bevorzugt Beutetiere ihrer Größe jagten. Aber auch Kleinsäuger und größere Säugetiere wurden bejagt. In wenigen Fällen wurden auch junge Bären verspeist, wie die Auswertung ergab. Je nach Individuum gab es zwar Vorlieben auf bestimmte Arten, aber bis in das späte Weichsel-Glazial finden sich keine Hinweise auf eine Spezialisierung auf bestimmte Beutetiere. Die gesamte Fauna wurde von den Höhlenlöwen bejagt. Ab dem späten Weichsel haben sich zumindest einige Populationen von Höhlenlöwen auf die Jagd von Rentieren spezialisiert haben. Isotopenuntersuchungen belegen den vorrangigen Konsum von Rentierfleisch ab dem späten Weichselglazial (BOCHERENS et al., 2011).

1.7.2.5. Kämpfe mit Individuen gleicher und anderer Arten

DIEDRICH (2001) hat Knochen von *Panthera leo spelaea* aus mehreren Höhlen der Tschechischen Republik, unter anderem aus der Sloupa-Höhle, der Vypustek-Höhle und der Srbsko Chlum-Komín-Höhle, wie auch aus anderen europäischen Höhlen analysiert. Er behauptet, Kallusbildungen und Deformationen als Bissverletzungen erkannt zu haben. (DIEDRICH, 2001).

So weist laut DIEDRICH (2001) der Holotyp aus der Zoolithenhöhle eine tiefe Bissspur am Sagittalkamm des Schädels auf. Diese Verletzung soll sich zum Todeszeitpunkt des Tieres in einem frühen Heilungsstadium befunden haben. PROBST (2015) kann die Behauptungen von DIEDRICH (2001) nicht bestätigen, denn er findet keine Unregelmäßigkeiten am Schädel, die von Bissverletzungen stammen.

DIEDRICH (2001) behauptet, dass es Kämpfe zwischen Löwen und Hyänen gegeben hat, die manchmal auch tödlich ausgingen. Laut BOCHERENS et. al. (2011) gibt es zurzeit aber keine Fakten, die diese Behauptung bestätigen. Im Gegensatz zu den rezenten Löwen und Hyänen in Afrika, zeigten die im Pleistozän lebenden Löwen und Hyänen auch deutlich weniger Überlappung ihres Beutespektrums. Die Proteinquellen dieser beiden Raubtiere unterschieden sich deutlich voneinander. Damit scheint es als unwahrscheinlich, dass es im Pleistozän regelmäßig Kämpfe zwischen Löwen und Hyänen gab.

Bissspuren auf Skeletten von Löwen, glaubt DIEDRICH (2001) als Bisse von Löwen identifiziert zu haben. Das würde bedeuten, dass es unter den Höhlenlöwen innerartliche Kämpfe oder eventuell auch Kannibalismus gegeben hat. Hinweise auf einen Verzehr von Löwenfleisch können BOCHERENS et. al. (2011) jedenfalls nicht finden. PROBST (2015) erwähnt in seinen Beschreibungen von Höhlenlöwenskeletten keine Bissspuren, welche von Artgenossen stammen.

Bei rezenten Löwen können innerartliche Kämpfe beobachtet werden (SPONG & CREEL, 2004). Das ist zwar kein Beweis dafür, dass auch die Löwen des Pleistozäns gegeneinander gekämpft haben, lässt dies aber vermuten.

Insgesamt kann zurzeit die Frage ob und in welchem Ausmaß es bei Höhlenlöwen innerartliche Kämpfe gegeben hat, noch nicht sicher beantwortet werden, da es zu wenige eindeutige Beweise dafür oder dagegen gibt.

1.7.2.6. Aussterben der Löwen

Mit dem großen Artensterben am Ende des Jungpleistozäns verschwinden auch die Höhlenlöwen in Europa, Nordasien und Amerika. Mögliche Gründe für das Artensterben wurden in dieser Arbeit schon behandelt und waren unter anderem auch für das Aussterben der Löwen verantwortlich. (KOENIGSWALD, 2010).

Der bisher jüngste Fund eines Höhlenlöwen stammt aus einer Felsnische des Zigeuenerfelsens aus Sigmaringen, Deutschland. Es ist ein Eckzahn der vermutlich vom Menschen als Amulett benutzt wurde. Er wurde auf $12,375 \pm 50$ B.P. datiert. Der jüngste Fund eines amerikanischen Höhlenlöwen ist aus Edmonton, Kanada und wird mit $11,355 \pm 55$ B.P. datiert und ist somit jünger als als der Eckzahn aus Sigmaringen (BARNETT et al., 2009).

Jüngere Fossilfunde sind allerdings Zeichnungen und Malereien von Löwen. Aus den Kulturstufen Gravettien und Magdalénien stammen Abbildungen von Löwen. Diese Abbildungen stimmen mit dem tatsächlichen Aussehen der Löwen so gut überein, dass die

Zeichnerinnen und Zeichner die Löwen gesehen haben mussten. Die letzten Spuren von Löwen verlieren sich in Spanien und Griechenland. Mythen von Löwen aus Griechenland könnten womöglich ihren Ursprung in den letzten Löwenvorkommen Europas haben. Es ist aber sehr wahrscheinlich, dass die antiken Löwen als Geschenke an hochstehende Persönlichkeiten aus Asien oder Afrika importiert wurden (KOENIGSWALD, 2010).

2. Forschungsfrage

Diese Arbeit thematisiert den Größenvergleich zwischen pleistozänen und rezenten Löwen. Daher wurde folgende Forschungsfrage aufgestellt:

Gibt es einen Unterschied in der Größe der Knochen zwischen dem pleistozänen Material aus den Niederlanden und rezenten Löwen und wie groß ist der Unterschied zwischen diesem fossilen Material und den bereits publizierten Daten?

Daraus werden folgende Hypothesen generiert:

H₀: Es gibt keinen Unterschied in der Größe der Knochen der pleistozänen und der rezenten Löwen.

H₁: Es gibt einen Unterschied in der Größe der Knochen der pleistozänen und der rezenten Löwen.

3. Das Material

Um die Forschungsfrage beantworten zu können, wurde Knochenmaterial von pleistozänen Löwen aus den Niederlanden und von rezenten Löwen aus dem Naturhistorischen Museum Wien vermessen. Zusätzlich wurden Messergebnisse von pleistozänen und rezenten Löwenknochen aus anderen Arbeiten für diesen Größenvergleich herangezogen.

3.1. Das neu vermessene pleistozäne Material aus den Niederlanden

Das neu vermessene pleistozäne Material stammt aus den Niederlanden und besteht aus acht Knochenfragmenten, welche mir von dem Privatsammler Kees van Hooijdonk bereitgestellt wurden. Es stammt aus pleistozänen Glazialen, in denen Teile der Nordsee trocken lagen, die heute Meer sind. Beim Fischen mit Schleppnetzen schaben die Schleppnetze immer wieder über den Boden. So verfangen sich auch am Boden liegende und im Boden eingeschlossene Knochenreste pleistozäner Tiere in diesen Netzen und werden beim Ausleeren der Netze entdeckt. Auf diesem Weg kamen die 8 Knochenfragmente pleistozäner Löwen, die ich für meine Arbeit nutzte, zu einem Privatsammler und in weiterer Folge zu mir. Diese Knochenfragmente sind in **Tabelle 1** mit einer Kennnummer aufgelistet. Die Fragmente 1 bis

7 sind allesamt Oberarmknochen. Von allen Oberarmknochen sind ausschließlich distale Fragmente, das heißt die distale Epiphyse und teilweise kurze Stücke der Diaphyse vorhanden. Fragment Nummer 8 ist ein Teil des 2. Halswirbels. Alle Knochenfragmente stammen von adulten Tieren.

Unter dem Material befand sich auch ein Humerus aus der Gattung *Ursus*. Bei der ersten Untersuchung des Materials ist dieser Humerus sofort aufgefallen und aus dem Material ausgeschieden.

Tabelle 1: Das pleistozäne Knochenmaterial aus der Nordsee (Niederlande)

| Kennnummer | Beschreibung | Seite |
|------------|---------------------------|--------|
| 1 | Humerus distales Fragment | links |
| 2 | Humerus distales Fragment | links |
| 3 | Humerus distales Fragment | links |
| 4 | Humerus distales Fragment | rechts |
| 5 | Humerus distales Fragment | rechts |
| 6 | Humerus distales Fragment | rechts |
| 7 | Humerus distales Fragment | links |
| 8 | Epistropheus Fragment | |

In **Abbildung 8** sind die 8 Knochenfragmente abgebildet. Alle Fragmente sind einmal von der cranialen und einmal von der caudalen Seite abgebildet. Die dunkelbraune bis fast schwarze Färbung der meisten Knochenfragmente ist auf die lange Verweildauer unter Wasser zurückzuführen.

Knochenfragment 1 ist 8 Zentimeter proximal der kleinsten Diaphysenbreite schräg abgebrochen und somit das Stück mit dem längsten Diaphysenanteil. Epicondylus medialis und Epicondylus lateralis sind gänzlich erhalten und auch die Trochlea humeri und das Capitulum humeri sind vollständig. Auffallend ist, dass Fragment 1 hellbraun ist. Im Vergleich dazu sind die anderen Fragmente dunkelbraun oder schwarz.

Fragment 2 ist 5 mm proximal der kleinsten Diaphysenbreite leicht schräg abgebrochen. Die distale Epiphyse ist, mit Ausnahme von kleineren Ausbrüchen vollständig. Das Capitulum humeri ist gänzlich erhalten, jedoch fehlen Teile der Trochlea humeri. Dennoch ist es möglich, die größte Breite der Trochlea zu messen.

Fragment 3 ist im Bereich der kleinsten Diaphysenbreite abgebrochen. Daher kann nur die kleinste Diaphysenbreite in der Sagittalebene (KDI), aber nicht in der Frontalebene (KD) gemessen werden. Außerdem ist die distale Epiphyse unvollständig. Ein Teil der distalen

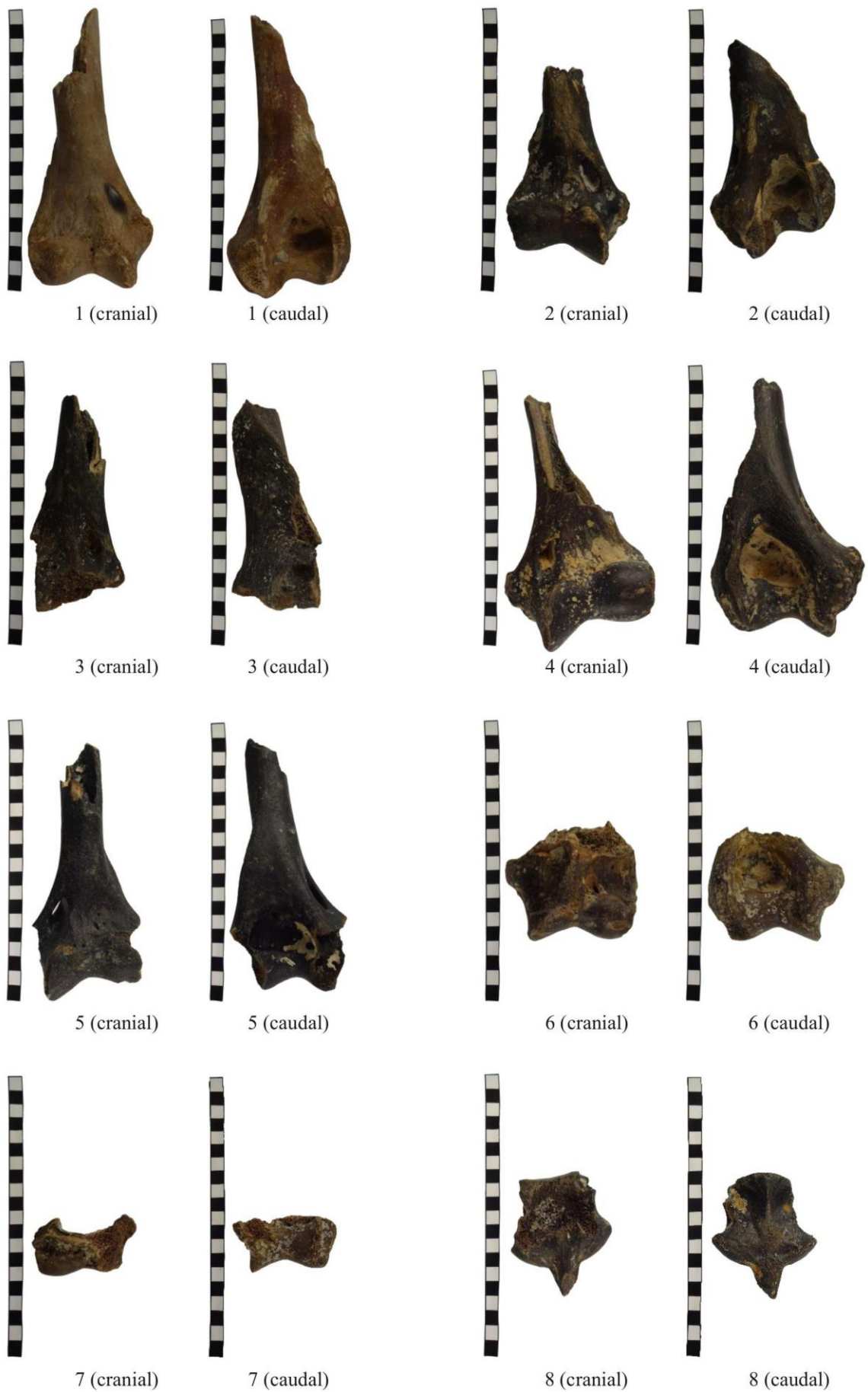


Abbildung 8: Das pleistozäne Knochenmaterial aus der Nordsee (Niederlande)

Epiphyse ist im Bereich der größten Breite der Epiphyse abgebrochen. Somit können keine größte Breite der distalen Epiphyse (Bd) und größte Breite der Trochlea (BT) gemessen werden.

Knochenfragment 4 ist von der distalen Epiphyse weglaufend bis 10 Zentimeter in die Diaphyse hinein schräg abgebrochen. Die kleinste Diaphysenbreite in der Sagittalebene (KDI) ist gerade noch vorhanden und daher messbar, die kleinste Diaphysenbreite in der Frontalebene aber nicht mehr. Die distale Epiphyse von Fragment 4 ist vollständig.

Fragment 5 ist 4 Zentimeter proximal der kleinsten Diaphysenbreite leicht schräg abgebrochen. Die distale Epiphyse ist nicht mehr vollständig. Sowohl der Epicondylus medialis als auch der Epicondylus lateralis sind mit Teilen der Trochlea humeri beziehungsweise des Capitulum humeri ausgebrochen. Daher können die Maße der distalen Epiphyse nicht mehr festgestellt werden.

Knochenfragment 6 besteht nur aus der distalen Epiphyse des Humerus. Diese ist aber gänzlich erhalten.

Fragment 7 besteht ausschließlich aus einem Teil der distalen Epiphyse. Der Epicondylus lateralis fehlt. Somit ist aus Knochenfragment 7 nur die größte Breite der Trochlea (BT) messbar.

Knochenfragment 8 ist ein Teil eines Epistropheus. Der Corpus vertebrae mit dem Processus articularis und den Processi transversi sind vorhanden. Da nur dieser eine Epistropheus vorhanden war, wurde er für den Größenvergleich nicht verwendet.

3.2. Das rezente Material aus dem Naturhistorischem Museum Wien

Um einen Größenvergleich zwischen pleistozänen und rezenten Löwen machen zu können, wurden Oberarmknochen von rezenten Löwen aus dem Archiv des Naturhistorischen Museums Wien vermessen. Dieses in **Tabelle 2** angeführte Material stammt von insgesamt 9 Individuen, welche Großteils Zootiere waren. Ein Individuum stammt aber aus Nordostafrika und ein weiteres aus dem Tschad. Von allen bis auf einem Tier waren beide Oberarmknochen vorhanden. Daher ist in der Kennnummer vermerkt, ob es sich um den linken oder rechten Oberarm des jeweiligen Individuums handelt. Weiters waren bei allen bis auf dem Individuum mit der Kennnummer 1188 das Geschlecht bekannt. Um welche Unterart der Löwen es sich bei den jeweiligen Individuen handelt, geht aus den Unterlagen des Naturhistorischen Museums Wien leider nicht hervor.

Tabelle 2: Das rezente Knochenmaterial von *Panthera leo* aus dem Naturhistorischen Museum Wien

| Kennnummer | Fundort | Geschlecht |
|------------|------------------------|------------|
| 1187 sin. | NE-Afrika | ♀ |
| 1187 dext. | | |
| 1188 sin. | Tiergarten Wien | ? |
| 1188 dext. | | |
| 3049 sin. | Tiergarten Wien | ♂ |
| 3049 dext. | | |
| 1872 sin. | Tiergarten Wien | ♀ |
| 1872 dext. | | |
| 3165 sin. | Tschad | ♀ |
| 3165 dext. | | |
| 6597 sin. | Tiergarten Wien | ♀ |
| 6597 dext. | | |
| 2836 dext. | Tiergarten Wien | ♀ |
| 2571 sin. | Tiergarten Wien | ♂ |
| 2571 dext. | | |
| 6665 sin. | Salzburg Zoo Hellbrunn | ♂ |
| 6665 dext. | | |

Abbildung 9 zeigt das rezente Material. Im Vergleich zum pleistozänen Material, welches aus der Nordsee stammt, sind diese Knochen deutlich heller. Je nach Erhaltungszustand haben die Knochen eine weißliche, allenfalls eine gelb-orange Farbe. Die Knochen der Individuen 1187 und 6597 wurden in früheren Jahren für Ausstellungszwecke zusammengesetzt. Damit die einzelnen Knochen zusammenhielten, war es notwendig, sie mit Drähten zusammenzuhalten. Für die Fixierung der Drähte, wurden kleine Löcher in die Knochen gebohrt, die auch in **Abbildung 9** erkennbar sind. Diese Löcher haben aber keinen Einfluss auf auf meine Vermessungsarbeit. Wie in **Abbildung 9** erkennbar ist, sind bis auf den rechten Oberarm von 3049, welcher an der Diaphyse abgebrochen ist, alle Knochen gänzlich erhalten. Von Knochenfragment 3049 dext. können deshalb die kleinsten Diaphysenbreiten sowohl in der Frontalebene (KD), als auch in der Sagittalebene (KDI) nicht erhoben werden. Von allen anderen Knochen ist die Messung aller Messstrecken einwandfrei möglich, denn auch die distalen Epiphysen weisen keine Beschädigungen auf.

Am aufgebrochenen Knochenfragment 3049 dext. kann man die Spongiosa dieses Knochens sehen. Die Knochenbälkchen der Spongiosa sind noch erhalten. Im Gegensatz dazu sind in den Knochen des pleistozänen Materials keine Knochenbälkchen mehr ersichtlich.



Abbildung 9: Die Humeri von *Panthera leo* aus dem Naturhistorischen Museum Wien

Schon beim Anblick des rezenten Knochenmaterials sind Größenunterschiede zwischen den Knochen der verschiedenen Individuen auffallend. Auch aus **Abbildung 9**, in welcher alle Knochen im gleichen Maßstab abgebildet sind, kann man die Größenunterschiede der Knochen mit dem freien Auge deutlich erkennen. Analysen zu den Größenunterschieden der Knochen finden sich in dieser Arbeit in dem Kapitel Auswertung und Interpretation der Messergebnisse.

3.3. Das Vergleichsmaterial aus der Literatur

Da mehrere Autoren (GROSS, 1992; ERDBRINK, 1983; COLT, 1980) Maße von pleistozänen Löwenknochen abgenommen haben, ergibt sich die Gelegenheit, diese Daten auch in meine Arbeit miteinzubeziehen.

Das Vergleichsmaterial setzt sich aus verschiedenen Quellen zusammen, welche in **Tabelle 3** angeführt sind. GROSS hat 1992 bereits eine übersichtliche Vermessung zahlreicher Höhlenlöwen-Resten durchgeführt und die Daten aus dieser Arbeit wurden für Vergleichszwecke übernommen.

Jeder Knochen beziehungsweise jedes Knochenfragment ist in **Tabelle 3** mit einer Kennnummer genannt, welche für die restliche Arbeit verwendet wird. Die Kennnummern wurden direkt aus der Literatur entnommen und nicht verändert, damit eine klare Übersicht über die Messdaten aller Autoren erhalten bleibt.

Weiters ist in **Tabelle 3** für jedes Knochenfragment der Fundort genannt, soweit dieser noch bekannt ist. War dieser nicht mehr bekannt, wurde der Aufbewahrungsort angeführt.

Tabelle 3: Das pleistozäne Vergleichsmaterial von *Panthera leo* aus der Literatur

| Kennnummer | Fund- oder Aufbewahrungsort | Quelle | |
|-----------------|--|-----------------|------------------|
| RHK 4/1.173 | Rhein-Herne-Kanal, Nähe Bottrop, Deutschland | GROSS (1992) | |
| RHK 4/1.175 | | | |
| RHK 4/1.176 | | | |
| RGM St. 124985 | Rijksmuseum van Geologie en Mineralogie in Leiden | | |
| RGM St. 132543 | | | |
| RGM St. 172413 | | | |
| RGM St. 134751 | | | |
| RGM St. 152662 | | | |
| RGM St. 137902 | | | |
| RGM St. 132861 | | | |
| Zeilstra Nr. 2 | Giesbeek, Nähe Arnheim, Niederlande | | |
| Zeilstra Nr. 3 | | | |
| 300834 | Archives du Muséum d'histoire naturelle de Lyon | | BALLESIO (1980)* |
| 300835 | | | |
| 300835 | | | |
| ZMA 2574 | Nordsee, Niederlande | ERDBRINK (1983) | |
| Coll. Van Tuyll | | | |
| L11 | Arrikruz (Spanien) | ALTUNA (1981)* | |
| L12 | Azé (Frankreich) | ARGANT (1988)* | |
| L13 | Villereversure (Frankreich) | MARTIN (1968)* | |
| L14 | Cajarc (Frankreich) | | |
| L15 | Vence (Frankreich) | | |
| L16 | Grotte Tilde (Italien) | RIEDEL (1982)* | |
| L17 | Grotte de la Carriere, Saint-Hippolyte-du-Fort, Frankreich | COLT (1980) | |
| L18 | | | |
| L19 | | | |
| L20 | | | |
| L21 | | | |

* Daten entnommen aus GROSS (1992)

GROSS (1992) hat für ihren Vergleich auch Messungen an Knochen von rezenten Löwen durchgeführt. Das Material dafür stammte aus der Zoologischen Staatssammlung in München und dem Institut für Paläoanatomie in München. Dokumentiert sind der Mittelwert, sowie das Minimum, das Maximum und die Standardabweichung von 25 Oberarmknochen der Unterarten *P. leo persica*, *P. leo massaica*, *P. leo roosevelti* und *P. leo*. Diese Werte sollen mit meinen Messwerten von rezenten Löwenoberarmen aus dem Naturhistorischen Museum Wien verglichen werden.

4. Vorgehensweise und Methoden

Nachdem das neue pleistozäne Knochenmaterial aus den Niederlanden und das rezente Material aus dem Archiv des Naturhistorischen Museums Wien vermessen und dokumentiert worden sind, wurden die Datensätze jeweils mit Daten aus der Literatur verglichen. Anschließend wurde mit statistischen Tests geprüft, ob es signifikante Unterschiede zwischen den Messdaten der pleistozänen und rezenten Löwenknochen gibt. Die darauffolgende Auswertung soll die Ergebnisse richtig interpretieren.

4.1. Knochenvermessung

VON DEN DRIESCH (1976) hat eine Vorlage zur Vermessung von Tierknochen erstellt. Darin finden sich Messstrecken, welche zum Vergleich der Maße von Tierknochen geeignet sind. GROSS (1992) und einige andere Autoren (BALLESIO, 1980; ERDBRINK, 1983; COLT 1980) verwendeten diese Messstrecken für ihre Arbeiten. Daher werden auch für die Ausmessung meines neu zu vermessenden Knochenmaterials und deren Vergleich mit Messdaten anderer Arbeiten die Messstrecken von VON DEN DRIESCH (1976) verwendet. In **Tabelle 3** sind die verwendeten Messstrecken ersichtlich.

Tabelle 4: Messstrecken (VON DEN DRIESCH, 1976)

| Abkürzung | Knochen | Beschreibung der Messstrecke |
|-----------|---------|---|
| Bd | Humerus | Größte Breite der distalen Epiphyse |
| BT | Humerus | Größte Breite von Trochlea humeri und Caputulum humeri (Gelenksflächen) |
| KD | Humerus | Kleinste Breite (Querschnitt) der Diaphyse in der Frontalebene |
| KDI | Humerus | Kleinste Breite (Querschnitt) der Diaphyse in der Sagittalebene |

An den distalen Epiphysen der Humeri wurden zwei Messungen vorgenommen. Wie in **Abbildung 10** erkennbar ist, wird die Messung der Strecke Bd an der breitesten Stelle der distalen Epiphyse vorgenommen. Sie führt in der Regel vom Epicondylus medialis, den Knochenhöcker an der Innenseite zum Epicondylus lateralis, den Knochenhöcker, welcher nach außen zeigt. Die Messstrecke BT wird als die größte Breite der sich distal am Humerus befindenden Gelenksflächen Trochlea humeri und Caputulum humeri definiert. Diese Gelenksflächen bilden die Verbindung zu den benachbarten Knochen Ulna und Radius. Die Messstrecke KD entspricht dem geringsten Querschnitt der Diaphyse und wird daher an der schmalsten Stelle des Knochens gemessen. Die Messrichtung ist mediolateral, das heißt in der

Frontalebene. Für die Messung von KDI wird der Knochen um 90° nach links oder rechts gedreht und wieder an der schmalsten Stelle gemessen. Da die Diaphyse nicht rund ist, unterscheidet sich dieser Wert von KD (VON DEN DRIESCH, 1976).

H u m e r u s

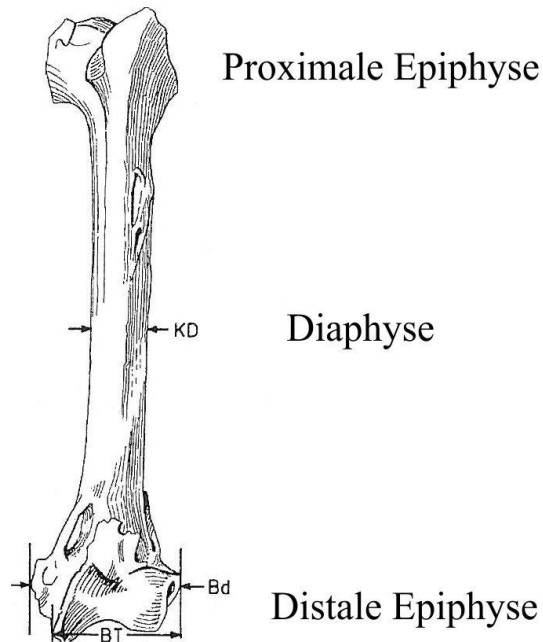


Abbildung 10: Messstrecken am Humerus (VON DEN DRIESCH, 1976)

Alle Messungen wurden mit der gleichen Schiebelehre vorgenommen, die auf eine Genauigkeit von 0,1 mm geeicht ist.

4.2. Datenauswertung

Die Verarbeitung und Auswertung der Daten erfolgte mit dem Tabellenverarbeitungsprogramm Microsoft Excel und dem Statistikprogramm SPSS von IBM.

5. Messergebnisse

In den nachfolgenden Tabellen sind alle Messdaten angegeben. **Tabelle 5** beinhaltet alle Messergebnisse des pleistozänen Materials. Das schließt sowohl die Messdaten meines neu ausgemessenen Materials aus den Niederlanden, als auch die Messdaten aus der Literatur mit ein. Die von mir neu ermessenen Daten sind jene, die zu den Kennnummern 1 bis 7 gehören. Alle restlichen Messdaten stammen aus der Literatur. Da einige Messstrecken aufgrund von Beschädigungen des Materials nicht gemessen werden konnten, bleiben einige Felder leer. Die Beschädigungen des Materials aus den Niederlanden wurde in Kapitel Material genau erläutert.

Tabelle 5: Messergebnisse des pleistozänen Materials von *Panthera leo* (GROSS, 1992; ERDBRINK, 1983; COLT, 1980), in mm

| Kennnummer | Bd | BT | KD | KDI |
|-----------------|-------|------|------|------|
| 1 | 90,5 | 69,7 | 36,3 | 33,9 |
| 2 | 88,9 | 63,3 | 34,3 | 32,4 |
| 3 | | | | 33,2 |
| 4 | 106,2 | 78,6 | | 39,9 |
| 5 | | | 29,0 | 32,3 |
| 6 | 97,3 | 68,7 | | |
| 7 | | 62,0 | | |
| RHK 4/1.173 | 83,5 | 66,5 | 30,5 | |
| RHK 4/1.175 | 82,0 | 64,5 | | |
| RHK 4/1.176 | 91,0 | 71,0 | 34,0 | |
| RGM St. 124985 | 85,0 | 58,0 | 29,0 | |
| RGM St. 132543 | 90,0 | 65,5 | 34,0 | |
| RGM St. 172413 | 95,0 | 69,0 | 35,0 | |
| RGM St. 134751 | 86,5 | 59,5 | 32,5 | |
| RGM St. 152662 | 90,0 | 66,5 | 33,5 | |
| RGM St. 137902 | 94,0 | 69,5 | 35,5 | |
| RGM St. 132861 | 102,0 | 73,5 | 37,5 | |
| Zeilstra Nr. 2 | 99,0 | | 33,0 | |
| Zeilstra Nr. 3 | | | 32,0 | |
| 300834 | 83,0 | | 28,0 | |
| 300835 | 83,0 | | 28,0 | |
| 300835 | 88,5 | | | |
| 2574 | 88,0 | 75,0 | | |
| Coll. Van Tuyll | 92,0 | 72,0 | | |
| L11 | 103,0 | | 36,0 | |
| L12 | 109,7 | | 38,2 | |
| L13 | 92,4 | | | |
| L14 | 102,0 | | | |
| L15 | 88,0 | | | |
| L16 | 99,0 | | | |
| L17 | 85,0 | 59,5 | 28,4 | |
| L18 | 95,0 | 69,0 | 31,3 | |
| L19 | 92,5 | 69,5 | 30,6 | |
| L20 | 99,0 | 68,0 | 33,5 | |
| L21 | 99,3 | 68,0 | 37,8 | |

Tabelle 6 beinhaltet alle Messdaten, welche ich dem Material aus dem Archiv des Naturhistorischen Museum Wien entnommen habe. Weil dieses Material bis auf das

Knochenfragment 3049 dext. unbeschädigt war, ist **Tabelle 6** bis auf den Messdaten von diesem Knochenfragment vollständig.

Tabelle 6: Messergebnisse des rezenten Materials von *Panthera leo* aus dem Naturhistorischen Museum Wien, in mm

| Kennnummer | Bd | BT | KD | KDI |
|------------|------|------|------|------|
| 1187 sin. | 63,3 | 48,0 | 23,2 | 20,7 |
| 1187 dext. | 62,4 | 47,3 | 22,7 | 20,6 |
| 1188 sin. | 80,1 | 58,0 | 27,1 | 24,7 |
| 1188 dext. | 80,2 | 58,1 | 27,1 | 24,8 |
| 3049 sin. | 88,7 | 63,7 | 26,1 | 28,4 |
| 3049 dext. | 88,6 | 62,3 | | |
| 1872 sin. | 69,6 | 48,4 | 23,4 | 21,1 |
| 1872 dext. | 69,2 | 48,6 | 24,9 | 20,5 |
| 3165 sin. | 65,6 | 48,0 | 21,6 | 20,2 |
| 3165 dext. | 66,1 | 48,6 | 21,8 | 19,9 |
| 6597 sin. | 74,7 | 55,1 | 25,2 | 22,9 |
| 6597 dext. | 74,6 | 55,4 | 25,2 | 21,9 |
| 2836 dext. | 74,7 | 52,5 | 23,8 | 24,2 |
| 2571 sin. | 94,8 | 65,8 | 28,7 | 32,4 |
| 2571 dext. | 94,9 | 67,0 | 27,7 | 31,6 |
| 6665 sin. | 90,2 | 66,5 | 28,7 | 28,8 |
| 6665 dext. | 91,4 | 63,2 | 28,6 | 29,4 |

Von den von GROSS (1992) vermessenen rezenten Knochenmaterial, standen mir die Lagemaße ihrer Stichprobe zur Verfügung. Diese sind in **Tabelle 7** angeführt. Ihre Stichprobe des rezenten Materials beinhaltete 24 Knochen, wobei 12 davon männlich, 10 weiblich und 2 unbekannt waren.

Tabelle 7: Lagemaße der Messergebnisse des rezenten Materials von GROSS (1992), in mm

| Messstrecke | | n | A. Mittel | Min. | Max. | Standardabweichung |
|-------------|-------|----|-----------|------|------|--------------------|
| Bd | alle | 24 | 82,3 | 70,0 | 100 | 6,9 |
| | nur ♂ | 12 | 86,1 | 78,0 | 100 | 5,6 |
| | nur ♀ | 10 | 76,8 | 70,0 | 86,5 | 5,0 |
| BT | alle | 24 | 56,2 | 46,5 | 69,0 | 4,8 |
| | nur ♂ | 12 | 58,3 | 51,5 | 69,0 | 4,7 |
| | nur ♀ | 10 | 53,1 | 46,5 | 58,5 | 3,5 |
| KD | alle | 14 | 27,4 | 21,0 | 32,5 | 2,6 |
| | nur ♂ | 12 | 28,9 | 26,5 | 32,5 | 2,1 |
| | nur ♀ | 10 | 25,4 | 21,0 | 28,0 | 2,0 |

6. Auswertung und Interpretation der Messergebnisse

Die Auswertung der Messergebnisse gliedert sich in drei Unterkapitel. Zuerst wurden meine Stichproben, das heißt meine ermessenen Daten mit Daten aus der Literatur verglichen. Dies wurde separat für meine pleistozänen und für meine rezenten Daten durchgeführt. Anschließend wurden die Messdaten der pleistozänen Löwen mit jenen der rezenten Löwen auf Unterschiede getestet und interpretiert.

6.1. Größenvergleich des pleistozänen Materials

Um feststellen zu können, ob die Knochenfragmente aus den Niederlanden für pleistozäne Löwen repräsentativ sind, wurden die Daten mit den Messdaten anderer Autoren verglichen.

Als erstes wurden die Lagemaße der beiden Datengruppen Niederlande und Literatur erhoben. Alle Lagemaße wurden mit SPSS errechnet und sind in **Tabelle 8** vermerkt. Das arithmetische Mittel (A. Mittel) und der Median der beiden Datengruppen zeigen, dass sich die Löwenknochen aus den Niederlanden und aus der Literatur hinsichtlich ihrer Größe um weniger als 5% voneinander unterscheiden. Rechts neben den Mittelwerten sind in **Tabelle 8** jeweils die prozentualen Unterschiede der Mittelwerte angegeben. Den größten Unterschied mit 4,7% weisen die Mediane der Messstrecke KD auf. Die arithmetischen Mittel dieser Messstrecke unterscheiden sich aber nur um 2,2%. Hinsichtlich der anderen beiden Messstrecken Breite der Epiphyse und Breite der distalen Gelenksfläche fallen die Unterschiede der Mittelwerte mit maximal 4% beziehungsweise 2,9% gering aus.

Entsprechend der Mittelwerte sind die Löwenknochen aus den Niederlanden geringfügig größer, als der Durchschnitt der Löwenknochen aus der Literatur. Die absoluten Maximalwerte bezüglich der Messstrecken Breite der Epiphyse und Breite der Diaphyse stammen aber nicht aus der Stichprobe aus den Niederlanden, sondern aus jener der Literatur.

Tabelle 8: Lagemaße der Messergebnisse der pleistozänen Datengruppen Niederlande und Literatur (GROSS, 1992; ERDBRINK, 1983; COLT, 1980), in mm

| Messstrecke | Gruppe | n | A. Mittel | % Diff. | Median | % Diff. | min | max | s |
|-------------|-------------|----|-----------|---------|--------|---------|------|-------|-----|
| Bd | Niederlande | 4 | 95,7 | 4,0 | 93,9 | 3,1 | 88,9 | 106,2 | 7,9 |
| | Literatur | 27 | 91,9 | | 91,0 | | 75,0 | 109,7 | 8,0 |
| BT | Niederlande | 5 | 68,5 | 2,9 | 68,7 | 1,0 | 62,0 | 78,6 | 6,6 |
| | Literatur | 15 | 66,5 | | 68,0 | | 58,0 | 73,5 | 4,5 |
| KD | Niederlande | 3 | 33,2 | 2,2 | 34,3 | 4,7 | 29,0 | 36,3 | 3,8 |
| | Literatur | 22 | 32,5 | | 32,7 | | 27,0 | 38,2 | 3,4 |

Auffallend ist allerdings, wie weit die Minimalwerte und Maximalwerte auseinanderliegen. Daher ist auch die Standardabweichung dementsprechend groß. In **Tabelle 9** ist errechnet, wie viel % der Maximalwertes die Minimalwerte sind. Hieraus ergibt sich ein Unterschied von ungefähr 20% für die Breite der Diaphyse innerhalb der Datengruppe Niederlande, für die Breite der distalen Gelenksfläche innerhalb beider Datengruppen und für die kleinste Diaphysenbreite innerhalb der Datengruppe Niederlande. Für die Breiten der Epiphysen und die geringsten Breiten der Diaphysen aus der Literatur sind die Unterschiede zwischen kleinsten und größten Individuen an die 30%. Errechnet man den Unterschied zwischen der kleinsten und größten Messung beider Gruppen gemeinsam, so ergibt das einen Unterschied von zwischen 26 und 32%. Das bedeutet, dass die Größenvariabilität innerhalb der Löwen des Pleistozäns nach der vorhandenen Stichprobe zumindest ein Viertel ihrer Größe betrug.

Tabelle 9: Prozentuelle Unterschiede zwischen minimaler und maximaler Messwerte innerhalb der pleistozänen Höhlenlöwen

| Messstrecke | Gruppe | n | % min von max pro Gruppe | % min von max |
|-------------|-------------|----|--------------------------|---------------|
| Bd | Niederlande | 4 | 83,71 | 68,37 |
| | Literatur | 27 | 68,37 | |
| BT | Niederlande | 5 | 78,88 | 73,79 |
| | Literatur | 15 | 78,91 | |
| KD | Niederlande | 3 | 79,89 | 70,68 |
| | Literatur | 22 | 70,68 | |

Weiters wurden Streudiagramme erstellt, um die Messdaten zu visualisieren. Die **Abbildung 11** stellt einen Vergleich der Messstrecken größte Breite der distalen Gelenksfläche und der größte Breite der distalen Epiphyse zwischen den zwei Datengruppen dar. Dabei sticht kein Datenpunkt besonders heraus. Ein Knochen aus den Niederlanden findet sich im rechten oberen Eck ein wenig isoliert. Ein Humerus aus der Literatur wäre an der distalen Epiphyse sogar um mehr als 3 mm breiter. Er scheint aber nicht im Streudiagramm auf, da von ihm keine Breite der distalen Gelenksflächen vorhanden ist. Weiters zeigt das Diagramm, die deutliche Variation der Verhältnisse zwischen der Breite der Epiphyse und der Breite der Gelenksfläche. Im Vergleich zu den anderen Oberarmen, weisen besonders drei Proben aus der Literatur eine im Verhältnis zur Epiphysenbreite breite Gelenksfläche auf.

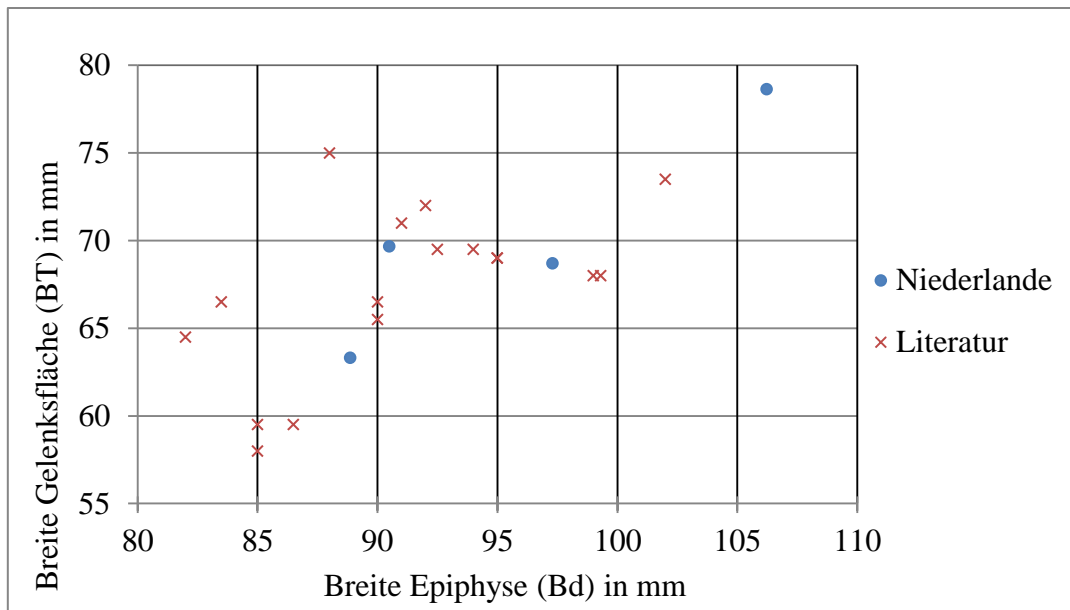


Abbildung 11: Vergleich BT und Bd der Humeri aus den Niederlanden mit dem pleistozänen Material

Abbildung 12 stellt einen Vergleich der Messstrecken kleinste Breite der Diaphyse und größte Breite der distalen Gelenkflächen zwischen den beiden Datengruppen dar. Hier findet sich kein Datenpunkt mit deutlicher Abgrenzung von den Anderen. Lediglich der in der Breite der Epiphyse größte Knochen erscheint als ein etwas isolierter Spitzenwert. Da nur von zwei Knochenfragmenten aus dem Material von Niederlanden beide Messstrecken KD und Bd vorhanden sind, finden sich in [Abbildung 12](#) nur zwei Datenpunkte aus dieser Datengruppe.

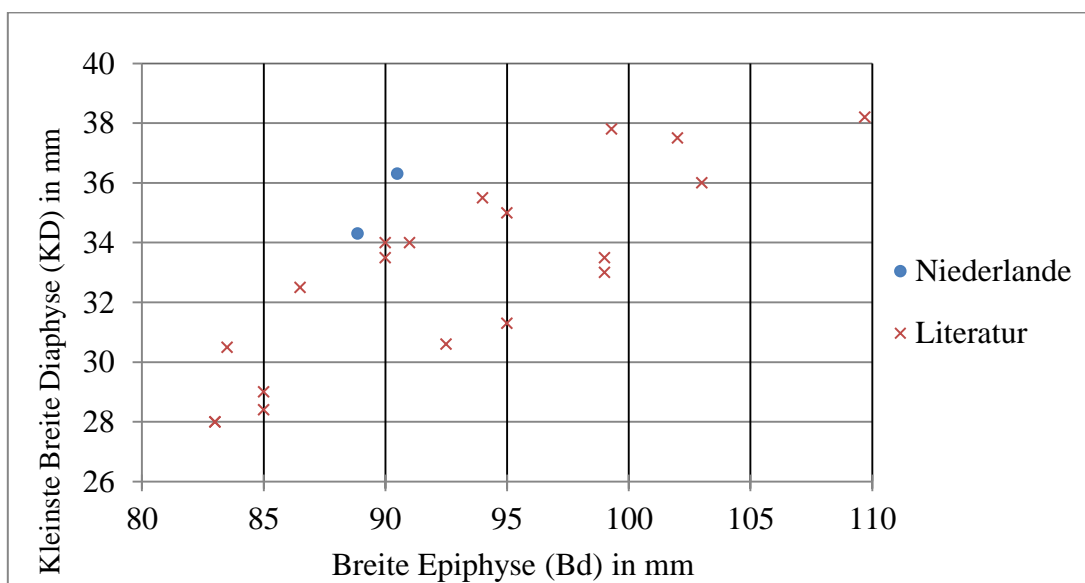


Abbildung 12: Vergleich KD und Bd der Humeri aus den Niederlanden mit dem pleistozänen Material

Auch die vorher festgestellte Variabilität in der Größe der Höhlenlöwen von zumindest 20% kann man in den **Abbildungen 11 und 12** als Streuung der Datenpunkte erkennen.

Somit kann insgesamt aufgrund der Interpretation der Lagemaße und der Grafiken **Abbildung 11 und 12** festgestellt werden, dass sich meine neu erhobenen Messwerte kaum von den Messwerten aus der Literatur (GROSS, 1992; ERDBRINK, 1983; COLT, 1980) unterscheiden. Wären deutliche Unterschiede zwischen den beiden Messgruppen erkennbar gewesen, müsste man beide Messgruppen für alle weiteren Vergleiche getrennt lassen. So können beide pleistozäne Messgruppen für die Beantwortung der Forschungsfragen, also für den Vergleich zwischen pleistozänen und rezenten Löwen, als eine Gruppe „pleistozänes Material“ verwendet werden.

6.2. Größenvergleich des rezenten Materials

Nun werden die von mir vermessenen Knochen aus dem Archiv des Naturhistorischen Museums Wien mit den Daten von GROSS (1992) verglichen, um feststellen zu können, ob meine erhobene Stichprobe für rezente Löwen repräsentativ ist.

Der Vergleich der Lagemaße zwischen dem Material aus dem Naturhistorischen Museum Wien und den von GROSS (1992) untersuchten rezenten Material ergibt etwas größere Unterschiede als beim pleistozänen Material. Die arithmetischen Mittel der Breite Epiphyse (Bd) unterscheiden sich 5% voneinander, jene der Breite der distalen Gelenksfläche (BT) sind mit 0,1% Unterschied fast ident. Die kleinsten Breiten der Diaphysen der Stichprobe von GROSS (1992) sind um rund 7% größer als jene meiner Stichprobe. Betrachtet man die Extremwerte, so fällt auf, dass sich die kleinsten Werte nur um 0,6 mm, die größten Werte aber um 3,8 mm unterscheiden. Möglicherweise haben Ausreißer in der Stichprobe von GROSS (1992) das arithmetische Mittel in die Höhe getrieben.

Warum die Breiten der Gelenksflächen fast ident sind, aber sich die Breiten der Epiphysen um 5% unterscheiden, kann in dieser Arbeit nicht beantwortet werden. Dass das Verhältnis zwischen der Breite der Epiphyse und der Breite der Gelenksfläche deutlich variieren kann, zeigte aber schon die Analyse des pleistozänen Materials.

Insgesamt unterschieden sich die beiden Stichproben um 4,2%, wie das arithmetische Mittel aus den drei Differenzwerten ergibt.

Tabelle 10: Lagemaße der Messergebnisse des rezenten Materials aus dem Naturhistorischen Museum Wien und aus der Literatur (GROSS, 1992)

| Messstrecke | Gruppe | n | A. Mittel | % Differenz | min | max | s |
|-------------|--------|----|-----------|-------------|------|------|------|
| Bd | NHM | 17 | 78,2 | 5,0 | 62,4 | 94,9 | 11,4 |
| | GROSS | 24 | 82,3 | | 70,0 | 100 | 6,9 |
| BT | NHM | 17 | 56,3 | 0,1 | 47,3 | 67,0 | 7,4 |
| | GROSS | 24 | 56,2 | | 46,5 | 69 | 4,8 |
| KD | NHM | 17 | 25,4 | 7,4 | 21,6 | 28,7 | 2,4 |
| | GROSS | 24 | 27,4 | | 21,0 | 32,5 | 2,6 |

Messwerte in mm

Die Variabilität innerhalb der rezenten Löwen ist höher, als innerhalb der pleistozänen Löwen. In den einzelnen Datengruppen ergeben sich, wie aus **Tabelle 11** ersichtlich ist, Unterschiede von 25 bis 35% zwischen den kleinsten und größten Individuen. Die kleinsten rezenten Individuen sind, je nach Messstrecke zwischen 33 und 38% kleiner als die größten rezenten Individuen. Das bedeutet, dass die Größenvariabilität innerhalb der rezenten Löwen zumindest ein Drittel ihrer Größe beträgt.

Tabelle 11: Prozentuelle Unterschiede zwischen minimaler und maximaler Messwerte der rezenten Löwen

| Messstrecke | Gruppe | n | % min von max pro Gruppe | % min von max |
|-------------|--------|----|--------------------------|---------------|
| Bd | NHM | 4 | 65,75 | 62,40 |
| | GROSS | 27 | 70,00 | |
| BT | NHM | 5 | 70,60 | 67,39 |
| | GROSS | 15 | 67,39 | |
| KD | NHM | 3 | 75,26 | 64,62 |
| | GROSS | 22 | 64,62 | |

Abbildung 13 stellt die Messwerte Breite der distalen Gelenksfläche und Breite der distalen Epiphyse dar. Hier ist gut erkennbar, dass die Breite der Epiphyse (Bd) und die Breite der Gelenksfläche (BT) gleichermaßen zunehmen. Daraus ist ersichtlich, dass das Verhältnis zwischen der Breite der Epiphyse und der Breite der Gelenksfläche in meiner Stichprobe aus dem Naturhistorischen Museum Wien kaum variiert.

Aber die Größenvariabilität unter den rezenten Löwen wird in **Abbildung 13** verdeutlicht. Vor allem die größten Individuen setzen sich von den restlichen Löwen deutlich ab.

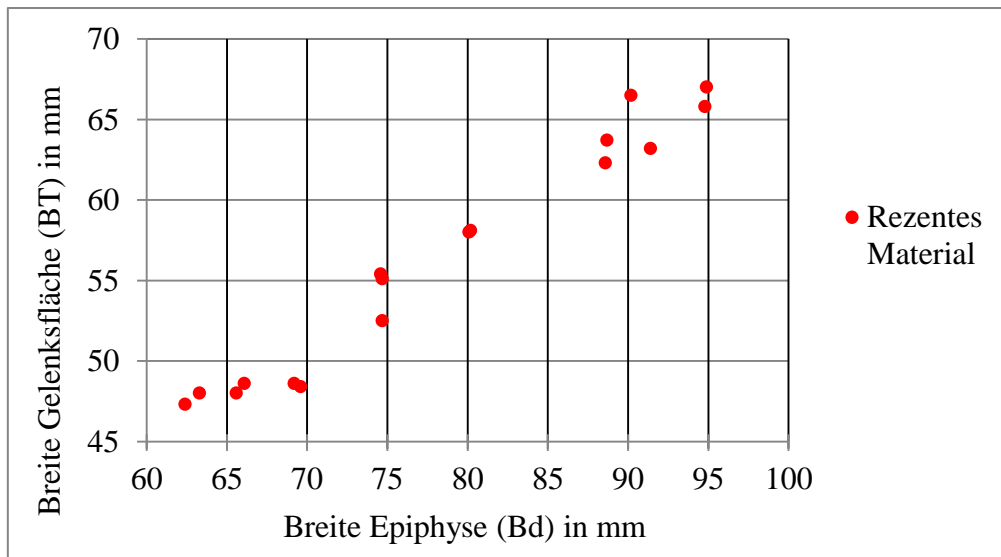


Abbildung 13: BT und Bd des rezenten Materials aus dem Naturhistorischen Museum Wien

6.3. Größenvergleich zwischen pleistozänen und rezenten Material

Um die Forschungsfrage beantworten zu können, wird ein interferenzstatistischer Test auf Unterschiede angewendet, um einen eventuellen signifikanten Unterschied zwischen den beiden Gruppen pleistozäne Höhlenlöwen und rezente Löwen zu finden. Der Test der 1. Wahl ist der T-Test für unabhängige Stichproben. Zu den Voraussetzungen des T-Tests für unabhängige Stichproben gehört neben den intervallskalierten Daten auch die Normalverteilung der Daten pro Gruppe. Die Normalverteilung wurde mittels KS-Test geprüft, wie aus Tabelle 12 ersichtlich ist (MITTAG, 2011).

Die p-Werte, welche für die Beurteilung der Normalverteilung relevant sind, sind aus Tabelle 12, Spalte Sig. zu entnehmen. Da alle p-Werte größer als 0,05 sind, sind alle Datengruppen normalverteilt und somit ist diese Voraussetzung für den T-Test für unabhängige Stichproben erfüllt.

Tabelle 12: Prüfung der Daten pro Gruppe auf Normalverteilung mittels KS-Test

| Datengruppe | | Tests auf Normalverteilung | | | | | |
|----------------------|------------|---------------------------------|----|-------|--------------|----|------|
| | | Kolmogorow-Smirnow ^a | | | Shapiro-Wilk | | |
| | | Statistik | df | Sig. | Statistik | df | Sig. |
| Breite Epiphyse | Pleistozän | ,114 | 16 | ,200* | ,962 | 16 | ,697 |
| | Rezent | ,173 | 17 | ,185 | ,914 | 17 | ,117 |
| Breite Gelenksfläche | Pleistozän | ,184 | 16 | ,150 | ,906 | 16 | ,102 |
| | Rezent | ,204 | 17 | ,060 | ,879 | 17 | ,031 |
| Breite Diaphyse | Pleistozän | ,145 | 16 | ,200* | ,966 | 16 | ,773 |
| | Rezent | ,121 | 17 | ,200* | ,941 | 17 | ,332 |

Eine weitere Voraussetzung zur Anwendung des T-Tests für unabhängige Stichproben ist die Homogenität der Stichprobenvarianz, welche mittels Levene-Test geprüft wird. In **Tabelle 13** welche den Levene-Test darstellt, sind die relevanten Werte wieder aus der Spalte Sig. zu entnehmen. Die Homogenität der Stichprobenvarianz ist für die Datengruppen Breite der Epiphyse und Breite der distalen Gelenksfläche nicht gegeben, da für diese Variablen $p \leq 0,05$ zutrifft. Daher muss für diese beiden Parameter als Ersatzverfahren für den T-Test für unabhängige Stichproben der Mann-Whintey-U-Test angewendet werden. Der Test auf Unterschiede für die kleinste Breite der Diaphyse kann aber mit dem T-Test erfolgen, da dafür alle Voraussetzungen erfüllt werden (MITTAG, 2011).

Tabelle 13: Prüfung der Homogenität der Stichprobenvarianz mittels Levene-Test

| | | Levene-Test der Varianzgleichheit | |
|----------------------|--|-----------------------------------|------|
| | | F | Sig. |
| Breite Epiphyse | Varianzgleichheit angenommen Varianzgleichheit nicht angenommen | 5,482 | ,024 |
| Breite Gelenksfläche | Varianzgleichheit angenommen Varianzgleichheit nicht angenommen | 6,307 | ,017 |
| Breite Diaphyse | Varianzgleichheit angenommen Varianzgleichheit nicht angenommen | 3,313 | ,076 |

Tabelle 14 beinhaltet das Testergebnis des T-Testes für unabhängige Stichproben für die Variable kleinste Breite der Diaphyse mit folgendem Ergebnis: Es gibt einen signifikanten Unterschied zwischen den beiden Datengruppen pleistozäne Höhlenlöwen und rezente Löwen hinsichtlich des Merkmales kleinste Breite der Diaphyse. Dies wird in **Tabelle 14**, welche den T-Test anzeigt, durch den p-Wert $p=0,00$ angezeigt. Die Deutung dieses Testergebnisses findet sich gemeinsam mit der Deutung der Testergebnisse für die zwei anderen Variablen gleich nach den statistischen Tests.

Tabelle 14: T-Test für die Variable kleinste Breite der Diaphyse bei den beiden Datengruppen fossiles und pleistozänes Material

| | T-Test für die Mittelwertgleichheit | | | | | | |
|-----------------|-------------------------------------|--------|-----------------|----------------------|--------------------------|--------------------------------------|--------|
| | t | df | Sig. (2-seitig) | Mittelwert-differenz | Standardfehler-differenz | 95% Konfidenzintervall der Differenz | |
| | | | | | | Unterer | Oberer |
| Breite Diaphyse | 7,614 | 40 | ,000 | 7,1913 | ,9444 | 5,2825 | 9,1000 |
| | 8,129 | 39,914 | ,000 | 7,1913 | ,8846 | 5,4033 | 8,9793 |

Tabelle 15 beinhaltet das Ergebnis des Mann-Whitney-U-Tests für die variable Breite der Epiphyse und Breite der distalen Gelenksfläche mit folgenden Ergebnissen:

Es gibt einen signifikanten Unterschied zwischen den beiden Datengruppen pleistozäne Höhlenlöwen und rezente Löwen hinsichtlich des Merkmales Breite der Epiphyse.

Es gibt einen signifikanten Unterschied zwischen den beiden Datengruppen pleistozäne Höhlenlöwen und rezente Löwen hinsichtlich des Merkmales Breite der distalen Gelenksfläche.

Die p-Werte, welche für diese signifikante Ergebnisse sprechen, sind in Tabelle 15 zu finden. Beide p-Werte lauten $p=0,00$.

Tabelle 15: Mann-Whitney-U-Test für die Variablen kleinste Breite der Epiphyse und Breite der distalen Gelenksfläche bei den beiden Datengruppen fossiles und pleistozänes Material

| | Breite Epiphyse | Breite Gelenksfläche |
|----------------------------------|-----------------|----------------------|
| Mann-Whitney-U-Test | 92,000 | 38,000 |
| Wilcoxon-W | 245,000 | 191,000 |
| U | -3,698 | -4,026 |
| Asymp. Sig. (2-seitig) | ,000 | ,000 |
| Exakte Sig. [2*(1-seitige Sig.)] | | ,000 ^b |

a. Gruppierungsvariable: Zeitalter

b. Nicht für Bindungen korrigiert.

Die Testergebnisse der statistischen Tests haben in allen drei Variablen einen signifikanten Unterschied zwischen pleistozänen Höhlenlöwen und rezenten Löwen ergeben. Da alle drei Variablen direkte Indikatoren für die Größe der Löwen sind, kann die H_0 -Hypothese verworfen und die H_1 -Hypothese angenommen werden. Die interferenzstatistische Auswertung ergibt folgendes Ergebnis:

Es gibt einen Unterschied in der Größe der Knochen der pleistozänen und der rezenten Löwen.

Mittels deskriptivstatistischer Analysen werden nun Richtung und Stärke der signifikanten Unterschiede beschrieben. Die Lagemaße der drei getesteten Variablen sind für beide Datengruppen in Tabelle 16 angeführt. Als Mittelwerte sind das arithmetische Mittel und der Median angeführt. Beiden Mittelwerte ergeben deutliche Unterschiede in allen drei Messstrecken. Die prozentualen Unterschiede zwischen den Mittelwerten sind in Tabelle 17

angeführt. Die Epiphysenbreiten der rezenten Löwen entsprechen im Mittel nur 82,1 oder 84,6% der Epiphysenbreiten der pleistozänen Höhlenlöwen, je nachdem welches Mittel man betrachtet. Das bedeutet, dass nach dem Parameter der Epiphysenbreite die rezenten Löwen um zumindest 15,4% kleiner sind, als es die pleistozänen Höhlenlöwen waren.

Für die Messstrecke Breite der distalen Gelenksfläche trifft ähnliches zu. Diese Gelenksfläche ist bei den rezenten Löwen um 16 bis 18,5% kleiner als sie bei den pleistozänen Höhlenlöwen war. Die Gelenksfläche der rezenten Löwen erreicht nur 81,5 bis 84% der Gelenksfläche der pleistozänen Höhlenlöwen.

Betrachtet man die kleinste Breite der Diaphyse, so fallen die Unterschiede zwischen den im Pleistozän lebenden Höhlenlöwen und den rezenten Löwen noch größer aus. Die Diaphysen der rezenten Löwen sind um 22,1 bis 23,6% kleiner als jene der pleistozänen Höhlenlöwen.

Tabelle 16: Lagemaße der Messergebnisse des pleistozänen und rezenten Materials, in mm.

| Messstrecke | Gruppe | n | A. Mittel | Median | min | max | s |
|-------------|------------|----|-----------|--------|------|-------|------|
| Bd | Pleistozän | 31 | 92,4 | 91,0 | 75,0 | 109,7 | 8,0 |
| | Rezent | 17 | 78,2 | 74,7 | 62,4 | 94,9 | 11,4 |
| BT | Pleistozän | 20 | 67,0 | 68,0 | 58,0 | 78,6 | 5,0 |
| | Rezent | 17 | 56,3 | 55,4 | 47,3 | 67 | 7,4 |
| KD | Pleistozän | 25 | 32,6 | 33,0 | 27,0 | 38,2 | 3,4 |
| | Rezent | 17 | 25,4 | 25,2 | 21,6 | 28,7 | 2,4 |

Tabelle 17: Prozentuelle Unterschiede der Mittelwerte zwischen rezenten und pleistozänen Löwen

| Messstrecke | % Größe rezent und fossil (A. Mittel) | % Größendifferenz rezent und fossil (A. Mittel) | % Größe rezent und fossil (Median) | % Größendifferenz rezent und fossil (Median) |
|-------------|---------------------------------------|---|------------------------------------|--|
| Bd | 84,6 | 15,4 | 82,1 | 17,9 |
| BT | 84,0 | 16,0 | 81,5 | 18,5 |
| KD | 77,9 | 22,1 | 76,4 | 23,6 |

Betrachtet man die Minimal- und Maximalwerte, so kann man erkennen, dass es deutliche Überschneidungsbereiche zwischen den größten rezenten Löwen und den kleinsten pleistozänen Höhlenlöwen gibt. Das beutet, dass die größten Individuen der rezenten Löwen größer sind, als es die kleineren Individuen der pleistozänen Höhlenlöwen waren. Andersrum fallen die Unterscheide zwischen den kleinsten Individuen der rezenten Löwen und den

größten der im pleistozän lebenden Löwen sehr groß aus. Würde man ein kleines Individuum eines rezenten Löwen neben einem großen Individuum eines ausgestorbenen Höhlenlöwen stellen, wäre der rezente Löwe fast nur halb so groß sein Vorfahre. Die Epiphysenbreite des kleinsten Individuums der Stichprobe der rezenten Löwen misst nur 57% der Epiphysenbreite des größten Individuums aus der pleistozänen Stichprobe.

Die Boxplots **Abbildung 14** und **Abbildung 15** sollen die Größenverteilung der Löwen anhand der Merkmale Epiphysenbreite und Diaphysenbreite visuell darstellen. Die Mediane sind jeweils als der dicke Strich in der Mitte der Boxen ersichtlich. Die Boxen selbst stellen den Bereich von der 1. Quartile bis zur 3. Quartile dar und beinhalten damit die mittleren 50% der Daten. Die Whisker unterhalb der Boxen stellen die kleinsten 25% der Messwerte dar und die Whisker oberhalb der Boxen die größten 25% der Messwerte. Betrachtet man nun die kleinste Breite der Diaphysen, so sieht man, dass sich in etwa die größten 25% der rezenten Löwen mit den kleinsten 25% der pleistozänen Löwen überschneiden. Hinsichtlich der Epiphysenbreite fallen die Überschneidungsbereiche größer aus, da die Streuung um den Mittelwert vor allem bei den rezenten Löwen größer ist.

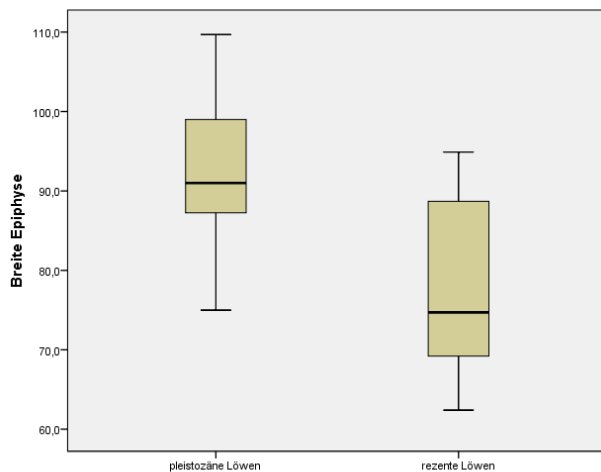


Abbildung 14: Vergleich Bd zwischen pleistozänen und rezenten Löwen

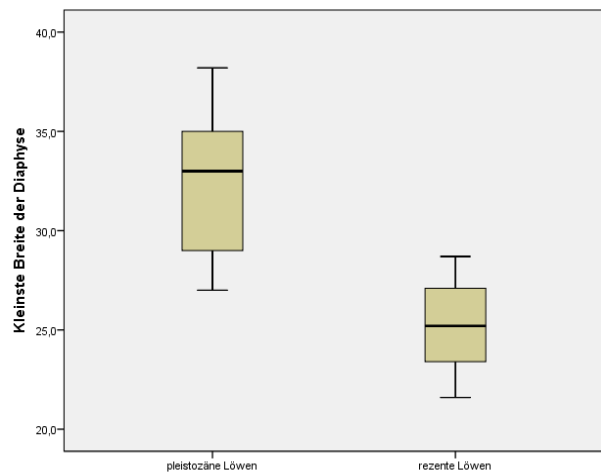


Abbildung 15: Vergleich KD zwischen pleistozänen und rezenten Löwen

In **Abbildung 16** sind die Messwerte Bd und BT des pleistozänen und rezenten Materials in einem Streudiagramm dargestellt. Daraus ist ersichtlich, dass bei beiden dargestellten Messwerten die kleineren Werte ausschließlich von rezenten Material und die größeren Werte ausschließlich von pleistozänen Material stammen. Die Werte der größten rezenten Individuen überschneiden sich aber mit jenen der kleinsten pleistozänen Individuen. Auch mit dieser Abbildung wird das Ergebnis, dass die pleistozänen Höhlenlöwen sichtbar größer als die rezenten Löwen waren bestätigt.

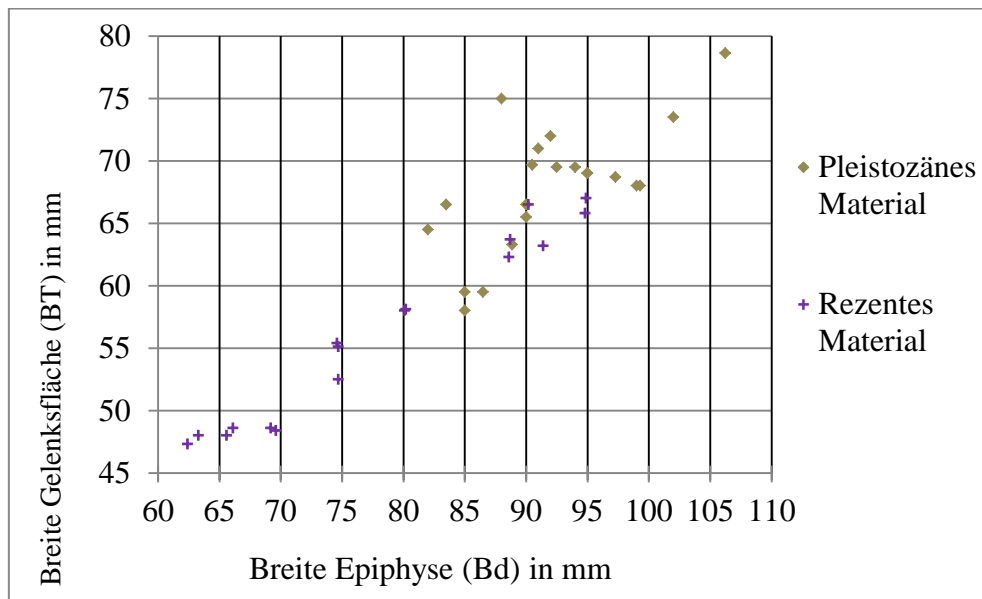


Abbildung 16: Vergleich BT und Bd zwischen pleistozänen und rezenten Löwen

7. Humeri von Löwe, Tiger und Leopard im Vergleich

Erst im Jahr 2004 konnten BURGER et. al. (2004) Klarheit über die Verwandtschaftsbeziehungen des Höhlenlöwen schaffen. Davor wurde immer wieder diskutiert, ob der Höhlenlöwe nicht eigentlich ein Tiger war. Der Leopard ist, wie BURGER et al. (2004) in ihren genetischen Untersuchungen angeführt haben der nächste Verwandte des Löwen. Deshalb werden in dieser Arbeit auch die Humeri von drei rezenten Leoparden drei rezenten Tigern und aus dem Archiv des Naturhistorischen Museums Wien für einen Vergleich zwischen Löwe, Tiger und Leopard herangezogen. Das Tiger- und Leopardmaterial, bestehend aus jeweils Humeri von drei rezenten Individuen, ist in **Tabelle 18** angeführt.

Tabelle 18: Das rezente Knochenmaterial von Tigern und Leoparden aus dem Naturhistorischen Museum Wien

| Kennnummer | Art | Fundort | Geschlecht |
|-------------|------------------------|-----------------|------------|
| 67513 sin. | <i>Panthera tigris</i> | Tiergarten Wien | ♀ |
| 67513 dext. | | | |
| 15217 sin. | | Tiergarten Wien | ♂ |
| 15217 dext. | | | |
| 40889 sin. | | Tiergarten Wien | ♀ |
| 40889 dext. | | | |
| 1453 sin. | <i>Panthera pardus</i> | Tiergarten Wien | ♀ |
| 1453 dext. | | | |
| 6215 sin. | | Tiergarten Wien | ♀ |
| 6215 dext. | | | |
| 2051 sin. | | Tiergarten Wien | ? |
| 2051 dext. | | | |

In **Abbildung 18** sind die Oberarme des Tigers 67513, des Leoparden 6215 und des Löwen 1187 dargestellt. Bei allen drei Individuen handelt es sich um weibliche Tiere. Generell sehen sich die Humeri von Löwe und Tiger recht ähnlich, was erklärt, warum ohne genetischen Untersuchungen keine eindeutige Zugehörigkeit festgestellt werden konnte. Aus den cranialen Ansichten der **Abbildung 18** ist aber erkennbar, dass die Crista tuberculi majoris und die Crista tuberculi minoris bei den abgebildeten Tigerhumeri ausgeprägter als bei den Löwenhumeri sind. Weiters haben die Tigerhumeri auch ausgeprägtere Tuberositas deltoidea als die Löwenhumeri.

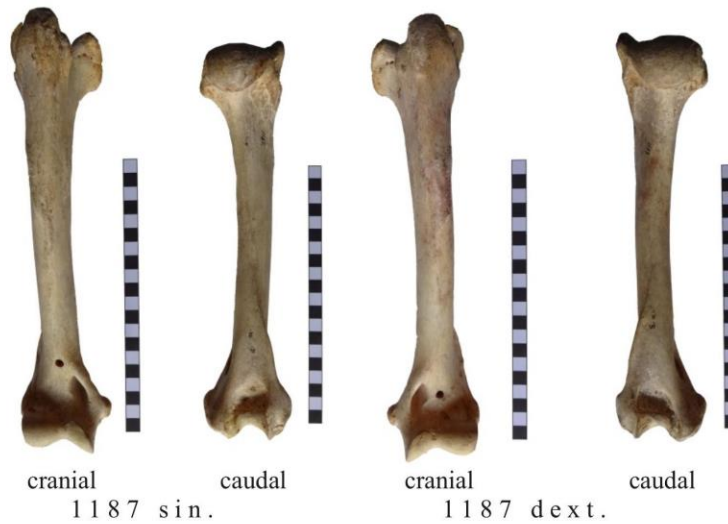
GROSS (1992) schreibt auch, dass das Caput humeri der Löwen weniger weit nach caudal ragt, als jenes der Tiger. Außerdem bildet das Tuberculum majus mit der kranialen Profillinie bei Löwen einen spitzeren Winkel als bei Tigern.

Aus **Abbildung 18** kann man mit freiem Auge erkennen, dass die Leopardenhumeri kleiner sind, als jene von Tiger und Löwe. In der Form ähneln die Leopardenhumeri vor allem den Löwenhumeri, denn Crista tuberculi majoris, Crista tuberculi minoris und Tuberositas deltoidea sind annähernd gleich ausgeprägt wie bei den Löwen. Die Diaphysen des Leoparden 67513 sind, wie man aus **Abbildung 18** erkennen kann, im Vergleich zu den Abgebildeten Löwen- und Tigerhumeri deutlich stärker gebogen, sodass die Epiphysen weiter nach medial orientiert sind.

Panthera tigris



Panthera leo spelaea



Panthera pardus



Abbildung 18: Humeri von *Panthera tigris*, *Panthera leo* und *Panthera pardus* aus dem Naturhistorischen Museum Wien im Vergleich

Schließlich wurden auch die Maße der Humeri der Tiger und Leoparden gemessen. Diese Messdaten sind aus **Tabelle 19** zu entnehmen.

Tabelle 19: Messergebnisse des rezenten Tiger- und Leopardenmaterials aus dem Naturhistorischen Museum Wien, in mm

| Kennnummer | Bd | BT | KD | KDI |
|-------------|------|------|------|------|
| 67513 sin. | 78,1 | 55,8 | 24,7 | 25,2 |
| 67513 dext. | 78,2 | 54 | 24,6 | 25,3 |
| 15217 sin. | 86 | 62,1 | 27,2 | 29,2 |
| 15217 dext. | 86,9 | 61,5 | 27 | 29 |
| 40889 sin. | 81,7 | 57 | 27,4 | 29 |
| 40889 dext. | 82,4 | 57,3 | 27,6 | 30 |
| 1453 sin. | 48,3 | 32,6 | 16,1 | 14,9 |
| 1453 dext. | 48,4 | 33,5 | 16,4 | 15,5 |
| 6215 sin. | 50,6 | 35 | 16,9 | 16,7 |
| 6215 dext. | 51,8 | 38,8 | 16,8 | 17,3 |
| 2051 sin. | 54 | 36,7 | 18,7 | 18,2 |
| 2051 dext. | 54,8 | 36,9 | 17,9 | 17,5 |

In **Tabelle 20** sind die Lagemaße der vier Datengruppen pleistozäne Löwen, rezente Löwen, rezente Tiger und rezente Leoparden angeführt. Bei allen drei Messstrecken sind die arithmetischen Mittel der rezenten Tiger geringfügig größer als die der rezenten Löwen, aber deutlich kleiner als die der pleistozänen Löwen. Das zeigt, dass die pleistozänen Löwen deutlich größer als alle rezenten Raubkatzen waren. Aufgrund der sehr kleinen Sichtprobe der rezenten Tiger fällt die Streuung der Werte der rezenten Löwen deutlich größer als die der rezenten Tiger aus. Das kann man auch an den Minimal- und Maximalwerten erkennen, denn jene der rezenten Tiger liegen in allen Fällen innerhalb der der rezenten Löwen.

Die arithmetischen Mittel zeigen auch, dass die Leoparden deutlich kleiner sind, als Löwen und Tiger. Die Minimal- und Maximalwerten legen dar, dass es keine Überschneidungsbereiche zwischen den beiden größten Raubkatzen Löwe und Tiger und der etwas kleineren Raubkatze Leopard gibt. Das bedeutet, dass die größten Leoparden kleiner sind, als die kleinsten Löwen und Tiger.

Tabelle 20: Lagemaße der Messergebnisse des pleistozänen und rezenten Materials der Löwen und des rezenten Tiger- und Leopardmaterials, in mm

| Messstrecke | Datengruppe | n | A. Mittel | Min. | Max. | s |
|-------------|------------------|----|-----------|------|-------|-----|
| Bd | Löwen pleistozän | 16 | 91,7 | 83,5 | 102,0 | 1,7 |
| | Löwen rezent | 17 | 78,2 | 62,4 | 94,9 | 2,8 |
| | Tiger rezent | 6 | 82,2 | 78,1 | 86,9 | 1,5 |
| | Leopard rezent | 6 | 51,3 | 48,3 | 54,8 | 1,1 |
| BT | Löwen pleistozän | 17 | 66,6 | 58,0 | 73,5 | 1,1 |
| | Löwen rezent | 17 | 56,3 | 47,3 | 67,0 | 1,8 |
| | Tiger rezent | 6 | 58,8 | 54,0 | 62,1 | 1,3 |
| | Leopard rezent | 6 | 35,6 | 32,6 | 38,8 | 0,9 |
| KD | Löwen pleistozän | 16 | 33,4 | 28,4 | 37,8 | 0,7 |
| | Löwen rezent | 17 | 25,4 | 21,6 | 28,7 | 0,6 |
| | Tiger rezent | 6 | 26,4 | 24,6 | 27,6 | 0,6 |
| | Leopard rezent | 6 | 17,1 | 16,1 | 18,7 | 0,4 |

Abbildung 19 stellt die Messwerte Bd und BT des pleistozänen und des rezenten Löwenmaterials und des rezenten Tiger- und Leopardmaterials in einem Streudiagramm dar. Daraus ist ersichtlich, dass sich die Messwerte der Tiger von denen der Löwen nicht deutlich voneinander unterscheiden. Auch wenn im Mittel die rezenten Tiger größer als die rezenten Löwen sind, kann für ein bestimmtes Individuum von der Größe kein Rückschluss auf die Art gemacht werden. Ersichtlich ist aus **Abbildung 19** aber auch, dass die größten rezente Tiger größer sind als die kleinsten pleistozänen Löwen waren. Das Verhältnis zwischen den größten Breiten der distalen Epiphyse und der distalen Gelenksfläche ist bei Löwen und Tigern zumindest annähernd dasselbe.

Somit verdeutlicht **Abbildung 19** noch einmal, warum die Verwandtschaftszugehörigkeit der Höhlenlöwen lange Zeit nicht geklärt werden konnte. Im Vergleich mit den rezenten Raubkatzen – egal ob Löwe oder Tiger – waren die pleistozänen Höhlenlöwen jedenfalls sehr groß.

Die Leoparden können in **Abbildung 19** deutlich von Löwen und Tigern unterschieden werden. Weil sie deutlich kleiner sind und es keine Überschneidungsbereiche mit den beiden größten Raubkatzen gibt, sind ihre Datenpunkten von den anderen deutlich abgegrenzt. Das zeigt, warum nie zur Diskussion stand, dass die Höhlenlöwen auch Leoparden sein könnten. Der Größenunterschied zwischen den rezenten Leoparden und den Fossilfunden der Höhlenlöwen ist zu deutlich, um in dem Höhlenlöwen einen Leopard zu sehen zu können.

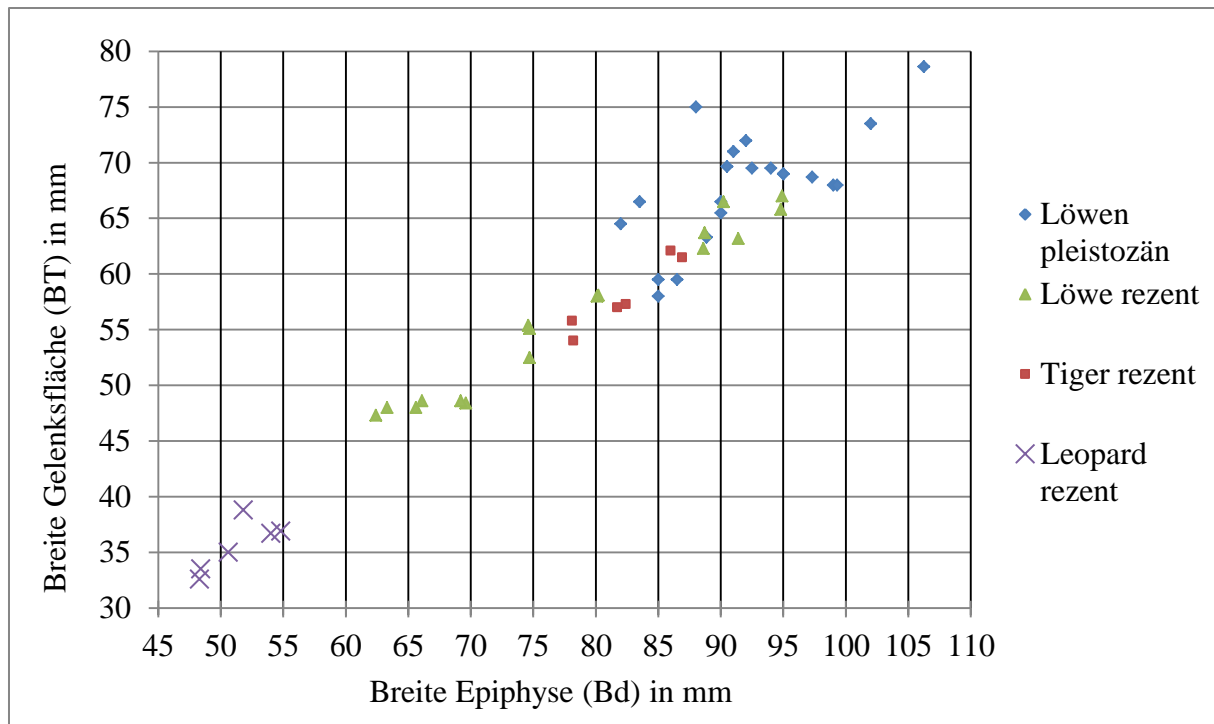


Abbildung 19: Vergleich BT und Bd zwischen Löwen pleistozän und rezent und Tiger und Leopard rezent

8. Diskussion

Die Auswertung der Messdaten von drei Messstrecken, welche für die Größe der Löwen aussagekräftig sind, ergibt ein eindeutiges Ergebnis. Für alle drei Messstrecken ist das Ergebnis signifikant. Es gibt definitiv einen Größenunterschied zwischen pleistozänen Höhlenlöwen und rezenten Löwen. Die Analyse der Lagemaße erlaubt, weitere Schlüsse über die Stärke des Unterschiedes zu ziehen. Die Messstrecke mit dem geringsten Größenunterschied ergibt einen Unterschied von 15,4%, jene mit dem größten Unterschied 23,6%. Fasst man alle Messstrecken zusammen, so ergibt das einen Größenunterschied von 18,9%. Das passt auch zu den schon publizierten Ergebnissen. GROSS (1992) spricht von einem Größenunterschied von mehr als 15% und NAGEL et al. (2003) schreiben, dass die pleistozänen Löwen um bis zu 25% größer als rezente Löwen waren.

GROSS (1992) merkt aber auch an, dass die Größenunterschiede je nach Knochen stark variieren. So ergibt der Vergleich eines pleistozänen Löwen aus Arrikrutz mit den rezenten Löwen folgendes: Der Humerus des Löwen aus Arrikrutz ist nur um 1%, die Phalangen sind aber um mehr als 15% länger als der Durchschnitt der rezenten Löwen. Somit steht fest, dass

das Ergebnis stark davon abhängt, welche Knochen man misst, weil die Proportionen der pleistozänen und rezenten Löwen nicht ident sind (GROSS, 1992).

Weiters ist die Variabilität in der Größe der Löwen zu beachten. Der Siegsdorfer Höhlenlöwe ist nur um 5,5%, die Höhlenlöwen aus dem Umkreis Bottrop hingegen sind um fast 10% größer als rezente Löwen (GROSS, 1992).

Diese Variabilität wurde auch in meiner Arbeit festgestellt. Die Minimal- und Maximalwerte meiner Datengruppen unterscheiden sich um mehr als 20%. Somit ist der innerartliche Größenunterschied größer als der zwischen pleistozänen und rezenten Löwen.

Ein Grund dafür ist der Geschlechtsdimorphismus der Löwen. Dieser war bei pleistozänen Löwen mindestens genauso stark ausgeprägt wie bei rezenten Löwen (TURNER, 1994). Deshalb wäre es aussagekräftiger, separate Datengruppen für beide Geschlechter zu machen. Da das Geschlecht aber von vielen Knochen unbekannt ist, war das leider nicht möglich.

Damit aufgrund der großen Variabilität und des Geschlechtsdimorphismus keine Zufallsbefunde entstehen, wurde darauf in dieser Arbeit Rücksicht genommen. Als Maßnahme, um Zufallsbefunde zu vermeiden, wurden die neu gemessenen Daten mit Daten aus der Literatur verglichen. Nicht zuletzt auch aufgrund der kleinen Stichprobe ist dies ein absolut notwendiger Schritt gewesen, um abzuklären ob meine Stichprobe tatsächlich repräsentativ für die Gesamtheit dieser Art ist.

Sowohl die pleistozänen als auch die rezenten Messdaten verhielten sich durchschnittlich und konnten daher für meine Arbeit verwendet werden. Für den prozentualen Vergleich der Größe wurden sowohl das arithmetische Mittel, als auch der Median als robuster Mittelwert verwendet. Beide Mittelwerte lieferten ähnliche Ergebnisse, was für eine gute Qualität der Ergebnisse spricht.

Kritisch anmerken muss ich aber, dass nur Humeri für den Größenvergleich verwendet wurden. Sollten sich die Humeri nicht proportional zu den restlichen Knochen der Löwen verhalten, was GROSS (1992) in Einzelfällen festgestellt hat, so kann das Ergebnis verfälscht sein. Um dies ausschließen zu können, müsste man auch andere Knochen der Löwen vergleichen. Daher sind die Ergebnisse dieser Arbeit mit dem Risiko behaftet, dass der Humerivergleich für den Gesamtgrößenvergleich der Löwen nicht eins zu eins repräsentativ ist.

Der Größenunterschied von zumindest einem Fünftel zwischen den rezenten und pleistozänen Löwen ist schon bei der Betrachtung mit dem freien Auge erkennbar. So ist es auch

verständlich, dass einige Paläontologen vor der Publikation von BURGER et. al (2004) Zweifel daran hatten, dass die Höhlenlöwen zu den Löwen gehören. Wie auch schon in dieser Arbeit dargestellt wurde, ist eine Zuordnung aufgrund der Größe, weder zu den rezenten Löwen, noch zu den rezenten Tigern wirklich passend. Und auch die Morphologie konnte aufgrund der Ähnlichkeit von Löwe und Tiger keine eindeutigen Hinweise bringen. Daher betrachteten einige Paläontologen den Höhlenlöwen als eine eigenständige Art, bis die genetischen Untersuchungen klare Ergebnisse brachten (KOENIGSWALD, 2010).

Letztendlich ist durch die Arbeit von zwei Forschungsteams, welche die Verwandtschaftsbeziehung mithilfe der Genetik untersuchten (BURGER et. al., 2004; BARNETT et. al., 2009) zweifelsfrei klar, dass die Höhlenlöwen eine weitgehend isolierte Unterart der Löwen bildeten.

Viele Fragen bleiben aber noch offen. So ist beispielsweise das Sozialverhalten der Höhlenlöwen noch kaum aufgeklärt. Doch sogar das kann durch Funde wie der Löwentibia aus Flussablagerungen des Rheins bei Hessenaue weiter geklärt werden. Auch das Verschwinden der Höhlenlöwen ist noch nicht genau geklärt. Die letzten Spuren der Löwen verlieren sich in Spanien und Griechenland (KOENIGSWALD, 2010).

9. Abstract

Keywords

Fossilien, Pleistozän, Eiszeit, Höhlenlöwe, Humeri, Größenvergleich

Der erste Teil meiner Diplomarbeit beschäftigt sich mit Grundlagen der Paläobiologie. Allgemeine Information zum Thema Höhlenlöwe wurden hier zusammengestellt. Der Fossilisationsprozess wird erklärt, Möglichkeiten Fossilien zu datieren beschrieben und die Rekonstruktion der Klimageschichte erläutert.

Ein weiterer Teil meiner Diplomarbeit beinhaltet die Beschreibung der Lebenswelt der Höhlenlöwen. Das Pleistozän zeichnet sich durch wechselnde klimatische Bedingungen aus. Daraus folgten auch mehrmalige Wechsel der Faunengemeinschaften und der Flora. Somit wird in dieser Arbeit den Gründen dieser klimatischen Veränderungen, sowie den komplexen Vorgängen des Faunentauschs nachgegangen. Auch der Mensch gehört zum Faunenbestand dieses Zeitalters und wird entsprechend thematisiert (KOENIGSWALD, 2010).

Mit dem Massenaussterben am Ende des Pleistozäns reduziert sich die Fauna Europas deutlich und entspricht seitdem in etwa jener Fauna, die heutzutage in Europa vorherrschend ist. Daher wird auch den Ursachen dieser folgenreichen Ereignisse, die nur etwas mehr als 10.000 Jahre vor unserer Zeit liegen nachgegangen (KOENIGSWALD, 2010).

Der Schwerpunkt dieser Arbeit liegt aber bei den Höhlenlöwen. Ab dem Mittelpleistozän gehörten die Höhlenlöwen zur Fauna Europas. Sie zählten neben den Hyänen zu den Top-Prädatoren und konnten sich bis in das Spätweichsel in Europa halten.

Informationen über die Höhlenlöwen wurden daher für diese Arbeit zusammengetragen und festgehalten. Dies beinhaltet sowohl die Verwandtschaftsbeziehungen der Höhlenlöwen – seit den genetischen Untersuchungen von BURGER et. al. (2004) und BARNETT et. al., (2009) ist zweifelsfrei klar, dass die Höhlenlöwen eine weitgehend isolierte Unterart der Löwen bildeten – als auch Informationen zum Sozial- und Jagdverhalten und dem Habitat der Löwen.

Publikationen zufolge (BALLELIO, 1980; COLT, 1980; ERDBRINK, 1983; GROSS, 1992; NAGEL et. al., 2003) waren die Höhlenlöwen zwischen 10% und 25% größer als rezente Löwen. Ziel dieser Arbeit war es, diesen Größenunterschied mithilfe von neuem Material aus den Niederlanden zu präzisieren. Letztendlich konnte festgestellt werden, dass die pleistozänen Höhlenlöwen im Durchschnitt um knapp 20% größer waren, als es die rezenten Löwen sind.

10. Danksagung

Zuallererst möchte ich mich bei meiner Diplomarbeitsbetreuerin ao. Univ.-Prof. Mag. Dr. Doris Nagel bedanken. Sie hat mir dieses sehr interessante Thema zur Verfügung gestellt. Ein Thema, das mich immer wieder zum Staunen brachte und mich mit aller Faszination packte.

Besonders bedanken möchte ich mich aber auch meinen Eltern, die mir das Studium überhaupt erst ermöglicht haben. Ohne ihre Unterstützung wäre ich jetzt mit Sicherheit nicht in der Situation, die Danksagung meiner Diplomarbeit schreiben zu dürfen.

Ebenso möchte ich meiner Schwester danken, die mir während meiner gesamten bisherigen Ausbildungszeit mit bestmöglicher Unterstützung zur Seite stand.

Weiters möchte ich meinen befreundeten Studienkolleginnen und Studienkollegen einen Dank aussprechen. Oft kam ich in meinem Studium in Situationen, für deren Bewältigung ich Informationen und Ratschläge suchte. Da waren meine Kolleginnen und Kollegen immer zur Stelle, um mir weiterzuhelfen.

11. Abbildungsverzeichnis

Abbildung 1: Gliederung des Pleistozäns (EHLERS, 2011).

Abbildung 2: Glaziale und Interglaziale des Mittel- und Jungpleistozäns (EHLERS, 2011)

Abbildung 3: Europa in Glaziale und Interglaziale (KOENIGSWALD, 2010)

Abbildung 4: Kerngebiete und temporäres Verbreitungsgebiet der Fauna in Europa (KOENIGSWALD, 2010)

Abbildung 5A: Artenverteilung der Großsäugetiere vom Jungpleistozän bis zum Holozän (KOENIGSWALD, 2010)

Abbildung 5B: Artenverteilung der Kleinsäugetiere vom Jungpleistozän bis zum Holozän (KOENIGSWALD, 2010)

Abbildung 6: Phylogenie von *Panthera leo*. (BURGER et al., 2004)

Abbildung 7: Unterarten der Löwen im späten Pleistozän (BARNETT et al., 2009)

Abbildung 8: Das pleistozäne Knochenmaterial

Abbildung 9: Die Humeri von *Panthera leo* aus dem Naturhistorischen Museum Wien

Abbildung 10: Messstrecken am Humerus (VON DEN DRIESCH, 1976)

Abbildung 11: Vergleich BT und Bd der Humeri aus den Niederlanden mit dem pleistozänen Material.

Abbildung 12: Vergleich KD und Bd der Humeri aus den Niederlanden mit dem pleistozänen Material.

Abbildung 13: BT und Bd des rezenten Materials aus dem NHM

Abbildung 14: Vergleich Bd zwischen pleistozänen und rezenten Löwen

Abbildung 15: Vergleich KD zwischen pleistozänen und rezenten Löwen

Abbildung 16: Vergleich BT und Bd zwischen pleistozänen und rezenten Löwen

Abbildung 17: Vergleich Tiger und Löwe

Abbildung 18: Humeri von *Panthera tigris*, *Panthera leo* und *Panthera pardus* aus dem Naturhistorischen Museum Wien im Vergleich

Abbildung 19: Vergleich BT und Bd zwischen Löwen pleistozän und rezent und Tiger und Leopard rezent

12. Tabellenverzeichnis

Tabelle 1: Das pleistozäne Knochenmaterial aus der Nordsee (Niederlande)

Tabelle 2: Das rezente Knochenmaterial von *Panthera leo* aus dem Naturhistorischen Museum Wien

Tabelle 3: Das pleistozäne Vergleichsmaterial von *Panthera leo* aus der Literatur

Tabelle 4: Messstrecken (VON DEN DRIESCH, 1976)

Tabelle 5: Messergebnisse des pleistozänen Materials (GROSS, 1992; ERDBRINK, 1983; COLT, 1980), in mm

Tabelle 6: Messergebnisse des rezenten Materials aus dem Naturhistorischen Museum Wien, in mm

Tabelle 7: Lagemaße der Messergebnisse des rezenten Materials von GROSS (1992) , in mm

Tabelle 8: Lagemaße der Messergebnisse der pleistozänen Datengruppen Niederlande und Literatur (GROSS, 1992; ERDBRINK, 1983; COLT, 1980) , in mm

Tabelle 9: Prozentuelle Unterschiede zwischen minimaler und maximaler Messwerte innerhalb der pleistozänen Höhlenlöwen

Tabelle 10: Lagemaße der Messergebnisse des rezenten Materials aus dem Naturhistorischen Museum Wien und aus der Literatur (GROSS, 1992)

Tabelle 11: Prozentuelle Unterschiede zwischen minimaler und maximaler Messwerte der rezenten Löwen

Tabelle 12: Prüfung der Daten pro Gruppe auf Normalverteilung mittels KS-Test

Tabelle 13: Prüfung der Homogenität der Stichprobenvarianz mittels Levene-Test

Tabelle 14: T-Test für die Variable kleinste Breite der Diaphyse bei den beiden Datengruppen fossiles und pleistozänes Material

Tabelle 15: Mann-Whitney-U-Test für die Variablen kleinste Breite der Epiphyse und Breite der distalen Gelenksfläche bei den beiden Datengruppen fossiles und pleistozänes Material

Tabelle 16: Lagemaße der Messergebnisse des pleistozänen und rezenten Materials, in mm

Tabelle 17: Prozentuelle Unterschiede der Mittelwerte zwischen rezenten und pleistozänen Löwen.

Tabelle 18: Das rezente Knochenmaterial von Tigern und Leoparden aus dem Naturhistorischen Museum Wien

Tabelle 19: Messergebnisse des rezenten Tiger- und Leopardenmaterials aus dem Naturhistorischen Museum Wien, in mm

Tabelle 20: Lagemaße der Messergebnisse des pleistozänen und rezenten Materials der Löwen und des rezenten Tiger- und Leopardenmaterials, in mm

13. Literaturverzeichnis

BARNETT, R.; SHAPIRO, B.; BARNES, I.; BURGER, J.; YAMAGUCHI, N.; HIGHAM, T.F.G.; WHEELER, H.T.; ROSENDHAL, W.; SHER, A.V.; SOTNIKOVA, M.; KUZNETSOVA, T.; BARYSHNIKOV, G.F.; MARTIN, L.D.; HARINGTON, C.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.

BOCHERENS, H.; DRUCKER, D.G.; BONJEAN, D.; BRIDAULT, A.; CONARD, N.J.; CUPILLARD, C.; CERMONPRE, M.; MÖNEISEN, M.; MÜNDEL, S.C.; NAPIERLA, H.; PATOU-MATHIS, M.; STEPHAN, E.; UERPMANN, H.-P.; ZIEGLER, R. (2011). *Isotopic evidence for dietary ecology of cave lion (Panthera spelaea) in North-Western Europe: Prey choice, competition and implications for extinction*. *Quaternary International* (2011). 1-13.

BURGER, J.; ROSENDAHL, W.; LOREILLE, O.; HEMMER, H.; ERIKSSON, T.; GÖTHERSTROM, A.; HILLER, J.; COLLINS, M.J.; WESS, T.; ALT, K.W. (2004). *Molecular phylogeny of the extinct cave lion Panthera leo spelaea*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 30 (2004). 841–849.

DIEDRICH, C.G. (2001). *Late Pleistocene Panthera leo spelaea (Goldfuss 1810) skeletons from the Czech Republic (central Europe); their pathological cranial features and injuries resulting from intraspecific fights, conflicts with hyenas, an attacks on cave bears*. *Bulletin of Geosciences*. Vol 86, 4. 817-840.

DIEDRICH, C.G. (2014). *Palaeopopulations of Late Pleistocene Top Predators in Europe: Ice Age Spotted Hyenas and Steppe Lions in Battle and Competition about Prey*. *Paleontology Journal*. Volume 2014. 1-34

EHLERS, J. (2011). *Das Eiszeitalter*. 12-17, 19-23, 26-37. Heidelberg: Spektrum Akademischer Verlag.

ERDBRINK, D.P.B. (1983). *Eleven bones: More fossil remains of Cave Lions and Cave Hyenas from the North Sea area*. *Bijdragen tot de Dierkunde*. 53 (1). 1-12

COLT, A. (1980). *La Grotta de la Carriere. Stratigraphie et Paleontologie des Carnivores*. De l'universite Paul Sabatier Toulouse.

GROSS, Carin. (1992). *Das Skelett des Höhlenlöwen (Panthera leo spelaea Goldfuss, 1810) aus Siegsdorf/ Ldkr. Traunstein im Vergleich mit anderen Funden aus Deutschland und den Niederlanden*. Institut für Paläoanatomie, Domestikationsforschung und Geschichte der Tiermedizin der Universität München.

KOENIGSWALD, VON W. (1987). *Eine pathologisch veränderte Löwentibia aus dem Jungpleistozän der nördlichen Oberrheinebene*. Natur und Museum. 272-277

KOENIGSWALD, VON W. (2010). *Lebendige Eiszeit. Klima und Tierwelt im Wandel*. 17-38, 140-162. Darmstadt: Wissenschaftliche Buchgesellschaft.

KOENIGSWALD, W.; MEYER, W. (1994). 9-13, 35-38, 189-208, 123-128. *Erdgeschichte im Rheinland : Fossilien und Gesteine aus 400 Millionen Jahren*. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil.

LIBBY, W.F. (1969). *Altersbestimmung mit der C^{14} – Methode*. 10-24. Mannheim: Hochschultaschenbücher – Verlag.

MELLARS, P. (2011). *Palaeoanthropology: The earliest modern humans in Europe*. Nature, 479(7374), 483.

MILANKOVIĆ, M. (1958). *Mathematische Klimalehre und astronomische Theorie der Klimaschwankungen*. 41-54. 201 Berlin: Verlag von Gebrüder Borntraeger.

MITTAG, H. J. (2011). *Statistik: Eine interaktive Einführung*. 185-203. Springer Berlin: Heidelberg

NAGEL, D.; HILSBERG, S.; BENSCH, A.; SCHOLZ, J. (2003). *Functional morphology and fur patterns in Recent and fossil Panthera species*. Scripta Geol. 126.

PROBST, E. (2015). *Löwen im Eiszeitalter*. 16-35, 53-78. Hamburg: Diplomica Verlag GmbH.

REY, J. (1991). *Geologische Altersbestimmung : Biostratigraphie, Lithostratigraphie, absolute Datierung*. 18-23. Stuttgart : Ferdinand Enke Verlag.

RUST, J. (2011). *Fossilien. Meilensteine der Evolution*. 7-12. Frankfurt: Primus Verlag.

SCHMALZBAUER, U. (2001). *Fossilisation : Erhaltung von Weichteilen im Permafrostboden*

SOTNIKOVA, M.; NIKOLSKIY, P. (2006). *Systematic position of the cave lion Panthera spelaea (Goldfuss) based on cranial and dental characters*. Quaternary International 142–143. 218–228.

SPONG, G.; CREEL, S. (2004). Effects of kinship on territorial conflicts among groups of lions, Panthera leo. Behavioral Ecology and Sociobiology Journal. 55, 325–331

STEINER, E.; EINWÖGERER, T. (2008). *Mammut, Mensch & Co. Steinzeit in der Eiszeit*. 11-46, 133-140. Weitra: Verlag publication PN°1 - Bibliothek der Provinz.

STUART, A.J.; LISTER, A. (2011). *Extinction chronology of the cave lion Panthera spelaea*. Quaternary Science Reviews. 1-12

TURNER, A. (1984). *Dentals sex dimorphism in European Lions (Panthera leo l.) of the Upper Pleistocene: palaeoecological and palaeoethological implication*. Ann. Zool. Fennici 21.

VON DEN DRIESCH, A. (1976). *Das Vermessen von Tierknochen aus vor- und frühgeschichtlichen Siedlungen*. Institut für Paläoanatomie, Domestikationsforschung und Geschichte der Tiermedizin der Universität München.

YAMAGUCHI, N.; COOPER, A.; WERDELIN, L. (2006). *Evolution of the mane and group-living in the lion (Panthera leo): A review*. Journal of zoology. 263, 329–342.