

VERÖFFENTLICHUNGEN
der
ZOOLOGISCHEN STAATSSAMMLUNG
MÜNCHEN

MUS. COMP. ZOOLOG.
LIBRARY

JAN 13 1975

HARVARD
UNIVERSITY

Untersuchungen
zur Stammesgeschichte
der
Pantherkatzen (Pantherinae)

Teil III

Zur Artgeschichte des Löwen
***Panthera (Panthera) leo* (Linnaeus 1758)**

von

Helmut Hemmer

(Mit 12 Tafeln und 22 Abbildungen im Text)

Veröff. Zool. Staatssamml. München	Band 17	S. 167—280	München, 1. August 1974
------------------------------------	---------	------------	-------------------------

**Untersuchungen
zur Stammesgeschichte
der
Pantherkatzen (Pantherinae)**

Teil III

**Zur Artgeschichte des Löwen
Panthera (Panthera) leo (Linnaeus 1758)**

von

Helmut Hemmer

(Mit 12 Tafeln und 22 Abbildungen im Text)

Veröff. Zool. Staatssamml. München	Band 17	S. 167—280	München, 1. August 1974
------------------------------------	---------	------------	-------------------------

1. Einleitung

Der Versuch zur Aufklärung des Evolutionsgeschehens innerhalb einer Art, der die Beschreibung ihrer Entwicklung in Zeit und Raum, von ihren Wurzeln in einer anderen Art her bis zu ihrer rezenten Formenmannigfaltigkeit zum Ziel hat, kann grundsätzlich aus zwei verschiedenen Richtungen angesetzt werden, wobei jedoch nur deren letztliche Integration zum erstrebten Ergebnis führen wird. So ist ein derartiges Problem auf der einen Seite von der Untersuchung der Fossilbelege, ausgehend von den ältesten Nachweisen der betreffenden Art bis hin zu den zeitlich jüngsten Funden, anzugehen, andererseits aber auch aus dem Studium rezenter Populationen in vergleichend-systematischer und biogeographischer Hinsicht. Letzterer Ansatz ist schon deshalb von wesentlicher Bedeutung, weil bekanntlich die Evolution ein Vorgang ist, der sich nur im Blick auf Populationen, nicht aber auf Einzelwesen allein richtig verstehen läßt (vgl. z. B. Mayr 1967). Zu ihrer Erforschung ist daher eine Grundkenntnis der Variabilität innerhalb von Populationen der betreffenden Art erforderlich, die sich in der Regel einwandfrei nur am Rezentmaterial erarbeiten läßt, wo der Populationszusammenhang im Zeitquerschnitt gesichert ist. Zum anderen spielt das Wissen um die ökologische Anpassung und das Verhalten der Art eine Rolle, das sich nur am lebenden Tier gewinnen läßt. Zum dritten sind Verwandtschaftsverhältnisse zwischen mehreren Populationen um so leichter abklärbar, je mehr Merkmale dafür zur Verfügung stehen. Während der Bearbeiter beim Fossilmaterial in der Regel auf osteologische Merkmale allein angewiesen ist, hat er beim Studium rezenter Artangehöriger darüber hinaus meist eine Zahl weiterer Merkmale zur Verfügung, die ihm die Möglichkeit bieten, ein von verschiedenen Seiten her begründetes Bild von den Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Art zu erreichen.

Dementsprechend bringt der im folgenden zu gebende Überblick über die Artgeschichte des Löwen im ersten Teil die intraspezifischen Verwandtschaftsverhältnisse rezenter Löwen zur Darstellung, woran im zweiten Teil eine Übersicht über die Fossildokumentation und ihre Aussagen anschließt. Im ersten Abschnitt, der sowohl auf Literatúrauswertung aufbaut, als auch auf neuen Untersuchungen an Museumsmaterial begründet ist, wird die Behandlung der osteologischen Merkmale bei den rezenten afrikanischen Löwen auf das Mindestmaß beschränkt, das für das zu erreichende Ergebnis und auch für den Vergleich von Fossilformen notwendig ist, nachdem eine osteologische Vergleichsuntersuchung dieser Formen mit in den Grundzügen mit den hier dargelegten Befunden übereinstimmenden Ergebnissen auf der Basis außerordentlich umfangreichen Materials derzeit von Boné (mündl. Mitt.) zur Publikation vorbereitet wird.

2. Material und Methode

Zur vergleichenden Untersuchung der Fell- und Schädelmerkmale rezenten Löwen stand dem Verfasser das Material folgender Sammlungen zur Verfügung:

Zoologisch Museum Amsterdam, Naturhistorisches Museum Basel, Naturhistorisches Museum Bern, Museum Alexander Koenig Bonn, Überseemuseum Bremen, Hessisches Landesmuseum Darmstadt, Natur-Museum Senckenberg Frankfurt/M., Zoologisches Staatsinstitut und Museum der Universität Hamburg, Rijksmuseum van Natuurlijke Historie Leiden, Naturhistorisches Museum Mainz, Paläontologisches Institut der Universität Mainz, Zoologische Staatssammlung München, Muséum National d'Histoire Naturelle Paris, Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Naturhistorisches Museum Wien, I. Zoologisches Institut der Universität Wien, Städtisches Museum Wiesbaden, Zoologisches Museum der Universität Zürich.

Fossilmaterial konnte aus folgenden Sammlungen studiert werden:

Institut für Paläontologie und Museum der Humboldt-Universität Berlin, Hessisches Landesmuseum Darmstadt, Sammlung Prof. von Koenigswald, Frankfurt/M., Geologisches Institut der Universität Göttingen, Geologisch-paläontologisches Institut der Universität Halle, Geologisches Institut der Universität Heidelberg, Naturhistorisches Museum Mainz, Paläontologisches Institut der Universität Mainz, Paläontologisches Institut der Universität München, Institut für Quartärpaläontologie Weimar, Naturhistorisches Museum Wien, Paläontologisches Institut der Universität Wien, Städtisches Museum Wiesbaden.

Am Schädelmaterial wurden die gängigen Längen-, Breiten- und Höhenmaße erfaßt, teilweise auch die Hirnraumkapazität; ferner wurde Wert auf morphognostische Merkmale gelegt, denen beim Studium der Felle und montierten Exemplare die Hauptrolle zukam. Die Messungen erfolgten am Schädel mittels Schieblehre auf 1 mm, am Gebiß auf $\frac{1}{10}$ mm genau. Statistische Auswertungen wurden mit in den vergleichenden Systematik üblichen Verfahrensweisen vorgenommen (Mittelwert, Standardabweichung, t-Test, Korrelation, Allometrierechnung mit Bestimmung von Hauptachsen und Reduzierten Hauptachsen; vgl. z. B. Rempe 1962, Hemmer 1967 b, 1970).

Die Beobachtung und morphognostische Erfassung lebender Löwen mit bekanntem Herkunftsgebiet war besonders in den Zoologischen Gärten von Osnabrück, Rotterdam und Stuttgart möglich.

Für Unterstützung bei der Material-Bearbeitung in ihren Sammlungen, für die Zurverfügungstellung von Unterlagen zu eigenen Arbeiten, für die Zusendung von Maßen verschiedener Stücke und von Photos, für Hinweise verschiedener Art und Diskussion verschiedener Einzelergebnisse gilt der Dank des Verfassers Frau Dr. Schütt (Göttingen) und den Herren Dr. Anderson (New York), Andrae (Osnabrück), Dr. Bauer (Wien), Dr. van Bemmelen (Rotterdam, jetzt Leiden), Prof. Dr. Berg (Mainz), Prof. Dr. Boné (Louvain), Dr. Boy (Mainz), Dr. van Bree

(Amsterdam), Prof. Dr. Brüning (Mainz), Prof. Dr. Burla (Zürich), Dr. Claude (Zürich), Dr. Felten (Frankfurt/M.), Dr. Fill (Wiesbaden), Frey (Hochstadt), Prof. Dr. Friedrich (Bremen), Dr. Groves (London), Dr. Haltenorth (München), Dr. Husson (Leiden), Jakobsen (Århus), Dr. Kahlke (Weimar), Dr. Kleinschmidt (Stuttgart), Prof. Dr. von Koenigswald (Frankfurt/M.), Dr. Kraatz (Heidelberg), Dr. Kumerlove (München), Prof. Dr. von Lehmann (Bonn), Dr. Mazak (Prag), Dr. Morris (London), Dr. Petter (Paris), Dr. Pfiffel (Wien), Prof. Dr. Röhrs (Hamburg, jetzt Hannover), Prof. Dr. Rothausen (Mainz), Dr. Sägesser (Bern), Dr. Schaefer (Basel), Dr. Scheer (Darmstadt), Schlawe (Berlin), Stapf (Nierstein), Prof. Dr. Starck (Frankfurt/M.), Prof. Dr. Thenius (Wien), Dr. Tjønneland (Addis Abeba), Dr. Todd (Boston, Mass.), Prof. Dr. Tobien (Mainz), Freiherr von Wolff (Addis Abeba).

Besonderer Dank gilt auch der Deutschen Anlagen-Leasing Service GmbH, Mainz, die durch einen Druckkostenzuschuß die Drucklegung dieser Arbeit ermöglichte.

3. Die Löwen des Holozäns

3.1 Allgemeines

Bedeutende Beiträge zur Kenntnis der Unterartsystematik rezenter Löwen wurden in jüngster Zeit besonders durch Mazak (1968, 1970 a und b) und Todd (1965) gegeben, wobei jeweils die Kennzeichen besonders klar definierbarer Formen (Berberlöwe, Kaplöwe, indischer Löwe) im Vergleich zu Löwen des afrikanischen Hauptverbreitungsgebietes herausgearbeitet wurden. Die Problematik der häufig zur Diagnose angeführten Fellmerkmale wurde von Weigel (1961) hauptsächlich für die Fell- und Mähnenfarbe dargelegt, wonach die Unterschiede zwischen einzelnen der beschriebenen Unterarten oft weit geringer als die Variationsbreite in einer einzigen Population erscheinen.

Bei der Beurteilung des systematischen Wertes eines Merkmals wird stets die starke Modifikabilität sowohl von Schädel-, als auch von Felleigenheiten in Betracht zu ziehen sein, wie sie vor allem bei Gefangenhaltung unter kühleren und feuchteren Klimaverhältnissen als in den Heimatländern zum Ausdruck kommt. Wie Hollister (1917, 1918) zeigte, können Schädel im Zoo aufgewachsener Löwen breiter, kürzer und massiger sein als solche von Wildlöwen, wobei es sich bei den von Hollister untersuchten Zoolöwen allerdings nach Feststellung Howells (1925) um mehr oder minder pathologische Fälle handelt, die in der Knochenstruktur Symptome der Osteitis deformans oder Paget'schen Krankheit erkennen lassen. Dies ist besonders auch bei der unter Berücksichtigung der absoluten Schädelgröße im Mittel ca. 15 % (Hemmer 1971a) geringeren Hirn-

größe dieser Zootiere im Vergleich zu Wildlöwen zu beachten. An den Fellmerkmalen konnte Hollister besonders Veränderungen der Färbung (bei den Zoolöwen dunkel bräunlich-zimtfarben-ocker gegenüber fahl und hell rötlichgelbgrau) und der Mähnenlänge und -dichte finden (Ellbogenbüschel bis zu 200 mm lang gegenüber bei Wildlöwen entsprechender Herkunft gewöhnlich ca. 60—80 mm).

Zum Versuch der Feststellung der Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Art *Panthera leo* sei im Folgenden der von der „Neuen Rassenkunde“ der Anthropologie (Schwidetzky 1962) vorgezeichnete Weg beschritten, der eher zum Erfolg zu führen verspricht, als die häufig praktizierte Methode der Unterartenbeschreibung aufgrund eines oder zweier Merkmale ohne den nötigen Vergleich mit allen anderen Formen der Art und deren Variabilität. Einzelne Merkmale seien dabei auf ihre systematische Brauchbarkeit hin geprüft und ihre Ausprägung im gesamten Verbreitungsgebiet, soweit nach Literatur und eigenen Untersuchungen möglich, festgestellt. Die kombinierende Verarbeitung der einzelnen Merkmalsverteilungen soll dann die Unterscheidung voneinander abweichender Populationsgruppen (taxionomisch: Unterarten) ermöglichen und ihre verwandtschaftlichen Beziehungen aufzuzeigen helfen.

3.2 Die Einzelmerkmale

3.2.1 Mähnengestalt

Noch bei neueren kurzen Unterartdiagnosen (so Weigel 1961, Mazak 1968 b) tauchen die Begriffe „starke Mähne“ oder „schwache Mähne“ auf. Daß die Mähnenstärke, also die Länge der Haare, Dichte und Umfang der Mähne, starken äußeren Einflüssen unterworfen ist und daher in weitem Bereich variieren kann, zeigen aber nicht nur die Untersuchungen Hollisters (1917, 1918), sondern darauf weist bereits Selous (1908) ausdrücklich für Wildlöwen aus Südrhodesien hin.

Die starke Abhängigkeit der Löwenmähne von physiologischen Faktoren (Hormonspiegel) geht sowohl aus ihrem Verschwinden bei Kastration (Schenkel 1964: adulter Wildlöwe mit vorher starker Mähne verliert 3 bis 4 Monate nach der Kastration seine Mähnenhaare; Puschmann 1964 und Vörringer 1966: bei im Zoo kastrierten Löwen verschwindet die Mähne nach 7 Monaten bzw. $\frac{1}{2}$ Jahr vollständig), als auch aus einer Mitteilung Adamsons (1964) hervor, wonach zwei Junglöwen, die bereits geringen Mähnenwuchs zeigten, diese Mähnenansätze beim Umsetzen in eine neue Landschaft wieder verloren. Im Alter ist auch bei einer Löwin leichte Mähnenbildung möglich (Schneider 1949).

Eine Feststellung Adamsons (1962), nach welcher zwei unter gleichen Außenbedingungen aufgewachsene männliche Löwenzwillinge in einem Fall eine ziemlich kurze, helle Mähne, im anderen eine viel längere, dunkle Mähne entwickelten, kann als Hinweis gewertet werden, daß zur

Ausformung der Mähne neben solchen physiologischen Faktoren auch genetische Verschiedenheiten eine Rolle spielen dürften.

Größeres Augenmerk als auf die Stärke ist auf die Gestalt der Mähne zu richten, auf die Fellbereiche also, in denen überhaupt Haarverlängerungen als Mähnenbildungen auftreten, in denen das Löwenfell grundsätzlich „Mähnenpotenz“ besitzt. Wie früher (H e m m e r 1966 c) bereits vom Verfasser dargelegt wurde, sind außer dem normalerweise vorhandenen Backenbart und der Halsmähne, die sich nach hinten in einem zwischen den Schultern durchziehenden Streifen als Schultermähne verlängert, Hinterarmmähne, d. h. ein Mähnenstreif hinter dem Oberarm, Bauchmähne und Ellbogenbüschel möglich.

Davon auch an Abbildungen am deutlichsten und am leichtesten zu erfassen sind Vorhandensein oder Nichtvorhandensein einer Hinterarmmähne und einer Bauchmähne. Da diese Mähnenbezirke am häufigsten bei besonders stark bemähnten Löwen auftreten, wie Berberlöwen bzw. deren eingekreuzten Nachkommen als „Normallöwen“ der Zoologischen Gärten oder Kaplöwen (vgl. M a z a k & H u s s o n 1960, M a z a k 1964 a, 1970 a und b, H e m m e r 1966 a) es meist sind, ist auch hier die Frage nach ihrer Abhängigkeit von äußeren Einflüssen zu stellen, nach ihrem eventuellen Zusammenhang mit der Mähnenstärke.

Für die Hinterarmmähne liegt der Fall dabei ziemlich klar. Weder bei den von Hollister (l. c.) untersuchten Zoolöwen mit Herkunft Kenia noch bei solchen aus Ostafrika, die der Verfasser selbst überprüfen konnte, treten auch bei sonst stark bemähnten Tieren Hinterarmmähnen auf. Höchstens hinter der Schulter ist die Schultermähne ein Stück nach unten ausgezogen.

Als scharfer Gegensatz hierzu wird bei berberstämmigen Tieren die Hinterarmmähne sofort zusammen mit den anderen Mähnenbezirken angelegt, bei noch schwacher Halsmähnenentwicklung. Erst später, bei stärkerer Mähnenbildung, tritt sie mit der Hals- und Schultermähne in Kontakt bzw. wird von dieser z. T. von vorn her überdeckt.

Ähnlich steht es mit der Bauchmähne. In ganz geschlossener Form, von vorn bis hinten durchgehend, kommt sie bei kaum einem der normalen ost- oder südafrikanischen (Ausnahme Kapland) Löwen vor, wenn auch deren Halsmähnen in manchen Fällen stärker sind als bei bauchmähnentragenden Kap- oder Berberlöwen (vgl. unten). Die verschiedenen Stufen, die bei der Individualentwicklung der Halsmähne hintereinander zu beobachten sind (A k a k i 1965), entsprechen den graduellen Abstufungen, wie sie zwischen den Mähnen adulter Löwen einer Population (z. B. Ostafrika) auftreten. Welche dieser Stufen von einem Individuum letztlich erreicht wird, erscheint im weitem Maße, wie die oben angeführten Befunde lehren, sowohl von inneren, als auch von äußeren Faktoren abhängig. In systematischer Hinsicht sollten jedenfalls alle innerhalb dieser Reihe liegenden Möglichkeiten als Einheit gewertet werden. Der Verlauf der Mähnenentwicklung bei dem ostafrikanischen, keine Hinterarmmähne und Bauchmähne tragenden Typ ist in Tafel I (in Anlehnung an die Darstellung A k a k i s 1965)

zusammengestellt. Bei den Endstufen dieser Reihe kann es zur Bildung einzelner verlängerter Haarbüschel am Bauch, besonders in dessen caudalem Abschnitt, kommen, wie sie verschiedentlich bei Zootieren zu beobachten sind (cf. Hollister). Diese Entwicklungsreihe I der Löwenmähne unterdrückt offenbar also die Anlage von Bauch- und Hinterarmmähne fast ganz und läßt sie erst in den Endstadien in Ansätzen in Erscheinung treten, während die Entwicklungsreihe II (Tafel II) die Anlage von Bauch- und Hinterarmmähne auf ein frühes Entwicklungsstadium vorverlegt.

Mähnengestalt adulter Individuen in den verschiedenen Teilen des Verbreitungsgebietes:

Kapland:

Literatur:

Mähnenbeschreibung nach Mazak (1968, cf. Mazak 1964, 1970 b, Mazak & Husson 1960): „Die Mähne bedeckt Backen, Brust, Schultern, Oberarm und reicht mit einem breiten Streifen an und über die Schulterblätter und darüber hinaus bis zum Rücken. Von dort steigt ein Streifen langer Haare dem Hinterrand des Oberarmes, der gewöhnlich in seinem Unterteil mähnenlos ist, entlang und schließt sich dem reich entwickelten Ellenbogen-Haarbüschel und der Mähne auf der Unterbrust an. Von der Brust zieht sich nach rückwärts auf den Bauch ein Streifen Langhaare. Die Bauchmähne ist hinten am Bauch am längsten.“

Eigene Befunde:

Die Untersuchung der auch von Mazak studierten Kaplöwen in den Museen von Leiden, Paris, Stuttgart und Wiesbaden und des möglicherweise ebenfalls aus dem Kapland stammenden Löwen im Museum Amsterdam (Mazak 1970 b) (das herkunftsmäßig umstrittene Wiener Exemplar [Hemmer 1966 a, Mazak 1970 b] sei dabei außer Acht gelassen) zeigt, daß zwar bei allen Individuen eine Bauchmähne mit der größten Länge in der Regio mesogastrica (cf. Mazak 1964) vorhanden ist, daß aber die Ausbildung der Hinterarmmähne wechselt von kaum angelegt bis in breiten Streifen stark ausgebildet. Die Mähne endet hinter den Schultern und variiert von schwach bis stark, die Hinterarmmähne und Bauchmähne erscheinen weitgehend davon unabhängig angelegt. Sämtliche Individuen lassen sich in die Mähnenentwicklungsreihe II einordnen bzw. zu einem Mischtyp zwischen den Reihen I und II, bei dem die Bauchmähne auch bei starker Hals- und Schultermähnenentwicklung nicht besonders stark und die Hinterarmmähne nur in geringem Maße ausgeprägt ist.

Transvaal:

Literatur:

Diagnose von *Panthera leo krugeri* nach Roberts (1929 und 1951): „The mane extends from the crown just in front of the ears and whole back

of the head and neck to the forepart of the shoulders and chest, dorsally extending in a ridge a foot behind the clearly marked line which extends along the forepart of the shoulders.”

Eigene Befunde:

Nach Abbildungen von Heck (1899), Swanepoel (1962), Wells (1933) und Yates (1935) kann die Mähne als im Rahmen der Roberts'schen Beschreibung von kurz (schwach) bis lang (stark) variierend bezeichnet werden, wobei keine Hinterarmmähne oder Bauchmähne auftritt. Sie ordnet sich in allen Fällen klar der Mähnenentwicklungsreihe I zu.

Kalahari, Okavango-Becken, Südwest-Afrika:

Literatur:

Die Mähne des Löwen der Kalahari ist nach Roberts (1948 und 1951) sehr kurz und schwächer als bei den Löwen des Kruger-Parks. Im nördlichen Teil Südwestafrikas, in der Etoscha-Pfanne und im Kaokoveld, sowie im Okavango-Becken ist die Mähne nach Roberts (1951) und Zuckowsky (1924) ebenfalls kurz und reicht nur bis zu den Vorderbeinen. Photos von Löwen des Etoschalandes bei Heck (1955) zeigen Mähnenformen der Reihe I, solche von Kalaharilöwen bei Eloff (1973) belegen die Existenz von stark bemähnten Tieren des gleichen Typs.

Eigene Befunde:

Bei einem Okavango-Löwen im Museum Frankfurt/M. ist die Mähne sehr kurz und schwach, nur als Backenbart und am vorderen Teil des Halses entwickelt. Demgegenüber trägt ein aus Südwestafrika importierter Löwe im Zoo Rotterdam eine überaus üppige Mähne, die vollkommen der Endstufe der Mähnenentwicklungsreihe I (Tafel I, Fig. 6) entspricht (Tafel III, Fig. 1). Gleiches gilt für einen südwestafrikanischen Löwen im Zoo Stuttgart.

Rhodesien und Mozambique:

Literatur:

Selous (1908): "The mane usually grows round the neck and on the chest only, with a prolongation from the back of the neck to behind the shoulder blades. Sometimes large full-grown male lions will be practically maneless. Occasionally specimens will be met with in which the entire shoulders as well as the neck will be covered with mane." Nach Selous' Abbildungen kommen manchmal bei stark bemähnten Tieren Haarbüschel am Bauch vor; ein Individuum aus Matabeleland zeigt eine starke Mähne über die Schulter, Bauchhaarbüschel fast als Bauchmähne geschlossen. Ein von Krumbiegel (1952) abgebildeter Löwe besitzt einen hinter der Schulter herabgezogenen Mähnenzipfel und sehr starke Ellbogenbüschel. Abbildungen bei Carr (1962) zeigen kurze Mähne bis an die Schulter und

dorsal einen schmalen, darüber hinausgehenden Streifen (vgl. besonders Abb. zu p. 105 bei Carr).

Fast alle in der Literatur abgebildeten Mähnenformen bei Löwen der fraglichen Gebiete sind als zum Entwicklungstyp I gehörig zu bewerten. Lediglich das von Selous (l. c.) publizierte Tier aus Matabeleland läßt aufgrund der über die Endstufe dieser Reihe hinausgehenden Bauchmähnenbildung eine Beeinflussung aus Reihe II vermuten.

Angola und südliches Kongogebiet:

Literatur:

Nach Lönnberg (zit. n. Roberts 1951) Mähne "extending from the ears only over the neck and with a short crest over the withers". Nach einer Beschreibung von Jobaert (1954) kommen in Südkasai mähnenlose bis stark bemähnte Löwen vor (Mähne "couvrant les joues, le cou et une partie des épaules"). Eine Abbildung von Schouteden (1945) zeigt bei einem Südostkatanga-Löwen eine ziemlich starke Mähne.

Alle in der Literatur beschriebenen und abgebildeten Mähnenformen gehören klar zur Entwicklungsreihe I.

Tansania, Kenia, Uganda:

Literatur:

Beschreibung der Mähne nach Mazak (1958): „Sie bedeckt den Hals, die Brust und reicht bis über die Schulterblätter. Der Oberarm ist immer mähnenlos; die Bauchmähne ist überhaupt nicht vorhanden. Auf den Ellenbogen steckt regelmäßig ein Haarbüschel. Außer der standardmäßig gut gebildeten Mähne kann man Exemplare mit einer sehr schönen langen Mähne, die jedoch nur die vorerwähnten Körperteile bedeckt, sowie sehr schwach bemähnte oder praktisch mähnenlose Löwen beobachten. Bei den letztangeführten fehlt sogar der Ellenbogen-Haarbüschel.“ Mähnenlos sind z. B. die bekannten Menschenfresser von Tsavo (Photo in Bombay Nat. Hist. Soc. 1929). Demgegenüber kommen auch sehr stark bemähnte Tiere vor. So beobachtete Guggisberg (1960) im Serengeti-Park ein Individuum mit sehr voller Mähne, die nach hinten über den Widerrist hinweg und nach unten bis zwischen die Vorderbeine reichte, und das ihn vom Fehlen der Bauchmähne abgesehen an Kaplöwen erinnerte. Nach Hollister (1917 und 1918) wird die Mähne bei Massailöwen aus Kenia durch Zoohaltung auch über den Vorderteil der Schultern ausgedehnt, die Ellenbogenbüschel werden sehr stark und z. T. bildet sich je ein Haarbüschel an den Bauchseiten als Bauchmähnenansatz. Ein derartiges Tier ist auch auf einem Gemälde von Kuhnert (in Brehm 1915) dargestellt. Ein von Kearton (1934) abgebildeter, von ihm eventuell in diesen Gebieten photographierter Löwe mit sehr starker Halsmähne trägt eine anscheinend durchweg ziemlich starke Bauchmähne. Nach der Originaldiagnose von Heller (1913) ist die Mähne von *Panthera leo nyanzae* "short, not exten-

ding on shoulders except on medium dorsal line where it forms a narrow ridge of hair 2 inch. wide by 10 inch. long.”

Eigene Befunde:

Die Untersuchung von Fellen und montierten Exemplaren in den Museen von Bern, Bonn, Bremen, Frankfurt/M., Leiden, München und Paris zeigt die ganze Variabilität der Mähnenbildung innerhalb der Entwicklungsreihe I (Tafel III, Fig. 2 und 3), vom gänzlich unbemähnten adulten Tier bis zu den Endstufen mit die Schulter bedeckender Mähne, auch mit ganz leichtem Bauchmähnenansatz in Form einiger schwarzer Haare im caudalen Abschnitt. Im Museum Wien befindet sich ein sehr großer Löwe (NMW 558) mit der Etikettierung „Ostafrika 1917“, der neben einer außerordentlich starken Halsmähne Hinterarmmähne und volle Bauchmähne besitzt (Tafel IV, Fig. 2). In der Mähnengestalt entspricht dieses Individuum der Endform des Mähnentyps II und ist damit mit Berberlöwen oder Kaplöwen zu vergleichen. Die scharfe Farbgränze zwischen dem hellen Gelb des den Kopf umrahmenden vorderen Mähnenteils (Backenbart) und dem dunklen Schwarzbraun der übrigen Mähne läßt eine nordafrikanische (vgl. M a z a k 1970 a) Herkunft sehr unwahrscheinlich erscheinen. Diese Farbverteilung gleicht vielmehr derjenigen des Kaplöwen, von dem aber 1917 sicher keine Exemplare mehr lebten (M a z a k 1964, 1970 b). Bei Kreuzungstieren Berberlöwe $\times$ ostafrikanischer Löwe (z. B. Tafel IV, Fig. 1; Tafel VIII) entspricht die Mähne in Form und Farbverteilung mehr derjenigen des Berberlöwen. Dennoch ist die Vermutung nicht von der Hand zu weisen, daß es sich bei jenem Exemplar um einen aus dem Zoo (Schönbrunn) mit großzügiger Herkunftsbezeichnung in das Museum gelangten Löwen handelt. Ein eventuelles früheres, höchst seltenes Vorkommen der Mähnenentwicklungsreihe II in den besprochenen Gebieten erscheint danach zwar nicht unmöglich, ist aber mit der denkbarerweise falschen oder vertauschten Herkunftsangabe des Wiener Exemplars und der unsicheren Herkunft der Aufnahme bei K e a r t o n (1934) keinesfalls zu belegen.

Somaliland:

Literatur:

Nach der Beschreibung von N o a c k (1891) sind in der Mähne keine Unterschiede gegenüber geographisch anschließenden Formen ersichtlich. Z u k o w s k y (1964) stellt eine neue Unterart des Löwen aus dem Gebiet des Webbi Schebéli im Somaliland auf, zu deren Holotypus er ein montiertes Exemplar im Museum Wien wählt; als Paratypoid bestimmt er einen im Zoo Osnabrück lebenden Löwen, der aus dem Hinterland von Mogadisho importiert worden war. „Die Mähne ist kurz oder von mittlerer Länge, durchaus nicht so lang und stark wie bei *P. l. somaliensis*, und sie läßt, wie bei *P. l. massaica*, ein Schulterdekolleté frei, das bei *P. l. somaliensis* von der Mähne überlagert wird“ (Z u k o w s k y l. c.). In der Freiheit soll diese

Löwenform eine kurze Mähne tragen; den Osnabrücker Löwen führt Z u - k o w s k y als Beispiel dafür an, daß die Mähne importierter Löwen in unserem Klima länger und dunkler wird (cf. Hollister 1917 und 1918).

Eigene Befunde:

Die beiden von Z u k o w s k y (l. c.) als Holotypus und Paratypoid seiner Subspezies *webbiensis* erwählten Exemplare erweisen sich als Musterbeispiel der Variationspotenz der Mähne innerhalb der Entwicklungsreihe I bei Löwen etwa gleicher geographischer Herkunft. Die Mähne des Holotypus (Tafel V, Fig. 1) ist sehr kurz, während der Paratypoid (Tafel V, Fig. 2) eine ziemlich starke Mähne trägt. An diesem Beispiel läßt sich wiederum anschaulich demonstrieren, daß die Stärke der Mähne allein in keinem Fall zur systematischen Trennung zweier Formen berechtigt.

Nordöstliches Kongogebiet:

Literatur:

Nach Frech kop (1943) können im Albert-Park zwei Extremtypen unterschieden werden, zwischen denen Übergänge vorkommen: „le lion à crinière faiblement développée, limitée au cou“ und „le lion à crinière foncée qui continue en arrière jusque derrière le garrot“. Nach Abbildungen von Allen (1924) und Schouteden (1945) entsprechen die Mähnenformen denen ostafrikanischer Löwen.

Zentralafrika, Tschadgebiet, Kamerun:

Literatur:

Nach Malbrant (1952) in Zentralafrika „crinière faiblement et plus ou moins développée et limitée au garrot et aux côtés du cou en arrière“; „la crinière semble plus développée, à mesure que l'on s'avance vers les régions les plus orientales et méridionales“. Nach Jeannin (1936) kommen in Kamerun sowohl sehr stark als auch sehr schwach bemähnte Löwen vor; es wurden Tiere gefunden, die den Beschreibungen von *senegalensis*, *kamptzi*, *somaliensis* und *massaica* entsprechen.

Eigene Befunde:

Bei einem zuletzt im Zoo lebenden Tier im Museum Wien reicht die Mähne wie bei ostafrikanischen Löwen in einem Streifen zwischen den Schultern auf dem Rücken nach hinten; hinter den Oberarmen ist sie in einem Zipfel herabgezogen. Damit steht sie etwas am Rande der Entwicklungsreihe I, da sie insgesamt nicht die Stärke besitzt, bei welcher eine solche Bildung normalerweise eintritt.

Westafrika:

Literatur:

Die überall zitierte Beschreibung der Mähne des Senegallöwen (z. B. Matschie 1900, Brass 1911, Weigel 1961): schwach, läßt die Schulter frei und läuft nach hinten in eine Spitze aus, geht offensichtlich auf die Beschreibung Fitzingers (1868) zurück: „hinten nicht fast gerade abgegrenzt, sondern gegen den Widerrist zu in eine Spitze auslaufend“. Die Originalbeschreibung dieser Mähnenform betont also weniger die Spitze als solche, sondern mehr das Weiterziehen eines Mähnenstreifens auf den Widerrist gegenüber der sonst gerade vor der Schulter endigenden Mähne. Eine eigene Mähnenform des Senegallöwen gegenüber ostafrikanischen Löwen geht daraus nicht hervor. Mazak (1968) gibt für den Senegallöwen an: „Mittelgroße Löwenrasse mit schwacher, verhältnismäßig oft fast ausstehender Mähne. Soweit die Mähne ausgebildet ist, pflegt sie kurz zu sein und bedeckt den Hals und die Brust, hinten reicht sie mit einem schmalen Streifen zu den Schulterblättern. Oberarm immer mähnenlos, Bauchmähne nie ausgebildet. Ellenbogenbüschel stehen fast regelmäßig aus oder sind nur angedeutet.“

Eigene Befunde:

Ein Löwenfell aus Senegambien im Museum Frankfurt/M. ist sehr schwach bemäht, mit leichtem Backenbart, Nacken- und Halsmähne und schwachen Ellbogenbüscheln. Es entspricht damit etwa der Anfangsstufe beider Mähnenentwicklungsreihen. Die Mähne eines Senegallöwen im Museum Wien ist stärker und endet auf dem Widerrist tatsächlich in einer stumpfen Spitze, ist damit aber auch nur einer der ersten Stufen der Entwicklungsreihe I vergleichbar, bei denen noch nicht ein Mähnenstreifen zwischen den Schulterblättern nach hinten ausgezogen ist (entspr. Tafel I, Fig. 2/3). Bei einem Junglöwen aus dem oberen Nigergebiet im gleichen Museum ist die Mähne zwar erst im Ansatz vorhanden, dieser spricht aber ebenfalls für eine Zugehörigkeit zu jener Entwicklungsreihe. Ein Senegallöwe im Museum Paris trägt eine nicht bis über die Schultern reichende Mähne der Reihe I, die zwischen den Schultern in einer kurzen Spitze ausläuft.

Abessinien:

Literatur:

Über das Aussehen der Löwen der verschiedenen Landesteile Abessiniens besteht zum Teil nur sehr unsichere Kenntnis. Brehm sagt, in Habesch scheine der Kaplöwe vorzukommen. Rosen (1953) bildet einen abessinischen Löwen ab („in the southern and western parts of the country“), der eine über Schulter und Oberarm reichende große Mähne trägt,

aber keine Bauchmähne. Von Wolff (1955) schreibt: „The Ethiopian lion has a dark profuse mane which extends to the middle of the back and also underneath the belly“. Er bildet aber gleichzeitig einen Löwen vom ostafrikanischen Typ ohne Bauchmähenansatz ab. (Verbreitung des Löwen nach diesem Autor: „The lion is found in the West, in the East of Danakali, Ogaden, Arusi, Borana and Gamo Gofa down to Kenya“.) Blandford (1870) schreibt: „The Abessinian lion has only a short mane like that of Senegal“. Der von Heller aus dem „Hochland von Abessinien“ beschriebene Löwe (*Panthera leo roosevelti*) (nach Guggisberg 1960 kommen auf den abessinischen Hochländern seit langem keine Löwen mehr vor) war 1½ Jahre lang im Zoo und besitzt genau die Mähne, wie wir sie durch Hollister (1917 und 1918) von ostafrikanischem Löwen aus Zoohaltung kennen, ist also ein Löwe dieses Mähnentyps — wie es bereits Hollister (1918) feststellt —, der vielleicht aus dem südlichen Abessinien stammt. Nach Krumbiegel (1952) trägt der abessinische Löwe eine Bauchmähne.

Eigene Befunde:

Verschiedene Umfragen des Verfassers führten zu keinem greifbaren Ergebnis. So sollen nach Starck (schriftl. Mitt.) aus Abessinien europäischen Zoos geschenkte Löwen sehr dunkle Herkunft besitzen und normalerweise in Europa oder Tanger gekauft sein. Tjønneland (Addis Abeba) teilte dem Verfasser über den abessinischen Löwen folgendes mit: „in so far as we know there are lions in the N. E. part of the country in the Danakil area East of the Dessie-Axum Road and the escarpment of the Highlands. There are also many lions in the south, in the Boran area. It is unlikely that any exist now in the Highlands of Shoa, Wollo, or Tigre. There are none in the high ground of Semien. The exact morphology of these lions is unknown to us, but the lions in Harar etc. are said to carry dark profuse manes to the midback and along the belly.“ Von Wolff (schriftl. Mitt.) sagt (in Ergänzung und Abänderung des oben Zitierten): „In freier Wildbahn gibt es wohl kaum Löwen mit Bauchmähne. Ich habe einige Löwen gesehen, sehr viele Felle. Mein Freund Cajdacs, der als Jäger und Präparator 50 Jahre im Lande ist und etliche Löwen geschossen, noch mehr gesehen hat und viele Felle hatte, hat nie solche gesehen. So wie die Skizze (Tafel VI, Fig. 1) ist oft die Mähne bis auf die Schulter, manchmal ein Haarstrupp im Ellenbogen.“ Den Endstufen von Mähnenreihe I entsprechendes Aussehen (Tafel I, Fig. 5/6) haben nach Photos von Tratz, die dem Verfasser durch Vermittlung von Frey zur Verfügung standen, Löwen aus der Palastmenagerie von Addis Abeba. Ein aus dem Zirkus Krone kommender, 30jähriger Löwe im Museum München soll aus dem abessinischen Bergland stammen. Dieses Fell ist durch eine bis hinter die Schultern reichende starke Mähne, Hinterarmmähne und Bauchmähne ausgezeichnet, wobei letztere caudal am längsten ist und nach vorne ausläuft. Die Mähnenbildung entspricht derjenigen von Kaplöwen, deren Vorkommen in Abessinien Brehm für möglich hielt. Ein Fell eines „abessinischen Lö-

wen“ aus der Berliner Zucht im Museum Wien zeigt das gleiche Bild: allgemein starke Mähne, Hinterarmmähne und caudal ausgebildete Bauchmähne. Ebenfalls aus dem Berliner Zoo bildet K r u m b i e g e l (1952, Abb. 12) einen „abessinischen Löwen“ ab, dessen Mähne etwa der vorletzten Stufe der Entwicklungsreihe I entspricht, caudal mit sehr geringem Bauchmähnenansatz. Ein Photo eines dieser „abessinischen Löwen“ aus dem Archiv des Berliner Zoos (Tafel VI, Fig. 2) zeigt ein Tier, das neben einer starken Hals- und Schultermähne caudal verlängerte Bauchmähne und schwache Hinterarmmähne trägt und damit wiederum die Mähnenreihe II ausprägt. S c h l a w e (schriftl. Mitt.) teilte dem Verfasser über diese Berliner Löwen folgendes mit: „Wahrscheinlich gehörten die Tiere der Dressurgruppe des Alfred Kaden (7 Mähnenlöwen) an, die 1937 die Löwensteppe ‚belebte‘.“ Für keines dieser Zirkus- und Zootiere ist die wahre geographische Herkunft nachweisbar. Immerhin kann die Vermutung nicht ohne weiteres von der Hand gewiesen werden, daß sie zumindest im Erscheinungsbild doch gewissen abessinischen Löwen ähnelten. Bei B r e h m (1915) ist ein damals im Berliner Zoo lebender Löwe abgebildet, der ein Geschenk des Negus Menilek an den deutschen Kaiser Wilhelm II war und nach v o n W o l f f (schriftl. Mitt.) sicher aus dem Gebiet des Gibbi stammt. Dieser Löwe besitzt außer einer sehr starken Hals- und Schultermähne eine Hinterarmmähne und eine durchgehende Bauchmähne (Mähnenreihe II).

Ägypten und Sudan:

Literatur:

Nach G u g g i s b e r g (1960) tragen die Löwen des Sudan meist schwächere Mähnen als die ostafrikanischen; die Variation reicht von mähnenlos bis zu relativ stark bemäht (B e r n a t z i k 1942). Nach W a g n e r (1841) erscheint die Mähne auf dem Widerrist gerade abgeschnitten. Im Gegensatz dazu trägt ein von B e r g g r e n (1963) beschriebener und abgebildeter, von ihm als Jungtier aus dem südlichen Teil des Sudans (Region um Juba) nach Schweden gebrachter und dort aufgezogener Löwe bei noch nicht voll entwickelter Halsmähne im Alter von 18 bis 20 Monaten durchgehende dunkle Bauchmähne und Ansätze einer Hinterarmmähne.

Eigene Befunde:

Die Untersuchung zahlreicher altägyptischer Löwendarstellungen gestattete dem Verfasser die Rekonstruktion des Erscheinungsbildes des altägyptischen Löwen (H e m m e r 1963). Es stellte sich heraus, daß diese Tiere in der Regel mit schwachen bis mittelstarken Mähnen dargestellt wurden, welche bis zu den Schultern reichten und zwischen diesen auf dem Rücken in einer Spitze ausliefen oder als Mähnenstreifen bis hinter die Schultern auf dem Widerrist ausgezogen waren. Hinterarmmähne und Bauchmähne fehlten in der Regel (mit Ausnahme der ägyptischen Frühzeit), die Ellbogen-

büschel waren gut ausgeprägt. Die durch den Verfasser angefertigte zeichnerische Rekonstruktion (H e m m e r 1963, Abb. 3) stimmt mit einem mittleren Stadium der Mähnenentwicklungsreihe I überein, die Gesamtvariabilität liegt mit Ausnahme weniger bauchmähniger Formen (Reihe II) ebenfalls innerhalb dieser Reihe. Der durch Berggren (1963) aus dem Sudan bekanntgewordene Löwe ist dagegen ein einwandfreier Vertreter der Mähnenreihe II. Ein Sudanlöwe im Museum Paris besitzt in ähnlicher Weise neben einer sehr starken Halsmähne den Ansatz einer Hinterarmmähne und caudal einer Bauchmähne. Im ägyptisch-sudanesischen Raum kommen oder kamen demnach wohl hauptsächlich Löwen des Mähnenentwicklungstyps I, seltener daneben aber auch solche des Typs II und Mischformen vor, von denen allerdings nicht bekannt ist, inwieweit sie auf eine bestimmte Landschaft beschränkt sind.

Atlasländer:

Literatur:

Vom Aussehen des nordafrikanischen Berberlöwen wurden bereits früh Beschreibungen gegeben (so Wagner 1841, Fitzinger 1868); in alten Büchern existieren eine Reihe mehr oder weniger naturgetreuer Abbildungen (so z. B. das von Krumbiegel [1952] reproduzierte Bild aus der 1. Auflage von Brehms Tierleben von 1864). In neuester Zeit kennzeichnet Mazak (1968) diese Löwen wie folgt: „Eine große Löwenrasse mit mächtiger, aus langen Haaren zusammengesetzter Mähne, die den Hals, die Brust, die Schultern und Oberarme der vorderen Gliedmaßen, sowie den Bauch bedeckt. Auf den Ellenbogen stark ausgebildete Haarbüschel.“ Mazak (1970 a) gibt ferner Beschreibungen und Abbildungen von 6 in den Museen von Leiden, Brüssel und Paris vorhandenen männlichen Berberlöwen.

Eigene Befunde:

Zusätzlich zu den bereits von Mazak (1970) beschriebenen ♂♂ aus Leiden und Paris konnten ein ♂ und ein ♀ aus der „Berberei“ im Museum Zürich (Nr. 10 123 und 10 122) studiert werden. Wie bereits Mazak (l. c.) feststellt, zeichnen sich sämtliche dieser Berberlöwen durch eine außerordentlich lange und dichte Körperbehaarung aus. Ausnahmslos lassen sie sich der Mähnenentwicklungsreihe II anordnen, wobei eine besonders breite Hinterarmmähne und eine allgemeine Verstärkung des Haarwuchses an der Hinterseite der Vorderbeine unterhalb der Ellbogenbüschel hervorzuheben sind. Die Mähnenentwicklung bei jüngeren Berberlöwen läßt sich an drei wohl im 2. Lebensjahr getöteten (cf. Mazak 1970 a), montierten Exemplaren im Museum Paris verfolgen. Diese Tiere besitzen insgesamt sehr langes und dichtes Fell, wobei die Haare bei einem Individuum aus Tunesien am Unterhals, um den Ellbogen herum und im hinteren Teil des Bauches noch stärker verlängert sind. Das zweite Stück (aus Algerien) trägt

ebenfalls in Körperfärbung stark verlängerte Hals- und Bauchbehaarung, das dritte hat eine bereits bis zur Schulter reichende schwache Halsmähne und eine schwache, aber den ganzen Bauch bedeckende Bauchmähne, die als Haarverlängerung ohne deutliche Grenze aus der Flankenbehaarung hervorgeht; ebenfalls ist eine hier dem sonstigen Körperfell gegenüber kaum verdunkelte Haarverlängerung in der Hinterarmregion feststellbar. Im Vergleich zu Berber-Mischlingstieren dieses gleichen Mähnenentwicklungstyps (Tafel VIII) ist bei den originalen Berberlöwen teilweise zu beobachten, daß die einzelnen Mähnenbezirke, besonders Bauchmähne, Hinterarmmähne und Ellbogenbüschel, nicht scharf von der übrigen, kurzen Körperbehaarung abgesetzt sind, sondern in mehr kontinuierlichem Übergang zum außerordentlich dichten und langen Fell stehen. Hier wäre vielleicht an einen Unterschied von Sommerfell und Winterfell zu denken. Ähnlich dichtes Haar mit leichter Verlängerung am Hals, caudal am Bauch und an der Hinterseite der Vorderbeine ist auch bei einem Berberlöwen-♀ im Museum Zürich zu finden (Tafel VII, Fig. 2). Die Veränderung des Gesamteindrucks von Löwen der Mähnenentwicklungsreihe II bei allgemeiner Haarverlängerung verdeutlicht ein Vergleich von Tafel II mit Tafel IX.

Griechenland und Kleinasien:

Eigene Befunde:

Das Erscheinungsbild der noch in historischer Zeit in diesen Gebieten lebenden Löwen konnte wie das der altägyptischen Löwen vom Verfasser aus Kunstdarstellungen verschiedener Epochen erschlossen werden (Hemmer 1966 b und 1967 a, Abb. 1). Für Griechenland und das westliche Kleinasien ließen sich vier verschiedene Typen der Mähnenform herausarbeiten, nämlich 1) Mähne bis zu Schulter und Oberarm reichend, diese nicht bedeckend, sondern davor gerade endigend; 2) Mähne vor dem Oberarm wie bei 1) endigend, aber auf dem Rücken zwischen den Schultern nach hinten spitz ausgezogen und dort erst hinter den Schultern auslaufend; 3) Mähne die Schulter überdeckend, hinter ihr bogig über dem Rücken auf gleicher Höhe wie bei 2) endigend, Oberarm ziemlich mähnenfrei, Halsmähne davor endigend; 4) Mähne wie bei 3) die Schulter überdeckend, aber hinter dem Oberarm noch als kleiner Zipfel nach unten ausgezogen. Häufiger scheinen Löwen mit der Mähnengestalt 1—3 vorgekommen zu sein, während solche der Form 4 anscheinend seltener waren. Diese Mähnenformen entsprechen sehr gut verschiedenen Stufen (oder Zwischenstadien) der Mähnenentwicklungsreihe I (vgl. Abb. 1 und Tafel I). Nur in geringer Zahl scheinen im fraglichen Gebiet auch Löwen mit Bauchmähne (Reihe II) vorgekommen zu sein. Bei 2 der untersuchten Kunstdarstellungen griechischer Löwen ist auf der ganzen Hinterseite der Vorderbeine verlängerte Behaarung angedeutet, wie sie oben für Löwen mit allgemein längerem und dichterem Fell beschrieben wurde.

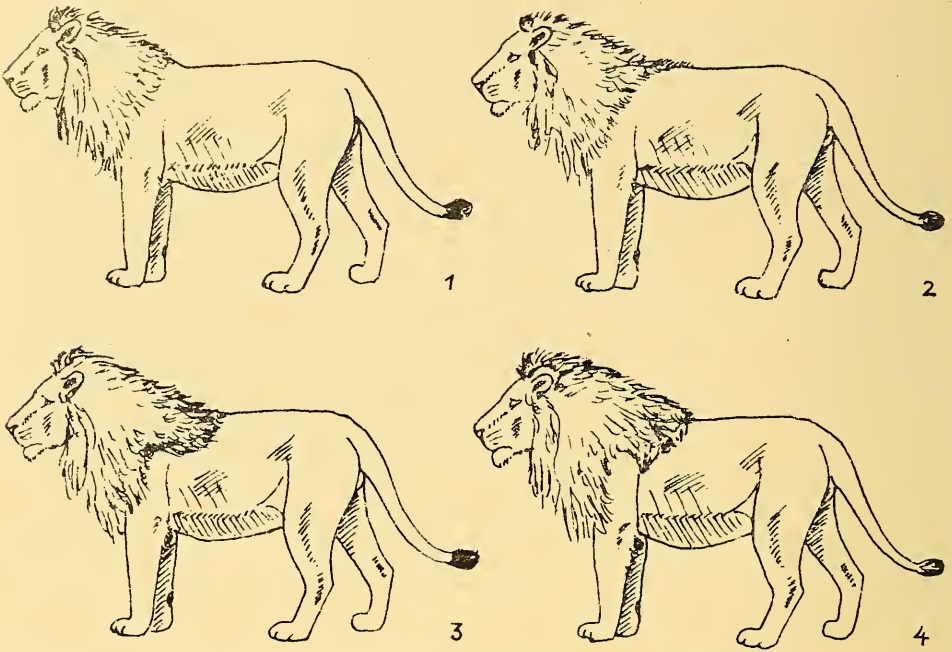


Abb. 1: Rekonstruktion der Hauptmähnentypen der Löwen des alten Griechenlands nach verschiedenen Kunstdarstellungen (aus Hemmer 1966 b).

Vorderasien:

Literatur:

Nach Wagner (1841) sollen die Löwen um den persischen Golf mähnenlos sein, nach Fitzinger (1868) haben die persischen Löwen weniger umfangreiche Mähnen als die Berberlöwen, eine Bauchmähne und lange Ellbogenbüschel. Nach Pocock (1930) sind die mesopotamischen Löwen typischerweise bemäht, mähnenlose wurden aus Bussorah (Basra) gemeldet. Ein aus Bussorah als Geschenk für König Georg IV. nach England gebrachter Löwe, den Jardine (1834) in einer Zeichnung abbildet (welche Pocock [1930] als Vorlage für eine seiner Abbildungen diente), trägt jedoch eine starke Mähne, relativ breite Hinterarmmähne und durchgehende Bauchmähne. Pocock (1930) beschreibt ein Fell mit schwacher Mähne, starken Ellbogenbüscheln und anstelle einer Bauchmähne einigen langen Haaren caudal gegen die Flanken zu. Jaekel (1927) nimmt nach Anschauung einer sumerischen Löwenbronze und anderen stark stilisierten Darstellungen die Existenz eines Löwen mit auf dem Rücken voll durchgehender Mähne für Griechenland, Kleinasien und Mesopotamien an. Die von Jaekel benutzten Stücke erscheinen jedoch zu einer derartigen Feststellung völlig ungeeignet, da sie in keiner Weise naturalistisch sind (auch nicht einfach stilisiert: abgebildetes „bestes“ Stück hat Hängeohren und Stierbeine). Brass (1911) sagt: „Die dunkelbraune, mit einzelnen

schwarzen Haaren untermischte Mähne besteht aus straffen, glatten Haaren, reicht aber nicht weit über die Schulter rückwärts und auch nicht tief auf die Brust. Auch der Unterleib ist mit einer langen Mähne versehen.“

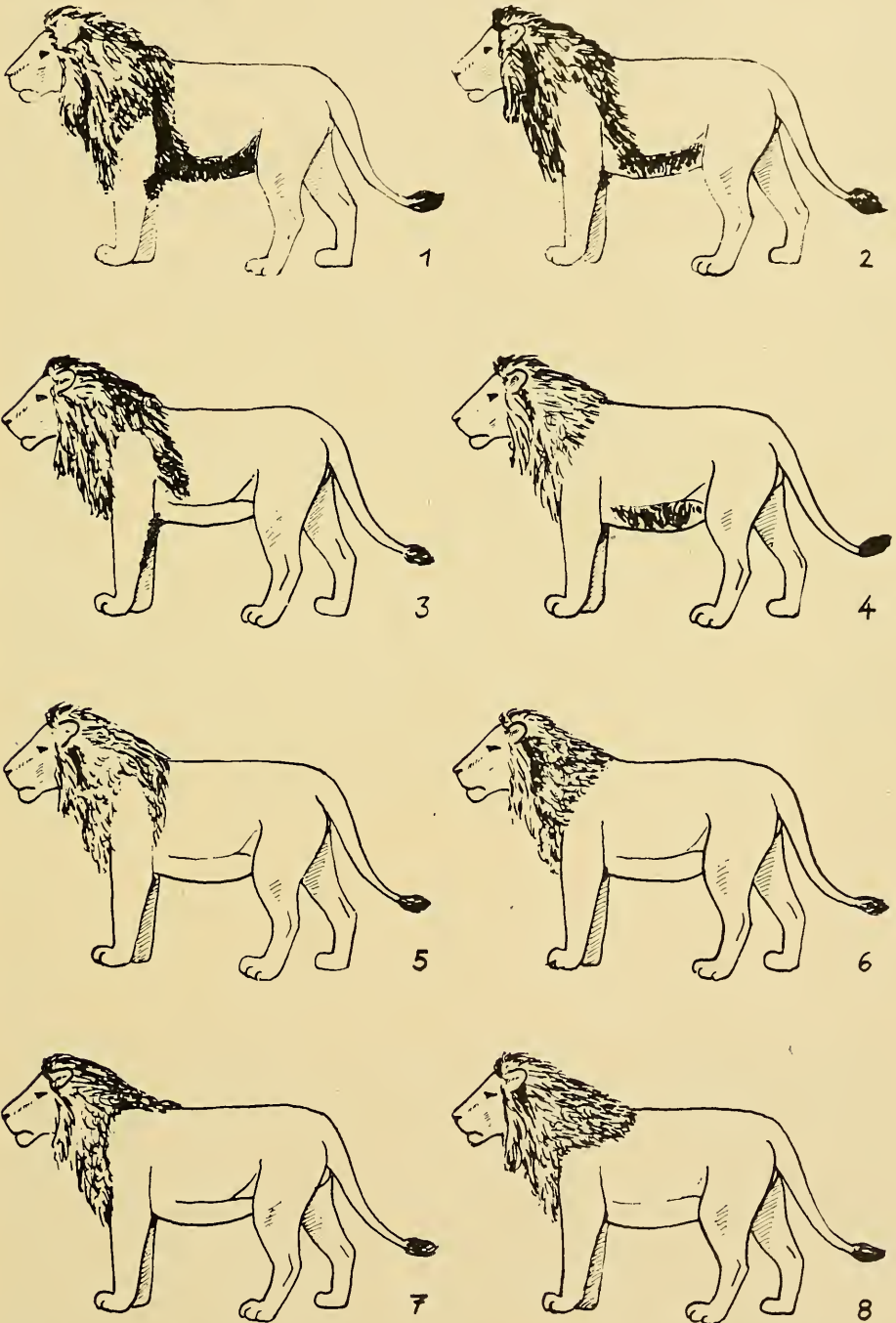


Abb. 2: Rekonstruktion der Mähnentypen klein- und vorderasiatischer Löwen nach verschiedenen Kunstdarstellungen (aus Hemmer 1967 a).

Eigene Befunde:

Wie für die Löwen des alten Griechenlands und Kleinasiens, so wurde auch versucht, aus Kunstdarstellungen verschiedener Kulturen und Epochen das Aussehen der Löwen Vorderasiens zu rekonstruieren (Hemmer 1967 a; Abb. 2). Dabei ließ sich ein wechselndes Vorkommen der beiden verschiedenen Mähnenentwicklungsreihen mit anscheinend folgender Verbreitung erkennen: als Kerngebiet des zur Reihe II gehörigen Typs erscheint das kurdische Bergland und das nördliche Mesopotamien. Das Hauptvorkommen des der Mähnenentwicklungsreihe I entsprechenden Typs liegt in Griechenland und Kleinasien. In den Zwischenzonen und in der südlichen Randzone der Verbreitung von Mähnen der Formreihe II scheinen sowohl beide Formen nebeneinander, als auch mit Übergangstypen vorgekommen zu sein. Ein Fell eines mesopotamischen Löwen im Museum Wien besitzt eine über die Schultern ausgreifende Mähne, wobei der Oberarm im oberen Teil ebenfalls Mähnenansatzfläche ist. Zwischen Hals-, Schulter- und Hinterarmmähne ist keine Trennung festzustellen; die Hinterarmmähne läuft nach hinten im Bogen in die Bauchmähne über. Diese erscheint weniger deutlich unten an den Flanken von der Flankenbehaarung abgesetzt wie bei Kaplöwen, sondern vielmehr als einfach stark verlängerte Bauchbehaarung, wie ähnlich bereits für Berberlöwen beschrieben. Zu diesem Umstand trägt die Farbe der Bauchmähne bei, die hier nicht wie bei den voll erwachsenen afrikanischen Bauchmähnenlöwen dunkler als die Fellfarbe, sondern hell, weißlichgrau ist. Die Bauchmähne dieses Tieres entspricht damit dem Bild, das wir uns von einer ganz ursprünglichen Bauchmähne einer Pantherkatze im Sinne übernormal starker Verlängerung der Bauchbehaarung machen können. Die Gesamtgestalt jenes Exemplars stimmt hinsichtlich der Mähne mit den aus den alten Kunstdarstellungen erschlossenen Formen gut überein und belegt die Mähnenentwicklungsreihe II.

Indien:

Literatur:

Die Beschreibung der Unterart *Panthera leo goojratensis* durch Sme e (1833 und 1835) bezieht sich auf ein junges Tier, dessen Mähne noch nicht voll entwickelt war. Die Neubeschreibung des betreffenden Felles durch Pocock (1930) zeigt folgende Mähnenform: Mähne sehr schwach, Schultern vollkommen unbemähnt, Ellbogenbüschel gut entwickelt, als oberer Abschluß einer Haarbüschelreihe am Hinterrand des Vorderbeines: „a very similar fringe extended along the belly and spread up to the front of the thigh, the back of which was also fringed. The fringes on the belly and the front of the thigh were not, however, sharply differentiated from the flanks, . . . , but blended imperceptibly with the hairs of the flanks which, it may be inferred, were tolerably long“ (Pocock l. c., S. 653). Pocock führt

einige weitere Felle indischer Löwen an, so einen zuletzt im Zoo lebenden Löwen von Hurriana, der starke Mähne, Hinterarmmähne und Bauchmähne besitzt, einen Löwen ohne Bauchmähne und mit schwachen Ellbogenbüscheln, ein Jungtier mit erst beginnender Mähnenentwicklung, sowie zwei Individuen mit starker Halsmähne, aber nur angedeuteter Bauchmähne in Form einiger langer Haare. Bei einem weiteren Exemplar weist Pocock besonders auf die verlängerte Behaarung an der Hinterseite der Vorderbeine bis hoch zu den Ellbogenbüscheln hin. Er stellt als Unterscheidungsmerkmal der asiatischen gegenüber afrikanischen Löwen besonders folgende Kennzeichen der ersteren heraus: Die Ellbogenbüschel sind relativ zur Mähnenstärke ziemlich groß und gehen unten in die verlängerte Behaarung der Rückseite der Vorderbeine über; eine Bauchmähne oder wenigstens Ansätze dazu fehlen möglicherweise nur bei jüngeren Tieren mit geringerer Mähnenentwicklung; wo Ansätze zu einer Bauchmähne vorhanden sind, sind sie nicht scharf von den längeren Haaren am unteren Teil der Flanke abgesetzt; die Schwanzquaste ist relativ stark entwickelt. Die Felldichte und -länge scheint normalerweise größer als bei afrikanischen Löwen und jahreszeitlichen Änderungen unterworfen zu sein. Gee (1964) vergleicht aus eigener Anschauung lebender Tiere ebenfalls indische und afrikanische Löwen und stellt fest: „Indian lions have larger tail tassels, more prominent elbow tufts and belly fringes“ (S. 84). Aus seinen Abbildungen geht der Besitz einer Bauchmähne allerdings nicht klar hervor; die Halsmähne dieser Löwen reicht bis zu den Oberarmen und ist nur zwischen den Schultern auf dem Widerrist ein Stück nach hinten verlängert. Fenton (1909) sagt: „I have noticed that in the Indian animal the mane does not extend so far under the body as it does in the African.“ Ullrich (1962) bildet einen indischen Löwen mit etwas stärkerer Schultermähne ab, ein ähnliches Tier ohne Bauchmähne auch Antonius (1939).

Eigene Befunde:

Ein adultes indisches Löwen-♂ im Museum Wiesbaden ist praktisch mähnenlos; außer einem Backenbart sind die Haare im Halsbereich nur wenig verlängert (Tafel X, Fig. 1). Dagegen ist ein gut ausgebildetes Ellbogenbüschel vorhanden. Ein Gudscharad-Löwe im Museum Zürich (Tafel X, Fig. 2) besitzt bei insgesamt relativ kurzem Fell eine nicht besonders starke Halsmähne, die in einem Streifen bis hinter die Schulter reicht, dunklen Hinterarmmähnenansatz, große Ellbogenbüschel, caudalen Bauchmähnenansatz und sehr lange Schwanzquaste. Die in der Literatur für indische Löwen beschriebenen oder abgebildeten Mähnenformen kommen wie diejenigen der vom Verfasser gesehenen Exemplare der Mähnenentwicklungsreihe II zumindest sehr nahe, wobei einerseits an eine dieser gegenüber erst etwas später im Verlauf des Mähnenwachstums einsetzende Bildung von Bauchmähne und Hinterarmmähne, andererseits an eine jahreszeitlich bedingte oder durch das Klima des Herkunftsgebietes beeinflusste Variation der Felldichte zu denken wäre. Bei kurzem Fell erscheinen Hinterarmmähne, Ellbogenbüschel und Bauchmähne, soweit bei allgemein verstärkter

Mähnenbildung vorhanden, schwächer, aus weniger Haaren gebildet und schärfer von der umgebenden Behaarung abgesetzt (z. B. Tafel X, Fig. 2), bei langem (Winter-)Fell dichter und stärker, mit mehr kontinuierlichem Übergang zu den benachbarten Fellbereichen, wie es in entsprechender Weise für Berberlöwen und einen mesopotamischen Löwen (vgl. oben) gefunden und für die Mähnenentwicklungsreihe II auf Tafel IX im Vergleich zu Tafel II dargestellt wurde.

Zusammenfassende Übersicht über die Mähnengestalt im Gesamtverbreitungsgebiet:

Wie die Besprechung der Mähnenformen in den einzelnen Teilen des rezenten Verbreitungsgebietes des Löwen zeigt, existiert ein großer Komplex der Mähnenreihe I, der fast das gesamte afrikanische Verbreitungsgebiet und nach Norden ausgreifend Kleinasien und Südosteuropa umfaßt. Die individuelle Variabilität bezüglich der innerhalb dieser Entwicklungsreihe jeweils erreichten Stufe ist in den meisten Gebieten sehr groß und reicht im Extrem von mähnenlos bis sehr stark bemäht. In diesem Großraum erscheint die Mähne als Merkmal zur systematischen Trennung verschiedener Unterarten unbrauchbar. Löwen mit Mähnen der Entwicklungsreihe II fanden sich in Afrika im Nordwesten (Atlasgebiet) und im äußersten Süden (Kapland) und treten ferner anscheinend vereinzelt besonders im weiteren Umkreis des abessinischen Berglandes (Sudan, Ostafrika?) auf. Die vorder- und südasiatischen Löwen sind in der Hauptsache ebenfalls dieser Reihe II anzuschließen.

Für diese disjunkte Verbreitung jenes Typs (Reihe II) sind zwei verschiedene Erklärungen denkbar, nämlich 1) mehrfache, lokale und parallele Entstehung aus dem dann als ursprünglich zu wertenden Typ der Reihe I, und 2) ursprünglicher Populationszusammenhang. Unter der 2. Annahme muß die Mähnenentwicklungsreihe II als die primäre Form erscheinen, die bei der Ausbreitung der dann sekundär entstandenen Entwicklungsreihe I in die Randgebiete des afrikanischen Kontinents zurückgedrängt wurde und sich dort nur in teilweiser Isolation erhalten konnte. In den Zwischengebieten überlebte sie höchstens lokal und in geringer Häufigkeit. Da es sich bei den meisten Gebieten, in denen rezent noch Mähnen der Reihe II vorkamen, um solche in kühleren Klimazonen, Hochländern oder Gebirgslandschaften handelte, kann damit gerechnet werden, daß auch ökologische Gründe eine gewisse Rolle bei der Entstehung dieser disjunkten Verbreitung der Bauchmähnenlöwen spielten, unabhängig davon, welche der beiden oben dargelegten Alternativen die zutreffende ist. Die speziellen klimatischen Verhältnisse mögen dort Bauchmähnenlöwen gegenüber solchen ohne Bauchmähne begünstigt bzw. nicht selektiv benachteiligt haben. Im Vergleich mit anderen Pantherkatzen wäre dies verständlich, da bei der allgemeinen Verlängerung des Haarkleides bei Formen aus Zonen gemäßigt-

ten Klimas oder aus Hochgebirgslandschaften gegenüber ihren Verwandten aus wärmeren Zonen die Bauchbehaarung besonders stark betroffen ist. So maß der Verfasser bei tropischen Leoparden (*Panthera pardus*) Haarlängen von 1—2 cm, dagegen z. B. bei einem persischen Leoparden eine Rückenhaarlänge von etwa 2,5 cm, aber eine Länge der caudalen Bauchbehaarung von gegen 6 cm, bei einem Leoparden aus dem Himalaya eine Rückenhaarlänge von 1,5—2 cm, eine Bauchhaarlänge (ebenfalls caudal) von 5—6 cm, bei Amurleoparden eine Rückenhaarlänge von 3,5—4 cm, eine Bauchhaarlänge von 5 cm, beim Irbis (*Uncia uncia*) Rückenhaarlängen von 3—3,5 cm, Bauchhaarlängen von 6—10 cm. Tatsächlich ist eine solche allgemeine Bauchhaarverlängerung auch bei den Bauchmähenlöwen der kühleren Zonen Nordafrikas und Asiens zumindest saisonal zu beobachten, welche die Dichte der Bauchmähne verstärkt. So beträgt bei einer Berberlöwin im Museum Zürich (Tafel VII, Fig. 2) die Länge der Bauchbehaarung caudal bis zu 7 cm und der Behaarung hinten am Vorderbein bis zu 4 cm. In Entsprechung zu dieser normalen Haarverstärkung mag eine aus einem allgemein dichten Fell hervorgehende Bauchmähne unter kühleren Klimabedingungen den normalen Wärmeaustausch des Körpers mit der Umgebung in weit geringerem Maße beeinflussen als unter tropischen Bedingungen, womit sie in letzterem Falle negativen Selektionswert haben könnte.

3.2.2 Fellfärbung

Die Färbung des Löwenfelles erscheint, wie es besonders Hollister (1917 und 1918) an der fortschreitenden Verdunklung der Fellfarbe bei jedem Haarwechsel von wild gefangenen Massailöwen unter anderen Klimaverhältnissen im Zoo zeigen konnte, starker Modifikabilität unterworfen zu sein. Diese Farbänderung entspricht nach Hollister (1918) gerade dem Farbunterschied, der zwischen den gewöhnlich mehr fahl graugelben Löwen aus der Umgebung von Nairobi (woher die Zootiere stammen) und den meist dunkleren, mehr ockergelben Löwen Ugandas (mit feuchterem Klima) besteht. Gleichsinnige Farbänderung war an zwei Löwinnen aus Nordkenia zu beobachten. Diese beiden Tiere kamen in den Zoo Rotterdam, während ihre Wurfchwester in der natürlichen Umgebung aufwuchs (Löwin „Elsa“ / Adamson 1960 und 1962). Nach Beurteilung von deren Fellfärbung an Hand verschiedener Farbphotos (Adamson 1962) ist die Farbe der in Europa lebenden ♀♀ dunkler und rötlicher.

Für etwa die gleiche Lokalität, aus der Hollisters Massailöwen stammen, gilt aber auch die Feststellung Guggisbergs (1960), daß im Nairobi-Nationalpark Löwen mit fahlgelbem, graugelbem und rötlichgelbem Fell nebeneinander vorkommen und die Fellfarbe große Variabilität besitzt.

Fellfärbung in den verschiedenen Teilen des Verbreitungsgebietes:

Kapland:

Verhältnismäßig dunkel, bräunlichgelb, graulich-sandbraun (Fitzinger 1868, Mazak & Husson 1960, Weigel 1961, Mazak 1968, durch eigene Anschauung bestätigt).

Transvaal:

Rötlichgelb; hell ockerfarben; fahl gelbbraun (Roberts 1929 und 1951, Weigel 1961, Mazak 1968 b).

Kalahari:

Hell, fahl (Roberts 1948, Eloff 1973).

Südwestafrika:

Hell, fahl (Roberts 1951); ein ♂ im Zoo Rotterdam dunkler bräunlichgelb.

Okayango-Gebiet und Rhodesien:

Fahl gelblich-grau, sandfarben; variierend von fahlem Gelb bis zu dunklem Rötlichgelb (Roberts 1951, Selous 1908, eigene Untersuchung von Fellen aus dem Okavango- und Sambesigebiet in den Museen Frankfurt/M. und Leiden).

Angola, südliches Kongogebiet:

Gelblich-grau, sandfarben; variierend von Gelbtönen zu dunklerem Bräunlichgrau; graufahlgelb (Roberts 1951, Jobaert 1954 b, Mazak 1968).

Tanzania, Kenia:

Im östlichen Entwässerungsgebiet des Victoriasees mehr rötliche, weniger graue Färbungen als in den anschließenden ostafrikanischen Gebieten; Unterseite im ersteren Gebiet kremweiß, im letzteren fahl graurötlichgelb (Allen 1924). Im Nairobi-Park stark variierend, fahlgelb, graugelb und rötlichbraun (Guggisberg 1960). Massailöwen fahl graugelb oder licht rötlichgelb (Hollister 1918, eigene Anschauung mehrerer Felle und montierter Exemplare). Im Kilimandjaro-Gebiet gelblichbraun bis sandfarben-grau (Lönnberg 1910).

Abessinien:

Fahl gelbbraun oder heller bis dunkler rötlichbraun (Rosen 1953, von Wolff 1955); variierend von gelblich, bräunlich bis graulich (von Wolff, schriftl. Mitt.). Sog. abessinische Löwen aus Zoos und Zirkusunternehmen (Felle in den Museen München und Wien) gelbbraun, z. T. ziemlich dunkel.

Somaliland:

Sehr hell und fahl; gelbgrau bis bräunlichgelb; fahl graulich-gelbbraun bis graugelb-sandfarben (Noack 1891, Zukowsky 1964, Beobachtung eines lebenden Tieres im Zoo Osnabrück und eines montierten Exemplars im Museum Wien).

Sudan:

Hell fahlgelb (Guggisberg 1960).

Uganda:

Intensiver ockergelb-lohfarben, dunkler als Massailöwen (Hollister 1918, Allen 1924); 4 Tiere vom Edwardsee im Museum Bern fahler graulich-gelb, etwa Massailöwen entsprechend.

Nordöstliches Kongogebiet:

Fahl rötlichgelb bis kremfarben rötlichgelb; hell bis tief ockerfarben (Allen 1924, Weigel 1961).

Zentralafrika, Tschadgebiet, Kamerun:

Fahl ockerfarben (Malbrant 1952) in Zentralafrika, in Kamerun verschieden intensiv rötlichgelb, fahl mit mehr Grauton bis zu stärkerer Gelbtönung (Jeannin 1936, eigene Anschauung) bzw. fahl ockerfarben (Matschie 1900 a).

Westafrika:

Senegallöwen lebhaft rötlichgelb; licht, fahlgelb bis rötlichgelb; rötlich-braun bis hell, fahl rötlichgelb (Fitzinger 1868, Matschie 1900 a, Weigel 1961, Mazak 1968 b, Felle in den Museen Frankfurt und Wien). Aus dem Hinterland von Togo ein hellbraunes Fell (Matschie 1900 b); in Togo intensiv rötlichgelb bis hell, fahl rötlichgelbgrau (Felle im Museum München). Am Südrand der Sahara hell fahlgelb (Guggisberg 1960).

Atlasländer:

Fahlbraun (Wagner 1841), lebhaft rötlichgelb, seltener gelblichfahlbraun (Fitzinger 1968), gelbgrau bis ockerfarben (Weigel 1961), dunkel graugelbbraun (Guggisberg 1960, Mazak 1968), graulich gelbbraun bis dunkel rötlichgelbbraun (eigene Anschauung). Etwas dunkler und grauer als bei anderen afrikanischen Löwen mit Ausnahme des Kaplöwen (cf. Mazak 1970 a).

Vorderasien:

Fahl rötlichgelb-graulich, beinahe isabellfarben (Fitzinger 1868), fahl isabellfarben (Pocock 1930), ziemlich dunkel, schmutzig graugelb

oder graurötlichbraun (Mazak 1968), hell rötlichgelbbraun, Unterseite fahler mit Grauton (Fell im Museum Wien).

Indien:

Färbungsvariationsbreite ähnlich groß wie bei ostafrikanischen Löwen, fahl gelbgrau, isabellfarben bis dunkler ockergelb (Pocock 1930); grau-lich isabellgelb oder isabellgelbbraun (Mazak 1968); entsprechende Färbung bei einem montierten Exemplar im Museum Wiesbaden, aber rötlich ockerfarben bei einem Exemplar im Museum Zürich.

Als Gesamtergebnis ist im Vergleich mit der Jahresniederschlagsverteilung (nach Dierke - Weltatlas) in den verschiedenen Gebieten festzustellen, daß sich die hellen, fahlen, mehr gelbgrauen Färbungen in Landschaften mit relativ geringer Niederschlagsmenge (unter 1000 mm jährlich) finden, die hellsten und fahlsten in extremen Trockengebieten wie der Kalahari, dem Somaliland oder dem Südrand der Sahara. In Gebieten mit 1000 bis 2000 mm Niederschlag ist die Fellfarbe in der Regel dunkler, intensiver rötlichgelb. Die dunkelsten Färbungen finden sich, hier ohne wesentliche Änderung der Niederschlagsverhältnisse, im Kapland und den Atlasländern, weisen also auch auf eine mögliche Temperaturabhängigkeit hin.

Diese Klimaabhängigkeit in Entsprechung zur Glogerschen Regel zeigt sich nicht nur großräumig, sondern schon in verhältnismäßig kleinen, benachbarten Gebieten, wie in Ostafrika die Farbintensivierung von den trockenen Hochsteppen zu dem feuchteren Einzugsgebiet des Viktoriasees und Ugandas belegt (Allen 1924). Andererseits ist die Variationsbreite der Färbung innerhalb der Populationen aller Gebiete sehr groß und läßt außer der jeweiligen Grundfarbrichtung ziemlich alle Farbtypen nebeneinander vorkommen.

Infolge ihrer klimaabhängigen Modifikabilität erscheint die Fellfarbe als systematisches Kriterium zur Feststellung von Verwandtschaftsbeziehungen einzelner Populationen oder Populationsgruppen beim Löwen ungeeignet. Bei der Beschreibung solcher Populationen ist bei Vorherrschen einer Färbungsrichtung, wie meist der Fall, diese wohl als Regelfall zu vermerken, als Bestimmungsmerkmal jedoch nur sehr vorsichtig zu handhaben, unter Berücksichtigung großer Fehlermöglichkeiten; zur Bestimmung von in Zoologischen Gärten unter geänderten Klimaverhältnissen gehaltener Löwen erscheint sie unbrauchbar.

3.1.1.2.3 Mähnenfärbung

Zur Frage nach der Dunkelfärbung der Mähne vieler Löwen stellt Mazak (1964 b) fest, daß die schwarze Mähnenfarbe nicht vor der physischen und sexuellen Reife des Individuums erscheine, die Mähne in jedem Fall am Beginn ihres Wachstums hell (körperfarben) sei und erst viel später in

der Farbe verdunkelt werden könne, wenn sie schon relativ stark entwickelt sei.

Für die Halsmähne ist dies sicher zutreffend; hinzuzufügen wäre allerdings, daß die Dunkelfärbung in den anderen von Haarverlängerungen betroffenen Regionen unabhängig und verschieden früh, bereits vor stärkerer Entwicklung der Halsmähne, auftreten kann. Als Beispiel sei der auf Tafel VIII (Fig. 1—4) dargestellte Löwe angeführt, der als jugendliches Tier im Alter von knapp 2 Jahren, als seine Halsmähne schon angelegt, aber noch schwächer entwickelt war, bereits dunkle Hinterarmmähne und dunklen Bauchmännenansatz trug, während die Halsmähne hell war. Im Alter von knapp 3½ Jahren war die Mähne dieses Individuums voll und stark entwickelt, aber noch kaum nachgedunkelt. Dunkel waren zu diesem Zeitpunkt nach wie vor nur die Stellen, die es auch beim zweijährigen Tier schon waren, zu dieser frühen Zeit aber im Gesamteindruck viel stärker auffielen, da die übrige Mähne noch weniger stark entwickelt und ohne Zusammenhang mit jenen Stellen war.

Die Verteilung von dunklen und hellen Mähnenbezirken erscheint cranio-caudal abgestuft, indem Mähnenbezirke um so eher dunkel werden, je weiter hinten am Körper sie liegen. Beim obigen Beispiel sind es alle isolierten Mähnenregionen vom Oberarm an rückwärts, die dunkel angelegt werden; nach vollem Wachstum der Hals- und Schultermähne sind es ebenfalls deren caudalen Abschnitte, die am dunkelsten sind. Die Schwanzquaste als caudalste Haarverlängerung am Löwenkörper ist auch bei ♀♀ oder ganz hellmähnigen ♂♂ normalerweise viel dunkler als die Körpergrundfarbe.

Gleicherweise schreitet bei Löwen, die im Laufe des Alterns dunkle Mähne bekommen, die Verdunklung in der Regel von hinten nach vorne fort. Zunächst werden die ventralen Bereiche, die Schultermähne und die Bezirke hinter dem Arm dunkel, dann auch die Dorsalseite der Halsmähne, während die vorderen Teile der Halsmähne länger hell bleiben und der Backenbart ganz vorne als Gesichtsumrahmung die helle Farbe behält, wie es von Mazak (1970 b) für Kaplöwen als kennzeichnend beschrieben wird, aber auch bei anderen schwarzmähnigen Löwen zu beobachten ist.

Die Schwarzfärbung der Mähne kann, entgegen der Auffassung Guggisbergs (1960), die der Verfasser früher in gewissenem Maße für eventuell möglich hielt (Hemmer 1962), kaum als ein Schritt in melanistische Richtung angesehen werden, wie es Mazak (1964 b) betont. Sie scheint vielmehr mit der Ausfärbung der Fellzeichnung parallel zu gehen. Wie nämlich die Betrachtung der Junglöwenzeichnung, von Bastarden des Löwen mit Leopard oder Tiger und von flavistischen Leoparden lehrt (Hemmer 1968), ist die Pigmentierung der Zeichnungselemente an den Distalabschnitten von Schwanz und Extremitäten und in der Bauchregion am stärksten und bleibt dort während der Ontogenese des Löwen am längsten erhalten, etwa an den Stellen also, wo eine Schwärzung von Haarverlängerungen zuerst einzutreten pflegt (Schwanzquaste, Bauchmähne).

Die Frage nach der Ursache der Schwarzfärbung der Mähne an sich ist damit natürlich nicht berührt. Möglicherweise besteht ein gewisser Zu-

sammenhang mit der Haarverlängerung selbst, da auch bei systematisch sehr fern stehenden Gruppen ganz ähnliches zu beobachten ist. So bemerkt Ekman (1964): „eine gewisse Neigung zum Schwarzen ist bei den Wildschafen wenigstens für die kleine Vorderhalsmähne nicht zu leugnen“ und führt daneben einen Felltyp des Gotlandschafes mit schwarzer Mähne auf dem Vorderkörper an.

Bei Fitzinger (1868) war die Mähnenfarbe noch in die Diskussion und Diagnose der Löwenunterarten einbezogen, später fand nur noch das fast alleinige Auftreten von dunkler oder heller Mähne bei den Löwen eines Gebietes als Kriterium zur Unterartenabtrennung Verwendung, so von Roberts (1948) bei der Beschreibung von *Panthera leo vernayi* aus der Kalahari. Mazak (1964 b) hält es für sehr wahrscheinlich, daß Schwarzmähnigkeit ein Charakteristikum des Kaplöwen gewesen sei, und beschreibt die ziemlich scharfe Abgrenzung der Gelbfärbung des den Kopf umrahmenden vorderen Mähnenabschnitts gegen die Schwarzfärbung des Hauptteiles der Mähne als für diese Form typisch (Mazak 1970 b). Von anderen Teilen des Verbreitungsgebietes wird dagegen sehr große Variabilität in der Mähnenfarbe berichtet, wie schon von Selous (1908) für Südrhodesien. Es bleibt daher anhand der Verbreitung zu kontrollieren, ob einseitige Häufigkeit von Dunkel- oder Hellfärbung der Mähne als Unterartkriterium verwertbar erscheint oder ähnlich wie die Fellfärbung Zusammenhänge mit dem Klima vermuten läßt, wie es Roberts (1935) für die Kalahari-Gebiete annimmt: „The colour is precisely what we find in all other mammals over the same ground, an elimination of black in the dry Kalahari and an increase of black in the neighbourhood of the swamp area“.

Mähnenfarbe in den verschiedenen Teilen des Verbreitungsgebietes:

Kapland:

Mazak (1970 b) stellt als für die meisten Kaplöwen kennzeichnend die ziemlich scharfe Farbgrenze zwischen dem gelblichen vorderen, den Kopf umrahmenden Mähnenteil (Backenbart) und dem hinteren, sehr dunklen bis schwarzen Hauptteil der Mähne heraus. Abweichungen (relativ helle Mähne bzw. allmählicher Übergang zum dunklen hinteren Abschnitt der Mähne) hiervon treten bei dem Pariser und dem Stuttgarter Exemplar auf, die Mazak im ersteren Fall teilweise mit der noch ziemlich geringen Altersstufe, im letzteren mit der Vermutung einer Herkunft aus dem Randbereich der Verbreitung in der Mischzone mit Transvaal-Löwen zu erklären sucht.

Transvaal:

Mähne der Kruger-Park-Löwen nach Roberts (1929 und 1951) „above warm buff to light ochraceous, with a large admixture of dark brown to black hairs, most plentiful dorsally and down the front of the shoulders;

below, on the side of the neck and round the ears, uniform light ochraceous; a tuft of long hairs on the elbows pale buffy or whitish, with a large admixture of dark brown.“ Nach Photos von Swanepoel (1962) dunkle Mähne, heller Backenbart. Nach Wells (1933) auch helle Mähnen vorkommend.

Kalahari:

„The mane yellow, seldom with black hairs interspaced“ (Roberts 1948). In feuchteren Gegenden im Norden öfters schwarzmähnige Löwen (Roberts 1948). Nach Eloff (1973) schwarzmähnige Exemplare Seite an Seite mit hell bemähten vorkommend.

Südwestafrika:

Nach Zukowsky (1924) schwarze Mähne; desgl. dunkle Mähne auf den Photos von Heck (1955) aus dem Etoscha-Gebiet. Dagegen nach Roberts (1948, 1951) in der Etoscha-Pfanne und im Kaokoveld gelbe Mähnen. Ein südwestafrikanischer Löwe im Zoo Rotterdam besitzt eine schwarze Mähne mit hellem Backenbart (Tafel III, Fig. 1), ein solcher im Zoo Stuttgart eine besonders nach hinten zu wenig verdunkelte Mähne.

Okavango-Gebiet:

Gegenüber der Kalahari Zunahme des Schwarz in der Mähne (Roberts 1935, 1951). Ein im Museum Frankfurt/M. befindliches Fell hat eine sehr schwache Mähne, die kaum dunkler als die Körperfarbe ist.

Rhodesien und Mozambique:

Alle Übergänge von heller zu schwarzer Mähne vorkommend (Selous 1908, Roberts 1948, Carr 1962).

Angola, südliches Kongogebiet:

Nach Lönnberg (zit. n. Roberts 1951): „short crest over the withers blackish with buffish hairs on the sides; the mane of the neck pale buff, posteriorly blackish“. Nach einer Abbildung von Schouteden (1945) aus Südost-Katanga dunkle Mähne mit heller Gesichtsumrahmung. Nach Jobaert (1954) in Südkasai u. a. braune Mähne vorkommend. Nach Weigel (1961) dunkle, rotgelb und schwarz gemischte Mähne. Mazak (1968): „Halsmähne licht, fahlgelb bis fahlbraun, bloß oben und in der Nähe der Halsbasis dunkler gefärbt, mit schwarzen Haaren untermengt. Ellenbogen-Haarbüschel bräunlich bis graubraun.“

Tanzania, Kenia:

Nach Hollister (1918) Mähnenfarbe normalerweise hell, manchmal aber bis schwarz. Guggisberg (1960) weist auf die große Variationsbreite der Mähnenfarbe im Nairobi-Nationalpark hin, die von Gelb über Rötlichbraun zu Schwarz reicht. Eigene Untersuchung mehrerer Felle und montierter Exemplare bestätigt diese Variabilität ebenfalls. Tendenz zur

Schwärzung besonders im hinteren Bereich der Mähne. Der möglicherweise aus Ostafrika stammende Löwe der Mähnenentwicklungsreihe II im Wiener Museum (Tafel IV, Fig. 2) vertritt in der Mähnenfärbung den Kaplöwentyp mit hellem Backenbart und schwärzlicher Mähne.

Somaliland:

Große Variation von hellen zu dunklen Mähnen (Selous 1908, Hoyos, zit. n. Guggisberg 1960, Zukowsky 1964). Vom Verfasser selbst gesehene Somalilöwen haben folgende Mähnenfarben: Bei dem Exemplar des Museums Wien (Tafel V, Fig. 1) fahl graugelb, bei einem lebenden Tier im Zoo Osnabrück (Tafel V, Fig. 2) Halsmähne im vorderen Teil hell, im hinteren Abschnitt bis dunkelbraun mit Schwarzanteilen.

Abessinien:

Nach von Wolff (schriftl. Mitt.) Mähnen blond bis schwärzlich. Die dem Verfasser bekannten Felle des „Abessiniertyps“ (vgl. Kap. 3.2.1) tragen dunkle, aus hellen und schwarzen Haaren gemischte Mähnen mit heller Vorderpartie und sehr dunklem hinteren Abschluß.

Sudan:

Bernatzik (1942) erlegte am Dinder einen Löwen mit dunkler und einen mit rötlicher Mähne. Der von Berggren (1963) abgebildete Bauchmähenlöwe hat nach seinem Farbphoto rötliche Halsmähne, aber dunkle, braune Bauchmähne. Die Halsmähne eines farblich stark ausgebleichen Exemplars im Museum Paris dürfte ursprünglich hinten ziemlich dunkel gewesen sein.

Ägypten:

Nach dem Vergleich von Darstellungen altägyptischer Löwen durch den Verfasser (Hemmer 1963) helle und dunkle Mähnen vorkommend.

Nordöstliches Kongogebiet:

Nach Frech kop (1943) zwei Extremtypen mit allen Übergängen dazwischen: „couleur fauve comme le restant du pelage et constituée de crins jaunes auxquels sont mêlés des crins noirâtres beaucoup moins nombreux que les premiers“ und „composée de crins jaunes, marron et noirs.“

Kamerun:

Ein Fell im Museum Wien hat eine besonders im hinteren Abschnitt dunkle Mähne.

Westafrika:

Nach Meyer (1826) Halsmähne gleichfarbig wie der Körper, desgl. nach Fitzinger (1868) Mähne einfarbig rötlichgelb. Mazak (1968)

sagt: „Mähne ebenso gefärbt wie der Körper, nur manchmal mit bräunlichen Haaren untermengt, die aber ihre Färbung nicht ausdrucksvoll verdunkeln.“ Im Gegensatz zu diesen Beschreibungen trägt ein Fell eines Senegallöwen im Museum Wien eine ziemlich dunkle, aus schwarzen und hellen Haaren gemischte Mähne mit hellem Backenbart.

Atlasländer:

Fitzinger (1868): „Kopf- und Halsmähne sind fahlgelb und mit rost-schwarzen Haaren gemengt, die insbesondere an den Seiten des hinteren Teiles der Mähne reichlicher vorhanden sind, daher dieselbe in schwarzen und fahlen Flechten herabfällt. Von derselben aus Schwarz und Fahlgelb gemischten Farbe sind auch die Bauchmähne, die Haarbüschel an den Ellenbogen und den Schenkeln, und die Schwanzquaste.“ Entsprechend lautet die Beschreibung von Wagner (1841). Mazak (1968): „Kopf- und Halsmähne fahlgelb bis graubraun, nach hinten dunkler. Bauchmähne mattdunkelbraun bis fahlgelb durchsetzt. Haarbüschel am Ellenbogen auch dunkelbraun und fahlgelb durchsetzt.“ Die Mähne der Berberlöwen ist zwar dunkel, aber nicht schwarz (Mazak 1970 a). Von den bekannten Exemplaren erscheint die mächtig entwickelte Mähne des Züricher Löwen (Tafel VII, Fig. 1) am dunkelsten. Sie ist am Hals körperfarben und wird nach hinten zu durch stärkeren Anteil dunkler Haare bräunlich-schwarz; auf dem Oberkopf beginnt die Dunkelfärbung bereits in der Stirnmitte. Die Jungtiere im Museum Paris haben etwa körperfarbene Mähnenansätze. Die mit einer allgemeinen Fellverlängerung einhergehende längere Bauchbehaarung ist hell.

Vorderasien:

Nach Fitzinger (1868) ist die Mähne des persischen Löwen dunkel, aus braunen und schwarzen Haaren gemischt und daher von der hellen Körperfarbe scharf abgegrenzt, nach Pocock (1930) ist sie hingegen ziemlich hell. So zeigt auch eine von Jardine (1834) publizierte farbige Zeichnung bräunliche Mähnenfarbe. Ein Fell eines mesopotamischen Löwen im Museum Wien hat helle, körperfarbene, nur auf der Schulter dunklere Mähne.

Indien:

Nach Fenton (1909) kommen in Indien schwarzmähnige Löwen ziemlich selten vor. Ebenso gibt Pocock (1930) an, daß indische Löwen meist hell bemäht sind, doch auch dunkle Mähnen vorkommen. Vernay (1930) sagt: „The blackmaned lion has never been seen in India, the mane there being tawny, running to a very light yellow“. Ein von Antonius (1939) publiziertes Photo zeigt einen Löwen mit dunkler Mähne. Photos bei Ullrich (1962) und Gee (1964) stellen Löwen mit körperfarbenen oder nur wenig dunkleren Mähnen dar. Ein indischer Löwe im Museum Zürich hat eine überwiegend körperfarbene Halsmähne, die dorsal vom Oberkopf

her und allgemein nach hinten zu dunkler wird. Hinterarmmähnenansatz, Bauchmähnenansatz und Ellbogenbüschel sind dunkel.

Als Ergebnis ist festzuhalten, daß in den meisten Teilen des Verbreitungsgebietes die Variationsbreite der Mähnenfärbung sehr groß ist und helle und dunkle Mähnen vorkommen. Starkes Überwiegen heller Mähnen scheint nur in ausgesprochenen Trockengebieten vorzuliegen. Um eine eventuelle Abstufung der Häufigkeit dunkler Mähnen parallel den Niederschlags- und Temperaturverhältnissen ähnlich wie für die Fellfärbung zu erkennen, ist das Material aus den einzelnen Landschaften zu gering. Nur für einen Ausschnitt des Verbreitungsgebietes sah Roberts (1951) eine derartige Abhängigkeit: „the black develops in response to prevailing climatic conditions“. Eine gewisse Modifikabilität der Mähnenfarbe zeigt sich weiterhin darin, daß bei Zoolöwen unter den Bedingungen gemäßigten Klimas die Mähnen in der Regel dunkler werden (Zukowsky 1964).

Ein diagnostischer Wert dürfte der Mähnenfärbung nur bei Löwen der Mähnenentwicklungsreihe II zukommen, wo sie nach den Befunden Mazaks (1970 a und b) beim Kaplöwen in der Regel eine gute Abgrenzung zwischen der gelben Gesichtsumrahmung und der sonst braunschwarzen Mähne zeigt, beim Berberlöwen aber nicht bis zum Schwarz geht und von vorne nach hinten graduelle Farbintensivierung aufweist. Die Löwen der übrigen afrikanischen Landschaften besitzen überwiegend Mähnen mit gradueller Farbvertiefung; vereinzelt ist der Färbungstyp des Kaplöwen besonders im südlichen Afrika zu finden.

3.2.4 Fellzeichnung

Während die Fellzeichnung beim Leopard einen der wichtigsten Kriterien zur Unterartentrennung darstellt, wurde sie beim Löwen bisher noch kaum in gleicher Richtung auszuwerten versucht. Lediglich Gee (1964) macht die Aussage, indische Löwen hätten als Jungtiere weniger Flecken als afrikanische. Dieser Mangel liegt wohl allein darin begründet, daß die Fleckung beim Löwen gewöhnlich sehr früh in der Jugend verblaßt und später meist nur noch schwer oder überhaupt nicht mehr sichtbar ist, also einen Vergleich anhand der normalerweise gesammelten Felle adulter Individuen nicht zuläßt. Felle sehr junger Löwen aus freier Wildbahn bzw. mit genauer Herkunftsbezeichnung sind aber in den Museen nur selten zu finden. Ein Versuch zum Vergleich der Fleckung von Löwen verschiedener Gebiete muß so vorerst auf die Auswertung von Freiland-Photos beschränkt bleiben, die Junglöwen zeigen, nach dem in den zoologischen Gärten bedauerlicherweise Löwen meistens nicht nach Herkunftsgebieten getrennt rein gezüchtet werden.

Dadurch ist nur der ost- bis südafrikanische Raum mit wenigen Vergleichsmöglichkeiten zu erfassen (Photos für Kenia: Adamson 1960 und 1961, Denis 1964, Guggisberg 1960; Nordost- und Ostkongo: Schouteden 1945; Nordrhodesien: Carr 1962; Transvaal (mit Kru-

ger-Park): Wells 1933, Yates 1935, Swanepoel 1962). Es ergeben sich keine deutlichen Unterschiede in der Gestalt, Größe und Zahl der Rosetten der Junglöwenzeichnung in diesen Gebieten. Ein Zusammentreten von Rosettenflecken zu Querketten findet sich meist nur in geringem Umfang und scheint im Gesamtgebiet gleichsinnig zu variieren. Als Abweichung weisen die großen Flankenrosetten nach einem Photo von Yates (1935) aus dem Kruger-Park z. T. einen schwachen Innenfleck auf. Gleiches zeigt in Andeutung ein Photo von Wells (1933, S. 49) aus Transvaal. Ob diese Bildung aber in jener Population die Regel ist, entzieht sich vorläufig der Kenntnis. Für Ostafrika (Kenia) zeigen unter vielen verglichenen Photos ebenfalls einige (Adamson 1961, Denis 1964) Innenflecken in manchen Rosetten.

Um was es sich bei den von Heuvelmans (1955) beschriebenen kleinen gefleckten Löwen („*Leo maculatus*“) aus den Hochgebirgsregionen Ostafrikas handelt, ist ohne Originalmaterial kaum zu entscheiden. Ein von diesem Autor reproduziertes Photo des Felles eines ♂ zeigt relativ große Rosetten mit einigen Innenflecken, die bei diesem wohl ziemlich erwachsenen Tier besser ausgeprägt sind als bei den meisten Junglöwen, aber doch offenbar auch fahle, nicht dunkelbraune bis schwarze Färbung aufweisen. Die Halsmähne dieses Individuums ist nur schwach entwickelt. Der Musterungstyp könnte trotz der auffälligen Großfleckigkeit an den ostafrikanischen Löwen angeschlossen werden, da wir mit ähnlich großer Variabilität der Fellzeichnung innerhalb einer Population rechnen müssen, wie sie beim Leopard zu beobachten ist. Zur Erklärung der auch für einen jüngeren Löwen ungewöhnlich starken Ausprägung der Fleckung, der nach Heuvelmans' Beschreibung relativ geringen Größe der Tiere und der schwachen Mähnenbildung kann immerhin auch die Möglichkeit einer Freiland-Bastardierung von Löwe und Leopard nicht absolut von der Hand gewiesen werden.

Das gefleckte Jugendkleid erhält sich nach Guggisberg (1960) bei ostafrikanischen Löwen sehr lange; gleiches gibt Malbrant (1952) für zentralafrikanische Löwen an. Auch bei den Löwen des alten Ägypten scheint dies der Fall gewesen zu sein, wie es der Verfasser nach dem Studium von Löwendarstellungen erschließen konnte (Hemmer 1963). Dort blieben anscheinend auch die Überaugenflecken aus der Stirnzeichnung ziemlich deutlich erhalten. Dieses Merkmal ist aber bei den Löwen anderer Gebiete ebenfalls zu finden, auch in Indien, wie Photos bei Gee (1964) erkennen lassen.

Zum Vergleich der Musterungselemente äußerst wichtig wäre die Kenntnis der Jugendzeichnung von Kap- und Berberlöwen; für diese beiden Formen scheinen aber weder genaue Angaben noch gute Abbildungen sicher rein gezüchteter Individuen zu existieren. So lassen sich zur Zeit nach Merkmalen der Fellzeichnung keine systematischen Gruppierungen vornehmen. Ob die Geesche Feststellung geringerer Fleckenzahl bei indischen Löwen insgesamt zutrifft, konnte mangels Originalmaterial nicht nachgeprüft werden.

3.2.5 Körperproportionen

Für den Kaplöwen betonen Wagner (1841) und Fitzinger (1868), daß sein Kopf breiter sei als derjenige des Berberlöwen („Bulldog head“ bei Smith 1858/zit. n. Mazak & Husson 1960). Genau gegensätzlich stellt Severtzow (1858) den Berberlöwen und die asiatischen Löwen als „Lion à grosse tête“ den zentral- und südafrikanischen als „Lion à petite tête“ gegenüber. Über den Löwen der Nilländer sagt Severtzow: „Le lion du Nil se range entre ceux de l'Atlas et du Darfour; c'est un lion à grosse tête, celui de Darfour à petite tête. Cependant c'est à ce dernier que le lion du Nil se rattache par des individus intermédiaires, et non à celui de l'Atlas, à grosse tête comme lui.“ Beim Vergleich indische/afrikanische Löwen meint Gee (1964): „Indian maned lions seemed to be longer in the head from ear to tip of nose.“

Objektive Feststellungen zur relativen Größe des Kopfes gegenüber dem Körper sind deshalb mit Schwierigkeiten verbunden, weil nur selten genaue Maße der Kopfrumpflänge frisch erlegter Löwen zusammen mit den Schädelmaßen der gleichen Individuen publiziert wurden. Als Grundlage für die Erfassung der Körper-Kopf-Proportionen bieten sich daher nur die von Hollister (1918) und Allen (1924) veröffentlichten Serien ostafrikanischer Löwen an. Die Bestimmung der Diagonalgeraden organischer Korrelation für die beiden Maße Kopfrumpflänge und Condylbasallänge führt zum Ergebnis, daß beim Vergleich adulter Löwen bei steigender Körpergröße der Kopf nahezu isometrisch wächst. Die gefundene Abhängigkeit erscheint für die Arten des Subgenus *Panthera* allgemein gültig und unterscheidet dieses vom Subgenus *Tigris* (Hemmer, im Druck).

Die unmittelbare Gegenüberstellung der beiden montierten Berberlöwen mit dem Kaplöwen des Museums Leiden (Photos ersterer bei Mazak 1970, des letzteren bei Mazak & Husson 1960 und Mazak 1964 a) demonstriert einen gegenüber den Berberlöwen auffallend schweren und breiten Kopf des Kaplöwen. Da die Schädel aller dieser Exemplare nicht zugänglich sind, ist eine Objektivierung dieser Beobachtung nicht möglich. Bei diesen außerordentlich schlecht ausgestopften Individuen ist es auch durchaus nicht sicher, ob in jedem Fall überhaupt Originalschädel einmontiert wurden. Der Kopf des Berberlöwen im Museum Zürich erscheint gerade im Gegensatz dazu relativ sehr groß und breit.

Zur Prüfung der Breitenverhältnisse des Kopfes wurde die Relation Kopfbreite/Kopflänge anhand der Schädelmaße Jochbogenbreite und Condylbasallänge für eine Serie ostafrikanischer Löwen (Museum München) bestimmt. Die Hypothese der Isometrie ist für die Beziehung dieser Maße nicht verwerfbar (im doppelt-logarithmischen System als Allometrie-gerade berechnet: $a = 1,08 \pm 0,08$), das Verhältnis Jochbogenbreite/Condylbasallänge kann damit als auf jeder Größenstufe gleich angesehen werden, was die Bestimmung von Indizes rechtfertigt. Die 6 bislang aus dem Kapland bekannt gewordenen Schädel (Museum London und Stockholm

[n. Mazak 1970 b], Leiden und Basel; subfossiler Schädel aus der Karroo [Lundholm 1952]) haben einen mittleren Längenbreitenindex ($M \pm s$) von 73 ± 2 ($m = \pm 0,5$). Im Vergleich hierzu errechnet sich für 28 ostafrikanische Löwenschädel der Zoologischen Staatssammlung München ein Mittelwert von $72,5 \pm 2,5$ ($m = \pm 0,5$) (Indizes jeweils auf 0,5 gerundet); zwei von Mazak (1970 a) publizierte Berberlöwenschädel besitzen Indizes von 73 und 73,5. Ein signifikanter Unterschied bezüglich der relativen Kopfbreite ist damit zwischen ostafrikanischen Löwen, Kaplöwen und Berberlöwen nicht feststellbar; von einer besonderen Breite des Kaplöwenkopfes kann keine Rede sein (für die Löwen aus anderen Teilen des Verbreitungsgebietes vgl. Kap. 3.2.7).

Im Hinblick auf die Körperhöhe der verschiedenen Formen sagt Neumann (1900) für den Massailöwen, er sei „langbeiniger und demnach höher als andere Löwenarten“. Smith (zit. n. Mazak 1960) gibt für den Kaplöwen an: „in general proportions lower than in other lions“. Es wäre demnach zu erwarten, daß gerade jene beiden Formen Extreme in bezug auf die relative Beinlänge und Schulterhöhe wären, falls ein solcher Unterschied tatsächlich besteht und nicht, wie bereits Mazak (1970 b) vermutet, durch eine verschieden starke Mähne und insbesondere durch Fehlen oder Vorhandensein einer Bauchmähne nur vorgetäuscht wurde.

Um dazu eine Vergleichsbasis zu erhalten, wurden die von Hollister (1918) und Allen (1924) für 21 ostafrikanische Löwen angegebenen Kopfrumpflängen und Hinterfußlängen in Beziehung gesetzt. Auch für diese beiden Maße ergeben sich beim Löwen annähernd isometrische Verhältnisse (vgl. Hemmer, im Druck), die es erlauben, einen Hinterfußlängenindex zu bestimmen, für den sich ein Mittelwert ($\pm s$) von 21 ± 1 ergibt. Die Indexberechnung nach den an 5 Stopfpräparaten genommenen Werten der Kaplöwen (nach Mazak 1964 a; KR über Kurven, Hinterfußlänge als Mittel beider Seiten) führt zu einem mittleren Wert von $22 \pm 1,5$ und zeigt, daß die Relation von Körper- und Hinterfußlänge bei dieser Form im gleichen Bereich wie bei den ostafrikanischen Löwen liegt, keinesfalls zu geringeren Hinterfußmaßen verschoben ist. Die größere Streuung der Kaplöwen-Werte erklärt sich wohl einfach daraus, daß genaue Maße an den montierten Fellen nicht mehr zu nehmen sind, was bezüglich der Hinterfußlänge in der bis zu 10 % ihrer Gesamtlänge betragenden Differenz der Werte des rechten und linken Hinterfußes eines Individuums klar zum Ausdruck kommt (vgl. die von Mazak l. c. publizierten Maße; bezüglich der zu groß ausfallenden Körperlänge vgl. unten). Jedenfalls erweist es sich mit diesem Befund, daß in Wirklichkeit kein Unterschied in der relativen Beinlänge zwischen ostafrikanischen Löwen und Kaplöwen bestanden haben dürfte. Wenn der von Guggisberg (1960) zitierten Angabe der Größe einer in der Kapkolonie erlegten Löwin mit einer Gesamtlänge (KR + S) von 268 cm und einer Widerristhöhe von 112 cm Vertrauen zu schenken ist, hätte es sich bei diesem Tier wohl sogar um ein extrem hochbeiniges Individuum gehandelt, nachdem bei 19 von Meinertzhagen

(1938) in Kenia gemessenen Löwen auch bei größerer Körperlänge die Schulterhöhe nicht über 107 cm hinausgeht.

Nach Noack (1891) sollen Somalilöwen einen auffallend längeren Schwanz als andere Formen haben. Diese Langschwanzigkeit wird später wieder von Zuckowsky (1964) betont, der aber auch aus dem südlichen Somaliland eine Subspezies mit gegensätzlichem Schwanzcharakter beschreibt: „Der Schwanz ist im Gegensatz zu *P. l. somaliensis* auffallend kurz, denn er erreicht bei normaler Haltung des Tieres mit der Spitze nicht den Boden“ (*P. leo webbiensis*). Die relative Schwanzlänge steht damit als weiteres zu prüfendes Körperbaumerkmal zur Diskussion.

Bei 19 ostafrikanischen Löwen (Werte nach Hollister 1918 abzüglich der Maße an einem gegerbten Fell, sowie nach Allen 1924) verhält sich die Schwanzlänge nahezu isometrisch zur Kopfrumpflänge (Allometrie-exponent der Reduzierten Hauptachse $1,06 \pm 0,21$, $r = 0,68$) und gestattet wiederum eine Indexberechnung. Der Schwanzlängenindex beträgt für diese Serie ($M \pm s$) $56 \pm 4,5$ ($m = \pm 1$). Die Variabilität ist sehr groß; der Standardabweichung der Indexwerte zufolge liegt die Standardabweichung der Schwanzlänge bei kleineren Löwen mit einer Körperlänge von 150 cm bei ± 7 cm, bei größeren Löwen mit einer Körperlänge von 180 cm bei ± 8 cm. Da die Schulterhöhe und die Schwanzlänge beim Löwen im gleichen Größenbereich liegen, die Schulterhöhe aber bei zunehmender Größe infolge leicht positiver Allometrie (Hemmer, im Druck) auch relativ etwas größer wird, so ist es verständlich, daß bei der genannten Schwanzlängenvariation besonders im Bereich der unteren Größenklassen öfter Individuen auftreten werden, deren Schwanz auffällig länger ist als die Höhe im Widerrist, wie es bei den kleinen Somalilöwen der Fall sein soll.

Bei der großen Streuung der Werte dürfte auch eine noch stärker abweichende relative Schwanzlänge bei einzelnen Exemplaren kaum als nicht zur gleichen Form gehörig zu sichern sein. Die von Lönnberg (1912) für einen zu *P. leo somaliensis* gerechneten Löwen mitgeteilte Körperlänge von 180 cm und Schwanzlänge von 82 cm spräche in bezug auf die Maße der von Hollister und Allen publizierten ostafrikanischen Löwen mit einem Indexwert von 45,5 sogar für einen außergewöhnlich kurzen Schwanz. Beim Vergleich solcher Meßwerte muß jedoch stets berücksichtigt werden, ob es sich um Messungen an frischtoten Tieren oder an gegerbten Fellen bzw. montierten Exemplaren handelt. Den beträchtlichen Unterschied zwischen diesen beiden Gruppen veranschaulicht die Indexbestimmung für eine ausgewählte Museumsmaterial-Sammelserie aus allen afrikanischen Verbreitungsgebieten (Nordafrika: 3, Westafrika: 3, Zentralafrika: 3, Ostafrika: 1, „Abessinien“: 1, Südafrika: 2, Kapland: 1), die einen Mittelwert von 48,5 erbringt. Nimmt man an, daß diese Veränderung hauptsächlich zu Lasten der Körperlänge geht, so wurde diese bei der Präparation des Fells zwischen 10 und 15 % länger, als sie tatsächlich ursprünglich betrug. Eine solche Korrektur wird also bei der Beurteilung von anhand gegerbter Felle gemachten Größenangaben in Betracht zu ziehen sein.

Nach Gee (1956 und 1964) sollen indische Löwen stämmiger, schwerer

gebaut sein als afrikanische. Z u k o w s k y (1964) zieht den Körperbau als trennendes Merkmal zwischen den beiden Somaliformen *P. leo somaliensis* und *P. leo webbiensis* heran, wobei erstere leicht gebaut sein soll, letztere aber schwer und gedrunken. Eine Objektivierung dieses Sachverhaltes ist nur schwer möglich. Als Maß dafür kommen die Relationen von Kopfrumpflänge bzw. von Widerristhöhe und Körpergewicht in Betracht. Letztere zeigt bei einer Serie von Löwen aus Kenia (Werte nach Meinertzhagen 1938) besonders im unteren Abschnitt der Schulterhöhenvariation sehr große Variabilität. Die Korrelation zwischen beiden Maßen (berechnet unter Zugrundelegung der $\sqrt[3]{}$ des Gewichtes, um besserer Vergleichbarkeit des in der 3. Potenz steigenden Gewichtes mit einem Längenmaß zu bekommen) ist zwar absolut mit 0,53 noch recht deutlich, aber geringer als die Korrelationen zwischen verschiedenen Längenmaßen (Körperlänge bzw. Gesamtlänge, Widerristhöhe, Schwanzlänge, Hinterfußlänge, Condylabasallänge des Schädels). So treten in einer Population nebeneinander gegenüber dem Durchschnittswert sowohl ausgesprochen leicht als auch ausgesprochen schwer gebaute Tiere auf. Meinertzhagen (l.c.) maß in Kenia Löwen von 86 cm Widerristhöhe mit 122 kg, 158 kg und 181 kg Gewicht, was einer Variation von 41 % des mittleren Gewichtes auf dieser Größenstufe entspricht. Eine Trennung der mit den Kenialöwen wohl in Populationszusammenhang stehenden Somalilöwen in verschiedene Unterarten dürfte nach diesem Merkmal kaum möglich sein. Für indische Löwen liegen entsprechende Messungen offenbar noch nicht vor, so daß ein statistischer Vergleich mit den ostafrikanischen Tieren nicht durchführbar ist.

3.2.6 Absolute Größe

Noch in jüngsten Arbeiten zur Systematik des Löwen spielt die Größe bei der Kennzeichnung von Unterarten eine wichtige Rolle (z. B. Z u k o w s k y 1964, M a z a k 1968). Ein Vergleich der Körpergröße von Löwen aus verschiedenen Populationen baut am besten nicht auf der Körperlänge auf, da hierfür nur wenig an frisch toten Tieren mit einiger Verlässlichkeit genommene Maße existieren, Messungen an gegerbten Fellen aber gewöhnlich zu hohe Werte liefern (vgl. oben). Weitaus geeigneter erscheint ein Längenmaß am Schädel, wie die Basallänge, die Condylabasallänge oder die größte Länge, da zwischen der Körperlänge und der Condylabasallänge mit $r = 0,92$ eine sehr hohe Korrelation besteht (Cbl = 0,176 KR, Hemmer, im Druck). Auch zwischen diesen Schädelmaßen selbst (Condylabasallänge und größte Länge) existiert mit sehr enger Korrelation ($r = 0,98$ bis $0,99$) ein praktisch isometrischer Zusammenhang ($a = 1,04 \pm 0,04$ bzw. $0,05$ bei *P. leo massaica* bzw. *nyanzae* nach Werten von Hollister 1918), so daß ohne weiteres von dem einen auf das andere geschlossen werden kann (GL = 1,11—1,15 Cbl [Ostafrika], GL = 1,13—1,15 Cbl [Südafrika außer Kapland], GL = 1,10 Cbl [Atlasgebiet, Indien], vgl. Kap. 3.2.7).

Variation der absoluten Größe in den verschiedenen Teilen des Verbreitungsgebietes:

Kapland:

Größte Schädellänge 271—394 mm (♂♂ und ♀♀), Condylbasallänge 274 bis 340 mm (Dawkins & Sanford 1868, Lundholm 1952, Mazak & Husson 1960, Mazak 1970 b, eigene Messungen).

Transvaal:

Größte Schädellänge 301,5—395 mm, Condylbasallänge 268—348 mm (Roberts 1951); vom Verfasser gemessene Schädel fallen in diesen Bereich. Ein Schädel von 419 mm Gesamtlänge stammt aus „Südostafrika“ (Holdenorth & Trense 1956), also entweder ebenfalls aus dieser Region oder aber aus Rhodesien / Mozambique.

Kalahari, Okavango-Becken und Südwestafrika:

Schädel-Gesamtlänge 293—401 mm, Condylbasallänge 264—345 mm (Roberts 1951); vom Verfasser gemessene Schädel fallen in diesen Bereich.

Angola, südliches Kongogebiet:

Größte Schädellänge nach Roberts (1948 und 1951) 292—366 mm, nach Mazak (1968) 291—363 mm, Condylbasallänge nach Roberts (l. c.) 263—313 mm, nach den größten Gesamtlängenmaßen zu schließen wohl bis in den Bereich um 330 mm.

Rhodesien und Mozambique:

Ein vom Verfasser gemessener Schädel hat eine Condylbasallänge von 308 mm, die infolge Fehlens des Occiputs nicht erfaßbare größte Länge ist auf 340—350 mm zu schätzen; ein anderer Schädel hat eine Condylbasallänge von 335 mm und eine Gesamtlänge von ca. 370 mm. Eventuell gehört auch der von Holdenorth & Trense (1956) genannte Schädel von 419 mm Gesamtlänge hierher (vgl. oben, Transvaal).

Tanzania, Kenia, Uganda:

Größte Schädellänge 269—419 mm (Hollister 1918, Mazak 1968, Holdenorth & Trense 1956, eigene Messungen), Condylbasallänge 253—339,5 mm (Hollister 1918, Mazak 1970 b, eigene Messungen), nach der maximalen Gesamtlänge von 419 mm bis in den Bereich um 370 mm reichend.

Somaliland:

Hollister (1918) gibt die größte Schädellänge eines ♀ mit 289 mm an, Lönnberg (1912) rechnet ein Individuum mit einer größten Länge von 336 mm und einer Condylbasallänge von 308 mm zu *P. leo somaliensis*.

Abessinien:

Die größte Schädellänge zweier von Hollister (1918) beschriebener, wohl beide aus dem südlichen Abessinien stammender Löwen beträgt 333 mm, ihre Condylbasallänge 295 bzw. 308 mm. Drei vom Verfasser untersuchte Schädel von Zoo- und Zirkuslöwen, deren Herkunft Abessinien sein soll, haben Condylbasallängen von 262 und 331 mm (♂♂) und 250 mm (♀). Die Gesamtlänge ist bei dem größten Schädel nicht mehr meßbar, dürfte aber um 370 mm betragen haben, bei den beiden anderen liegt sie bei 295 und 276 mm. Die Gesamtvariation läge demnach nach diesen wenigen Schädeln für die größte Länge zwischen 276 und ca. 370 mm, für die Condylbasallänge zwischen 250 und 331 mm.

Sudan:

Größte Länge 280—375 mm, Condylbasallänge 246—332 mm (Mazak 1970 b; eigene Messungen).

Nordöstliches Kongogebiet:

Größte Schädellänge 280—380 mm, Condylbasallänge 260—335 mm (Allen 1924).

Zentralafrika und Kamerun:

5 vom Verfasser gemessene Schädel variieren in der Größten Länge von 288—368 mm, in der Condylbasallänge von 258—328 mm.

Westafrika:

Mazak (1968) gibt für einen von ihm untersuchten Schädel eine Gesamtlänge von ca. 348 mm an; ein vom Verfasser gemessener Schädel hat eine größte Länge von 311 mm und eine Condylbasallänge von 286 mm, ein anderer eines noch nicht ausgewachsenen, 2jährigen ♂ hat eine größte Länge von 297 mm und eine Condylbasallänge von 276 mm. Aus der Angabe der Variation der Basallänge von 3 Schädeln (2♀♀, 1♂) nach Blainville (1843): 252—289 mm ist auf Condylbasallängen in der Größenordnung zwischen 270 und 310 mm und auf Gesamtlängen in der Größenordnung zwischen 290 und 340 mm zu schließen.

Atlasländer:

Mazak (1970 a) gibt die größte Schädellänge eines ♂ mit 338 mm, eines ♀ mit 308,5 mm an, die Condylbasallänge entsprechend mit 310 und 278 mm. Nach Blainville (1843) betragen die Basallängen zweier♀♀ 245 und 254 mm, eines ♂ 282 mm. Daraus läßt sich wieder größenordnungsmäßig auf den Bereich von 260—300 mm für die Condylbasallänge und von 280—330 mm für die größte Länge schließen.

Vorderasien:

Größte Länge zweier persischer Löwenschädel im Museum Paris 328 mm und 286 mm, Condylbasallängen 295 mm und 260 mm.

Indien:

Basallänge von 31 Individuen zwischen 223 und 309 mm variierend (Todd 1965 und schriftl. Mitt.: bei dem von Todd als Condylbasallänge bezeichneten Maß handelt es sich in Wirklichkeit um die Basallänge), größte Länge danach wohl im Bereich zwischen 260 und 360 mm. Größte Länge nach Mazak (1968) 267—340,4 mm, bei den größten Schädeln indischer Löwen nach Haldenorth & Trense (1956) 333 und 345 mm.

Wie der Vergleich der Variationsbreiten lehrt, schließt die Variation der ostafrikanischen Löwen (Tanzania, Kenia, Uganda) mit Ausnahme je eines nur in der Condylbasallänge geringfügig kleineren Schädels aus Abessinien (? vgl. oben) und dem Sudan die Variation sämtlicher anderer afrikanischer Löwen ein. Bei den indischen Löwen liegt das Minimum nur knapp unter demjenigen der afrikanischen, nach oben hin endet die Variationsbreite aber bei weit geringeren Werten als dem Maximum afrikanischer Löwen. Der Variationsbereich der indischen Löwen erscheint so insgesamt zu kleineren Werten hin verschoben.

Die Zusammenstellung von Häufigkeitsverteilungen für die größte Schädelgröße südafrikanischer (Kapland, Transvaal, Kalahari, Okavango-Bek-

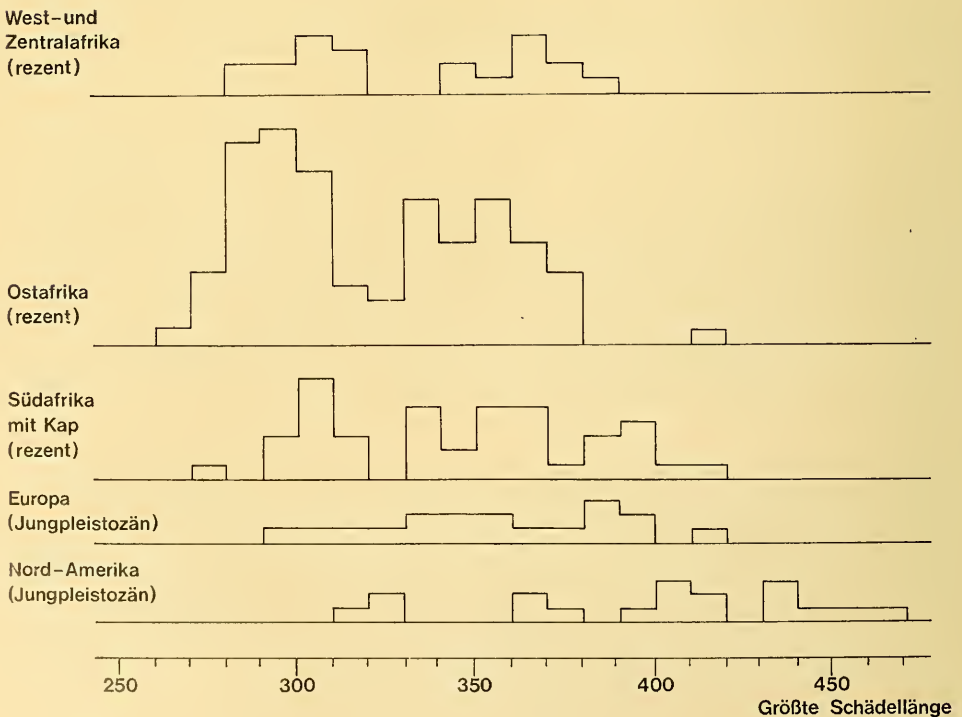


Abb. 3: Häufigkeitsverteilung für die größte Schädelgröße rezenter west- und zentralafrikanischer, ostafrikanischer, südafrikanischer und jungpleistozäner europäischer und nordamerikanischer Löwen.

ken und Südwestafrika), ostafrikanischer (Tanzania, Kenia, Uganda, Sudan) und west- und zentralafrikanischer Löwen nach den zitierten Literaturangaben und eigenen Untersuchungen läßt folgendes Ergebnis erkennen (Abb. 3): Die wenigen aus West- und Zentralafrika vorliegenden Schädel passen in die Verteilung derjenigen aus Ostafrika, die südafrikanischen haben hingegen bei ♂♂ und ♀♀ Doppelgipfel, deren erster noch im Größenbereich der west- und ostafrikanischen Löwen liegt, deren zweiter sich aber klar bei größeren Längen befindet. Wir haben hier offensichtlich ein Nebeneinandervorkommen zweier Größentypen in Südafrika vor uns. In der gesamten Variationsbreite gehen die südafrikanischen aber nicht über die ostafrikanischen Löwen hinaus. Wir müssen daher von Ost- bis Südafrika mit einer allmählichen Zunahme der durchschnittlichen Größe infolge zunehmender Häufung größerer Typen rechnen, ohne daß dabei die gesamte Variationsbreite — zumindest nach oben hin — wesentlich verschoben würde.

Die Kaplöwen dürften im Durchschnitt kaum größer als die Löwen der etwas nördlicheren südafrikanischen Gebiete gewesen sein. Die wenigen vorliegenden Schädelnängen ordnen sich in deren Verteilung ein, die Körper- + Schwanzlängen (Museumsexemplare 258—306 cm/Mazak 1964a, ein in der Kapkolonie erlegtes ♀ 268 cm, ein ♂ 325 cm/Paterson und Pringle zit. n. Guggisberg 1960) entsprechen ebenfalls den aus Südafrika bekannt gewordenen Maßen (Durchschnitt von über 150 Individuen etwa 274 cm/Stevenson-Hamilton zit. n. Guggisberg, größte Länge von am Zambesi und in Mozambique erlegten Löwen 345 cm und 331 cm/Foa und Vasse zit. n. Guggisberg). Nach den Schädelmaßen der Kaplöwen (vgl. oben) ist auf Körper + Schwanzlängen von ca. 240 bis ca. 300 cm zu schließen, für die Löwen des übrigen Südafrika auf Längen von ca. 240 bis ca. 325 cm.

Daß die Löwen aus Nordangola und dem südlichen Kongogebiet relativ klein sein sollen, wie Mazak (1968) angibt, läßt sich aus den vorliegenden Maßen nicht bestätigen. Die Verteilung der Schädelnängen ordnet sich vielmehr den Gipfeln der ostafrikanischen Löwen an. Auch unter den besonders klein beschriebenen Somalilöwen (Zukowsky 1964: Schulterhöhen von 73—85 cm) gab es offensichtlich außerordentlich große Individuen (KR + S 330 und 323 cm/Wolverton zit. n. Guggisberg). Für dieses Gebiet ist also höchstens von einer Häufung kleinerer Individuen zu sprechen, nicht aber unbedingt von einer unterart-typischen Kleinheit. Die Körper- + Schwanzlänge von Sudanlöwen soll bei ♀♀ zwischen 233 und 244 cm, bei ♂♂ 247—333 cm betragen (Meinertzhagen 1938 und Guggisberg 1960; Gesamtvariation nach der Condylabasallänge [vgl. oben] von ca. 240 bis ca. 330 cm).

Eine größenmäßige Unterscheidung der westafrikanischen von den ostafrikanischen Löwen, wie sie noch Mazak (1968) vornimmt, erscheint ebenfalls anhand des wenigen vorliegenden Materials kaum möglich, wie es aus der Verteilung der Schädelnängen hervorgeht (vgl. oben, Abb. 3). Ma-

zak (l. c.) gibt als durchschnittliche Körper- + Schwanzlänge der ♂♂ 250 cm an, wobei offen bleibt, nach wieviel Individuen dieser Wert errechnet ist. Zwei Felle erwachsener ♂♂ im Museum Wien sprechen selbst unter Berücksichtigung eventuell starker Streckung bei der Präparation für größere Längen. Nach den wenigen Schädeln ist auf eine Variation von KR + S zwischen etwa 240 und 275 cm zu schließen.

Die Gesamtlänge der Berberlöwen variierte nach Brehm zwischen 235 und 280 cm, ein algerischer Löwe soll 325 cm gemessen haben (Pease zit. n. Guggisberg 1960); nach Mazak (1970 a) gibt Pease die Durchschnittslänge der ♂♂ mit etwa 250 cm an. Nach den Maßen zweier Schädel (Mazak 1970) sind KR + S-Längen bei einem ♀ von etwa 250 cm, bei einem ♂ von etwa 275 cm zu erwarten. Die Berberlöwen waren demnach nicht besonders groß, keinesfalls größer als ostafrikanische Löwen (cf. Mazak 1970 a), eher noch kleiner.

Pocock (1930) führt für indische Löwen Gesamtlängen von 244 bis 310 cm auf, Mazak (1968) solche von 260—290 cm für ♂♂, wobei die ♀♀ wesentlich kleiner sein sollen, womit das von Pocock (1935) gegebene Maß von 257 cm für eine Löwin allerdings nicht übereinstimmt. Die gegenüber den oft fraglichen Körperlängenmessungen zuverlässigeren Werte der Schädelmaße zeigen beim Vergleich der Häufigkeitsverteilungen indischer

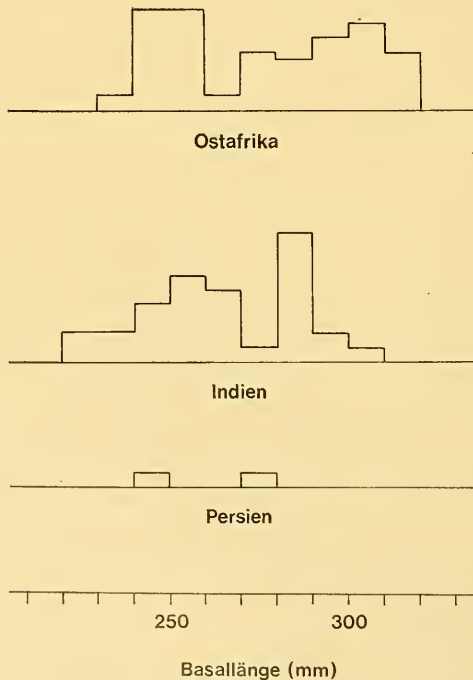


Abb. 4: Häufigkeitsverteilung für die Basallängen rezenter ostafrikanischer und indischer Löwen; zum Vergleich auch die Werte zweier Schädel persischer Löwen.

und ostafrikanischer Löwen (Abb. 4), daß der Sexualdimorphismus bezüglich der absoluten Größe bei den indischen Löwen geringer sein könnte als bei den afrikanischen, wobei wir allerdings bei den ostafrikanischen Löwen mit dem Vorhandensein zweier oder mehrerer Größentypen rechnen müssen (vgl. oben). Die Schädelmaße sprechen für KR + S-Längen von etwa 210—300 cm.

Daß die persischen Löwen gegenüber den indischen sehr klein gewesen sein sollen, wie es seit Fitzinger (1868) viele Autoren immer wieder übernehmen (so auch Mazak 1968), geht aus den wenigen vorhandenen Belegen nicht eindeutig hervor. Mazak (l. c.) schreibt selbst zur Körpergröße: „genaue Daten unbekannt“. Die Maße der vom Verfasser studierten beiden Schädel des Pariser Museums lassen KR + S-Werte von etwa 230 und 260 cm erwarten, die sich also gut in die Reihe der indischen Löwen einordnen.

Insgesamt zeigt es sich, daß die absolute Größe in allen Populationen stark variiert und im Mittel bei den Löwen aus einem Großteil des Gesamtverbreitungsgebietes im gleichen Bereich liegt. Vom östlichen zum südlichen Afrika ist anscheinend durch eine Häufung von Individuen eines größeren Typs eine deutliche Zunahme der Durchschnittsgröße zu beobachten. Als Merkmal zur systematischen Unterteilung in verschiedene Unterarten erscheint die absolute Größe jedoch auch zwischen ost- und südafrikanischen Löwen nur wenig geeignet, da zwischen ihnen ein mehr gradueller Übergang, aber keine scharfe Grenze bezüglich der Häufigkeit der Größenklassen zu bestehen scheint.

3.2.7 Schädelmerkmale

Literatur:

De Blainville (1843) kann an ihm vorliegenden Löwenschädeln aus dem Atlasgebiet, aus Senegal, aus dem Kapland und aus Nubien keine für subspezifische Trennung ausreichenden Merkmale feststellen. Die nubische Form (*nubica*) trennt er aufgrund eines Zahnmerkmals (vgl. Kap. 3.2.8) ab.

Von Reichenau (1906) bezieht sich beim Vergleich mit fossilen Löwen auf den Unterrand des Unterkiefers und kommt zum Schluß, daß sich von hochkonvexen bis zu schwach konkaven Löwenunterkiefen alle Übergänge unter den Lokalrassen finden. In extremer Form soll der hochkonvexe Rand den Löwen des Kaplandes auszeichnen.

Lönnberg (1910) benutzt zur Diagnose seiner neuen Subspezies *sabakiensis* von der Nordseite des Kilimandjaro folgende Schädelmerkmale: 1. Entfernung zwischen den Laminae pterygoidea größer als Entfernung zwischen den Bullae, bei der verglichenen Subspezies *massaica* etwa gleich groß; 2. Foramen magnum relativ sehr hoch, bei *massaica* relativ niedrig. Der gleiche Autor vergleicht später (1912) den Schädel von *somaliensis* Noack mit einem Schädel des Kaplöwen und stellt starken Größenunter-

schied, verschiedene Entwicklung der Crista occipitalis und andere Besonderheiten fest, die nach seiner Beschreibung jedoch durchaus in die Variationsbreite einer Subspezies fallen.

Heller (1913) beschreibt Schädelunterschiede für den westafrikanischen Löwen und den ostafrikanischen *massaica*-Typ in Beziehung zu seinen beiden neuen Formen *roosevelti* und *nyanzae*. Drei Zootiere aus Abessinien und dem Sudan (*roosevelti*) sind durch große Schädelbreite und breite Fossa mesopterygoidea charakterisiert. Breite Schädel besitzen auch die westafrikanischen Löwen, während die ostafrikanischen schmalschädelig sind und schmälere Fossa mesopterygoidea haben. Der Schädel von *nyanzae* ist kleiner und noch schmaler als der von *massaica*.

Hollister (1918) sieht sich demgegenüber nicht in der Lage, irgendwelche konstanten und verlässlichen Unterschiede im Schädelbau von *massaica* und *nyanzae* zu finden. Gleichermassen kann *sabakiensis* Lönnberg bei Heranziehung größeren Materials nicht von *massaica* unterschieden werden. Hollister (1917 und 1918) kann bei der Untersuchung von *massaica*-Schädeln von Zootieren auffällige Änderungen gegenüber Wildlöwen gleicher Herkunft besonders in der Betonung der Breitenmaße und der Massivität feststellen (vgl. oben, Kap. 3.2.1). Sie entsprechen damit dem Formtyp von Hellers *roosevelti* und lassen dessen Unterscheidungsmerkmale hinfällig werden.

Allen (1924) gibt für seine Unterart *azandicus* aus Nordost-Kongo als Schädelmerkmale gegenüber *massaica* und *nyanzae* etwas größere absolute Maße und relativ etwas größere Breite an.

Pocock (1930) beschäftigt sich ausführlich mit der Schädelmorphologie des indischen Löwen. Anschließend an eine frühere Beobachtung Owens (1834) kommt er zu dem Schluß, daß diese Form durch eine Verdoppelung des Infraorbital-Foramens, die sich entweder einseitig oder beidseitig findet, gegenüber allen afrikanischen Löwen ausgezeichnet sei. Als weiteres trennendes Merkmal wertet er die bemerkenswert geringe Aufblähung der Bulla, die bei indischen Löwen niedriger als bei afrikanischen ist, bei denen sie in großem Maße variiert. Gewöhnlich stärker entwickelt als bei afrikanischen Löwen sind die Crista sagittalis und die nach vorn anschließenden postorbitalen Knochenkämme. Ein anderer Unterschied liegt in der Kürze der postorbitalen Einschnürung (Pocock 1935), wobei die Entfernung von den Processus postorbitales zur Fronto-Parietal-Sutur kürzer als bei afrikanischen Löwen sein soll.

Während nach Pocock Verdoppelung des Foramen infraorbitalis bei afrikanischen Löwen nie vorkommt, fand Hattenorth (1936) unter 124 afrikanischen Löwen in einem Fall eine solche Abweichung von der Norm. Auf die Verteilung in verschiedenen Populationen zu prüfen sein wird ein Merkmal, das Hattenorth als seltene Abänderung am Löwenschädel feststellt: „Die dorsale Kante des Proc. zygom. des Squamosum, die an ihrer Wurzel ein vorspringendes Dach über dem Oberrand des äußeren Gehörganges bildet, sog. Lin. temporalis s. tympanica, verstreicht in aboraler Richtung schnell und bildet keine weiterlaufende Crista. Der

von Allen abgebildete westafrikanische und zwei Blainvillesche (*Leo nubicus* und *Leo senegalensis*) Löwenschädel machen jedoch eine starke Ausnahme hiervon.“

Roberts (1935, 1948, 1951) vergleicht die Schädelform südafrikanischer Löwen. Seine Kalahari-Subspezies *vernayi* ist „cranially shorter, but nearly as broad at the mastoids and quite as broad across the maxilla when measured from the outside of P⁴“ (gegenüber *krugeri*/Roberts 1948). Unter den Löwen des feuchten Gebietes nördlich der Kalahari findet er „some with skulls in males that are as long as or even slightly longer than in *krugeri*, but with the mastoid, zygomatic and maxilla breadths less, though interorbitally broader; in females the skulls are shorter than in *krugeri*, but almost as broad“ (Roberts 1948). Später (Roberts 1951) beschreibt der gleiche Autor die Schädel dieser Ngamiland-Löwinnen jedoch als sowohl kürzer, wie auch schmaler. Die geographisch anschließende Katinga-Form (*bleyenberghi*) soll dagegen sehr kurzschädlig sein.

Lundholm (1952) publiziert den Fund eines subfossilen Schädels des Kaplöwen (*melanochaita*) und stellt auf dieser Grundlage einige Unterscheidungsmerkmale zu anderen südafrikanischen Löwen auf: 1. Das Occiput ist relativ kürzer, der Condylbasal-Gesamtlängen-Index beträgt 94,8 gegenüber 89,2 als Mittelwert für Löwen aus Transvaal und Ngamiland; 2. die Schnauze ist breiter, mit einem Schnauzenbreiten-Gesamtlängen-Index von 30,0 gegenüber 28,2; 3. Zahngrößenunterschiede (vgl. Kap. 3.2.8). Mazak & Husson (1960) schließen ihre Kaplöwenuntersuchung an Lundholm an und stellen für den Unterkiefer bedeutendere absolute und relative Größe fest.

Todd (1965) vergleicht unter Anwendung moderner statistischer Methoden (Faktoren-Analyse, Abweichung der Mittelwerte von einzelnen Variablen und Diskriminanz-Analyse) eine Serie von 20 neu aufgefundenen indischen Löwenschädeln mit einer Sammelserie von 31 Schädeln afrikanischer Löwen verschiedener Herkunft. Das Ergebnis der Faktorenanalyse zeigt, daß etwa 95 % der Gesamtvariation durch den Einfluß der absoluten Größe zu erklären sind, etwa weitere 3 % durch einen beide Serien trennenden Faktor und die restlichen 2 % nicht näher zuordenbar sind; ein klar dem Geschlecht zuzuordnender Faktor fehlt. Der Vergleich der Mittelwerte verschiedener Maße (Gaumenlänge, Schnauzenbreite, Mastoidbreite, Breite über den Condylen) bezogen auf die Basallänge (nicht Condylbasallänge, wie Todd angibt) ergibt keinerlei signifikanten Unterschiede zwischen beiden Serien, während die Diskriminanzanalyse eine klare Trennung zuläßt. Die Auswertung führt Todd zu folgendem Ergebnis: „In comparing the skulls of the two populations a differentiation into a facial and cranial portion or neuraxial and non-neuraxial portion appears. The measurements indicate that the Gir lion tends to be broader but shorter in the facial or non-neuraxial region than the African lion, while in the cranial or neuraxial region this tendency is reversed.“ Im Hinblick auf morphognostische Merkmale unterstreicht Todd (l. c.) den Befund Pococks, daß die Bullae der afrikanischen Löwen weiter aufgeblasen erscheinen als diejeni-

gen der indischen. Hingegen kommt er in Betrachtung der Häufigkeit der Teilung des Infraorbital-Foramens zum Schluß: „The general decrease in frequency of foramina division over the last 140 years is suggested to be related to gene frequency shifts possibly resulting from genetic drift.“ Als weiteres Merkmal der indischen Gir-Löwen stellt Todd Reduktionstendenzen am P_3 fest.

M a z a k (1970 a) findet als Merkmal für indische Löwen und Berberlöwen gegenüber den anderen afrikanischen Formen relativ geringe Postorbitalbreite. Für den Kaplöwen unterstreicht M a z a k (1970 b) die relative Kürze der größten Schädellänge in bezug zur Condylbasallänge, während er die von L u n d h o l m (1952) angegebenen Merkmale der relativ breiteren Schnauze und der relativ größeren Unterkieferlänge nicht bestätigen kann. Hingegen weist er auf eine etwas größere Robustheit des Kaplöwenunterkiefers im Vergleich zu den Kiefern anderer südafrikanischer Löwen hin. Ferner zeigt er eine weit größere Schnauzenhöhe (in % der Nasallänge) der Kaplöwen jenen gegenüber auf und verweist auf eine ungewöhnlich starke und hohe Crista sagittalis. In diesem Zusammenhang führt er die in allen diesen Merkmalen gefundene hohe Variabilität der wenigen aus dem Kapland bekannt gewordenen Löwenschädel auf eine Beschränkung des Vorkommens des eigentlichen Kaplöwen auf das Gebiet der Hochebene im Inneren des Kaplandes und die Existenz von *P. leo krugeri* entsprechenden Löwen jenseits der Gebirgskette im Osten des Landes (Albany, Kaffraria, Natal) zurück.

Durch Messung der Hirnschädelkapazität gelingt H e m m e r (1971) der Nachweis unterschiedlicher Cephalisationsstufen bei afrikanischen und asiatischen Löwen. Letztere besitzen um 17 % geringere relative Hirngröße als erstere und ordnen sich der Allometrieachse von *Panthera pardus* an. Nachdem die Postorbitalbreite locker mit der Hirnraumkapazität korreliert ist (r bei Leoparden und Löwen zwischen 0,5 und 0,6), ist anzunehmen, daß auch die Berberlöwen ihrer Cephalisationshöhe nach den asiatischen gleichen.

Eigene Befunde:

Die Relation Jochbogenbreite/Condylbasallänge (Jochbogenbreitenindex) wurde bereits oben (Kap. 3.2.5) für eine Serie ostafrikanischer Löwen im Vergleich zu den Kaplöwen berechnet, wobei sich kein Unterschied zwischen ostafrikanischen Löwen, Kaplöwen und Berberlöwen sichern ließ. Hollisters (1917 und 1918) Feststellung einer modifikatorischen Veränderung der relativen Schädelbreite bei Zoothaltung kommt für die von ihm beschriebenen Schädel in einem signifikanten Unterschied der Indexmittelwerte zum Ausdruck (Wildtiere *P. leo massaica*: $M = 73$, $s = \pm 2,5$, $m = \pm 0,5$; Zootiere *P. leo massaica*: $M = 82,5$, $s = \pm 2,5$, $m = \pm 1,5$). Die von Heller (1913) beschriebenen *roosevelti*-Schädel (Zoo) fallen mit Werten von 86,5 und 80 in diesen Zoolöwenbereich, während vom Verfasser gemessene Wildlöwenschädel aus dem Sudan sich mit Indizes von 71

bis 73,5 ostafrikanischen Wildlöwen anordnen und somit die Hinfälligkeit einer Abtrennung der Löwen des Sudans nach der Breitenentwicklung des Schädels unterstreichen (cf. Hollister 1918).

Der Vergleich der von Hollister (1918) mitgeteilten Serien von *P. leo massaica* ($M = 73, s = \pm 2,5, m = \pm 0,5$) und *P. leo nyanzae* ($M = 73, s = \pm 2,5, m = \pm 0,5$) mit der Serie der vom Verfasser vermessenen Löwenschädel aus dem ehemaligen Deutsch-Ostafrika ($M = 72,5, s = \pm 2,5, m = \pm 0,5$) führt zum Ergebnis praktischer Übereinstimmung. Die geringfügige Abweichung letzterer liegt im Zufallsbereich. Eine Trennung von *nyanzae* und *massaica* nach der Schädelbreite, wie es Heller (1913) vermutet, wird somit hinfällig.

Für die von Roberts (1951) publizierten Serien aus dem Ngamiland ($M = 73, s = \pm 1,5, m = \pm 0,5$) und von *P. leo krugeri* ($M = 73,5, s = \pm 2, m = \pm 1$) gilt das gleiche. Die von Roberts (l. c.) als *P. leo vernayi* aus der Kalahari beschriebenen (unter Hinzunahme des Schädels eines Kalaharilöwen im Museum Wiesbaden) und die dieser Form nahestehenden Schädel aus Transvaal und dem Ngamiland weisen im Mittel dagegen etwas höhere Indexwerte auf ($M = 74,5, s = \pm 2,5, m = \pm 0,5$), ohne daß sich dieser Unterschied infolge der geringen Seriengrößen allerdings statistisch absichern ließe.

Die Löwen aus Nordostkongo (*azandica* Allen) und Zentralafrika (Tschadgebiet bis Kamerun = *kamptzi* Matschie) können durch ihre durchschnittlich größere relative Jochbogenbreite von den ost- und den meisten südafrikanischen Löwen abgetrennt werden. Für die von Allen (1924) publizierte *P. leo azandica*-Serie von 9 Schädeln ergibt sich ein Mittel von 76 ($s = \pm 3, m = \pm 1$), für eine kleine Serie von *P. leo kamptzi* (Werte eines von Matschie [1900] mitgeteilten und 4 vom Verfasser untersuchter Schädel aus Kamerun und dem Tschadgebiet) ein solches von 76,5 ($s = \pm 1, m = \pm 0,5$). Damit kann die Beurteilung Allens (1924), *P. leo azandica* sei relativ breitschädlicher als die ostafrikanischen Löwen, als zutreffend gekennzeichnet werden. Dies stimmt auch für die Feststellung Hellers (1913), die westafrikanischen Löwen besäßen breitere Schädel als die ostafrikanischen, da außer den aus Zentralafrika stammenden Schädeln auch ein Schädel aus dem Senegal im Berner Museum entsprechend eine große relative Jochbogenbreite aufweist (Index 80,5).

Die relative Jochbogenbreite der indischen Löwen stimmt wieder mit derjenigen der ost-/südafrikanischen Gruppe überein (nach Maßen bei Pocock 1930: $M = 73, s = \pm 2,5, m = \pm 1$); gleiches gilt für den Berberlöwen (73 und 73,5 nach Maßen bei Mazak (1970 a).

Eine Verwendung des Merkmals relative Jochbogenbreite zu systematischen Zwecken ist nicht ohne Bedenken durchzuführen, da die Schädelbreite stark modifikabel ist und die durch Umwelteinflüsse zu erreichende Transposition der betreffenden Achse zu größeren Breitenwerten hin den Unterschied zwischen ost- und zentralafrikanischen Löwen noch übersteigt. Es scheint jedoch höchst unwahrscheinlich, daß in dem gesamten Gebiet von Westafrika bis Nordost-Kongo eine gegenüber allen anderen Teilen des

Verbreitungsgebietes der Art gleichsinnig abweichende spezielle Umwelteinflussung auf das Wachstum des Löwenschädels vorläge, so daß dieses Merkmal zur Gruppencharakterisierung von Wildlöwen dennoch herangezogen werden kann.

Die von Roberts (1948) zur Unterscheidung von *P. leo vernayi* und *P. leo krugeri* benutzte Schnauzenbreite (auf Höhe der P^4) erweist sich als negativ allometrisch mit der Condylbasallänge korreliert (Allometrieexponent [Reduzierte Hauptachse] für eine Gesamtserie der von Roberts 1951 publizierten südafrikanischen Löwen $0,62$ bei $r = 0,85$ und zw. [1 %-Niveau] = $0,55$). Die Einzel-Allometrieachsen für *P. leo krugeri* und *P. leo vernayi* + dieser nahestehende Formen verlaufen praktisch gleich. Bei zunehmender absoluter Größe wird die Schnauze also relativ schmaler. Der mittlere Index Schnauzenbreite $\times 100$: Condylbasallänge beträgt, berechnet sowohl nach der Allometrie geraden für *P. leo krugeri*, als auch nach derjenigen für *P. leo vernayi*, bei einer Condylbasallänge von 250 mm 45 , bei 300 mm 42 und bei 350 mm 40 . Dadurch erklärt sich die von Roberts (z. B. 1951) gefundene, etwas größere relative Schnauzenbreite der im Mittel kleineren Individuen von *vernayi* gegenüber *krugeri*, ohne daß tatsächlich ein Proportionsunterschied zwischen beiden Serien bestünde.

Für die Relation Mastoidbreite / Condylbasallänge ergeben sich bei der Allometrieberechnung wieder für verschiedene Serien um die Isometrie schwankende Exponenten ($0,91 \pm 0,02$ für Ngamiland-Löwen, $1,04 \pm 0,12$ für *P. leo krugeri* + *vernayi* [beide Serien n. Roberts 1951], $0,87 \pm 0,12$ für *P. leo massaica* und $0,95 \pm 0,09$ für *P. leo nyanzae* [beide Serien n. Hollister 1918]), die eine Indexbildung rechtfertigen. Es lassen sich folgende Werte (jeweils M, s, m) bestimmen: Kaplöwen (Mazak 1970 b, Lundholm 1952, eigene Messung) $40,5, \pm 1, \pm 0,5$; *P. leo krugeri* (Roberts 1951) $44, \pm 1,5, \pm 1$; *P. leo vernayi* + dieser nahestehend (Roberts 1951) $43,5, \pm 1, \pm 0,5$; Ngamiland-Löwen (Roberts 1951) $42, \pm 1, \pm 0,5$; *P. leo azandica* (Allen 1924) $43,5, \pm 2, \pm 0,5$; Berberlöwen (Mazak 1970 a) 46 und $44,5$, persische Löwen (eigene Messung) $44,5$ und $43,5$; indische Löwen (Pocock 1930) $44,5, \pm 3, \pm 1$.

Besonders festzuhalten erscheint die im Gegensatz zu den relativ hohen Werten der Löwen Transvaals stehende Tendenz der Kaplöwen zu sehr niederen Werten, die anscheinend auch ein weiteres Trennmerkmal des Kaplöwen vom Berberlöwenschädel darstellt, da letzterer sich wie die Schädel der asiatischen Löwen den wenigen bekannten Stücken zufolge durch besonders hohe Werte auszuzeichnen scheint.

In ebenfalls isometrischem Zusammenhang mit der Condylbasallänge steht die Interorbitalbreite (Allometrieexponenten für *P. leo massaica* und *P. leo nyanzae* nach den Werten bei Hollister 1918: $1,01 \pm 0,13$ bzw. $0,95 \pm 0,11$). Folgende Indexwerte wurden errechnet (jeweils M, s, m): Kaplöwen (Lundholm 1952, Mazak 1970 b, eigene Messung) $21,5 \pm 1, \pm 0,5$; *P. leo krugeri* (Roberts 1951) $22, \pm 1, \pm 0,5$; *P. leo vernayi* + dieser nahestehend (Roberts 1951) $22, \pm 1,5, \pm 0,5$; Ngamilandlöwen

(Roberts 1951) 22, $\pm 0,5$, $\pm 0,5$; *P. leo massaica* (Hollister 1918) 22,5 ± 1 , $\pm 0,5$; *P. leo nyanzae* (Hollister 1918) 22, ± 1 , $\pm 0,5$; *P. leo azandica* (Allen 1924) 23,5, $\pm 1,5$, $\pm 0,5$; Senegallöwe (eigene Messung) 21; Berberlöwen (Mazak 1970 a) 22 und 24,5; persische Löwen (eigene Messung) 24 und 24,5; indische Löwen (Pocock 1930) 24, ± 2 , ± 1 . In dieser Maßrelation zeigt sich also einerseits ein ähnliches Ergebnis wie hinsichtlich des Mastoidbreitenindex, indem gegenüber der Masse der ost- und süd-afrikanischen Löwen die Kaplöwen zu niedrigeren, die Berberlöwen und die asiatischen Löwen aber zu höheren Werten tendieren, andererseits eine gewisse Ähnlichkeit zur Variation des Jochbogenbreitenindex, da auch hier die Serie von *P. leo azandica* im Mittel einen höheren Wert besitzt. Wie bei den übrigen Breitenmaßen, so ist jedoch auch in diesem Fall bei der systematischen Wertung der Befunde Vorsicht zu wahren, nachdem die von Hollister (1917, 1918) bearbeiteten Zoolöwenschädel durchschnittlich größere Interorbitalbreiten aufweisen (Index 22,5—25), als die entsprechenden Wildtiere.

Auf den praktisch isometrischen Zusammenhang zwischen der größten Schädellänge und der Condylbasallänge wurde oben (Kap. 3.2.6) bereits hingewiesen. Die Relation dieser beiden Längenmaße unterliegt kaum so großer Modifikabilität, wie es bei den Breitenmaßen festzustellen ist; der Mittelwert des Gesamtlängenindex der *P. leo massaica*-Zootiere (Hollister 1918) ist mit demjenigen der entsprechenden Wildtiere identisch. Zwischen verschiedenen Serien zentral- und ostafrikanischer Löwen lassen sich keine signifikanten Unterschiede finden (M, $\pm s$, $\pm m$): *P. leo massaica* (Hollister 1918) 111,5, ± 2 , $\pm 0,5$; *P. leo nyanzae* (Hollister 1918) 111, $\pm 1,5$, $\pm 0,5$; *P. leo azandica* (Allen 1924) 112, ± 2 , $\pm 0,5$; *P. leo kumptzi* (Matsche 1900, eigene Messung) 111,5, $\pm 0,5$, ($\pm 0,5$). Von dieser Gruppe weicht *P. leo krugeri* (n. Roberts 1951) mit den Werten 115, ± 1 , $\pm 0,5$ besonders stark ab, *P. leo vernayi* (113, ± 1 , $\pm 0,5$) und die Ngamilandlöwen (113, $\pm 1,5$, $\pm 0,5$) (beide Serien n. Roberts 1951) nehmen eine Zwischenstellung ein. Unter den Löwen des Kaplandes finden sich, wie es besonders Mazak (1970 b) feststellt, sowohl Individuen des *krugeri*-Typs (Schädel in den Museen von Leiden und Stockholm: mittlerer Indexwert 114,5), als auch Individuen mit sehr kurzer relativer Gesamtlänge (Schädel in den Museen von London und Basel und subfossiler Schädel n. Lundholm 1952: mittlerer Indexwert 108,5), die Mazak (1970 b) als die eigentlichen Repräsentanten von *P. leo melanochaita* aus der inneren Hochebene der Kapprovinz ansieht. Diese Heterogenität in der gesamten Kaplöwen-Serie kommt in den Streuungswerten um das Gesamtmittel (111,5) zum Ausdruck: $s = \pm 4$, $m = \pm 1,5$, die diejenigen der anderen Serien weit übersteigen. Den niederen Kaplöwenwerten entsprechen (cf. Mazak 1970 b) diejenigen der nordafrikanischen (109, 111 n. Werten bei Mazak 1970 a), indischen (110, $\pm 1,5$, $\pm 0,5$ n. Werten bei Pocock 1930) und persischen Löwen (110, 111). Auch 2 Werte westafrikanischer Löwen (Senegallöwe im Berner Museum und Löwe aus Gambia n. Mazak 1970 b) würden hierzu passen (109, 111), ohne daß für alle diese letzteren Serien

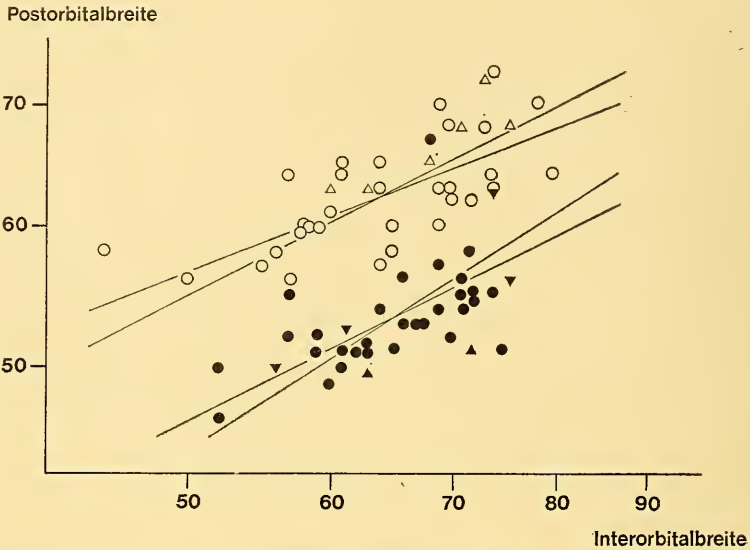


Abb. 5: Allometriediagramm Postoribitalbreite/Interorbitalbreite für indische (●, Werte n. Todd 1965 u. schriftl. Mitt.) und afrikanische Löwen (○, Sammelserie n. Todd 1965), persische Löwen (▲), Berberlöhne (▼) und Kaplöhne (△); für afrikanische und indische Löwen jeweils Hauptachse und reduzierte Hauptachse eingetragen.

aber signifikante Abweichungen den ostafrikanischen gegenüber bestehen würden.

Der von Todd (1965) beschriebene trennende Faktor zwischen indischen und afrikanischen Löwen kommt, in Entsprechung zum Befund Mazaks (1970) bezüglich der Postoribitalbreite, außerordentlich gut in der negativ allometrischen Relation der beiden Breitenmaße Interorbitalbreite und Postoribitalbreite zum Ausdruck, da erstere die Größe (Breite) des Gesichtsteils des Schädels kennzeichnet und letztere mit der Größe der Hirnkapsel korreliert (Hemmer 1971). Wie Abbildung 5 verdeutlicht, läßt diese Maßrelation allein eine fast vollkommene Trennung asiatischer und afrikanischer Löwen — mit Ausnahme des Berberlöhne — möglich werden, wobei jeweils nur einzelne Individuen in den Bereich der anderen Serie streuen. Die Berberlöhenschädel ordnen sich der Allometrieachse der indischen Löwen an (cf. Mazak 1970 a), die Kaplöhenschädel liegen im Bereich der anderen ost- und südafrikanischen Löwen. Der Unterschied der relativen Hirngröße zwischen diesen Gruppen, mit dem dies zusammenhängt, wurde vom Verfasser bereits an anderer Stelle publiziert (Hemmer 1971, vgl. oben).

Als wohl von der Kapazitätsstufe unabhängiges, weiteres Merkmal asiatischer Löwen könnte eine durchschnittlich geringere Aufblähung der Bulla angesehen werden, wie es Pocock (1930) und Todd (1965) annehmen. An vom Verfasser studierten Schädeln persischer und indischer Löwen ist das Ectotympanicum relativ groß und z. T. stark vom Entotympanicum ab-

gesetzt und oral weiter als der Processus entotympanicum vorragend. Die von indischen Löwen beschriebene Teilung eines der Infraorbitalforamina findet sich auch bei den beiden untersuchten persischen Löwen.

Als weitere morphognostische Merkmale am Löwenschädel stehen der Unterrand des Unterkiefers und der Verlauf der dorsalen Kante des Proc. zygom. des Squamosum zur Diskussion. Extrem konvexer Unterrand soll nach von Reichenau (1906, vgl. oben) den Kiefer des Kaplöwen kennzeichnen. Die beiden Kaplöwenschädel des Museums Leiden weichen in diesem Merkmal jedoch in keiner Weise von Schädeln ostafrikanischer Löwen ab. Der Schädel im Museum Basel vermittelt in der Unterkieferform zu den von Blainville (1843) und Lundholm (1952) abgebildeten Kaplöwenschädeln, die unter dem M_1 deutliche Ausbauchung des Unterkieferrandes besitzen. Dieser Bildung ist aber kein systematischer Wert zuzumessen, da sie sich während der Ontogenese verändert und als Kennzeichen von jüngeren Tieren erscheint, bei denen das Kieferwachstum noch nicht abgeschlossen ist (cf. Mazak 1970 b, Hemmer 1972). Bei zwei Schädeln persischer Löwen reicht die Massetergrube am Unterkiefer wie meist bei *Panthera pardus* und wie bei *Panthera gombaszoegensis* (vgl. Hemmer & Schütt 1969) oral nur bis unter den Hinterrand des M_1 und nicht unter den M_1 selbst, wie es beim Löwen sonst in der Regel der Fall ist.

Die Supramastoidcrista, wie sie Haltenorth (1936) von zwei westafrikanischen und einem nubischen Löwenschädel beschreibt, fand der Verfasser bei einer Reihe anderer Schädel aus Westafrika und dem Sudan nicht.

Die vergleichende Betrachtung verschiedener Maßrelationen am Schädel erlaubt anhand der relativen Hirngröße und der damit zusammenhängenden relativen Postorbitalbreite die Untergliederung aller rezenter Löwen in zwei Formengruppen, die verschiedene Stufen der Hirnevolution verkörpern. Die primitivere Stufe umfaßt die Löwen Nordwestafrikas, Vorderasiens und Indiens, von denen sich die asiatischen Löwen gemeinsam durch morphognostische Merkmale von den Berberlöwen absetzen. Zur höheren Hirnevolutionsstufe gehören alle Löwen Afrikas südlich der Sahara. Innerhalb dieser Gruppe lassen sich die von Mazak (1970 b) als typisch angesehenen Löwen des Kaplandes bezüglich der relativen Kürze der Gesamtschädellänge an die Primitivgruppe anschließen, sind aber durch ihre relativ sehr geringe Mastoidbreite und Interorbitalbreite gut von jenen Formen trennbar, die sich hier gerade durch hohe Werte auszeichnen. In diesem Zusammenhang sei kurz auf die fragliche Herkunft eines Löwen im Wiener Museum (montierter Balg NMW 711, Schädel NMW 1422) eingegangen, der vom Verfasser (Hemmer 1966 a) als Kaplöwe angesehen, von Mazak (1970 b) als solcher aber verworfen wurde. In allen hier behandelten Indizes schließt sich der Schädel dieses Exemplars immerhin unter allen afrikanischen Löwenformen am engsten demjenigen des Kaplöwen an, und ist von dem des Berberlöwen allein schon durch seine große Postorbitalbreite zu trennen (Mastoidbreitenindex 40, Interorbitalbreiten-

index 17, Gesamtlängenindex 107, Vergleichswerte s. oben). Im Verein mit seiner Mähne der Entwicklungsreihe II verleiht dies doch wohl der Annahme der Kaplöwenstämmigkeit jenes Löwen neuerlich Wahrscheinlichkeit; in die Betrachtung der Merkmalsvariation der Löwen verschiedener geographischer Herkunft konnte dieses Stück selbstverständlich mangels Herkunftslokalisierung nicht einbezogen werden.

Unter den Löwen Afrikas südlich der Sahara hebt sich neben dem Kaplöwen im Schädelbau die zweite südafrikanische Form, der Krugerpark-Löwe, am klarsten heraus, der gerade im Gegensatz zu aus dem Kapland stammenden Tieren durch eine relativ sehr große Gesamtlänge des Schädels und relativ große Mastoidbreite charakterisiert werden kann. Diese Merkmale finden sich über Transvaal hinaus bei einzelnen, nach Ansicht M a z a k s (1970 b) von jenseits der südöstlichen Gebirgskette kommenden, Löwen des Kaplandes, ferner in die Populationen der Kalahari und des Ngamilandes ausstrahlend. Die Kalaharilöwen nähern sich bezüglich ihrer relativen Jochbogenbreite wiederum stärker als die anderen Löwen Süd- und Ostafrikas den Populationen des Nordostkongogebietes, Zentral- und Westafrikas, die durch einen durchschnittlich relativ sehr breiten Jochbogen gekennzeichnet sind.

3.2.8 Gebißmerkmale

Literatur:

Blainville (1843) gründet die Abtrennung von *P. leo nubica* von anderen Formen auf ein Zahnmerkmal. Der einzige am Typusschädel noch vorhandene P_3 hat nicht die Normalgestalt dieses Zahnes, sondern erscheint nach der Abbildung ähnlich dem Feliden- P^2 rudimentär.

Roberts (1948) gibt bei der Neubeschreibung von *P. leo vernayi* die gegenüber *P. leo krugeri* kürzere obere Zahnreihe ($C-P^4$) als abweichend an. Heller (1913) unterscheidet die westafrikanischen von den ost- und südafrikanischen Löwen anhand der Größe der Reißzähne, wobei erstere durch große, letztere durch kleine Zähne ausgezeichnet sein sollen.

Als charakteristisch für die indischen Gir-Löwen findet Todd (1965) eine hohe Variabilität des P_3 , bei dem er verschiedene Reduktionsstadien vom Verschmelzen der bei afrikanischen Löwen doppelten Wurzel bis hin zum gänzlichen Fehlen feststellt. In der kleinen Population des Gir-Gebietes scheint die erstmals bei einem aus der Zeit um 1910 stammenden Schädel beachtete Reduktion des P_3 zu einem Rudiment bei in den Jahren zwischen 1953 und 1963 gestorbenen Tieren zugenommen zu haben.

Der Verfasser selbst (Hemmer 1966 a) benutzt bei der Besprechung eines als Kaplöwe angesehenen Exemplars im Wiener Museum den Index Breite des $M_1 \times 100$

$\frac{\text{Länge des } M_1}{\text{Breite des } M_1 \times 100}$ zur Kennzeichnung des Kaplöwen, dessen Wert hierzu später M a z a k (1970 b) in Frage stellt. Hingegen findet M a z a k (l. c.) bei

2 Kapl Löwenschädel im British Museum voll entwickelte P_2 und sieht damit die Tendenz zur P_2 -Bildung als diagnostisches Kriterium an.

Zur Untersuchung fossiler Löwengebisse zieht Rühl (1939) Längen-Breiten-Indizes der Unterkieferzähne heran. Ebenfalls zu diesem Zweck bildet Lehmann (1954) den Index $\frac{\text{Länge des } M_1 \times 100}{\text{Länge des } P_4}$, dessen Brauchbarkeit der Verfasser diskutiert (Hemmer 1967 c), indem er zeigt, daß bei ostafrikanischen Löwen der M_1 bei zunehmender absoluter Größe gegenüber dem P_4 relativ länger wird, der Index damit also steigt.

Eigene Befunde:

Die Untersuchungen des Verfassers an den Zähnen rezenter Löwen beziehen sich vor allem auf die relative Größe der Zähne und auf die Längen- und Längen-Breiten-Relationen. Dem von Blainville (1843) beschriebenen morphognostischen Merkmal zur Abtrennung des nubischen Löwen kann als Anormalität keine systematische Bedeutung beigemessen werden, nachdem sich entsprechende Reduktion des P_3 bei keinem anderen der vom Verfasser studierten Löwenschädel aus dem gebietsmäßig anschließenden Sudan findet und Todd (1965) für ähnliche P_3 -Veränderungen bei indischen Löwen zeigt, daß sich die Häufigkeit ihres Auftretens in kleinen Populationen relativ rasch ändern kann und daher diesbezüglich keine Schlüsse auf Verwandtschaftsverhältnisse von den indischen Gir-Löwen

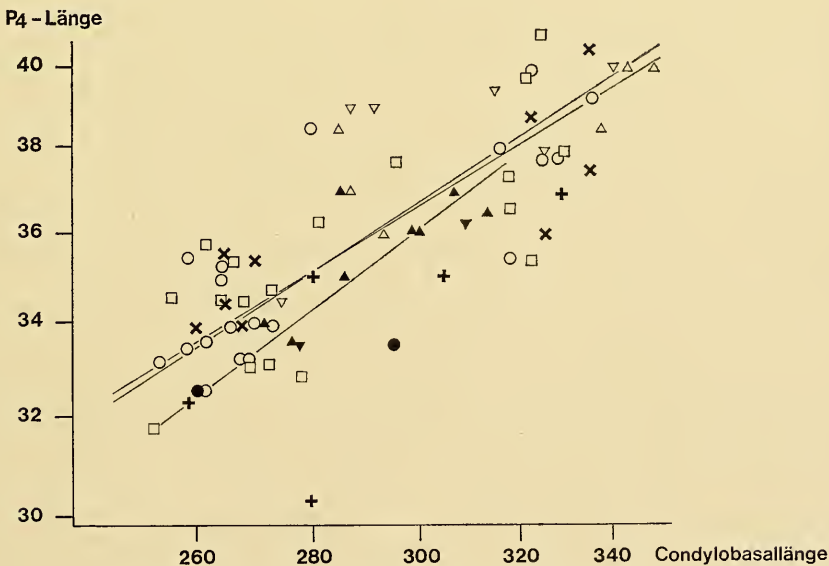


Abb. 6: Allometriediagramm P_4 -Länge/Condylbasallänge für indische (▲), persische (●) und zentralafrikanische Löwen (+), Berberlöwen (▼), Kaplöwen (▽), sowie Serien von *P. leo massaica* (○), *P. leo nyanzae* (□), *P. leo azandica* (×) und *P. leo krugeri* (△); eingetragen Hauptachse für *massaica*, *nyanzae* und asiatische (indische + persische) Löwen.

her gezogen werden können. In ähnlicher Weise darf das Vorkommen des P_2 bei 2 Kaplöwenschädeln (Mazak 1970 b) kaum als mehr denn eine lokale Eigentümlichkeit gewertet werden (bei einem Kaplöwenschädel im Museum Basel und bei dem von Lundholm [1952] beschriebenen subfossilen Schädel nicht vorhanden).

Die diagrammatische Auftragung der Länge der oberen Zahnreihe ($C-P^4$) (Robertssche Serien von *krugeri*, *vernayi* und aus dem Ngamiland) gegen die Condylbasallänge zeigt, daß diese Maße bei *vernayi* in gleicher Weise wie bei *krugeri* oder der Ngamiland-Serie variieren und sich die Einzelpunkte ersterer um die Allometrieachse letzterer scharen. Die relative Zahnreihenlänge erscheint demnach als Merkmal zur Gliederung südafrikanischer Löwen unbrauchbar.

Zum Vergleich der relativen Größe der Reißzähne kann infolge der funktionellen Korrelation des P^4 und des M_1 wahlweise die Relation M_1 -Länge / Unterkieferlänge oder P^4 -Länge / Condylbasallänge herangezogen werden. Zwischen der P^4 -Länge und der Condylbasallänge läßt sich ein negativ allometrischer Zusammenhang errechnen (Allometrieexponent der Hauptachse für *P. leo massaica* und *P. leo nyanzae* n. Werten bei Hollister [1918] 0,62 bzw. 0,65, für asiatische [indische Löwen des British Museum London + persische Löwen des Pariser Museums] 0,75). Um die Allometrieachse der ostafrikanischen Serien streuen die Werte südafrikanischer Löwen (einschließlich Kapland) und die von Allen (1924) publizierte Serie aus dem Nordostkongogebiet. Unterhalb dieser Achsen liegen die Punkte einiger zentralafrikanischer Löwen, wobei der eines ♀-Schädels (Museum Wien) weit aus dem Streubereich der anderen Serien heraus fällt (Abb. 6). Dieser Schädel zeichnet sich allgemein durch ein relativ sehr schwaches Gebiß aus. Dieser Befund spricht gegen die Angabe Hellers (1913), westafrikanische Löwen besäßen besonders große Reißzähne. Ebenfalls relativ kurze Reißzähne finden sich bei asiatischen Löwen und bei Berberlöwen. Die Transposition der Allometrieachse ersterer den Achsen ostafrikanischer Serien gegenüber ist nach Berechnung des mittleren Fehlers der Allometrieggeraden in Ordinatenrichtung (n. Brody 1945) infolge der großen Variabilität in den einzelnen Serien jedoch nicht signifikant.

Die relative Kürze der Reißzähne asiatischer Löwen spiegelt sich in ähnlicher Weise, ebenfalls mit nicht signifikantem Transpositionsunterschied, in der negativ allometrischen Beziehung von P_4 -Länge und M_1 -Länge wieder (Allometrieexponent der Hauptachse für eine Serie ostafrikanischer Löwen 0,78, für eine Sammelserie asiatischer Löwen 0,87; Abb. 7). Hinsichtlich dieser Zahnlangenproportion tendieren aber auch die südafrikanischen Löwen (einschließlich Kaplöwen) den ostafrikanischen gegenüber zu relativ größerer P_4 -Länge bzw. relativ geringerer M_1 -Länge (cf. Hemmer 1967 c). Aus der Literatur zugängliche Maße von Berberlöwen (Blainville 1843, von Reichenau 1906) verweisen, genauso wie diejenigen zentralafrikanischer Löwen, auf eine enorme Variabilität dieser Längenbeziehung (Abb. 7).

Die P_3 -Länge steht in positiv allometrischer Beziehung zur P_4 -Länge

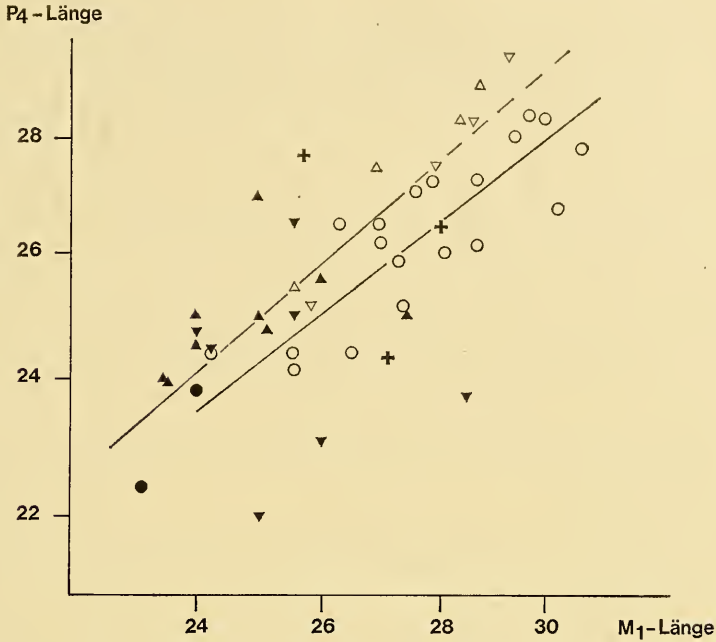


Abb. 7: Allometriediagramm P_4 -Länge/ M_1 -Länge für indische (▲), persische (●), zentralafrikanische (+), ostafrikanische (○) und südafrikanische Löwen (△) sowie Kaplöwen (▽); eingetragen Hauptachse für ostafrikanische und asiatische (indische + persische) Löwen.

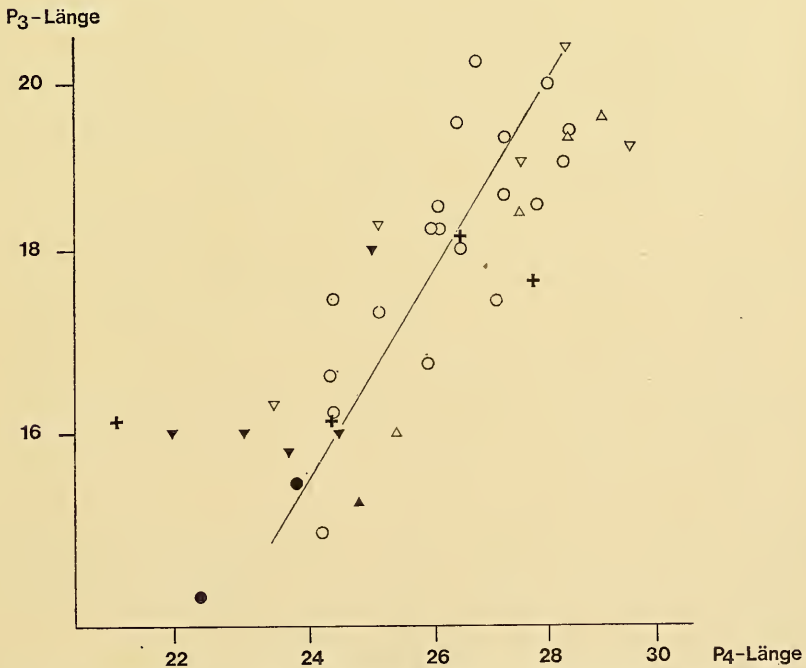


Abb. 8: Allometriediagramm P_3 -Länge/ P_4 -Länge. Zeichenerklärung entspr. Abb. 7; eingetragen Hauptachse für ostafrikanische Löwen.

(Allometrieexponent der Hauptachse für eine Serie ostafrikanischer Löwen 1,66; Abb. 8). Dabei ordnen sich Kaplöwen, zentralafrikanische Löwen und asiatische Löwen der Allometrieachse ostafrikanischer Löwen an, während Löwen Südafrikas (ohne Kapland) zu relativ größeren P_4 -Längen tendieren und Berberlöwen anscheinend relativ kurze P_4 bzw. lange P_3 besaßen (Maße letzterer nach Blainville 1843, von Reichenau 1906). Bezogen auf den M_1 bedeuten diese Allometrieverhältnisse, daß bei zunehmender Größe im Löwengebiß die P_3 -Länge relativ etwas zunimmt, die P_4 -Länge aber etwa im gleichen Maße abnimmt. Die für die Allometrien P_4 -Länge / M_1 -Länge und P_3 -Länge / P_4 -Länge gefundenen Abweichungstendenzen einzelner Serien weisen auf im Verhältnis zu beiden Prämolaren etwas geringere Molarenlänge bei asiatischen Löwen und Kaplöwen, auf im Verhältnis zum P_3 und zum M_1 etwas gesteigerte P_4 -Länge bei den übrigen südafrikanischen Löwen und teilweise etwas verminderte P_4 -Länge bei den Berberlöwen hin.

Für die Relation der Länge und Breite des M_1 lassen sich um die Isometrie schwankende Allometrieexponenten bestimmen, so daß hier die übliche Bildung von Längenbreitenindizes zu rechtfertigen ist. Für eine Serie ostafrikanischer Löwen im Münchner Museum ergibt sich ein Mittel dieses Index von 51 ($s = \pm 1,5 m = \pm 0,5$), für die ebenfalls ostafrikanischen Serien von *P. leo massaica* und *P. leo nyanzae* nach Werten bei Hollister (1918) lassen sich entsprechende Werte von 51,5 ($\pm 2, \pm 0,5$) bzw. 51 ($\pm 2, \pm 0,5$) errechnen. Gleiches gilt für Löwen West-, Zentral- und Südafrikas (außer Kapland), ferner für Berberlöwen (nach Werten bei Del Campa 1915: 51,5, $\pm 3, \pm 1,5$). Die Werte von Kaplöwen liegen zwar durchaus innerhalb der Variationsbreite ostafrikanischer Löwen, wie es Mazak (1970 b) in der Diskussion mit einer Arbeit des Verfassers (Hemmer 1966 a) feststellt, tendieren im Mittel aber zu relativ größeren Breiten (Schädel in den Museen von London [n. Mazak 1970 b], Leiden, Basel u. subfossil aus der Karroo [n. Lundholm 1952] 53, $\pm 1,5, \pm 0,5$), während asiatische Löwen eher zu geringeren Werten neigen (50, $\pm 1,5, \pm 0,5$).

Im Vergleich zu der von Kabitzsch (1960; die von dieser Autorin selbst nicht publizierten Werte wurden den auf ihren Originalunterlagen fußenden Tabellen bei Schütt [1969] entnommen) allein für die Gruppe west-, ost- (überwiegend) und südafrikanischer Löwen festgestellten Höckerproportionierung der einzelnen Zähne wurden die entsprechenden Maße für die M_1 und P^4 dreier asiatischer Löwen (2 persische, 1 indischer im Museum Paris) und eines Kaplöwen (Museum Basel) bestimmt. Gegenüber den Mittelwerten der afrikanischen Löwen zeichnet sich der M_1 der asiatischen Löwen (Tab. 1) durch ein wenig kürzeres Paraconid, wenig längeres Protoconid und größere relative Zahnhöhe aus (Paraconidhöhe in % der Paraconidlänge übertrifft in einem Fall gerade die Obergrenze der afrikanischen Serie). Der Kaplöwen- M_1 liegt in allen Maßen ähnlich dem Mittel des M_1 der übrigen afrikanischen Löwen.

Der P^4 der asiatischen Löwen (Tab. 2) hat im Vergleich zu den Mittelwerten der afrikanischen Formen einen geringfügig relativ längeren Para-

Tabelle 1: Maße und Indizes am M_1 asiatischer Löwen und eines Kaplöwen, im Vergleich zu einer Sammelserie afrikanischer Löwen (überwiegend Ostafrika, ferner West- und Südafrika außer Kapland). Indizes auf 0.5 gerundet.

	Persien		Mus. d'Hist. Nat. Paris		Indien	Kapland Nat. Hist. Mus. Basel	Sammelserie Afrika (Kabitzsch, n. Schütt 1969)			
	Nr. 2854	Persien	Nr. 2847	Nr. 2872			V	M		
1. Gesamtlänge	23,7	24,2	23,2	23,2	25,1 ca.	28,6	22,5	—	32,5	26,5
2. Protoconidlänge	14,5	14,4	14,0	14,0	15,2	17,1	13,5	—	18,5	15,5
3. „ in % 1)	61	59,5	60,5	60,5	60,5 ca.	60	54,5	—	64	59
4. Paraconidlänge	12,3	12,3	11,5	11,4	13,1	15,3	11,0	—	17,5	14,0
5. „ in % 1)	52	51	49,5	49	52 ca.	53,5	47	—	60	53
6. „ in % 2)	85	85,5	82	81,5	86	89,5	79	—	101,5	89
7. maximale Breite	11,7	11,5	11,2	11,0	13,3	15,0	11,0	—	16,5	13,0
8. „ in % 1)	49,5	47,5	48	47,5	53 ca.	52,5	45,5	—	56	50,5
9. Protoconidhöhe	14,4	14,9	14,0	14,0	—	16,6	13,0	—	18,5	15,0
10. „ in % 1)	60,5	61,5	60,5	60,5	—	58	48	—	66	58,5
11. „ in % 2)	99,5	103,5	100	100	—	97	87,5	—	114,5	97,5
12. Paraconidhöhe	14,2	14,0	14,0	13,5	—	16,3	12,0	—	19,5	14,5
13. „ in % 1)	60	58	60,5	58	—	57	49	—	64	55,5
14. „ in % 4)	115	114	122	118,5	—	106,5	92,5	—	119	104
15. „ in % 9)	98,5	94	100	96,5	—	98	83,5	—	111,5	95
16. Kersattelhöhe	7,0	7,5	6,3	6,3	—	8,2	6,0	—	10,5	7,5
17. „ in % 1)	29,5	31	27	27	—	28,5	23	—	37,5	30
18. „ in % 7)	60	65	56,5	57,5	—	54,5	47	—	75,5	59,5

Tabelle 2: Maße und Indizes am P⁴ asiatischer Löwen und eines Kapilöwen, im Vergleich zu einer Sammelserie afrikanischer Löwen (entspr. Tab. 1).

	Persien	Persien	Indien	Kapland	Sammelserie Afrika
	Nr. 2854	Mus. d'Hist. Nat. Paris	Nr. 2872	Nat. Hist. Mus Basel	(Kabit zsch, n. Sch ütt 1969)
		Nr. 2847		Nr. C 981	V M
1. Gesamtlänge	33,6 33,4	32,8 32,3	34,0 ca. 33,5	39,4 39,3	31,0 — 40,0 35,5
2. Paraconlänge*	12,7 13,2	13,2 13,1	13,1 13,0	15,8 15,8	11,0 — 16,0 13,0
3. „ in % 1)	38 39,5	40 40,5	38,5 ca. 39	40 40	34,5 — 43 37,5
4. Metaconlänge	12,8 12,9	12,5 12,3	13,7 ca. 13,8	15,6 15,8	12,0 — 16,0 13,5
5. „ in % 1)	38 38,5	38 38	40,5 ca. 41	39,5 40	36 — 43,5 38,5
6. „ in % 2)	101 97,5	94,5 94	105 ca. 106	98,5 100	85 — 117 100,5
7. Breite am Innenhöcker**	ca. 16,2 16,2	15,7 16,0	16,5 16,4	20,1 20,3	14,5 — 23,5 16,5
8. „ in % 1)	ca. 48 48,5	48 49,5	48,5 ca. 49	51 51,5	40,5 — 55 47,5

* P⁴-Haupthöcker n. Sch ütt (1969) auf Grund der Homologieverhältnisse als Paracon zu bezeichnen (Protocon bei Kabit zsch 1960 u. Hemmer 1966 c).

** = „Deuterocon“.

con und ebenso gering größere relative Breite; gleiches gilt für den P^4 des verglichenen Kaplöwen, der wie jene jedoch voll in die Variationsbreite der afrikanischen Sammelserie fällt.

Bezüglich der Gebißproportionen tendieren insgesamt die asiatischen Löwen im Vergleich zu den meisten afrikanischen Formen zu etwas kürzeren Reißzähnen. Die Löwen Nord- und Zentralafrikas schließen sich diesem Trend an, wobei sich diese Gruppen auch hinsichtlich ihrer hohen Variabilität des P_4/M_1 -Verhältnisses ähneln. Die Löwen Südafrikas lassen eine Tendenz zur P_4 -Verlängerung erkennen, während sich bei den Kaplöwen im Mittel etwas kürzere und breitere Molaren finden.

3.3 Gliederung der rezenten Löwen

Wie aus der Betrachtung der Einzelmerkmale hervorgeht, lassen sich zur systematischen Abgrenzung verschiedener Populationen oder Populationsgruppen des Löwen besonders Merkmale der Mähnenentwicklung, des Schädels und der Zähne heranziehen. Dabei können zum Teil bereits Aussagen über das relative entwicklungsgeschichtliche Alter einzelner Merkmalsausprägungen getroffen werden. Als konservativste Form lassen sich die asiatischen Löwen ihrer niedrigen Cephalisationsstufe zufolge den meisten afrikanischen gegenüberstellen. Als Sondermerkmale der asiatischen Löwen können neben der geringeren Aufblähung der Bulla wohl die Häufung geteilter Infraorbital-Foramina und eventuell allein bei der indischen Gir-Population in den letzten beiden Jahrhunderten Reduktionstendenzen am insgesamt schon relativ kurzen P_3 angesehen werden.

Bei den afrikanischen Löwen finden sich als primitiv erscheinende Merkmale besonders in den Populationen der Randzonen. Die nordafrikanischen Berberlöwen schließen sich den asiatischen unmittelbar an und können mit ihnen in einer archaischen Formengruppe zusammengefaßt werden, die gemeinsame Schädelproportionen und Mähnen der Entwicklungsreihe II besitzt.

Die Löwen des Kaplandes entsprechen dieser Gruppe im solchermassen als ursprünglich gekennzeichneten Mähnenentwicklungstyp, haben in ihrer typischen Form auch den relativ kurzen Schädel (Relation Schädel-/Condylbasallänge) jener Formen, stehen aber ihrer großen Postorbitalbreite nach zu urteilen auf dem höheren Cephalisationsniveau und weisen einige Eigenarten im Schädel- und Gebißbau auf, die sie von allen anderen, im stärksten Maße gerade von anderen südafrikanischen Löwen absetzen, und die damit als Eigenentwicklungen erscheinen.

Die Löwen der übrigen afrikanischen Gebiete sind außer durch ihre Cephalisationsstufe mit geringen Ausnahmen durch den Mähnenentwicklungstyp I gekennzeichnet, bei dem keine Ansätze zu einer Bauchmähne und Hinterarmmähne ausgebildet werden und der als höher evoluiert anzusehen ist. Den Berber- oder Kaplöwen ähnelnde Mähnenprimärformen



Abb. 9: Schematische Darstellung der aus der rezenten Formenmannigfaltigkeit zu erschließenden 1. Evolutionsetappe afrikanischer und südwestasiatischer Löwen: Ausbreitung einer Altform mit dem Mähnentyp II.



Abb. 10: Schematische Darstellung der aus der rezenten Formenmannigfaltigkeit zu erschließenden 2. Evolutionsetappe afrikanischer und südwestasiatischer Löwen: Entstehung der höheren Cephalisationsstufe in Afrika südlich der Sahara, Verbleiben der nordafrikanischen und südwestasiatischen Löwen auf der ursprünglichen Stufe.



Abb. 11: Schematische Darstellung der aus der rezenten Formenmannigfaltigkeit zu erschließenden 3. Evolutionsetappe afrikanischer und südwestasiatischer Löwen: Entstehung und Ausbreitung des Mähnentyps I in Afrika.



Abb. 12: Schematische Darstellung der aus der rezenten Formenmannigfaltigkeit zu erschließenden 4. Evolutionsetappe afrikanischer und südwestasiatischer Löwen: mutmaßliche Entstehungszentren und Ausbreitungsrichtungen der rezenten Unterarten während und nach der letzten Eiszeit.

scheinen nur noch relikitär in manchen an das abessinische Bergland grenzenden nordost-/ostafrikanischen Landschaften aufgetreten zu sein, während sie in den anderen ost- bis südafrikanischen Regionen höchstens vereinzelt bzw. in Mischtypen vorkamen. Innerhalb dieser Großgruppe der Mähnenreihe I bestehen zwischen den einzelnen Populationsgruppen Unterschiede besonders im Schädelbau. In Südafrika lassen sich für die Transvaal- (speziell Krugerpark-)löwen charakteristisch erscheinende Merkmalshäufungen erkennen, die in die Populationen der benachbarten Regionen des (wohl östlich- / südöstlichen / cf. Mazak 1970 b) Kaplandes, der Kalahari und des Ngamilandes ausstrahlen.

Die Löwen West- und Zentralafrikas einschließlich des Nordostkongogebietes setzen sich durch eine Häufung breiter Jochbögen von den ost- und südafrikanischen Populationen ab, wobei eine gewisse Ausstrahlung bis in das südafrikanische Kalahari-Gebiet westlich entlang des afrikanischen Grabenbruches nicht unmöglich erscheint. Näheren Aufschluß hierüber werden wohl die an umfangreichem Material aus diesen Regionen ansetzenden Untersuchungen Bonés liefern können. Andererseits scheinen Ähnlichkeiten besonders in den Gebißproportionen auch für gewisse Beziehungen der Löwen West- und Zentralafrikas zu den Berberlöwen der Atlasländer zu sprechen.

Die Herausbildung der Unterschiede zwischen den west- und zentralafrikanischen Löwen und denen Ost- und Südafrikas ist in biogeographischer Hinsicht infolge der Ausdehnung des Tschadsees zum Mega-Tschad in der Zeit vor etwa 22 000—8500 Jahren und der dadurch hervorgerufenen weitgehenden Isolation der westlichen und östlichen Savannenräume (Moreau 1966) historisch verständlich und entspricht der von Grubb (1972) bei *Syncerus caffer* beschriebenen Parallelsituation. Die anzunehmende zeitweise Durchlässigkeit wenigstens des westlichen Teiles der Sahara (Moreau 1966) ließe auch gewisse Merkmalsbeeinflussungen von den Löwen des Maghreb her zu den west- und zentralafrikanischen Populationen deutbar werden. Wie es sich bei einem letztmals wohl vor ca. 6000 Jahren erfolgten Vegetationsschluß der westlichen Sahara offenbar um Vegetation mediterranen, nicht äthiopischen Typs handelte (Moreau 1966), so ist eine solche Merkmalsbeziehung beim Löwen hauptsächlich nur in Nord-Süd-Richtung zu vermuten, da die archaische Berberlöwenpopulation ihrerseits weder im Schädelbau, noch in der Mähnenentwicklung von den progressiven südlichen Formen beeinflußt erscheint.

Nachdem solchermassen die Differenzierung der west- und zentralafrikanischen Form der sowohl diese, als auch die ost- und südafrikanischen Formen umfassenden Löwengruppe mit dem Mähnenentwicklungstyp I durch Isolation spätestens im genannten Zeitraum ursächliche Erklärung finden kann, wäre die Herausbildung dieser Gesamtgruppe gegenüber den in der Mähnenentwicklung konservativen Kaplöwen und anderen jenen hierin entsprechenden Relikten im östlichen und nordöstlichen Afrika jedenfalls vor dem Höhepunkt des letzten Pluvials (Würm-Glazials) anzunehmen. Nachdem in der Zeit vor um 12 000 Jahren vom Süden her Kalahari-Be-

dingungen bis in das Kongobecken Ausdehnung fanden (Moreau 1966), wäre auch eine Beeinflussung der rezenten Löwenpopulationen der Kalahari und der nördlich von ihr gelegenen Landstriche von den Populationen des östlichen Kongoraumes her durchaus erwartbar.

Damit lassen sich aus der rezenten Formenmannigfaltigkeit mindestens 4 Etappen der pleistozänen Evolution des Löwen erschließen. Als erste Etappe ist die Entstehung und Ausbreitung einer Altform von *Panthera leo* anzusetzen, wie sie rezent noch von den nordafrikanischen und asiatischen Löwen vertreten wurde. Die zweite Phase ist in der Entstehung und Ausbreitung der höheren Cephalisationsstufe in Afrika zu sehen, bei der die Löwen der Atlasländer als Relikt der Altschicht erhalten blieben. Als dritte Stufe kann die Entstehung und Ausbreitung des Mähnenentwicklungstyps I angenommen werden, wobei Relikte mit dem ursprünglichen Typ II im äußersten Süden und stellenweise im Nordosten / Osten Afrikas überlebten, während im Nordosten durch das Niltal offenbar der früher wohl vom Westen Nordafrikas bis nach Vorder- und Südasien geschlossene Gürtel der Altform zerschnitten wurde, nachdem der Mähnentyp I anscheinend über Ägypten bis nach Kleinasien und Griechenland verbreitet war. Als vierte und letzte Etappe wäre schließlich die Differenzierung innerhalb der Großgruppe mit Mähnentyp I zu bezeichnen (Abb. 9—12).

Eine taxionomische Aufspaltung der Spezies *Panthera leo* in verschiedene Subspezies macht in Anbetracht dessen für die Repräsentanten der Altschicht aus Etappe 1 (Berberlöwen — *Panthera leo leo*, asiatische Löwen — *Panthera leo persica*) keinerlei Schwierigkeiten, weiterhin auch nicht für die eine ebenfalls noch ziemlich altertümliche Evolutionsstufe der Art vertretenden Kaplöwen (*Panthera leo melanochaita*). Weitaus schwieriger wird es für die evolutiv jüngste Differenzierungsgruppe, in der sich von der ostafrikanischen Form nur die Löwen West- und Zentralafrikas (*Panthera leo senegalensis*) und Südafrikas (*Panthera leo krugeri*) noch einigermaßen gut abheben, die Beurteilung der Formen *Panthera leo azandica* aus dem Nordostkongogebiet (zu *P. leo senegalensis* oder Mischform mit Eigenprägung) und *Panthera leo bleyenberghi* aus dem südöstlichen Kongoraum aber vorerst offen bleiben muß. Bis zur Abklärung ihrer speziellen Stellung, die durch Boné zu erwarten ist, seien diese Formen hier weiterhin als eigene Unterarten geführt. Die ostafrikanischen Löwen haben, nachdem die Löwen Nordostafrikas dieser Untersuchung zufolge nicht mehr mit Sicherheit von ihnen abgegrenzt werden können, den Namen *Panthera leo nubica* (De Blainville, 1843) zu führen, der gegenüber *massaica* Neumann, 1900, unter welchem Namen diese Löwenform gewöhnlich bekannt war, und gegenüber *somaliensis* Noack, 1891, mit welchem Namen sie Mazak (1968) bezeichnet, die Priorität besitzt.

Die rezenten Unterarten des Löwen, *Panthera leo* (Linnaeus, 1758):

1. *Panthera leo leo* (Linnaeus, 1758)
(Berberlöwe)

Synonyma:

- 1758 *Felis leo*. Linnaeus, Syst. Nat. ed. 10, p. 41. Afrika, partim.
1826 *Felis leo barbaricus*. Meyer, Diss. Inaug. de genere Felium, p. 6. Berberei.
1829 *Felios leo barbarus*. Fischer, Syn. Mammal., p. 197. Berberei.
1829 *Leo africanus*. Brehm, Isis (Oken), p. 638. Afrika, partim?
1834 *Leo africanus*. Jardine, Naturalist's Library, Mamm. 2, P. 118, partim?
1858 *Felis leo nigra*. Loche, Cat. Mamm. et Oiseaux observés en Algérie, p. 7. Constantine, Algerien.
1867 *Leo nobilis*. Gray, Proc. Zool. Soc. London, 263. partim?

Locus typicus:

Constantine, Algerien (nach Festlegung durch Allen 1924).

Verbreitung:

Atlasländer (Nordafrika). Zu Beginn des 20. Jahrhunderts ausgerottet.

2. *Panthera leo persica* (Meyer, 1826)
(Asiatischer Löwe)

Synonyma:

- 1826 *Felis leo persica*. Meyer, Diss. Inaug. de genere Felium, p. 6. Persien.
1829 *Leo asiaticus*. Brehm, Isis (Oken), p. 638. Asien.
1829 *Felis leo goojratensis*. Smeeth, Proc. Zool. Soc. London, 140. Gujerat.
1843 *Felis leo indicus*. Blainville, Ostéographie, Mammifères, p. 186, Taf. 6. Indien.
1867 *Leo persicus* Swains., Gray, Proc. Zool. Soc. London.
1867 *Leo goorgrattensis* Gmel., Gray, Proc. Zool. Soc. London.
1968 *Panthera leo goojratensis* (Smeeth). Mazak, D. Pelzgew., 19 NF, p. 24.

Locus typicus:

Persien.

Verbreitung:

Im 19. Jahrhundert noch Irak, West-, Südwest- und Südiran, Nordwest- und Zentralindien. Heute nur noch Gir-Forest, Kathiawar (Nordwestindien).

3. *Panthera leo melanochaita* (Smith, 1842)
(Kaplöwe)

Synonyma:

- 1829 *Felis leo capensis*. Fischer, Syn. Mammal., addenda, p. 565. Südafrika; Nom. praeoccup.
1842 *Felis (Leo) melanochaitus*. Smith, Jardine's Naturalist's Library, Mamm., 15, p. 177. Kap der guten Hoffnung.
1842 *Felis (leo) melanochaetus*. Smith, Jardine's Naturalist's Library, Mann., 15, Taf. 10. Kap der guten Hoffnung.
1843 *Felis leo capensis*. Blainville, Ostéographie, Mammifères, p. 186, Taf. 6. Kap der guten Hoffnung.
1868 *Leo capensis*. Fitzinger, Sitz. ber. Akad. Wiss. Wien, Math.-nat. Cl. 58, 1. Teil, p. 438. Kapland.
1934 *Panthera leo melanochaitus*. Shortridge, The Mammals of South West-Africa.
1951 *Leo leo melanochaitus* Ch. Smith. Roberts, The Mammals of South-Africa.

Locus typicus:

Kap der guten Hoffnung.

Verbreitung:

Kapland und Südnatal. Um die Mitte des 19. Jahrhunderts ausgerottet.

4. *Panthera leo senegalensis* (Meyer, 1826)
(Westafrikanischer Löwe)

Synonyma:

- 1826 *Felis leo senegalensis*. Meyer, Diss. Inaug. de genere Felium, p. 6. Senegal.
1843 *Leo gambianus*. Gray, List. Spec. Mann. Brit. Mus., p. 40. Innergambia..
1900 *Felis leo kamptzi*. Matschie, Sitz. ber. Ges. Nat.forsch. Freunde Berlin, p. 92. Yoko, Kamerun.

Locus typicus:

Senegal.

Verbreitung:

Westafrika südlich der Sahara, Zentralafrika (Kamerun, Tschadgebiet, Nord-Ubangi-Schari).

5. *Panthera leo azandica* (Allen, 1924)
(Nordostkongo-Löwe)

Synonyma:

- 1924 *Leo leo azandicus*. Allen, Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 47, P. 224.

Nordost-Kongo.

- 1943 *Leo leo massaicus* (Neumann). Frech kop, Expl. Parc Nat. Albert, Fasc. 1. partim, Nordost-Kongo.
1945 *Felis (Leo) leo azandicus* Allen. Schouteden, Ann. Mus. Congo Belge, C-Zoologie, Ser. 2, 3: 2. Nordost-Kongo.
1968 *Panthera leo somaliensis* (Noack, 1891). Mazak, D. Pelzgewerbe 19, NF, 3: 21. partim.

Locus typicus:

Vankerekhovenville, Nordost-Kongo.

Verbreitung:

Nordost-Kongo.

6. *Panthera leo nubica* (Blainville, 1843)
(Ostafrikanischer Löwe)

Synonyma:

- 1843 *Felis leo nubicus*. Blainville, Ostéographie, Mammifères, p. 58, Atlas Taf. 6. Nubien.
1891 *Felis leo somaliensis*. Noack, Jahrb. Hamburg. Wiss. Anstalt 9, 1, p. 120. Somaliland..
1900 *Felis leo massaicus*. Neumann, Zool. Jb. Syst. 13: 550. Massai-Land, Tanzania.
1910 *Felis leo sabakiensis*. Lönnberg, in Sjöstedt, Wiss. Ergebn. d. schwed. Zool. Exped. n. d. Kilimandjaro, d. Meru u. d. umgeb. Massai-Steppen Dtsch.-Ostafrikas 1905—1906, 1, 2: 22. NW des Kilimandjaro, Tanzania.
1913 *Felis leo roosevelti*. Heller, Smithsonian Misc. Coll. 61, 19: 2. Abessinien.
1913 *Felis leo nyanzae*. Heller, Smithsonian Misc. Coll. 61, 19: 4. N-Ufer des Victoriasees, Uganda.
1923 *Felis leo massaica* Neumann. Loveridge, Proc. Zool. Soc. London, 1923.
1924 *Leo leo hollisteri*. Allen, Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 47: 229. Sotik, Kenia.
1924 *Felis leo capensis* (Fitzinger). Zukowsky, Arch. f. Naturgesch. 90. Abt. A, 1. partim?
1943 *Leo leo massaicus* (Neumann). Frech kop, Expl. Parc Nat. Albert, Fasc. 1.
1945 *Felis (Leo) leo nyanzae* Heller. Schouteden, Ann. Mus. Congo Belge, c — Zool., Ser. 2, 3, 2. Ruanda-Urundi.
1955 *Leo maculatus*. Heuvelmans, Sur la piste des bêtes ignorées: 165. Hochgebirge von Kenia. Bastardform?
1964 *Panthera leo webbiensis*. Zukowsky, Milu 1, 5: 270. Ogaden, Somaliland.

1968 *Panthera leo somaliensis* (Noack, 1891). Mazak, D. Pelzgew. **19**, NF, 3: 21. partim.

Locus typicus:

Nubien

Verbreitung:

Nordost- und Ostafrika, im Süden Übergang zu *Panthera leo bleyenberghi* und *Panthera leo krugeri* in Rhodesien?

7. *Panthera leo bleyenberghi* (Lönnberg, 1914)
(Südkongo-Löwe)

Synonyma:

1914 *Felis leo bleyenberghi*. Lönnberg, Rev. Zool. Africaine **3**: 273. Katanga.

1945 *Felis (Leo) leo bleyenberghi* Lönnberg. Schouteden, Ann. Mus. Congo Belge, C-Zool., Ser. 2, 3, 2. Süd- und Südost-Kongo.

1951 *Leo leo bleyenberghi* (Lönnberg). Roberts, The Mammals of South-Africa. partim? Katanga, Nyasaland, Mashonaland, Ngamiland, Ovamboland, Angola.

1954 *Felis leo bleyenberghi*. Jobaert, Bull. Soc. Bot. Zool. Congolaises **28**. Kasai.

Locus typicus:

Katanga.

Verbreitung:

Süd-Kongogebiet, Angola? Übergang in Südwestafrika, Ngamiland und Rhodesien zu *Panthera leo krugeri*, in Rhodesien zu *Panthera leo nubica*?

8. *Panthera leo krugeri* (Roberts, 1929)
(Südafrikanischer Löwe)

1912 *Felis leo capensis*. Lönnberg, Kungl. Svensk. Vetensk. Handl. **48**: 74.

1924 *Felis leo capensis* Fitzinger. Zukowsky, Arch. f. Naturgesch. **90**, Abt. A, 1. partim? Nördliches SW-Afrika.

1929 *Leo leo krugeri*. Roberts, Ann. Transvaal Mus. **13**: 91. Sabi Game Reserve, Transvaal.

1934 *Panthera leo krugeri*. Shortridge, The Mammals of South-West-Africa. SW-Afrika.

1935 *Leo leo* subsp.? Roberts, Ann. Transvaal Mus. **16**: 210. Kalahari.

1942 *Panthera leo bleyenberghi*. Hill (ex Roberts, The Mammals of South-Africa).

- 1948 *Leo leo vernayi*. Roberts, Ann. Transvaal Mus. **21**: 65. Kalahari.
1963 *Panthera (Leo) leo krugeri* Roberts. Pienaar, Koedoe **6**. Kruger-Park.

Locus typicus:

Sabi (Kruger) Game Reserve, Transvaal.

Verbreitung:

Transvaal, wohl östlich-südöstlicher Teil des Kaplandes, Kalahari, Übergang zu *Panthera leo nubica* in Rhodesien, zu *Panthera leo bleyenberghi* in Südwestafrika, Ngamiland und Rhodesien?

4. Die Löwen des Pleistozäns

4.1 Die Löwen des Altpleistozäns

4.1.1 Allgemeines

Altpleistozäne (Altpleistozän nach der 4-Stufen-Gliederung des Pleistozäns durch Adam 1964) Löwenreste größerer Bedeutung wurden aus Europa von Mauer, Mosbach, Scharzfeld (vgl. bes. Schütt 1969), Vértesszöllös (Janossy 1969), Petralona (Sickenberg 1971), und, mit unsicherer Datierung, aus der Dechenhöhle im Sauerland (Dietrich 1968), in Afrika von Ternifine, Olduvai, Bolt's Farm, Kromdraai und Swartkrans, (vgl. Zusammenstellung bei Hemmer 1967 c) beschrieben. Die Zugehörigkeit südafrikanischer Reste („*Felis shawi*“ Broom) von den *Australopithecus*-Fundstellen Kromdraai und Swartkrans zu *Panthero leo* wurde hierbei sowohl von Kurten (1960) als auch vom Verfasser (Hemmer 1967 c) festgestellt. Von sämtlichen bisher absolut bzw. relativ gut datierbaren Funden ist eine Mandibel aus dem oberen Bed II von Olduvai zweifelsohne der älteste, dem die südafrikanischen allerdings zeitparallel sein mögen (zum Problem der Datierung jener Fundorte vgl. Oakley 1968, Wright & Skaryd 1972, Hemmer 1973, Maier 1973, Howells 1973). Während nämlich Bed II und III von Olduvai nach geomagnetischen Polaritätsmessungen älter als die auf etwa 700 000 Jahre datierte Grenze zwischen der Matuyama- und der Brunhes-Epoche sind (Leakey 1971), sind Mauer und die Mosbacher Hauptfauna entsprechenden paläomagnetischen Daten zufolge jünger (Koci, Schirmer & Brunnacker 1973). Aus möglicherweise spät-altpleistozänen Ablagerungen mit dem Tiraspol-Komplex nahestehender Fauna ist der Löwe ferner im äußersten Nordosten Sibiriens, in der Kolyma-Region, belegt (Vangengeim & Sher 1970, Vereshchagin 1971 b). Wohl ähnlichen Alters ist die klassische Fauna von Choukoutien, Loc. 1, aus welcher Pei (1934) unter dem Namen *Felis youngi* das Mandibelfragment einer Pantherkatze beschreibt, das seiner Feststellung nach unmittelbar mit Resten des jungpleistozänen nordamerikanischen Löwen (vgl. 4.3) vergleichbar ist. Harington (1969) hält dementsprechend eine Zugehörigkeit zur Höhlenlöwengruppe für möglich.

4.1.2 Einzelmerkmale

4.1.2.1 Schädelmerkmale

Literatur:

Fast vollständige Schädel altpleistozäner Löwen sind aus Mauer bei Heidelberg und aus der Höhle von Petralona in Griechenland erhalten, deren wahre chronologische Stellung erst in jüngster Zeit erkannt wurde (Sickenberg 1971). Nach der vergleichenden Bearbeitung des außerordentlich großen Schädels von Mauer durch Wurm (1912) stimmt dieser in den meisten Merkmalen mit rezenten Löwen überein, weicht aber durch den Bau seiner Temporalregion sowohl von jenen als auch von jungpleistozänen europäischen Löwen ab. Der temporale Teil der Frontalia erscheint länger als bei einem von Wurm verglichenen rezenten Löwenschädel, die Fronto-Parietal-Naht ist weit nach hinten gerückt, wie es auch beim Tiger der Fall ist. Außerdem ist die Einschnürung in der Temporalregion viel stärker als bei verglichenen rezenten und jungpleistozänen Löwen. Wurm (l. c.) stellt fest, „daß infolge der starken Kompression der Temporalregion die Kapazität der vorderen Gehirnhöhle relativ klein ist und dies ist wohl das auffälligste Merkmal, das den Maurer Schädel vor allen andern mir bekannten diluvialen Löwenschädeln auszeichnet.“ Über den ebenfalls großen Schädel von Petralona liegen außer einer kurzen Diskussion seiner Subspezieszugehörigkeit durch Sickenberg (1971) noch keine näheren Angaben in der Literatur vor.

Eigene Befunde:

Die eigene Anschauung des Schädels von Mauer bestätigt die Wurmsche Feststellung des grundsätzlichen Löwencharakters. Die starke Kompression der Temporalregion erweist sich im Allometriediagramm Postorbitalbreite / Interorbitalbreite (Abb. 16, vgl. Abb. 5) als in der Fortsetzung des Grenzbereichs zwischen asiatischen (und Berber-) Löwen und afrikanischen Löwen liegend; eine Entscheidung für die Zugehörigkeit zu einer der beiden Entwicklungsstufen ist für diesen Schädel hiernach also nicht zu treffen. Eine Messung der Hirnschädelkapazität erbrachte nur 180 ccm. Infolge gewisser Konkrementeinlagerungen im Hirnraum ist dieser Wert jedoch zu niedrig; der für die entsprechende Größe jenes Schädels auf der unteren Cephalisationsstufe des Löwen (= Stufe auch von Leopard und Jaguar) zu erwartende Wert im Größenbereich um 275 ccm dürfte aber kaum bedeutend übertroffen worden sein. Über den Schädel von Petralona sind in dieser Hinsicht bedauerlicherweise kaum Aussagen möglich, nachdem dem Verfasser lediglich ein Photo in Norma lateralis und wenige Maße vorliegen (freundlicherweise durch Sickenberg zur Verfügung gestellt), ein Nachguß, Photos oder weitere Informationen aus dem Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Thessaloniki aber nicht zu erhalten waren. Lediglich die offenbar ursprünglich sehr hohe Crista sagittalis spricht gleichfalls für eine relativ geringe Hirngröße.

Der von Wurm (1912) hervorgehobene Unterschied im Bau der Temporalregion zwischen dem Schädel von Mauer und den Schädeln rezenter Löwen, der etwa dem diesbezüglichen Unterschied zwischen Löwe und Tiger entspricht, wurde von Torre (1967) und Ficarelli & Torre (1968) in verschiedenen Diagrammen als Trennmerkmal zwischen dem rezenten Löwen auf der einen und den Arten Leopard, Jaguar und Tiger auf der anderen Seite dargelegt. Die durch Einsetzen der Maße des Schädels von Mauer in die Regressionsgleichungen von Torre zu findenden Verhältnisse deuten auf eine zwischen derjenigen rezenter Löwen auf der einen und derjenigen der anderen *Panthera*-Arten auf der anderen Seite liegende Proportionierung dieses Schädels. Eine Eintragung der Maße in die Allometriediagramme von Ficarelli & Torre führt zu einem ähnlichen Ergebnis, indem sie nahe den Verlängerungen der Allometrieachsen von Leopard und Jaguar zu liegen kommen. Der Schädel von Petralona zeigt im Vergleich der Schädelumrisse (Abb. 13) gleichfalls eine geringere Rückwärtsverlagerung der Proc. postorbitales, als es bei jungpleistozänen und rezenten Löwen der Fall ist. Damit ist diese Entwicklung im Laufe der intraspezifischen Evolution von *Panthera leo* zu suchen, altpleistozäne europäische Löwen besitzen diesbezüglich offenbar ein Primitivmerkmal (cf. Hemmer 1971 b).

Bezüglich der für rezente Löwen verglichenen Indizes liegt der Schädel von Mauer in allen Fällen innerhalb der Rezentvariationsbreite. Der Jochbogenbreitenindex deutet mit dem Wert 71 eine relativ geringe Breitenentwicklung an, der Interorbitalbreitenindex beträgt 23,5, der Mastoidbreitenindex 42, der Gesamtlängenindex 111,5 (vgl. 3.2.7).

Die Processus postorbitales der Frontalia entsprechen beim Schädel von Mauer durch ihre geringer abgestumpfte Form mehr denjenigen rezenter als denen jungpleistozäner europäischer Löwen. Die Form des aboralen

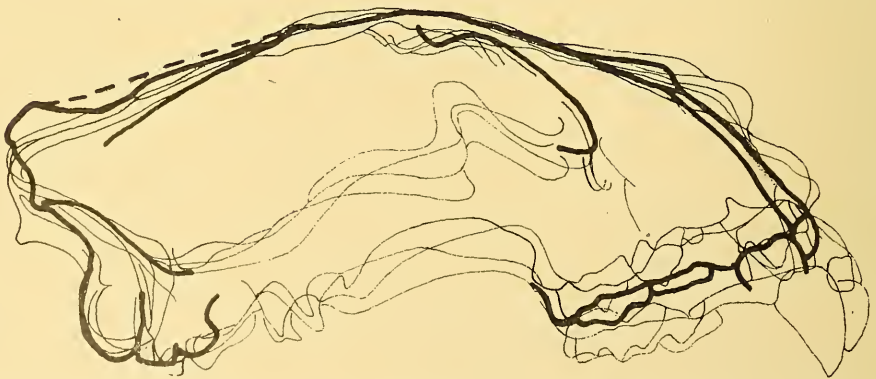


Abb. 13: Vergleichende Darstellung des Schädelumrisses des Löwen von Petralona (dicke Linie, n. Foto v. Sickenberg) und jungpleistozäner eurasiatischer und nordamerikanischer Löwen (dünne Linien, n. Meriam & Stock 1932). Zu beachten die relative Lage des Proc. postorbitalis des Frontale.

Gaumenrandes, die Vereshchagin (1971 a, b) als für den Höhlenlöwen kennzeichnend herausstellt, ist infolge von Zerstörungen an dieser Stelle nicht mehr feststellbar.

Insgesamt scheint der altpleistozäne europäische Löwe demnach eher auf dem unteren als auf dem oberen Cephalisationsniveau der Art *Panthera leo* zu stehen und hebt sich von allen rezenten Formen durch die im Vergleich zu den anderen *Panthera*-Arten als ursprünglich zu bewertende geringere Rückwärtsverlagerung der Stirnpartie des Schädels ab.

4.1.2.2 Unterkiefermerkmale

Literatur

Von Reichenau (1906) kann bei einigen altpleistozänen Unterkieferstücken von Mauer und Mosbach im Gegensatz zu Unterkiefern des Höhlenlöwen keine deutlichen Unterschiede gegenüber rezenten Löwen feststellen. Der Processus angularis entspricht demjenigen letzterer, der Processus coronoideus ragt nach hinten nicht über den Condylus hinaus. Auch Dietrich (1968) findet an einem Unterkiefer aus Mosbach keine Besonderheiten gegenüber rezenten Löwen. Ein Kiefer aus der Dechenhöhle (Sauerland), der nach Dietrich (l. c.) ebenfalls aus dem Altpleistozän stammen könnte, fällt durch seinen sehr niedrigen Corpus auf.

Eine Mandibel aus Olduvai bed II wird von Ewer (1965) aufgrund des Verlaufes ihres Unterrandes in die Nähe des Tigers gestellt: „in the tiger and in the fossil specimen the lower border is concave and from the point below P_4 the margin descends to form the angular process.“ Petter (1973) mißt hingegen diesem Merkmal keine systematische Bedeutung zu.

Eigene Befunde:

Die relative Diastemalänge und die relative Höhe des Kiefers sind bei altpleistozänen europäischen Löwen in bezug auf die Gesamtlänge der Mandibel nicht unmittelbar erfaßbar, da vollständig erhaltene Unterkiefer fehlen. Gleiches gilt für die von Torre (1967) als *Panthera leo* von den anderen *Panthera*-Arten unterscheidend beschriebene relative Größe des Proc. coronoideus. Die Rami wirken besonders im Symphysenteil relativ etwas massiger als bei den meisten rezenten Formen. Soweit sich die Länge eines Unterkiefers aus den Mosbacher Sanden (Museum Mainz) etwa rekonstruieren läßt, ergibt sich für dieses Stück ein Ramushöhenindex (Höhe vor P_3 bezogen auf die Mandibellänge) um 20. Der Mittelwert einer Serie rezenter ostafrikanischer Löwen (Museum München) liegt demgegenüber tiefer ($M = 18$, $s = \pm 1$), die Variationsbreite schließt den genannten Wert aber ein. Auch die Mandibel aus der Dechenhöhle, für die Dietrich (1968) eine neue Subspezies aufstellt und die eventuell altpleistozänen Alters ist, fällt mit Ramushöhe und Diastemalänge in die rezente Variationsbreite.

Der Unterkiefer von Olduvai gleicht in seiner Gesamtgestalt einigen der Mosbacher Mandibeln (Tafel XI), wobei sich die von Ewer (1965) als tigrin angenommene Form des Unterrandes hier wiederfindet. Nach den aus dem Leakey'schen (1965) Photo zu schätzenden Maßen liegen die relative Ramushöhe und die Diastemalänge der Mandibel von Olduvai innerhalb der Variationsbreite rezenter Löwen. Eine Abtrennung nach Merkmalen des Unterkiefers von den europäischen altpleistozänen Löwen ist demnach nicht, von den rezenten kaum möglich.

4.1.2.3 Gebißmerkmale

Literatur:

Ein P^4 aus Mauer ist nach von Reichenau (1906) „verhältnismäßig kurz und breit“. Wurm (1912) erwähnt an den P^4 des Schädels von Mauer besonders die Andeutung eines Ectoparastyls. Freudenberg (1914) stellt am P^4 die relativ niedrigen Höcker als Sondermerkmal heraus. Kurten (1960) findet, daß bei den altpleistozänen europäischen Löwen der P^3 und der M_1 relativ breiter sind als bei den jungpleistozänen und rezenten Löwen. Nach Dietrich (1968) sind die Zähne der Mosbacher Löwen „etwas kräftiger, das heißt voluminöser bei gleicher Länge“; der P_3 sei im Vergleich dazu bei den rezenten Formen reduziert. Schütt (1969) weist nach, daß die altpleistozänen gegenüber den jungpleistozänen europäischen Löwen einen relativ kürzeren Metacon und relativ längeren Paracon (zur Benennung des P^4 -Haupthöckers als „Paracon“ anstelle von „Protocon“ vgl. Schütt 1969) am P^4 , breiteren und höheren M_1 (sowohl die Höhe der Höcker als auch der Kerbe betreffend) und gegenüber dem M_1 relativ längeren P_4 besitzen. Janossy (1969) findet schließlich bei den altpleistozänen europäischen Löwen den jungpleistozänen gegenüber relativ zur Breite größere Eckzahnlänge.

Broom (1948) beschreibt von Sterkfontein oder Bolt's Farm (Südafrika) einen oberen Canin seiner enormen Größe und seines Querschnittes wegen als zu einer eigenen Art, „*Felis shawi*“, gehörig. Von Swartkrans und Kromdraai publiziert Ewer (1956) Gebißreste des Löwen. Der P_4 von Swartkrans ist gegenüber *Panthera leo krugeri* relativ erheblich breiter, wobei das Hypoconid lingual nicht schräg zum Cingulum abfällt, sondern aus einer fast horizontalen Fläche am lingual-aboralen Rand des Zahnes aufsteigt. Der P^4 von Kromdraai hat einen stärkeren Paracon und damit auch eine größere Breite als der P^4 der verglichenen rezenten südafrikanischen Löwen. Der P^3 ist länger als bei letzteren und besitzt einen nur sehr schwachen Parastyl. Der P_3 soll sich durch große hintere Breite auszeichnen, während der M_1 in die Variationsbreite rezenter Löwen falle.

Eine Nachprüfung dieser Unterschiede durch Kurten (1960) ergibt, daß der P^3 von Kromdraai seiner absoluten Größe und seiner Längen-Breiten-Relation nach sehr wohl zur Reihe der rezenten und jungpleistozänen Löwen gehören kann, während der P^3 altpleistozäner europäischer

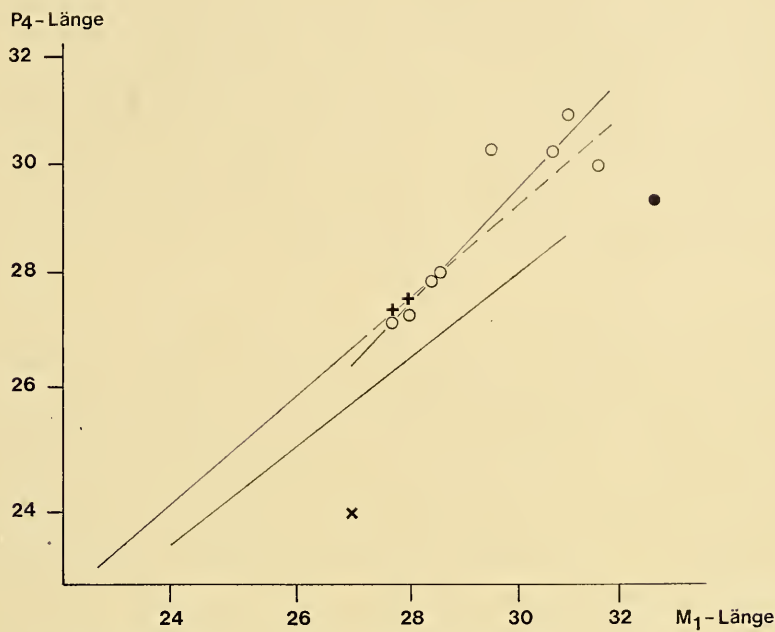


Abb. 14: Allometriediagramm P_4 -Länge/ M_1 -Länge für altpleistozäne Löwen (○ = Mitteleuropa, ● = Petralona, + = Olduvai, × = Südafrika); Hauptachse altpleistozäner europäischer Löwen im Vergleich zu den Achsen rezenter ostafrikanischer und asiatischer Löwen (n. Abb. 7).

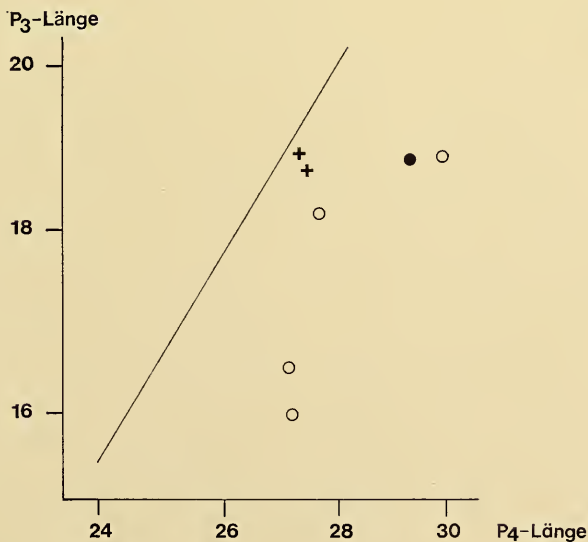


Abb. 15: Allometriediagramm P_3 -Länge/ P_4 -Länge für altpleistozäne Löwen. Zeichen-erklärung entspr. Abb. 14; vergleichsweise eingetragen Hauptachse für rezente ostafrikanische Löwen (n. Abb. 8).

Löwen breiter ist. Ein entsprechend großer Paracon am P_4 findet sich auch bei anderen altpleistozänen Löwen. die Längen-Breiten-Relation des P_3 weicht nicht signifikant vom Arttypischen ab. Die größere Breite des P_4 läßt Kurten als Subspezies-Merkmal gelten. Die Längen-Breiten-Relation des M_1 entspricht derjenigen jungpleistozäner und rezenter Löwen. In einer früheren Arbeit (Hemmer 1967 c) belegt der Verfasser Übergänge zu den von Broom (1948) und Ewer (1956) beschriebenen Merkmalen am Canin und am P_4 bei rezenten Löwen.

Eigene Befunde:

Aus dem Allometriediagramm P_4 -Länge/ M_1 -Länge (Abb. 14) geht hervor, daß die altpleistozänen mitteleuropäischen Löwen, denen sich der Löwe von Olduvai anschließt, wie die rezenten asiatischen Löwen einen relativ kurzen unteren Molar besitzen. Demgegenüber fällt ein Fund von Swartkrans durch seine relativ große M_1 -Länge bzw. relativ geringe P_4 -Länge heraus, liegt aber in der Variationsbreite rezenter afrikanischer Löwen (vgl. Abb. 7). Auch ein Löwengebiß von Petralona zeichnet sich durch einen relativ langen M_1 aus.

Wie das Allometriediagramm P_3 -Länge/ P_4 -Länge (Abb. 15, vgl. Abb. 8) zeigt, unterscheiden sich die altpleistozänen mitteleuropäischen Löwen von den rezenten Formen durch die relative Kürze des P_3 . Auch der Löwe von Petralona besitzt dieses Merkmal, während sich der Löwe von Olduvai hierin durchaus den Verhältnissen rezenter afrikanischer Löwen zuordnen läßt.

Während sich die unteren Molaren der Löwen aus den Mosbacher Sanden und von Mauer durch eine sehr große Breite auszeichnen, wie es Schütt (1969) feststellte, ist dies bei einem M_1 aus Vértesszöllös in geringerem Maße der Fall. Dieser Zahn fällt in seiner relativen Kerbsattelhöhe aus der Variationsbreite jener Löwen heraus und entspricht darin genauso besser jungpleistozänen europäischen Löwen, wie es auch für seine relative Paraconidlänge gilt. Hingegen zeichnet er sich durch eine relativ größere Protoconidhöhe als die beiden alt- und jungpleistozänen Vergleichsserien aus (Tab. 3). Die von Schütt (1969) für mitteleuropäische Löwen des Altpleistozäns als charakteristisch beschriebene Zackenbildung des Schmelzrandes labial und lingual unter der Protoconidspitze tritt bei jenem Molar von Vértesszöllös nur in flacher Form labial auf. Durch Sickenberg genommene Längen- und Breitenmaße eines M_1 von Petralona zeigen einen unverhältnismäßig schlanken Bau, der in dieser Weise bei keinem anderen dem Verfasser bekannten rezenten oder fossilen Löwen auftritt und wohl als Ausnahmesituation zu bewerten ist. Nachdem dieser Unterkiefer auch hinsichtlich seiner P_4 / M_1 -Längenrelation (Abb. 14) von den anderen altpleistozänen europäischen Löwen stark abweicht, ist die Ursache jener Proportionsveränderung wohl in einer überstarken Streckung des Molaren zu suchen. Einen ebenfalls, wenn auch nicht in gleichem Maße, langen und relativ schlanken Molar besitzt den Maßen-

Tabelle 3: Maße und Indizes am M₁ altpleistozäner Löwen (Indizes auf 0,5 gerundet), im Vergleich zu solchen jungpleistozäner mitteleuropäischer (*Panthera leo spelaea*) und rezenter afrikanischer Löwen.

	Vértesszöllös (Coll. von Koenigswald)	Petalona (n. Sicken- berg)	Olduvai Bed II (n. Ewer 1965)	Swartkrans (n. Ewer 1956)	Kromdraai (n. Ewer 1956)
1. Gesamtlänge	28,7	32,7	27,7	27,0	30,5
2. Protoconidlänge	17,5	—	—	—	—
3. Protoconidlänge in % 1)	61	—	—	—	—
4. Paraconidlänge	15,5	—	—	—	—
5. Paraconidlänge in % 1)	53	—	—	—	—
6. Paraconidlänge in % 2)	88,5	—	—	—	—
7. maximale Breite	15,5	13,5	14,7	13,8	14,6
8. maximale Breite in % 1)	53	41,5	53	51	48
9. Protoconidhöhe	18,0	—	—	—	—
10. Protoconidhöhe in % 1)	63	—	—	—	—
11. Protoconidhöhe in % 2)	103	—	—	—	—
12. Paraconidhöhe	15 +	—	—	—	—
13. Paraconidhöhe in % 1)	52 +	—	—	—	—
14. Paraconidhöhe in % 4)	97 +	—	—	—	—
15. Paraconidhöhe in % 9)	83 +	—	—	—	—
16. Kerbsattelhöhe	9,0	—	—	—	—
17. Kerbsattelhöhe in % 1)	31	—	—	—	—
18. Kerbsattelhöhe in % 7)	58	—	—	—	—

	Mosbach, Mauer (n = 5)		<i>P. leo spelaea</i> (n = 21)		<i>P. leo</i> , Afrika, rezent (n. Kabitzsch aus Schütt 1969)	
	M	V	M	V	M	V
1. Gesamtlänge	30,5	28,4 — 32,9	29,0	26,4 — 31,7	26,5	22,5 — 32,5
2. Protoconidlänge	18,8	17 — 19,4	17,4	15,7 — 19,7	15,5	13,5 — 18,5
3. Protoconidlänge in % 1)	61,5	59 — 63,5	60	56,5 — 61,5	59	54,5 — 64
4. Paraconidlänge	16,8	15,5 — 18,8	15,4	13,5 — 17,3	14,0	11,0 — 17,5
5. Paraconidlänge in % 1)	55	53,5 — 57	53,5	50 — 57,5	53	47 — 60
6. Paraconidlänge in % 2)	89,5	86 — 97	89	82,5 — 96	89	79 — 101,5
7. maximale Breite	16,9	15,5 — 18,6	14,9	13,5 — 17,0	13,0	11,0 — 16,5
8. maximale Breite in % 1)	55,5	53,5 — 56,5	51,5	45,5 — 55,5	50,5	45,5 — 56
9. Protoconidhöhe	17,5	15,8 — 18,6	15,7	14,0 — 18,3	15,0	13,0 — 18,5
10. Protoconidhöhe in % 1)	57	55,5 — 59	54,5	51,5 — 58	58,5	48 — 66
11. Protoconidhöhe in % 2)	93	90 — 96	90	84 — 97	97,5	87,5 — 114,5
12. Paraconidhöhe	17,5	16,0 — 18,5	15,4	13,9 — 17,0	14,5	12,0 — 19,5
13. Paraconidhöhe in % 1)	58,5	56,5 — 61	54	51 — 56,5	55,5	49 — 64
14. Paraconidhöhe in % 4)	107	103,5 — 110	98	93 — 103	104	92,5 — 119
15. Paraconidhöhe in % 9)	101	98,5 — 105,5	98	93 — 100,5	95	83,5 — 111,5
16. Kersattelhöhe	11,0	10,5 — 12,7	9,1	7,6 — 10,5	7,5	6,0 — 10,5
17. Kersattelhöhe in % 1)	36	34 — 38,5	31,5	28 — 35	30	23 — 37,5
18. Kersattelhöhe in % 7)	65,5	63,5 — 68,5	61	56 — 68	59,5	47 — 75,5

gaben Vereshchagins (1971 b) zufolge ein möglicherweise spät-altpleistozäner Löwenunterkiefer aus dem nordostsibirischen Kolyma-Gebiet, dem das von Pei (1934) als *Felis youngi* beschriebene Mandibelstück von Choukoutien, Loc. 1, proportionsmäßig nahekommen könnte, wobei letzteres aber einen langen, breiten M_1 trägt. Eine sichere Entscheidung für die Zugehörigkeit dieses Stückes zum Löwen ist nach dem Verlust des betreffenden Choukoutien-Materials im Krieg (Young, schriftl. Mitt.) kaum noch zu treffen.

Die Molaren der afrikanischen Löwenfunde von Olduvai, Swartkrans und Kromdraai haben im Mittel weit geringere relative Breite als die mitteleuropäischen und lassen sich diesbezüglich rezenten afrikanischen Löwen beordnen, unter denen sie sich insgesamt am besten den Kaplöwen anschließen (vgl. 3.2.8). Die relativ sehr große Breite eines P_4 von Swartkrans liegt mit einem Indexwert von ca. 56,5 noch in der Variation rezenter afrikanischer Löwen (vgl. Schütt 1969, Tab. 4), und spricht im Hinblick auf die Lage des betreffenden Gebisses im P_4 -/ M_1 -Längendiagramm (Abb. 14) für eine relative Kürze des P_4 . Auch die sehr große relative Breite eines P_3 von Kromdraai überschreitet die Rezentvariation afrikanischer Löwen nicht.

Die Formverhältnisse am P^4 sind von Schütt (1969) ausführlich besprochen und bedürfen keiner neuerlichen Erörterung. Die relative Länge des Metacons steht in funktioneller Beziehung zur Länge des M_1 ; beides kann als einheitlicher Merkmalskomplex angesehen werden. Die Feststellung eines relativ großen Paracons am P^4 von Kromdraai fügt diesen Zahn in die Reihe der altpleistozänen europäischen Reißzähne ein und spricht damit gleichzeitig für einen relativ kurzen M_1 , wie ihn auch der Löwe von Olduvai besitzt. Die bei den altpleistozänen mitteleuropäischen Löwen sehr große relative P^3 -Breite (Kurten 1960, Schütt 1969) findet sich bei einem Zahn von Kromdraai nicht, der sich hierin den Verhältnissen bei rezenten afrikanischen Löwen anschließt.

4.1.2.4 Größe

Nach den Mittelwerten der Zahnlangen und dem Vergleich der Extremitätenknochen kommt Schütt (1969) zu dem Ergebnis, daß die altpleistozänen Löwen Mitteleuropas im Mittel etwa 4 % größer als jungpleistozäne und 14 % größer als rezente Löwen (hauptsächlich ostafrikanischer Herkunft, Zahnmaße nach Kabitzsch) waren.

Nach den aus den Mosbacher Sanden und von Mauer und Scharzfeld vorliegenden Skelettresten schätzen Hemmer & Schütt (1970) über die zwischen Knochengrößen des postkranialen Skeletts und der Schädelgröße bestehenden Korrelationen die Condylbasallängen und über diese wiederum die Kopfrumpflängen der betreffenden Tiere und erhalten hierfür Werte im Bereich zwischen 160 und 260 cm, wobei die Löwenpopulation der Mosbacher Sande, ähnlich, wie es bei rezenten südafrikanischen Löwen der

Fall zu sein scheint (vgl. 3.2.6), offenbar zwei verschiedene Größenvarianten enthielt. Die hieraus zu erwartenden Gesamtlängen (Körper + Schwanz) umfassen den Bereich von 250—400 cm; in der Häufigkeitsverteilung liegen zwei, wohl ♀♀ und ♂♂ repräsentierende Gipfel bei Kopfrumpflängen von um 210 und 230 cm, dementsprechend bei Gesamtlängen um 330 und um 360 cm. Für den Schädel und zwei Humerusfragmente von Petralona-Löwen erschließt Sickenberg (1971) nach der Berechnungsmethode von Hemmer & Schütt (1970) Körperlängen um 200 cm.

Ein möglicherweise altpleistozäner Unterkiefer aus Ost-Sibirien (Kolyma; Maße n. Vereshchagin 1971 b) läßt sich einem Tier von etwa 175 cm Kopfrumpflänge zuordnen. Die Größenvariationsbreite der altpleistozänen afrikanischen Löwen reichte wohl bis etwa in den gleichen Bereich wie diejenige der europäischen. So nähert sich der von Broom (1948) als Holotypus von „*Felis shawi*“ beschriebene Canin mit einer Länge von 31 mm und einer Breite von 24 mm an der Kronenbasis dem Canin des Schädels von Mauer, dessen Länge 34 und dessen Breite 25 mm beträgt (Wurm 1912). Der P³ dieses Schädels (Länge 29,3 mm) findet seine Entsprechung im P³ von Kromdraai (29,0 mm/Ewer 1956). Die Molarenlänge (25,4—30,5 mm: Swartkrans, Kromdraai und Olduvai/Ewer 1956 und 1965) verweist allerdings für die altpleistozänen afrikanischen Löwenfunden auf im Mittel geringere Größen als diejenigen der europäischen (27,8 bis 32,9 mm/von Reichenau 1906, Schütt 1969 b, eigene Messungen).

4.1.3 Systematische Stellung

Die altpleistozänen Löwen lassen sich vorläufig nur ihren Gebißmerkmalen nach mit Vorbehalt in zwei Gruppen aufteilen, nämlich die mitteleuropäische und die afrikanische. Letztere hat dem wenigen bisher beschriebenen Material zufolge nicht die übergroße Breitenentwicklung des M₁ und des P³ und die relative Kürze des P₃ der ersteren und vermittelt damit zu den rezenten afrikanischen Löwen. Bei einer taxonomischen Behandlung als eigene Subspezies hätte sie den Namen *Panthera leo shawi* zu tragen.

Panthera leo shawi (Broom, 1948)

(Altpleistozäner afrikanischer Löwe)

Synonyma:

1942 *Leo* sp. Dietrich, Palaeontographica **94**, Abt. A. Olduvai.

1948 *Felis shawi*. Broom, Ann. Transvaal Mus. **21**, 1. Sterkfontein (extension site) oder Bolt's Farm.

1956 ? *Panthera shawi* (Broom). Ewer, Proc. Zool. Soc. London, 126. Kromdraai.

1960 *P. leo shawi*. Kurten, Stockholm Contrib. in Geol. **6**: 9—22. Transvaal.

- 1965 *Panthera* sp. Ewer, Carnivora, in: Leakey, Olduvai Gorge 1951 bis 1961, 1. Olduvai.
- 1965 *Felis* cf. *tigris*. Leakey, Olduvai Gorge 1951—1961, 1, Tafel 14. Olduvai.
- 1968 *Panthera* cf. *toscana* Schaub, Dietrich, Paläontol. Abh., Abt. A, 3: 323—366. Olduvai. ? zugehörig.

Ob sich den mitteleuropäischen Löwen die Funde von Vértesszöllös und Petralona infolge gewisser Unterschiede im Gebißbau (vgl. oben) taxionomisch noch anschließen lassen, kann anhand des bislang studierten Materials noch nicht entschieden werden. Möglicherweise leiten diese zu den nordostasiatischen Löwen über, zu deren näherer Beurteilung vorläufig unsere Kenntnis noch kaum ausreicht.

Panthera leo fossilis (von Reichenau, 1906)
(Altpleistozäner mitteleuropäischer Löwe)

Synonyma:

- 1906 *Felis leo fossilis*. Von Reichenau, Abh. Großherzogl. Hess. Geol. Landesanst. Darmstadt, 4: 189—313. Mosbach und Mauer, Deutschland.
- 1914 *Felis leo* var. *Wurmi*. Freudenberg, Geol. Paläontol. Abh., NF, 12: 455—670. Mauer.
- 1907 *Felis leo* (var. *spelaea*). Portis, Boll. Soc. Geol. Italiana, 26. Rom. zugehörig?
- 1929 *Leo leo spelaeus*. Kretzoi, Felida-Tanulmányok. partim.
- 1962 *P. (L.) leo mosbachensis*. Dietrich, Mitt. Geol. Staatsinst. Hamburg, 31: 382—384. Mosbach.
- 1963 *Panthera (Leo) leo fossils* (Wurm). Toepfer, Tierwelt des Eiszeitalters.
- 1968 *Panthera (Leo) leo mosbachensis* Dietrich 1962. Dietrich, Paläontol. Abh., Abt. A, 3: 323—366. Mosbach.
- 1968 *Panthera (Leo) leo brachygnathus*. Dietrich, Paläontol. Abh., Abt. A, 3: 323—366. Dechenhöhle (Sauerland). Stratigraphisch unsicher.
- 1969 *Leo spelaeus wurmi*. Janossy, Ber. dtsch. Ges. geol. Wiss., A, Geol. Paläontol. 14: 573—643. Vértesszöllös, Stránská skála, Mauer, Lunel-Viel. partim?

Insgesamt gesehen scheinen die altpleistozänen Löwen, soweit es für europäische Funde zu beurteilen ist, der unteren der beiden bei rezenten Löwen gefundenen Cephalisationsstufen anzugehören; im Bau der Stirnpartie weisen jene ein Primitivmerkmal auf, das den Anschluß an die betreffenden Verhältnisse bei den anderen Arten des Subgenus *Panthera* herstellt.

4.2 Die Löwen des Mittelpleistozäns

4.2.1 Allgemeines

Löwenfunde sind aus dem Mittelpleistozän (Upper Middle Pleistocene der angelsächsischen Literatur) bislang weniger häufig als aus dem Jungpleistozän und meist auch nur ungenügend beschrieben, so daß kaum Vergleichsdaten zur Verfügung stehen.

Die Verbreitung des Löwen im Mittelpleistozän dürfte im großen und ganzen derjenigen im Jungpleistozän entsprochen haben. Fossilreste liegen aus West-, Mittel- und Osteuropa, aus Sibirien und aus Nord-, Ost- und Südafrika vor. Vergleiche mit den rezenten und jungpleistozänen Formen sind nur für einige europäische Funde möglich, für die nähere Angaben publiziert sind.

4.2.2 Die Einzelmerkmale

4.2.2.1 Schädelmerkmale

Ein Löwenschädel aus Steinheim aus dem Mindel-Riß-Interglazial soll sich gegenüber dem jungpleistozänen Höhlenlöwenschädel „durch seine schlanke und kurze sowie verhältnismäßig niedere Form“ (Berckheimer 1927, zit. n. Dietrich 1968) auszeichnen. Bedauerlicherweise war es bislang nicht möglich, von Adam, der diesen Fund laut Schütt (1969) in Bearbeitung hat, nähere Angaben über den Schädel zu erhalten. Die nach dem Photo eines Schädelteiles aus Sarepta (Wolga) (Riabinin 1919) zu schätzende Relation Postorbitalbreite/Interorbitalbreite dürfte in den Bereich rezenter asiatischer Löwen fallen und damit die untere Cephalisationsstufe von *Panthera leo* andeuten. Bei einem Stirnstück eines Löwen aus wohl spät-interglazialen (Mindel-Riß) Ablagerungen bei Körbisdorf, das von Dietrich (1968) beschrieben wird, dürften die Verhältnisse in der Temporalregion hingegen eher denjenigen bei *Panthera leo spelaea* (vgl. unten, 4.3.2.1) entsprechen, da die „Konstriktion an der frontoparietalen Naht“ noch geringer ist als bei einem rezenten Löwen, mit dem Dietrich (l. c.) das Stück vergleicht.

4.2.2.2 Gebißmerkmale

Saint-Perier (1922) beschreibt einen außerordentlich großen M_1 eines Löwen aus Montmaurin. Die Schicht dieser Fundstelle wird von Vallois (1957, zit. n. Arambourg 1963) und Howell (1960) in das Mindel-Riß-Interglazial oder in ein Interstadial des Riß-Glazials datiert, während Bonifay (1973) sie an den Beginn des Mindel-Glazials, also noch

in das Altpleistozän stellt. Die Maße des Molars und eines Canins übertreffen nach Saint-Perier (l. c.) alle zuvor für westeuropäische Höhlenlöwen publizierten Werte. Der Molar soll sich ferner gegenüber verglichenen Reißzähnen fossiler Löwen durch seine größere Plumpheit, seine größere Breite auszeichnen. Damit dürfte er dem Molaren der altpleistozänen *Panthera leo fossilis* anzuordnen sein. Ein Mandibelrest aus der Dnjeprregion entspricht in seinen Gebißproportionen (n. Vereshchagin 1971 b) vollkommen jungpleistozänen Funden des gleichen Raumes (vgl. 4.3.2.4; Mitbehandlung in Abb. 17, 18).

4.2.3 Systematische Stellung

Aus den wenigen verwertbaren Daten über mittelpleistozäne Löwen läßt sich kein zuverlässiges Bild über ihre systematische Stellung und ihre taxonomische Behandlung gewinnen. Eine Interpretation der besprochenen Reste als aus Misch- oder Übergangspopulationen von den Löwen des Altpleistozäns zu denjenigen des Jungpleistozäns stammend erscheint durchaus wahrscheinlich. Nach den von Bonifay (1971) von Lunel-Viel publizierten Metapodien resultieren den durch Hemmer & Schütt (1970) gegebenen Berechnungsgrundlagen zufolge in 8 Fällen Schätzwerte für die Kopfrumpflänge um 190 cm, während sich in einem Fall ein solcher Wert von 230 cm ergibt, der den Maßen der ♂♂ von *Panthera leo fossilis* entspricht. Ein Femur und eine Ulna aus dem Wolgagebiet lassen auf Körpergrößen von 195—210 cm, entsprechende postkraniale Skelettelemente aus Mittel- und Ostsibirien auf solche von 175—215 cm schließen (Maße n. Vereshchagin 1971 b).

4.3 Die Löwen des Jungpleistozäns

4.3.1 Allgemeines

Das Hauptgewicht der Fossilfunde jungpleistozäner Löwen liegt im Gesamtgebiet der Holarktis. In einer großen Zahl von Publikationen wurde das Problem der europäischen sog. „Höhlenlöwen“ diskutiert. Besonders die frühen, aber auch spätere Bearbeiter, die nur wenig Vergleichsmaterial zur Hand hatten, stellten dabei fest, daß die meisten Übereinstimmungen mit Löwenschädeln bestehen, fanden aber auch in einigen Merkmalen Ähnlichkeiten mit dem Tiger, ja sogar mit dem Jaguar (Goldfuss 1810, 1821, Blainville 1843, Gervais 1859, Hilzheimer 1939). Die umfangreiche Einzelknochenanalyse von Dawkins & Sanford (1868) zeigte demgegenüber, daß alle Merkmale des Höhlenlöwenschädels im Variationsbereich rezenter Löwenschädel liegen. Auch die Gegenüberstellung wichtiger Unterscheidungsmerkmale von Löwen- und Tigerschädel durch Boule (1906), der sich später Riabinin (1919) ebenfalls bediente, er-

brachte den Nachweis der Löwennatur von Schädeln großer jungpleistozäner europäischer Pantherkatzen. Andere Autoren bewerteten diese Funde als eigene Art („*Felis spelaea*“) (z. b. Hilzheimer 1924, Friant 1940, Didier 1942, Heller 1953, Kabitzsch 1960), als dem Tiger näherstehende Art (z. B. Ferrant & Friant 1939, Koby 1941, 1942), ja sogar als zwei verschiedene Arten, nämlich Löwe und größere „*Felis spelaea*“ (Koby 1942, Dietrich 1968, Rousseau 1971). In den letzten Jahren konnten der Verfasser (Hemmer 1967 c) und daran anschließend Schütt (1969) neuerlich zeigen, daß es sich in allen Fällen um Löwen handelt. Die Abtrennung als eigene Art durch frühere Autoren beruhte vor allem darauf, daß größenabhängige Formänderungen übersehen, die Aussagekraft jungpaläolithischer Darstellungen überschätzt oder diese falsch gedeutet, zu geringes oder einseitig sortiertes rezentes Vergleichsmaterial herangezogen oder ungeeignete statistische Verfahren angewandt wurden (Hemmer 1967 c).

Außerhalb Europas sind jungpleistozäne Löwenreste aus Nord-, Ost- und Südafrika, aus dem Vorderen Orient und aus Ceylon bekannt (Hemmer 1967 c). Reiches Fundmaterial aus dem Gesamtgebiet der Sowjetunion, das vor allem den sibirischen Raum als weiteres Verbreitungsgebiet erschließt, wurde in den letzten Jahren durch die Arbeiten von Vangengeim (1961) und vor allem von Vereshchagin (1969, 1971 a, b) vorgestellt.

Leidy (1853) beschreibt aus Natchez (Mississippi) einen Mandibelteil einer Pantherkatze, die er „*Felis atrox*“, den amerikanischen Löwen, nennt. Dawkins & Sanford (1869) vergleichen diesen Unterkiefer mit europäischen Höhlenlöwenmandibeln und finden ihn in allen von Leidy für abweichend gehaltenen Merkmalen mit einem Kiefer aus der Bleadon-Höhle übereinstimmend. Sie ordnen ihn daher dem Höhlenlöwen zu. Leidy (1873) hält dann ein Oberkieferfragment aus Kalifornien für den Rest eines großen Tigers, dem er den Namen „*Felis imperialis*“ gibt. Merriam (1909) studiert einen Schädel einer derartigen Pantherkatze aus den jungpleistozänen Asphaltablagerungen von Rancho La Brea (Los Angeles, Kalifornien) und sieht ihn generell als dem Löwen und Höhlenlöwen ähnlicher als dem Tiger an, findet jedoch verschiedene Unterschiede. Als diagnostische Merkmale beschreibt er relativ sehr große Schnauzenbreite, ziemlich weit aboral liegende Processus postorbitales der Frontalia, kleine Hirnkapsel, kleine Bullae, weiter oral reichender Processus des Ectotympanicum als derjenige des Entotympanicum, hohes und schmales Occiput, hoher und großer Processus coronoideus des Unterkiefers, tiefe, nach vorn bis unter die Mitte des M_1 reichende Fossa masseterica u. a. Freudenberg (1910) stellt völlige Größenübereinstimmung in allen Maßen eines Oberkieferfragments von „*Felis atrox*“ aus Mexiko mit dem betreffenden Teil eines Höhlenlöwenschädels aus der Sandford-Hill-Höhle fest. In einer detaillierten Beschreibung der Art, die auf einer großen Serie mehr oder minder vollständiger Schädel und postkranialen Skelettelementen aus Rancho La Brea basiert, übernehmen Merriam & Stock (1932) weitgehend die Diagnose von Merriam (l. c.), fügen aber noch einige bei diesem

fehlende oder unsichere Merkmale hinzu: *Nasalia* kurz und nicht weiter nach hinten reichend als die *Processus frontales* der *Maxillaria*, *Fronto-Nasal-Region* relativ flach, *Stirnpartie* länger als beim Löwen, *Fronto-Parietal-Sutur* fast gerade wie beim afrikanischen Löwen, *Foramen infraorbitalis* oval, *Foramen condyloideum* meist vom *Foramen lacerum posterior* getrennt erscheinend, *Processus coronoideus* des Unterkiefers in der Regel in der Projektion über den *Condylus* nach hinten ragend (dazu kurze Gebißbeschreibung). Im Vergleich mit Löwen- und Tigerschädel „the Rancho La Brea species makes a closer approach to the lion than to the tiger. In at least two particulars, namely, shape of the external nasal orifice and extent of the posterior projection of the coronoid process, does *F. atrox* resemble the tiger“ (Merriam & Stock, l. c.). Ein Vergleich mit dem Höhlenlöwen zeigt starke Ähnlichkeit der beiden Formen. Der Vergleich mit dem Jaguar erbringt wichtige Ähnlichkeiten zwischen beiden: „the jaguar resembles *F. atrox* in the shape and proportions of the skull, in shape of occiput, and in the important features of the basicranial region.“ Merriam & Stock (l. c.) sehen danach diese großen amerikanischen Pantherkatzen als Repräsentanten der Gruppe an, aus welcher auch der Jaguar hervorging. Simpson (1941) verschärft später diese Ansicht dahingehend, daß er „*Panthera atrox*“ einen Riesenjaguar nennt und ihn mit dem Jaguar in einer Untergattung vereinigt. Phleger (1940) untersucht Schädelallometrien von *Panthera onca*, „*Panthera atrox*“ und *Smilodon californicus* und findet jeweils Proportionsunterschiede. Kabitzsch (1960) vergleicht nach den Abbildungen von Merriam & Stock die Zähne von „*Panthera atrox*“ mit den Zähnen von Löwe, Höhlenlöwe, Tiger, Jaguar und Leopard und stellt fest, daß sie einmal denen des Jaguars und Tigers, zum anderen denen des Höhlenlöwen und Löwen ähneln und eine Mittelstellung zwischen diesen einnehmen. Weigel (1961) nennt „*Panthera atrox*“ „Steppenjaguar“. Kurten (1965) zeigt mittels Allometriediagrammen Proportionsunterschiede am Schädel und am P_4 zwischen „*Panthera atrox*“ und *Panthera onca*. Er weist darauf hin, daß die beiden Arten im Habitus sehr verschieden gewesen sein müssen. „*Panthera atrox*“ erscheint als Bewohner offener Landschaften, wie es die Umgebung von Rancho La Brea war (Stock 1930), während der Jaguar mehr Waldbewohner ist. Whitmore & Foster (1967) diskutieren einen eventuellen Zusammenhang der Alaska-Population von „*Panthera atrox*“ mit den eurasiatischen Populationen von *Panthera leo spelaea* und *Panthera tigris* während des Bestehens der Beringbrücke als breites Übergangsgebiet von eisfreien Zonen Alaskas nach Nordost-Sibirien. Unabhängig voneinander kommen schließlich Vereshchagin (1969, 1971a, b) und der Verfasser (Hemmer 1971a, b) zum Schluß der Löwenzugehörigkeit dieser nordamerikanischen Pantherkatze.

Die Differenz, die zwischen der Behandlung von „*Panthera spelaea*“ und „*Panthera atrox*“ als jeweils eigene Arten durch Vereshchagin oder als Subspezies von *Panthera leo* durch den Verfasser zu bestehen scheint, erweist sich bei näherem Hinschauen als lediglich auf unterschiedlicher ta-

xionomischer Bewertung der Kategorien beruhend, ohne daß jeweils grundsätzlich verschiedene Auffassungen über die Verwandtschaftsverhältnisse zugrunde liegen. Vereshchagin (1971 b) erhebt die Arten *Panthera leo*, *Panthera pardus* und *Panthera onca*, die vom Verfasser im Subgenus *Panthera* zusammengestellt wurden (Hemmer 1966 c), zu Repräsentanten jeweils eigener Subgenera und ordnet „*Panthera spelaea*“ und „*Panthera atrox*“, die er hauptsächlich aus geographischen Gründen spezifisch trennt, seinem Subgenus *Leo* zu. Eine solche taxionomische Behandlung der betreffenden rezenten Arten als Subgenera erscheint in Anbetracht der weitgehenden Bastardierungsfähigkeit dieser Formen untereinander (vgl. Hemmer 1966 c) jedoch unangebracht. Damit müßte auch die Stellung der europäischen und nordamerikanischen Höhlenlöwen auf den Status von Subspezies bzw. höchstens Semispezies reduziert werden, wie es der Verfasser vertritt. Über den Umfang der gegenseitigen Isolation allopatrischer Formen an einer gemeinsamen Verbreitungsgrenze, dessen Kenntnis eine begründete Aussage über diesen Status zuließe, liegen bislang für den jungpleistozänen Löwen der nördlichen Holarktis, für den an mögliche Berührungsstellen mit dem vorder- und südasiatischen Löwen (*Panthera leo persica*) in Griechenland/Kleinasien, im Kaukasusgebiet und im Turanraum zu denken wäre, noch keine aus dem Fossilmaterial gewonnenen Informationen vor.

4.3.2 Die Einzelmerkmale

4.3.2.1 Mähngestalt

Zu einer Aussage über die Mähngestalt der jungpleistozänen Löwen ist nur auf dem Weg über die Darstellungen dieser Art in der Kunst des Jungpaläolithikums zu kommen. Nach der Zusammenstellung sämtlicher bekannter Abbildungen großer Katzen in der Eiszeitkunst durch Rousseau (1967) finden sich solche Darstellungen von Spanien bis zum Ural, mit einer Häufung im südwestlichen Frankreich. Zum Versuch einer Deutung können davon allerdings nur sehr wenige, einwandfrei als solche erkennbare Pantherkatzengravierungen aus französischen Stationen herangezogen werden, während die Hauptmasse dieser sog. „Katzen“-zeichnungen und -figuren zweifelhaft bleiben muß. Besonders klare Gravierungen finden sich in den Höhlen Les Trois-Frères und Combarelles (Frankreich). Sie weisen darauf hin, daß diese Löwen wohl insgesamt ziemlich lange und dichte Behaarung besessen haben dürften, wozu die arttypische Schwanzquaste kam, eine Mähne aber nicht oder kaum erkennbar bis höchstens in nicht sehr auffälliger Weise ausgebildet war. Dies braucht nicht zu heißen, daß tatsächlich kaum Mähnenhaarverlängerung an den dafür in Frage kommenden Körperstellen vorkam, da nach der Erfahrung mit schon relativ lang und dicht behaarten rezenten asiatischen und nordafrikanischen Löwen besonders die Bauchmähne und Hinterarmmähne bei sehr langer

Körperbehaarung kaum mehr als besonders abgesetzte Bezirke in Erscheinung treten dürften (vgl. 3.2.1). Eine Zuordnung zu einer der beiden für rezente Löwen gefundenen Mähnenentwicklungsreihen oder die Aufstellung einer eigenen Reihe ist anhand der vorliegenden Darstellungen nicht möglich.

4.3.2.2 Schädelmerkmale

Mehr oder minder vollständig erhaltene Schädel jungpleistozäner Löwen wurden bislang aus Europa, Nordasien und Nordamerika bekannt. Für die anderen Teile des Verbreitungsgebietes muß der Vergleich mit den rezenten Formen vorläufig auf Kiefer- und Zahnmerkmale beschränkt bleiben.

Von primärem Interesse erscheint die Erfassung der Cephalisationshöhe, für die der Verfasser (Hemmer 1971 a) nach Werten bei Merriam & Stock (1932) bei den nordamerikanischen Löwen eine noch höhere Stufe als bei den rezenten afrikanischen Löwen wahrscheinlich machen konnte. Nachdem für europäische und nordasiatische Löwen des Jungpleistozäns

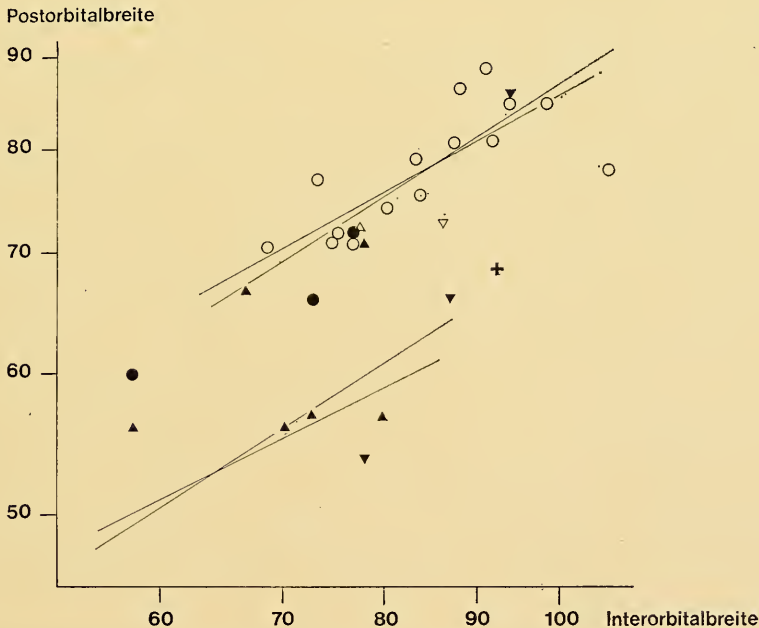


Abb. 16: Allometriediagramm Postorbitalbreite/Interorbitalbreite für jungpleistozäne eurasiatische und amerikanische Löwen (○ = *P. leo atrox*, Rancho la Brea, △ = desgl., Florida, △ = desgl., Alaska, ● = *P. leo ssp.*, Sibirien, ▲ = *P. leo spelaea*, Osteuropa, ▼ = desgl., Mitteleuropa); eingetragen Hauptachsen und reduzierte Hauptachsen für *P. leo atrox* (oben) und rezente indische Löwen (unten, n. Abb. 5). Zum Vergleich: + = altpleistozäner Schädel von Mauer.

Messungen des Hirnraumes selbst noch ausstehen, sind Anhaltspunkte aus der relativen Postorbitalbreite zu erhalten, die locker mit der Hirnkapazität korreliert. Es zeigt sich (Abb. 16), daß sibirische Löwen hierin der Stufe der nordamerikanischen zugeordnet erscheinen, während sich bei europäischen Höhlenlöwen eine außerordentlich hohe Variabilität dieses Merkmals findet, die sich für osteuropäische Individuen in einem Korrelationskoeffizienten für die Beziehung Postorbitalbreite/Interorbitalbreite von nur 0,27 gegenüber 0,73 bei der nordamerikanischen Serie ausdrückt. Während sich einige dieser Schädel durchaus dem Streuungsbereich der amerikanischen Löwen bzw. dessen Verlängerung zu geringeren absoluten Werten hin eingliedern (Desna, Binagady/Kaukasus, Repolusthöhle, n. Abbildung wohl auch Sandford Hill Cave), liegen andere ganz im Bereich rezenter asiatischer Löwen, also im Bereich der unteren Cephalisationsstufe (S-Karpaten, Don, Wolga, Pegnitz-Weidelwang, Repolusthöhle, n. Abbildung möglicherweise auch Hutton Cave). Dieser Befund ist mit der Annahme autochthoner, zu der entsprechenden Evolution bei den afrikanischen Löwen paralleler Entstehung der höheren Entwicklungsstufe in einer vielleicht mittelpleistozänen Löwenpopulation des sibirisch-nordamerikanischen Raumes interpretierbar, wobei eine spätere Ausbreitung dieses Merkmals in die diesbezüglich auf der ursprünglichen Stufe stehenden europäischen Populationen das zu beobachtende Bild erhöhter Variabilität zur Folge haben konnte.

Die Indizes der Gesamtschädellänge, der Jochbogenbreite, der Interorbitalbreite und der Mastoidbreite entsprechen bei der *P. leo atrox*-Population von Rancho La Brea (Maße nach Merriam & Stock 1932) im Mittel ziemlich genau den Werten des altpleistozänen Schädels von Mauer (vgl. oben, 4.1.2.1): (M, s, m) Gesamtlängenindex 111,5, ± 2 , $\pm 0,5$; Jochbogenbreitenindex 70,5, ± 3 , ± 1 ; Interorbitalbreitenindex 24,5, $\pm 1,5$, $\pm 0,5$. 3 Löwenschädel aus West- und Mittelsibirien (Maße nach Vereshchagin 1971 b) weichen hiervon durch geringere relative Gesamtlänge (Indexmittel 107, Variation 105,5—107,5, bei *P. leo atrox* 107—115,5) und geringere relative Interorbitalbreite ab (Indexmittel 21,5, Variation 20,5—22, bei *P. leo atrox* 22,5—23,5). Europäische Höhlenlöwen (Maße nach einer Zusammenstellung bei Vereshchagin 1971 b, ergänzt durch Angaben bei Wurm 1912 und eigene Messungen) haben ebenfalls im Mittel etwas geringere relative Gesamtlänge (109,5, $\pm 2,5$, ± 1), aber etwas größere relative Mastoidbreite (Mittel bei $n = 3:45$, Variation bei *P. leo atrox* 39—45), während die relative Jochbogenbreite (72, $\pm 4,5$, $\pm 1,5$) und die relative Interorbitalbreite (23,5, ± 2 , ± 1) etwa mit den Werten der amerikanischen Löwen übereinstimmen.

Die gemeinsamen Schädelmerkmale eurasiatischer und amerikanischer Höhlenlöwen, die diese Gruppe von den rezenten afrikanischen und asiatischen Löwenformen absetzen, werden ausführlich von Vereshchagin (1971 a, b) behandelt. Die teilweise Annäherung besonders bei *P. leo atrox* an Jaguarmerkmale (Merriam & Stock 1932) weist in diesem Zusammenhang darauf hin, daß die Entwicklungslinie dieser jungpleistozä-

nen Formen weitgehend eigenständig auf die altpleistozäne Wurzelgruppe des Löwen zurückzuführen sein dürfte (vgl. hierzu Hemmer 1971 b: Jaguar-ähnliche Frühformen des Subgenus *Panthera*, in deren Bereich die Löwenwurzel anzusetzen ist).

4.3.2.3 Unterkiefermerkmale

Literatur:

Dawkins & Sanford (1866) stellen am Unterkiefer der jungpleistozänen englischen Löwen verschiedene Merkmale fest, von denen besonders auch von späteren Autoren immer wieder zwei als den Höhlenlöwen kennzeichnend genannt werden. Es ist dies einerseits die Lage des Processus coronoideus, der in Projektion auf die Unterlage viel weiter hinter den Gelenkfortsatz hinausreichen soll als beim rezenten Löwen, wo er das Gelenk höchstens geringfügig überragen soll, andererseits die Kontur der Symphyse, deren Vorderrand mit der Unterlage einen weit größeren Winkel bildet, als bei den Unterkiefern rezenter Löwen, bei denen die Symphyse nicht so steil steht. Dawkins & Sanford (l. c.) und Hagmann (1899) geben als Symphysenwinkel für letztere $40\text{--}51^\circ$, für Höhlenlöwen $45\text{--}70^\circ$ an. Von verschiedenen Autoren wird die Ausbildung der Symphyse mit der Entwicklung des Canins in Verbindung gebracht, wonach eine hohe und starke Symphyse von einem starken Eckzahn bedingt werden soll (von Reichenau 1906, Klähn 1923); nach Filhol (1891) stehen wohl allgemein Verkürzung des Kiefers und Ramushöhe in Zusammenhang, wobei letztere größer wird. Dietrich (1968) beschreibt eine Mandibel mit gegenüber rezenten Löwen steiler eingepflanztem Canin, kürzerer Diaphyse, gedrängter Stellung der Zähne, aber höherem Ramus. Unterschiede im Verlauf des Unterrandes der Mandibel sind zwischen rezenten Löwen und Höhlenlöwen infolge der großen Variabilität dieses Merkmals nach von Reichenau (1906) kaum festzustellen. Nur der Processus angularis soll nach diesem Autor beim rezenten Löwen nach hinten, beim Höhlenlöwen nach unten gerichtet sein. Nach Haltenorth (1936) springt der Processus coronoideus am Unterkiefer rezenter Löwen „aboral manchmal über den Processus condyloideus vor, manchmal nicht“, während sein weiteres Vorragen beim jungpleistozänen europäischen Löwen von Boule (1906) und von Reichenau (1906) beschrieben wird. Diese Projektion des Processus coronoideus hinter den Condylus wird von Merriam & Stock (1932) als ein Merkmal betrachtet, in welchem die amerikanischen Löwen dem Tiger ähneln.

Eigene Befunde:

Zwischen der Höhe des Unterkiefers vor P_3 und der Länge des Diastemas besteht bei rezenten ostafrikanischen Löwen, die als Vergleichsserie ausgewählt wurden (Museum München), eine äußerst schwache, nur auf

dem 10%-Niveau als Tendenz wahrscheinliche Korrelation ($r = 0,28$, $n = 36$), während die Werte europäischer Höhlenlöwen völlig regellos streuen. Eine zwar signifikante, aber nicht hohe Korrelation ($r = 0,51$, $n = 36$) findet sich zwischen der Unterkieferlänge und der Diastemalänge der rezenten Serie, während Einzelwerte europäischer Höhlenlöwen auch hier sehr stark streuen, im Mittel aber zu etwas geringeren relativen Diastemalängen transponiert erscheinen. Eine klarere Trennung resultiert aus der Relation Ramushöhe vor P_3 /Unterkieferlänge, für die ein Ramushöhenindex gebildet werden kann (vgl. 4.1.2.2). Nachdem für eine rezente ostafrikanische Vergleichsserie ein Mittelwert von 18 ($s = \pm 1$, Variationsbereich 16—21,5) gefunden wurde, ergibt sich nun für eine Serie europäischer Höhlenlöwen (Maße nach Boule 1906, Del Campana 1954, Dawkins & Sanford 1866—72, Fabiani 1919, Riabinin 1919, Schmerling 1834, Siegfried 1961, ferner eigenen Messungen) ein Mittel von 20,5 ($s = \pm 1,5$, Variationsbereich 18,5—24). Die amerikanischen Löwen sind hier nicht unmittelbar vergleichbar, nachdem Merriam & Stock (1932) für sie die Kieferhöhe vor P_4 angeben. Nachdem die Maße vor P_3 und vor P_4 jedoch nicht in hohem Maße verschieden sind (die Höhe vor P_3 kann infolge des basalen Vorspringens der Symphysenpartie etwas höher als die hinter P_3 sein), können die Werte für die Population von Rancho La Brea (Mittel 19,5, $s = \pm 1$, Variationsbereich 18,5—21) aber doch einen Anhaltspunkt geben.

Die verschieden steile Stellung der Symphyse dürfte mit der verschiedenen Höhe des Ramus in unmittelbarem Zusammenhang stehen. Durch den damit in der Wurzel steiler gestellten Canin mag das mehr oder minder starke basale Herausspringen der Symphyse der Höhlenlöwen mit bedingt sein.

Das Merkmal des stärkeren aboralen Vorspringens des Processus coronoideus über den Processus condyloideus beim Höhlenlöwen gegenüber rezenten Löwen kann kaum als taxonomisch trennendes Kriterium aufrecht erhalten werden, da ein Teil der Stücke in der Ausbildung dieser Region nicht von derjenigen bei anderen Löwenformen zu unterscheiden ist. Die Variationsbreite der gesamten Art *Panthera leo* wird durch solche Kiefer mit weiter zurückragendem Processus coronoideus gegenüber der Haldenorthschen (1936) Beschreibung jedoch erhöht.

4.3.2.4 Gebißmerkmale

Literatur:

Die erste detaillierte Beschreibung der Zähne des Höhlenlöwen geben Dawkins & Sanford (1868); diese Autoren stellen aber keine spezifischen Unterschiede zwischen dem Gebiß von Löwe, Tiger und Höhlenlöwe fest. Klähn (1923) betrachtet die Korrelationsfelder von M_1 -Länge zu M_1 -Breite und M_1 -Länge zu P_4 -Länge und stellt fest, daß die Höhlenlöwenzähne in den Bereich der Zähne des rezenten Löwen fallen. Aufgrund der Längen-Breiten-Indizes von P_3 , P_4 und M_1 teilt Rühl

(1939) eine Anzahl von ihm untersuchter pleistozäner Löwenreste zwei verschiedenen Entwicklungskreisen zu. Er unterscheidet eine Gruppe mit schlankem P_4 , deren Vertreter durchweg glazialen Perioden angehört haben sollen (Altleistozän: Mosbach; Jungpleistozän: Plagwitz, Wallertheim, Steeden, Erfelden, Predmost, Egel, Vöklingshofen), und eine Gruppe, deren Gebiß eine relative Verlängerung des M_1 zeigt (Jungpleistozän: Lindenthal, Rabutz, Steeden, Burgtonna, Essen). In letzterer sind Stücke enthalten, „die durch einen gewaltig ausgebildeten Canin ausgezeichnet sind“. Ihr Alter sei interglazial. Aus der vergleichenden Betrachtung rezenter Formen schließt Rühl, daß der interglazialen Gruppe der Löwe entspreche, der glazialen der Tiger, und unterscheidet demzufolge zwei Entwicklungskreise: den interglazialen „*Felis leo*-Kreis“ und den glazialen „*Felis tigris*-Kreis“, die zu Beginn des Pleistozäns am weitesten voneinander entfernt sein sollen, während sie im ausgehenden Pleistozän gegen einen Ausgleich der trennenden Merkmale hin tendieren und sich zeitweise oder lokal vermischen sollen.

Leyhausen (1950) und Lehmann (1954) diskutieren diese Theorie und zeigen an umfangreicherem Rezentmaterial die große Variabilität von Löwe und Tiger hinsichtlich dieser Merkmale auf, wodurch die Zuordnung der beiden Rühlschen Entwicklungskreise einerseits zum Löwen, andererseits zum Tiger hinfällig wird. Lehmann (l. c.) bildet einen neuen Unterscheidungsindex:
$$\frac{M_1\text{-Länge} \times 100}{P_4\text{-Länge}}$$
 und findet dafür folgende

Mittelwerte: rezente Löwen 101,7, Höhlenlöwen 105,6, rezente Tiger 110,3. Er schließt daraus auf die artliche Selbständigkeit des Höhlenlöwen. Wie der Verfasser jedoch zeigen konnte (Hemmer 1967 c, vgl. 3.2.8), ergibt sich bei rezenten ostafrikanischen Löwen fast der gleiche Index wie bei den Höhlenlöwen, nämlich 105,3, und besteht außerdem eine gewisse Größenabhängigkeit der Indexwerte. Den entsprechenden Wert (ca. 105 bei $n = 159$) teilt auch Schütt (1969) für die Angaben von Kabitzsch (1960) mit.

Kabitzsch (1960) untersucht die Unterschiede im Zahnbau von Löwe, Tiger, Jaguar und Leopard im Vergleich zum Höhlenlöwen und zum amerikanischen Löwen und findet Unterschiede zwischen Löwen- und Höhlenlöwenzähnen in der Zahngröße, in Kerbsattel, Mulde und Talonid des M_1 , in Paracon, Schmelzleiste, Lage des Deuterocons und Ectoparastyls des P^4 , in Hypocon, Basalrand und Kerbenverlauf des P^3 und in der Krümmung und den Rillen des C max. Für den amerikanischen Löwen schließt sie auf eine Zwischenstellung zwischen dem Löwen, und zwar besonders dem Höhlenlöwen, und dem Jaguar. Als rezentem Löwen-Vergleichsmaterial verwendet Kabitzsch allein Gebisse von Angehörigen der evolutiv fortgeschrittensten Gruppe *senegalensis* / *nubica* / *krugeri*, wovon wiederum ostafrikanische Löwen mit 68,6 % den Hauptanteil stellen, so daß dieser Vergleich nicht für alle rezenten Löwenformen repräsentativ ist.

Für die rezenten Löwen auf den Unterlagen von Kabitzsch (l. c.) aufbauend führt Schütt (1969) die Untersuchung des Gebisses pleistozäner europäischer Löwen fort und stellt besonders eine Reihe von Unterschieden zwischen den Formen des Alt- und Jungpleistozäns fest. Gegenüber der west-/zentral-/ost-/südafrikanischen Gruppe des rezenten Löwen ist nach ihren Studien der Höhlenlöwe besonders in seiner P_3^3 -Entwicklung noch stärker spezialisiert. Mit einer Verlängerung des Haupthöckers steht eine Reduktion des Paraconids am P_3 und des Parastyls am P^3 in Verbindung.

Bei der Bearbeitung der Carnivoren aus den riß-würm-interglazialen Travertinen von Burgtonna (Thüringen) kann der Verfasser (Hemmer, im Druck) für eine Löwenmandibel ihren Gebißmerkmalen zufolge eine Zwischenstellung zwischen altpleistozänen, besonders südosteuropäischen (Vértesszöllös, Petralona) und würmzeitlichen Löwen aufzeigen. Die Löwenfunde aus den Travertinen von Taubach und Ehringsdorf sind hier unmittelbar anzuschließen.

Anhand eines M_1 beschreibt Deraniyagala (1944, 1958) eine neue

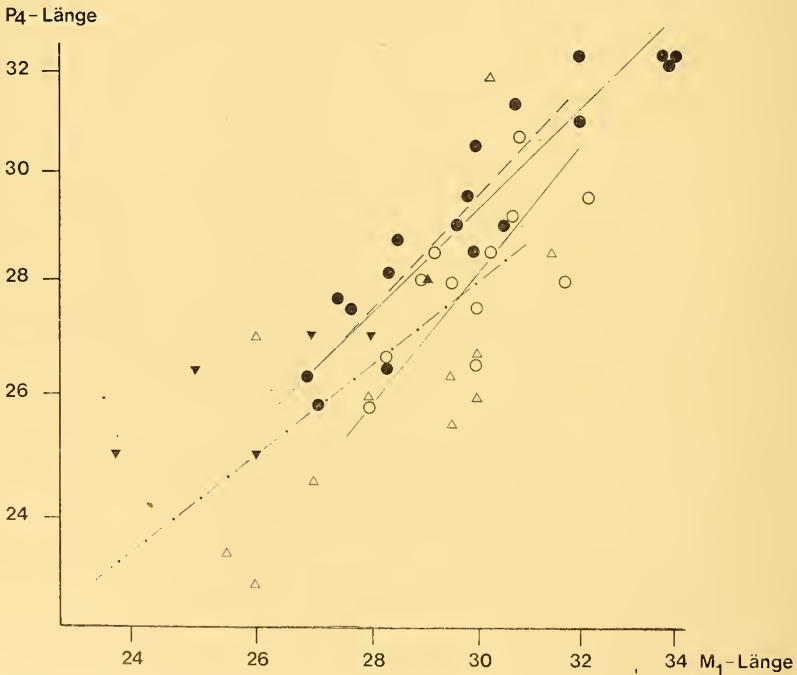


Abb. 17: Allometriediagramm P_4 -Länge/ M_1 -Länge für jungpleistozäne Löwen (● = *P. leo atrox*, ▲ = *P. leo* ssp., Ostsibirien, ▼ = *P. leo* ssp., Westsibirien, △ = *P. leo spelaea*, europäisches Rußland, ○ = desgl., Gailenreuth); Hauptachsen für *P. leo atrox* und *P. leo spelaea* von Gailenreuth (durchgezogene Linien), im Vergleich zu den Achsen für altpleistozäne mitteleuropäische Löwen (unterbrochene Linie) und rezenten ostafrikanischer Löwen (strichpunktierte Linie; n. Abb. 7 u. 14).

Löwenunterart aus dem Pleistozän (wahrscheinlich Jungpleistozän) Ceylons. *Panthera leo sinhaleyus* soll durch einen relativ schmäleren M_1 als beim rezenten Löwen charakterisiert sein. Die Bestimmung dieses Fundes als Löwenzahn und nicht als Tigerzahn, was immerhin aus geographischen Gesichtspunkten denkbar erschiene, wurde vom Verfasser bereits früher begründet und bestätigt (Hemmer 1967 b). Eine unterartliche Trennung des ceylonesischen vom rezenten asiatischen Löwen erscheint allein nach diesem Zahn nicht angebracht.

Eigene Befunde:

Zum weiteren Vergleich der jungpleistozänen Löwenzähne aus Europa, Afrika und Ceylon mit den Zähnen rezenter und altpleistozäner Löwen — soweit er sich nicht durch die ausführliche Bearbeitung durch Schütt (1969) erübrigt — wurden für die Längenverhältnisse die den Abbildungen 7, 8, 14, 15 entsprechenden diagrammatischen Darstellungen benutzt und für die Längen-Breiten-Relationen die entsprechenden Indizes bestimmt. Für die Relation P_4 -Länge/ M_1 -Länge (Abb. 17) wurden die Achsen zweier Serien von jeweils nur einem Fundort, die jeweils einheitlichen Populationen entstammen dürften (Typuslokalität für *Panthera leo spelaea*: Gailenreuth [Werte aus Dietrich 1968], Rancho La Brea als Hauptfundstelle von *Panthera leo atrox* [Werte aus Merriam & Stock 1932]) berechnet. Hiermit wurden die von Vereshchagin (1971 b) mitgeteilten Maße von Höhlenlöwen des europäischen Rußlands, des westlichen und des östlichen Sibiriens verglichen. Es zeigt sich, daß die

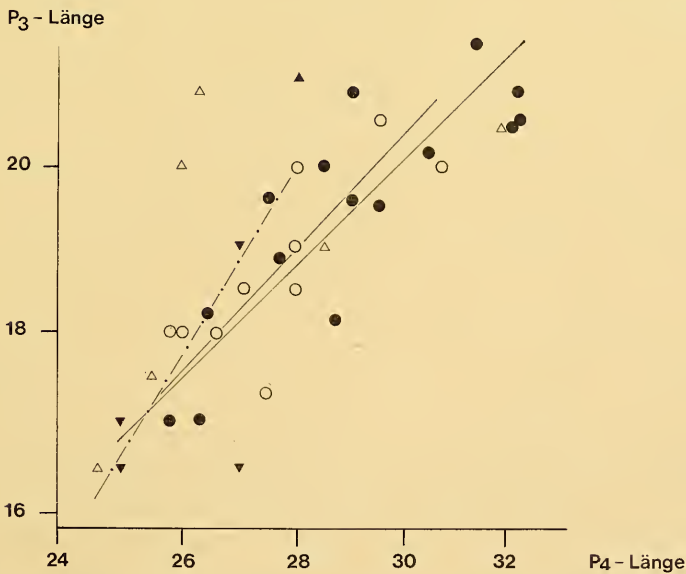


Abb. 18: Allometriediagramm P_3 -Länge/ P_4 -Länge für jungpleistozäne Löwen. Zeichen-erklärung entspr. Abb. 17.

Längenproportionen jener beiden Zähne bei den amerikanischen Löwen denjenigen der altpleistozänen mitteleuropäischen Löwen entsprechen, während die mitteleuropäischen würmzeitlichen Löwen relativ längere Molaren bzw. relativ kürzere Prämolaren besitzen. Noch stärkere relative Molarenverlängerung findet sich bei osteuropäischen Individuen, von denen allerdings zwei Funde aus der Petschora-Region und aus dem Kaukasusgebiet, d. h., aus dem äußersten Osten, durch gegensätzlich relativ sehr kurze Molaren abweichen (M_1 in $\%$ P_4 bei diesen beiden Stücken 95 und 96, bei den übrigen Löwen des europäischen Rußlands 108—117, Mittel 111,5). Durch den altpleistozänen mitteleuropäischen und den letztgenannten Löwen entsprechend relativ kurze Molaren zeichnen sich westsibirische Löwen (Stromgebiete von Ob und Irtysh) aus. Hinsichtlich der Relation P_3 -Länge/ P_4 -Länge stimmen die Höhlenlöwen aller Teile des Verbreitungsgebietes von Europa über Sibirien bis nach Nordamerika ziemlich überein, wobei sie den altpleistozänen europäischen Löwen gegenüber relativ längere P_3 bzw. kürzere P_4 besitzen (Abb. 18). Diese Befunde stehen im Einklang mit der von Schütt (1969) geäußerten Vermutung, daß zwischen den altpleistozänen und den jungpleistozänen Löwen evolutiv sowohl eine Verlängerung des M_1 , als auch eine Verkürzung des P_4 stattgefunden haben könne.

Die relative M_1 -Breite, für die Schütt (1969) für jungpleistozäne Löwen verschiedener mitteleuropäischer Herkunft ein Indexmittel von 51,3 (Variation 45,5—55,6) findet, gestattet im Mittel wie die relative M_1 -Länge die Unterscheidung osteuropäischer und westsibirischer Höhlenlöwen. Während sich nach den Maßangaben bei Vereshchagin (1971 b) für erstere ein mittlerer Indexwert ($\pm s$, $\pm m$) von 49 (± 3 , ± 1) errechnen läßt, ergibt sich für letztere den Daten des gleichen Autors zufolge ein solcher von 53 ($\pm 2,5$, ± 1). Die mitteleuropäische Serie von Gailenreuth (Maße nach Dietrich 1968) und die amerikanische Serie von Rancho La Brea (Maße nach Merriam & Stock 1932) stimmen hinsichtlich dieses Index miteinander überein (50, ± 2 , $\pm 0,5$).

Dem Molarenbau zufolge ergibt sich damit eine deutliche Scheidung zwischen den Löwen des westsibirischen Raumes, die mit kurzen und breiten Molaren näher an altpleistozäne europäische Populationen heranrücken, und denen des osteuropäischen Gebietes, die sich gerade im Gegensatz hierzu durch die im Mittel längsten und schmälisten Molaren charakterisieren lassen, die in der Höhlenlöwengruppe zu finden sind. Nachdem ein solcher extrem langer und schmaler M_1 aus dem Altpleistozän von Petralona vorliegt (vgl. 4.1.2.3), ferner die entsprechende Proportion im Mittelpleistozän des Dnjepr-Raumes auftritt, ist an eine südost-/osteuropäische Entwicklung jenes kennzeichnenden Höhlenlöwenmerkmals der Verlängerung und Verschmälerung des Molaren zu denken, deren Wurzeln bis in das späte Altpleistozän zurückreichen. Die riss-würm-interglazialzeitlichen Löwen des Travertingebietes Thüringens, für die eine morphologische Zwischenstellung zwischen altpleistozänen südosteuropäischen Löwen und jungpleistozänen Höhlenlöwen gefunden wurde (Hemmer, im Druck), sprechen

für eine postrißglaziale Ausbreitung nach Mitteleuropa von einem solchen südost-/osteuropäischen Entwicklungszentrum her.

Im südwestlichsten Teil des eurasiatischen Verbreitungsraumes, auf der iberischen Halbinsel, existierten, soweit dies einem Einzelstück nach zu beurteilen ist (Fund von Reclau-Viver, Katalanien; Crusafont-Pairo & Casajua 1950), im Jungpleistozän Löwen mit altpleistozänen mitteleuropäischen Tieren etwa entsprechendem Zahnlängenverhältnis (relativ kurzer P_3 bzw. langer P_4 , relativ zum P_4 kurzer M_1), aber mit normal breitem Molar (Breitenindex 51,5) und gegenüber *P. leo fossilis* ebenfalls weit schmalerem P_4 (P_4 -Breitenindex 46).

Diese relativ geringe P_4 -Breite, die an der Untergrenze der von Schütt (1969) angegebenen Variationsbreite mitteleuropäischer Höhlenlöwen liegt, findet sich den Maßangaben bei Dawkins & Sanford (1868) zufolge in ausgeprägtem Maße bei den englischen Funden (M 45,5, $s \pm 2,5$, $m \pm 1$), die hierin deutlich von den mittel- und osteuropäischen (Serie von Gailenreuth n. Werten bei Dietrich 1968: M 49, $s \pm 2$, $m \pm 0,5$; Serie aus dem europäischen Rußland n. Werten bei Vereshchagin 1971b: M 49, $s \pm 2,5$, $m \pm 0,5$) unterschieden erscheinen. Hier könnte sich eine westeuropäische Gruppe mit atlanto-mediterranem Zentrum abzeichnen, bei der dieser besonders schmale P_4 als Sonderentwicklung auftritt. Aus Frankreich vorliegende Zahnmaße (vgl. Zusammenstellung bei Bonifay 1971) geben allerdings diesbezüglich noch kein eindeutiges Bild.

Die Zahnlängenrelationen eines Löwenfundes vom Naivasha-See in Kenia (Maße n. Lönnberg 1937) ordnen sich in den betreffenden Verteilungsdiagrammen (Abb. 7, 8) nicht rezenten ostafrikanischen Löwen zu, sondern zeigen einen relativ sehr kurzen M_1 bzw. einen relativ langen P_4 , womit sie Parallelen bei rezenten Löwen Zentral- und Südafrikas finden. Dieses Ergebnis steht mit der aus biogeographischen Gründen erfolgten Deutung der Differenzierung der verschiedenen rezenten Löwenformen aus der Großgruppe mit dem Mähnentyp I (vgl. 3.3) erst mit dem letzten Pluvial (Ende Jungpleistozän) in Einklang und stützt damit jene Deutung von der paläontologischen Seite her. Von anderen jungpleistozänen Löwenfunden (z. B. Erwähnungen durch Pycraft et al. [1928] für Rhodesien, durch Gobert & Vaufreys [1932] für Nordafrika) liegen noch keine näheren Beschreibungen und Maße vor.

4.3.2.5 Größe

Zur Frage der Körpergröße jungpleistozäner europäischer Löwen im Vergleich zu rezenten Unterarten stellte zuletzt Schütt (1969) einige Berechnungen an. Als Bezugsmaß für die Größe rezenter Löwen dienen ihr für die Basallänge der von Haltenorth (1937) angegebene Mittelwert, für die Zahnmaße die von Kabitzsch (1960) erhaltenen Werte. So findet sie für die Mittelwerte der Basallänge 110 %, der M_1 -Länge 109 %, der P_4 -Länge 107 %, der P_3 -Länge 109 %, der P^4 -Länge 111 % und der

P³-Länge 110 %, insgesamt also etwa 110 % als mittlere Größe der Höhlenlöwen relativ zu ihren rezenten Verwandten.

Zur Größenbestimmung von Höhlenlöwen nach der von Hemmer & Schütt (1970) gegebenen Methode wurden primär die von Boule (1906) publizierten Maße zweier vollständiger Skelette (Cajarc, Vence) herangezogen. Die Condylbasallänge wurde jeweils als Mittel der Einzelberechnungen nach den Längen von Humerus, Radius, Ulna, Metacarpale III, Femur, Tibia, Metatarsale III geschätzt. Der für das Skelett von Cajarc so erhaltene Condylbasallängenwert von 361 mm liegt 3 % über der tatsächlichen Länge von 350 mm. Für das Skelett von Vence ergibt sich eine berechnete Condylbasallänge von 340 mm gegenüber einer tatsächlichen von 320 mm, d. h., eine um 6 % zu große Länge. Zur Beurteilung dieser jeweils nach den Maßen des postkranialen Skeletts etwas zu hoch ausfallenden Werte ist die bei der Aufstellung der Berechnungsformeln nicht berücksichtigte leicht positive Allometrie der Schulterhöhe in bezug auf die Körperlänge (vgl. Hemmer, im Druck) in Betracht zu ziehen, die bei einer Extrapolation über den mittleren Größenbereich rezenter Löwen hinaus zu einer gewissen Überschätzung der Condylbasallänge und damit der Körperlänge von den Längen der großen Extremitätenknochen her führen könnte. Wie der Befund an den beiden genannten Skeletten lehrt, ist diese Überschätzung am größten beim Femur und bei der Tibia, im Mittel ebenfalls größer als bei den anderen Knochen auch beim Humerus. Diese drei Elemente sollten daher vielleicht, wenn genügend andere Stücke zur Größenschätzung vorliegen, nur am Rande hierzu benutzt werden. Die aus den gegebenen Condylbasallängen der Löwen von Cajarc und Vence zu schätzenden Kopfrumpflängen liegen bei 200 und 185 cm, die nach den Maßen des postkranialen Skeletts erhaltenen bei 205 und 195 cm, ohne Berücksichtigung von Femur, Tibia und Humerus aber bei 200 und 190 cm. Der Vergleich der aus den verschiedenen Knochenelementen zu bestimmenden Körpergrößenverteilungen für mittel- und westeuropäische Höhlenlöwen zeigt, daß ferner den Maßen von Astragalus und Calcaneus gegenüber für eine derartige Größenschätzung besondere Vorsicht am Platze ist. Auch hier scheinen positive Allometrien mitzuspielen.

Nach Maßangaben vor allem bei Dawkins & Sanford (1866 bis 1869) und Dietrich (1968) sowie eigenen Messungen lassen sich für west- und mitteleuropäische jungpleistozäne Höhlenlöwen Schädelmaßen zufolge Kopfrumpflängen von 145—205 cm bestimmen, nach den Längen der Extremitätenknochen solche von 145—275 cm. Nach Daten bei Vereshchagin (1971 b) resultieren für osteuropäische Löwen anhand von Schädelmaßen Körperlängen von 140—220 cm, anhand postkranialer Elemente solche von 175—220 cm, ferner für sibirische Löwen Größen im ersten Falle von 160—205 cm, in letzterem von 175—225 cm. Die außerordentlich umfangreichen Serien sämtlicher Skeletteile von *P. leo atrox* aus Rancho La Brea (Maße n. Merriam & Stock 1932) lassen nach den Condylbasallängen auf Kopfrumpflängen von 165—240 cm, nach den postkranialen Elementen auf solche von 185—255 cm schließen. Diese Wer-

te jungpleistozäner nordamerikanischer Löwen stimmen praktisch mit jenen altpleistozäner europäischer Löwen (4.1.2.4: 160—260 cm) überein. Nach den genannten Größen jungpleistozäner europäischer Löwen sind diese letzteren gegenüber größenordnungsmäßig etwa 10 % kleiner; die Löwen Sibiriens können den vorhandenen Maßen nach kaum unmittelbar der einen oder der anderen Gruppe zugeordnet werden. Die europäischen Höhlenlöwen besaßen demnach etwa die Körpergröße rezenter südafrikanischer Löwen (Abb. 3).

4.3.3 Systematische Stellung

Unter den Löwen des Jungpleistozäns sind die Höhlenlöwen der nördlichen Holarktis als eigene Formengruppe deutlich von allen rezenten Unterarten abgesetzt. Afrikanische und südasiatische Funde lassen sich hingegen, soweit beschrieben, mit rezenten Formen dieser Regionen in unmittelbare Verbindung bringen. Die Aufführung von „*Felis spelaea*“ in Faunenlisten für Fundstellen Nordafrikas und des Vorderen Orients (z. B. Fritsch 1893, Pomel 1897, Vaufreyc 1929), die Vereshchagin (1971a, b) zur Konstruktion im Mittelmeerraum einander überlappernder Verbreitungsgebiete von *Panthera leo* und „*Panthera spelaea*“ veranlaßte, steht durchaus nicht auf sicherer Basis, sondern dürfte vielmehr durchweg auf der Zuordnung entsprechender Funde allein aufgrund ihrer absoluten Größe zu Höhlenlöwen beruhen, wie durch Pomel (1897) zum Ausdruck gebracht wird (wobei ein aus Algerien genannter M_1 mit einer Länge von 28 mm tatsächlich in die Größenvariationsbreite rezenter Berberlöwenmolaren fällt).

Innerhalb der holarktischen Höhlenlöwengruppe lassen sich nach metrischen Merkmalen von Schädel und Gebiß mehrere geographische Formen mehr oder minder deutlich fassen. Bezüglich der mit der Hirngröße korrelierten relativen Postorbitalbreite stehen die Löwen Nordamerikas und Sibiriens gemeinsam auf einer oberen Entwicklungsstufe, während bei den europäischen Höhlenlöwen sowohl diese, als auch eine untere Stufe gemischt nebeneinander vorzuliegen scheinen, was auf eine Ausbreitung dieses Merkmals nach Westen von Sibirien her während des Jungpleistozäns hinweisen könnte. Den hier bestimmten Schädelindizes nach lassen sich andererseits die Löwen West- und Mittelsibiriens durch geringere relative Schädelgesamtlänge und geringere relative Interorbitalbreite von den auch besonders großen amerikanischen Löwen unterscheiden. Beide Gruppen zeichnen sich im Gebiß durch relativ kurze untere Molaren aus, die bei den westsibirischen Individuen aber im Mittel deutlich breiter als bei den amerikanischen sind. Der kurze und breite M_1 westsibirischer Höhlenlöwen setzt diese wiederum recht scharf von den osteuropäischen ab, die im Gegensatz hierzu, mit Ausnahme weniger, aus dem sibirischen Raum benachbarten Gebieten kommender Stücke, besonders lange und schmale Molaren besitzen. Nach Westeuropa hin besteht offenbar vom Osten her eine klinale

Variation der Gebißproportionen, nachdem im Westen wieder häufiger relativ kurze Molaren und Anklänge an Altpleistozänverhältnisse zu finden sind. Englische Stücke und ein spanischer Fund haben ferner einen relativ sehr schmalen P_4 , für dessen Verbreitung in Frankreich vorläufig noch kein deutliches Bild zu erhalten ist. Hiermit deutet sich eine gewisse Trennung west- und osteuropäischer Löwenpopulationen an, zwischen denen im Jungpleistozän Mitteleuropas eine Übergangs- oder Mischzone existiert. Nachdem die Typuslokalität für *P. leo spelaea* (Gailenreuth) gerade hier in diesem mitteleuropäischen Bereich liegt, wird eine subspezifische Fixierung der west- und osteuropäischen Formen stark erschwert. Als Name westeuropäischer jungpleistozäner Löwen käme *P. leo major* (Gervais 1848) in Frage. Nachdem in diesem Falle aber auch der osteuropäischen Population eigener Subspeziesstatus zuerkannt werden müßte, sei zugunsten der Stabilität der Benennung aller europäischer Höhlenlöwen als *Panthera leo spelaea* auf diese rein taxonomische Maßnahme verzichtet.

Panthera leo spelaea (Goldfuß 1820)
(Europäischer Höhlenlöwe)

Synonyma:

- 1810 *Felis spelaea*. Goldfuß, Die Umgebungen von Muggendorf. Gailenreuther Höhle, Deutschland. (Stratum typicum: Spätwürm [Die-trich 1968]).
- 1820 *Leo diluvianus*. Schlotheim, Die Petrefaktenkunde. Gailenreuth, Deutschland.
- 1843 *Felis leo*. Blainville, Ostéographie, Mammifères.
- 1848 *Felis leo major*. Gervais, Zoologie et Paléontologie Françaises, 1. ed.
- 1868 *Felis Edwardsiana*. Bourguignat, Note complémentaire sur diverses espèces de Mollusques et de Mammifères découverts dans une caverne près de Vence. Vence, Frankreich. (zit. n. Riabinin 1919).
- 1869 *Felis leo*, var. *spelaea*. Dawkins & Sanford, The British Pleistocene Mammalia, Part 3, Brit. Pleistocene Felidae. England.
- 1879 *Tigris Edwardsiana*. Bourguignat, Histoire des Felidae fossiles. Frankreich. (zit. n. Riabinin 1919).
- 1879 *Tigris europaea*. Bourguignat, Histoire des Felidae fossiles. Frankreich. (zit. n. Kabitzsch 1960).
- 1879 *Leo spelaea*. Bourguignat, Histoire des Felides fossiles. Frankreich. (zit. n. Kabitzsch 1960).
- 1879 *Leo nobilis* Gray 1867. Bourguignat, Histoire des Felidae fossiles. (zit. n. Kabitzsch 1960).
- 1891 *Felis spelaea* var. *Cloueti*. Filhol, Bull. Soc. Philomatique Paris, 3. Ser., 3, 1. Gros-Roc, Saintes; Frankreich.

- 1899 *Felis spelaea* var.. Hagmann, Abh. zur geol. Specialkarte v. Elsaß-Lothringen, NF, 3. Vöklinshofen.
- 1903 *Felis (Uncia) leo* L. *spelaea* Goldf. Kafka, Fossile und rezente Raubthiere Böhmens. Böhmen.
- 1906 *Felis leo* var. *edwardsi*. Boule, Ann. de Paléontol. 1. Frankreich.
- 1906 *Felis leo* race *spelaea*. Boule, Ann. de Paléontol. 1. Frankreich.
- 1906 *Leo spelaeus*. Von Reichenau, Abh. Hess. Geol. Landesanst. Darmstadt 4: 189—313. Steeden, Deutschland.
- 1909 *Felis leo* L. var. *spelaea* Goldf. Felix, Sitz. ber. Nat.forsch. Ges. Leipzig, 35. Lindenthal, Deutschland.
- 1914 *F. tigris longipilis*. Freudenberg, Geol. Palaeontol. Abh., NF, 12. Egel, Westeregeln; Deutschland.
- 1914 *Felis spelaea* var. *sibirica*. Freudenberg, Geol. Palaeontol. Abh., NF, 12. Steeden, Deutschland.
- 1918 *Leo nobilis* Gray. Zelizko, Jb. Geol. Reichsanst. 68: 113—118. Böhmen.
- 1919 *Felis leo spelaea* Goldfuß. Fabiani, Mem. Istituto Geol. Univ. Padova, 5. Veneta, Italien.
- 1919 *Felis leo* var. cf. *edwardsi* Bourguignat. Riabinin, Mém. Com. Geol., NS, 168: 1—24. Kazan, UdSSR.
- 1919 *Felis leo* var. *spelaea* Goldf. Riabinin, Mém. Com. Geol., NS, 168: 1—24. Kazan, UdSSR.
- 1929 *Felis leo spelaea*. Vaufrej, Arch. l'Inst. Pal. Hum., 6. Sizilien.
- 1929 *Leo leo spelaeus*. Kretzoi, Felida-Tanulmányok. partim.
- 1939 *Felis leo* — Entwicklungskreis. Rühl, Palaeontographica, 91. Abt. A: 1—78. Mitteleuropa.
- 1939 *Felis tigris* — Entwicklungskreis. Rühl, Palaeontographica, 91. Abt. A: 1—78. Mitteleuropa.
- 1941 *Felis spelaea* var. *leo*. Koby, Verhandl. Nat.forsch. Ges. Basel, 52.
- 1959 *Panthera spelaea* (Goldf.). Kortenbout van der Sluijs, Westerheem, 8: 38—42. Holland.
- 1963 *Panthera (Felis) spelaea* (Goldfuß). Toepfer, Tierwelt des Eiszeitalters.
- 1967 *Panthera leo spelaea* (Goldfuß). Hemmer, Säugetierkundl. Mitt., 15: 289—300. partim.
- 1968 *Panthera (Leo) spelaea* (Goldf.). Dietrich, Paläontol. Abhandl., Abt. A 3: 323—366. Gailenreuth u. a., Deutschland.
- 1968 *Panthera (Leo) leo* n. subsp.? Dietrich, Paläontol. Abhandl., Abt. A, 3: 323—366. Burgtonna.
- 1968 *Panthera (Leo) leo* subsp.. Dietrich, Paläontol. Abhandl., Abt. A, 3: 323—366, Phoebe.
- 1971 *Panthera (Leo) spelaea* (Goldfuß). Vereshchagin, Mater. po faunam antropogena CSSR, Akad. Nauk SSR, Trudy zool. inst. 49: 123—199.

Die Löwen West- und Mittelsibiriens hingegen erscheinen so gut von den europäischen einerseits und den nordamerikanischen andererseits abgesetzt, daß eine taxonomische Behandlung als eigene Subspezies angezeigt erscheint. Dennoch sei eine Benennung solange dahingestellt, bis über Neufunde die Beziehungen der sibirischen Höhlenlöwen zur nordchinesischen „*Felis youngi*“ (vgl. 4.1.2.3) besser geklärt sind, da hier dann möglicherweise ein älterer Name verfügbar wird.

An der Behandlung des amerikanischen Löwen als eigene Subspezies kann gleichfalls den besprochenen Merkmalen zufolge kein Zweifel bestehen. Durch die Eisbedeckung des kanadischen Raumes im letzten Glazial (vgl. z. B. Thénus 1972 b) zerfiel das Verbreitungsgebiet dieser Form in zwei getrennte Areale, von denen das eine den südlicheren Teil Nordamerikas, Mittelamerika und noch den nördlichen Teil des westlichen Südamerikas, das andere aber Alaska umfaßte (Fundortkarte bei Harington 1969). Die Westgrenze dieses Gesamtvorkommens braucht dabei durchaus nicht der Grenze des amerikanischen Kontinents entsprochen zu haben, sondern könnte auch im mit Alaska glazialzeitlich über die Beringbrücke breit verbundenen ostsibirischen Raum zu suchen sein. Zur Abklärung dieser Frage liegen bislang sowohl von Alaska, als auch aus Ostsibirien noch zuwenig etwa gleichaltrige und vergleichbare Funde vor. Das Vorkommen der Hirngrößen-korrelierten höheren Postorbitalbreitenstufe im gesamten sibirischen und im amerikanischen Teil der Höhlenlöwenverbreitung spricht für wenigstens zeitweise Populationskontinuität.

Panthera leo atrox (Leidy, 1853)
(Amerikanischer Höhlenlöwe)

Synonyma:

- 1853 *Felis atrox*. Leidy, Transact. Amer. Philos. Soc., NS, 10. Natchez, Mississippi (USA).
- 1873 *Felis imperialis*. Leidy, Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia. Kalifornien (USA).
- 1909 *Felis atrox* var. *bebbi*. Merriam, University of California Publ., Bull. Dep. Geol. 5, 20. Rancho La Brea, Los Angeles, Kalifornien (USA).
- 1929 *Leo ? atrox*. Kretzoi, X^e Congrès internat. Zool. Budapest 1927, 2.
- 1929 *Neoleon atrox*. Kretzoi, Felida-Tanulmányok.
- 1930 *Felis atrox alaskensis*. Frick, Natural History, 30. Alaska.
- 1941 *Panthera (Jaguaris) atrox* (Leidy). Simpson, Amer. Mus. Nov., 1136.
- 1967 *Panthera atrox*. Whitmore & Foster, J. Paleontol., 41. Alaska.
- 1971 *Panthera (Leo) atrox* (Leidy) Vereshchagin, Mater. po faunam antropogena SSSR, Akad. Nauk SSR, Trudy zool. inst. 49: 123—199.
- 1971 *Panthera leo atrox*. Hemmer, Experientia 27: 1500—1501.

5. Gesamtdiskussion zur Artgeschichte des Löwen

Wie oben festgestellt (4.1.1), kommen die ältesten bekannten sicheren Funde der Art *Panthera leo* aus dem afrikanischen Altpleistozän von Olduvai Bed II und von Swartkrans und Kromdraai mit wohl ähnlichem Alter. Die neuerdings durch Petter (1973) erfolgte Bestimmung des Löwen aus Olduvai Bed I kann den Maßen und Abbildungen der beiden vorliegenden distalen Femurepiphyse zufolge angezweifelt werden. Die relativ reichhaltigen Funde aus den Mosbacher Sanden, von Mauer und von Scharzfeld dürften in die ausgehende Cromer-Warmzeit bzw. den Übergang zum Mindel-Glazial zu datieren sein (vgl. Hemmer & Schütt 1970; Ende des Altbihars im Sinne Kretzois, vgl. z. B. Kretzoi & Vertes 1965). Das Erscheinen des Löwen in dieser Phase könnte, entsprechend der von Schütt (1971) für die gleichzeitig in Europa auftretende Tüpfelhyäne (*Crocota crocuta*) diskutierten Situationen, durchaus im Zusammenhang mit Klimaveränderungen und Steppenausbreitung in der Vorphase der Mindel-Eiszeit zu verstehen sein. Prämindelzeitliches Alter ist nach neueren Untersuchungen von Sickenberg (1971) auch für die Fauna von Petralona anzunehmen. In das ausgehende Altpleistozän bzw. an die Wende Alt-/Mittelpleistozän mag ferner die Fauna von Ternifine einzustufen sein (Howell 1960, Arambourg & Hoffstetter 1963). Gleiches gilt wohl für die Fauna von Choukoutien, Loc. 1 (vgl. Kahlke & Chow



Abb. 19: Fundorte und mutmaßliche Ausbreitungsrichtungen altpleistozäner Löwen.

1961), welche die möglicherweise zum Löwen gehörige „*Felis youngi*“ lieferte. Die ältesten ostsibirischen Löwenreste stammen aus Ablagerungen mit dem Tiraspol-Komplex nahestehender Fauna und lassen damit wiederum an ein Mindel-Korrelat denken (V an g e n h e i m & S h e r 1970).

Die großräumige Ausbreitung von *Panthera leo* von Afrika über Eurasien fällt somit in die Zeit der vormindelzeitlichen und mindelzeitlichen Klimaänderungen (Abb. 19). Die Entstehungszeit der Art, die von einer afrikanischen Population von *Panthera gombaszoegensis* oder einer ihr nahestehenden Form ihren Ausgang genommen haben sollte (H e m m e r 1971 b), ist derzeit noch nicht genau faßbar. Sie sollte jedoch auf das obere Villafranchium zu beziehen sein, nachdem dies offenbar die Zeit der Besiedlung Eurasiens, Nordamerikas und Afrikas durch die Wurzelgruppe des Subgenus *Panthera* war (vgl. H e m m e r 1971 b, K u r t e n 1973) und im nächstfolgenden Zeitabschnitt die ersten sicheren Löwen nachweisbar sind.

Am Ende des Altpleistozän sind bereits, möglicherweise als über Gendrifteffekte bei der Ausbreitung zustandegekommen interpretierbare, lokale Verschiedenheiten der Zahnproportionen zu finden, die jeweils mit späteren Formen aus den gleichen Regionen in Zusammenhang zu bringen sind. Damit ist ab dem Altpleistozän auf weitgehend autochthone Entwicklung in den einzelnen Regionen zu schließen, die durch die klimatischen Ereignisse der beiden folgenden Zwischeneiszeiten und Eiszeiten beeinflusst wurde. Mit diesem Schluß ist die aus der vergleichenden Betrachtung der rezenten afrikanischen und vorder- bis südasiatischen Löwen abgeleitete Evolutionsetappe 1, nämlich die Ausbreitung einer Altform mit dem Mähnenentwicklungstyp II und der unteren Cephalisationsstufe über diese Länder mit einer Phase der altpleistozänen Ausbreitung der Art gleichzusetzen (Abb. 9). Damit können wir uns ein unmittelbares Bild vom Aussehen jener altpleistozänen Löwen machen, als deren wenig veränderte Reliktformen die rezenten Berberlöwen und vorder- bis südasiatischen Löwen erscheinen. Hingegen kann hieraus nicht unmittelbar der Schluß gezogen werden, daß auch die Löwen der nördlichen Holarktis gleiches Erscheinungsbild besaßen, nachdem diese bereits zu jener Zeit auch in anderen Merkmalen gewisse Unterschiede aufwiesen.

Die bearbeitete mittel- und jungpleistozäne Fossildokumentation des Löwen in Afrika und Südasien ist vorläufig noch zu spärlich, um eine gut begründete Einordnung der vom Rezentvergleich her erschlossenen Evolutionsetappen 2 und 3 (Abb. 10, 11) vornehmen zu können. Grundsätzlich sind beide Stufen jedoch für die Zeit vom beginnenden Mittel- bis zum Jungpleistozän zu postulieren, nachdem Etappe 4 (Abb. 12) offenbar mit dem letzten Pluvial (parallel Würm-Glazial) gleichzusetzen ist (vgl. 4.3.2.4).

Für die nördliche Holarktis besteht hingegen eher die Möglichkeit, mit den hier umfangreicheren Fossilbelegen wenigstens in groben Umrissen die mittel- und jungpleistozäne Evolution des Löwen zu verfolgen. Als wesentlicher, bestimmender Faktor erscheinen die ökologischen Veränderungen während des Riss-Glazials. Nachdem die spät-altpleistozäne Ausbreitung

den Löwen in den sibirischen Raum gebracht hatte, wurde ihm während dieses Glazials durch den schon bei etwa 100 m Absenkung des Meeresspiegels etwa 1200 km breiten Landzusammenhang im Bereich der Beringsee (vgl. Moreau 1955) die Möglichkeit des Vorstoßens in den teilweise eisfreien Raum Alaskas und damit auf den nordamerikanischen Kontinent eröffnet. Die Fossilgeschichte von *P. leo atrox* bestätigt diese Feststellung. Ein unsicherer Fund aus Illinoian-Ablagerungen Alaskas wird durch ein Stück aus einer mutmaßlich entsprechend alten Fauna aus Idaho und durch einen Beleg aus dem Sangamon-Interglazial aus Kansas ergänzt (Harrington 1969, Kurten 1973). Die Ausbreitung des Löwen in den südlichen Teil Nordamerikas fällt somit in die Zeit vom vorletzten Glazial bis zum letzten Interglazial; die maximale Verbreitung, die den Löwen über Mittelamerika bis ins nordwestliche Südamerika bringt, wird offenbar im letzten Glazial erreicht, für welche Zeit eine reiche Fossildokumentation vorliegt (vgl. Verbreitungskarte bei Harrington 1969).

Im nördlichen Eurasien mußte die risszeitliche Vereisung eine totale oder relative Isolation der Löwenpopulationen in einzelnen Teilen des Verbreitungsgebietes zur Folge haben (Abb. 20). In Europa war durch die weitrei-



Abb. 20: Schematische Darstellung der Einwirkung rissglazialerzeitlicher Landschaftsveränderungen (..... = Grenze der Eisbedeckung, = Erweiterung der Festlandgrenzen und Umrisse großer Seen, schematisiert nach Karten bei Moreau 1955, de Lattin 1967, Thenius 1972 b) auf die Verbreitung des Löwen in der Paläarkt (schraffiert: schematisiertes Verbreitungsbild im Jungpleistozän) und seine Ausbreitung in die Nearktis in dieser und postrissglazialer Zeit (Pfeile).



Abb. 21: Fundorte und -gebiete (schraffiert bei größerer Fundhäufigkeit in den betr. Großgebieten) jungpleistozäner Löwen. *spelaea*-Gruppe in der nördlichen Holarktis, *leo*-Gruppe in der südlichen Paläarktis, der Äthiopischen und der westlichen Orientalischen Region.

chende Eisbedeckung in den nördlichen Teilen Mittel- und Osteuropas dem Löwen der Lebensraum genommen. So ist der mögliche Populationszusammenhang nördlich der Alpen zwischen einem atlantomediterranen und einem pontomediterranen Refugialgebiet auch bei einer Besiedlung der Tundren geringer als zuvor im Interglazial anzusetzen. Ebenfalls eine gewisse Isolation nach Westen hin mag den Eisgrenzen zufolge (vgl. z. B. Moreau 1955, Fig. 3, 6) für den Steppenraum nördlich und östlich des Schwarzen Meeres gegeben gewesen sein. Weitgehend unterbrochen war wohl der Zusammenhang zwischen den osteuropäischen und den westsibirischen Löwenpopulationen während der Riss-Vereisung. Hierzu mußte besonders die kaspische Transgression, die das Areal des Kaspisees vor allem nach Norden hin ausdehnte, ferner vielleicht auch die Entstehung eines riesigen Eisstausees im westsibirischen Tiefland mit möglicher Verbindung zum Aralsee (z. B. De Lattin 1967, Moreau 1955) beigetragen haben.

Die gefundenen geographischen Verschiedenheiten im Schädel- und Gebißbau der postrissglazialen, d. h., jungpleistozänen eurasiatischen Höhlenlöwen stehen in vollem Einklang mit dieser von den glazialzeitlichen Ereignissen her zu postulierenden Arealzersplitterung. Zeitweilige Eigenentwicklung in diesen Refugialräumen und spätere, interglazialzeitlicher neuerlicher Populationszusammenschluß läßt die ermittelte Variabilität der

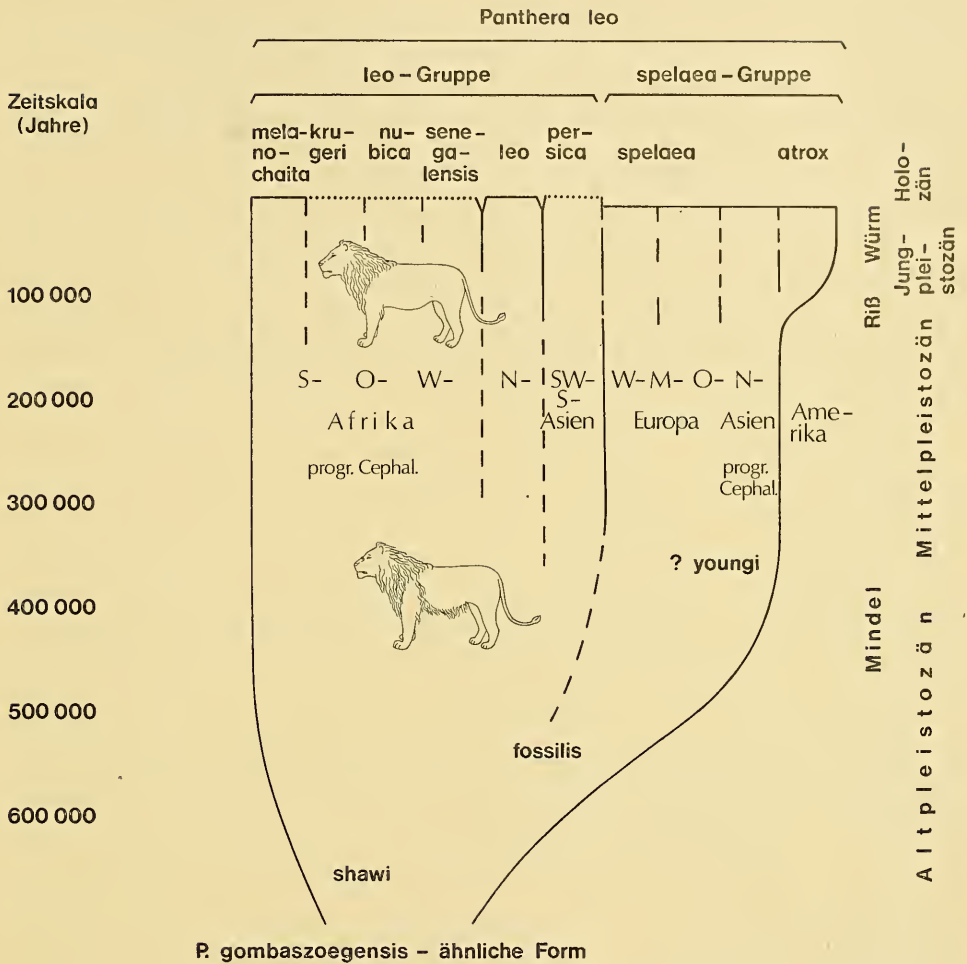


Abb. 22: Schematische Darstellung der mutmaßlichen Evolution des Löwen in Zeit und Raum.

Löwen in diesen Regionen während des Jungpleistozäns verständlich werden. Die Angehörigen dieser *spelaea*-Gruppe des nördlichen Eurasiens dürften mit den Löwen Vorder- und Südasiens im Mittel- und Jungpleistozän wohl hauptsächlich während der Glazialphasen nur in einer schmalen Zone über den Balkanraum und das Marmaragebiet in Populationskontakt und Merkmalsaustausch getreten sein, während weiter östlich einerseits die glazialzeitlichen kaspischen Transgressionen, andererseits das Vorkommen von *Panthera tigris* als konkurrierender Art in den bewaldeten Gebieten zwischen dem Balchaschsee, Nordafghanistan und der südlichen Aral-Kaspi-Zone bis Nordpersien wenigstens zeitweise eine gewisse ökologische Schranke gesetzt haben mag.

Im Gesamtüberblick stellt sich damit die Artgeschichte des Löwen, für

dessen verschiedene Formen in Abbildung 22 ein Stammbaumschema zu geben versucht wird, in den Hauptzügen folgendermaßen dar:

1. Wohl spätältestpleistozäne, sich in Afrika vollziehende Speziation aus *Panthera gombaszoegensis*-artigen Vorformen unter Zunahme der Körpergröße und Entwicklung des spezifischen Erscheinungsbildes, aber ohne Änderung des Cephalisationsniveaus.

2. Spätaltpleistozäne Ausbreitung über das eurasiatische Verbreitungsgebiet der bis dahin allopatrischen, nächst verwandten Art *Panthera gombaszoegensis* (um die Wende Mittel-/Jungpleistozän schließlich auch über das nordamerikanische Gebiet von *Panthera onca*). Damit Bildung einer weit verbreiteten Altschicht mit bereits unterschiedlichen Merkmalen und teilweise hoher Variabilität in den verschiedenen geographischen Räumen (Abb. 8, 19).

3. Im Mittel- und Jungpleistozän Ausdifferenzierung mehrerer Populationsgruppen mit unterschiedlichen Merkmalen von Schädel, Gebiß und äußerem Erscheinungsbild, verursacht vor allem durch Arealzersplitterungen im Zuge glazialzeitlicher Ereignisse und folgende Wiederherstellung des Populationskontaktes. Dabei parallele Anhebung des Cephalisationsniveaus einerseits in Afrika südlich der Sahara, andererseits wohl im ost-sibirischen Raum mit späterer Ausbreitung dieses Merkmals über weitere Populationen (Abb. 10—12, 20, 21).

4. Beträchtliche postpleistozäne Einschränkung des Verbreitungsgebietes durch Rückgang der offenen Landschaften, Konkurrenz des Menschen und eventuell weitere, noch schlecht belegbare Faktoren; damit Herausbildung der heutigen disjunkten Verbreitung.

6. Zusammenfassung:

Die intraspezifische Evolution des Löwen — *Panthera leo* (L.) — wird einerseits anhand der vergleichenden Untersuchung der Merkmalsvariabilität rezenter Löwen, andererseits anhand der Fossildokumentation zu beleuchten versucht.

Die Speziation aus einer *Panthera gombaszoegensis*-ähnlichen Form fand offenbar gegen Ende des Ältestpleistozäns in Afrika statt. Am Ende des Altpleistozäns breitete sich *Panthera leo* in der Alten Welt aus, wobei bereits lokale Merkmalsunterschiede faßbar werden.

Ab dem Altpleistozän scheint die weitere Entwicklung weitgehend autochthon in den einzelnen Regionen abgelaufen zu sein, wobei die klimatischen Ereignisse der Glazialphasen die unterartliche Differenzierung durch Arealzersplitterung und folgende Wiederherstellung der Populationskontakte steuerten. Einerseits in Afrika, andererseits wohl in Sibirien kam es zu paralleler Anhebung des Cephalisationsniveaus verschieden weit über die ursprüngliche Stufe hinaus. Mit dem Riss-Glazial wurde offenbar die Besiedlung der Nearktis eingeleitet, die den Löwen im Jungpleistozän schließlich bis in die nordwestliche neotropische Region führte.

In taxionomischer Sicht lassen sich zwei Unterartgruppen jungpleistozäner und rezenter Löwen unterscheiden:

1. die *spelaea*-Gruppe der nördlichen Holarktis mit *P. leo spelaea* in Europa, *P. leo* ssp. in Sibirien und *P. leo atrox* in Amerika;
2. die *leo*-Gruppe der südlichen Paläarktis, der Äthiopischen und der westlichen Orientalischen Region mit *P. leo leo* in Nordwestafrika, *P. leo persica* in Südwest- und Südasien, *P. leo senegalensis* in West- bis Zentralafrika, *P. leo nubica* im weiteren ostafrikanischen Raum, als eigene Form unsicher zwischen den beiden letzteren *P. leo azandica* im Nordostkongogebiet, ebenfalls unsicher *P. leo bleyenberghi* im Südkongo-Gebiet, ferner *P. leo krugeri* in Südafrika und *P. leo melanochaita* im Kapland. *P. leo leo* und *P. leo persica* erscheinen als nur wenig veränderte Reliktformen altpleistozäner Löwen.

Summary:

An attempt is made to throw light on the intraspecific evolution of the lion — *Panthera leo* (L.) — by means of comparative investigation of variability in recent lions on the one hand, and of fossil documentation on the other.

The speciation originating in a form similar to *Panthera gombaszoegensis* has obviously taken effect at the end of the Lower Pleistocene in Africa. *Panthera leo* spread out in the Old World at the end of the lower Middle Pleistocene when local differences are already distinguishable.

From the lower Middle Pleistocene on the development seems to have proceeded largely autochthonously in the individual regions. In this process the events of the glacial phases directed the subspecific differentiation through the fragmentation of areals and subsequent restoration of contact between the populations. In Africa on the one hand, and probably in Siberia on the other, there were parallel increases in the cephalization level to different degrees beyond the original stage. The distribution in the Nearctic region, which finally brought the lion as far as to the northwest Neotropic region, was apparently begun at the time of the Riss glacial.

From a taxonomic viewpoint two subspecies-groups of Upper Pleistocene and recent lions may be distinguished:

1. the *spelaea*-group of the northern Holarctic region with *P. leo spelaea* in Europa, *P. leo* ssp. in Siberia and *P. leo atrox* in America;
2. the *leo* group of the southern Palaearctic region, the Ethiopian and the western Oriental region with *P. leo leo* in northwest Africa, *P. leo persica* in southwest and south Asia, *P. leo senegalensis* in west to central Africa, *P. leo nubica* in the broader east African region, *P. leo azandica* as an uncertain form between the two last-mentioned in the northeast Congo area,

P. leo bleyenberghi, likewise uncertain, in the southeast Congo area, furthermore *P. leo krugeri* in southern Africa and *P. leo melanochaita* in the Cape Province. *P. leo leo* and *P. leo persica* appear as only slightly varied relict forms of lower Middle Pleistocene lions.

7. Literatur

- Adam, E. D.: Die mittelpleistozänen Faunen von Steinheim an der Murr (Württemberg). *Quaternaria* 1: 131—144, Rom 1954.
- — : Die Großgliederung des Pleistozäns in Mitteleuropa. *Stuttgarter Beitr. Naturkde.* 132: 1—12, Stuttgart 1964.
- Adamson, J.: Frei geboren — Eine Löwin in zwei Welten. Hoffmann u. Campe-Verlag, Hamburg 1960.
- — : Die Löwin Elsa und ihre Jungen. Ullstein-Verlag, Frankfurt/Berlin 1962.
- — : Für immer frei. Ullstein-Verlag, Frankfurt/Berlin 1964.
- Akaki, K.: On the mane of the lion. *Nichi-Do-Sui-Shi* 7: 1—2, 30—34, 1965 (Japanisch).
- Allen, J.: Carnivora collected by the American Museum Congo Expedition. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 47: 73—280, New York 1924.
- Antonius, O.: Ein Bild eines asiatischen Löwen. *D. Zool. Garten*, NF, 11, 3, Leipzig 1939.
- Arambourg, C.: Les faunes mammalogiques du Pléistocène circumméditerranéen. *Quaternaria* 6: 97—109, Rom 1960.
- Arambourg, C. & Hoffstetter, R.: Le Gisement de Ternifine. *Arch. de l'Inst. Paléontol. Hum., Mém.* 32, 1963.
- Berggren, S.: Der Löwe schläft in meinem Bett. Albert-Müller-Verlag, Rüschlikon-Zürich 1963.
- Bernatzik, H. A.: Typen und Tiere im Sudan. Leipzig 1942.
- Blainville, M. H. M. Ducrotay De: *Ostéographie des Mammifères*. Paris 1839—1864.
- Blanford, W. T.: *Observations on the geology and zoology of Abyssinia*. London 1870.
- Bombay Nat. Hist. Soc., Editors of J.: *The man-eaters of Tsavo*. J. Bombay Nat. Hist. Soc. 33: 424—425, Madras 1929.
- Bonifay, M.-F.: *Carnivores quaternaires du sud-est de la France*. *Mém. Mus. Nat.*
- — : Principaux gisements paléontologiques français du Pleistocène moyen: Essai de classification. *Le Quaternaire, Trav. franç. réc. 9^e Congr. internat. INQUA*, 1973. *d'Hist. nat., NS, Sér. C*, 21: 43—377, Paris 1971.
- Boule, M.: *Les grands chats des cavernes*. *Ann. Paléont.* 1: 69—95, Paris 1906.
- Brass, E.: *Aus dem Reiche der Pelze*. Berlin 1911 (2. Aufl. 1925).
- Brehm, A.: *Der Löwe keine Katze*. *Isis*: 636—639, Leipzig 1829.
- — : *Die Säugetiere*, 3. Bd. Bearbeitet v. L. Heck & N. Hilzheimer. Leipzig/Wien 1915.
- Brody, S.: *Bioenergetics and growth*. New York 1945.
- Broom, R.: *Some South African Pliocene and Pleistocene Mammals*. *Ann. Transvaal Mus.* 21: 47—49, Cambridge 1948.
- Campana, D. Del: *Nuove ricerche sui Felini del pliocene italiano*. *Palaeontographia Italica* 21: 233—291, Pisa 1915.
- — : *Carnivori quaternari della tecchia e della caverna di Equi nelle Alpi Apuane (Mustelidi, Canidi, Felidi)*. *Palaeontographia Italica* 44: 1—42, Pisa 1954.
- Crusafont Pairó, M. & Casajuana, M. T.: *Primer hallazgo del león de las cavernas, en el Pleistoceno de Cataluna*. *Inst. Estud. Piren. Cons. Sup. Invest. Cient.*, pp 521—534, Zaragoza 1950.

- Dawkins, W. B. & Sanford, W. A.: A monograph of the British Pleistocene Mammalia. I. British Pleistocene Felidae. London 1866—1872.
- Denis, A.: Cats of the World. Houghton Mifflin Company, Boston 1964.
- Deraniyagala, P.: Some mammals of the extinct Ratnapura fauna of Ceylon (Part I). Spolia Zeylanica, Geol., Zool., Anthropol. 24: 19—56, Colombo 1944.
- — : The Pleistocene of Ceylon. Ceylon Nat. Mus. Nat. Hist. Ser., 1—164, Colombo 1957.
- Didier, R.: Etude de quelques ossements de *Felis spelaea* Goldfuß de la grotte de la Gondenans-les-Moulins (Doubs). Mammalia 6: 13—17, Paris 1942.
- Dietrich, W. O.: Ältestquartäre Säugetiere aus der südlichen Serengeti, Deutsch-Ostafrika. Paleontographica 94: Abt. A: 43—133, Stuttgart 1942.
- — : Paläontologische Systematik und Nomenklatur. Mitt. Geol. Staatsinst. Hamburg 31: 382—384, Hamburg 1962.
- — : Fossile Löwen im europäischen und afrikanischen Pleistozän. Paläontol. Abh. Abt. A, 3: 323—366, Berlin 1968.
- Eloff, F. C.: Ecology and behavior of the Kalahari lion. In: Eaton, R. (Ed.): The World's Cats, Vol. 1, pp. 90—126, World wildlife safari, Winston 1973.
- Ekman, S.: Das Gotlandschaf. Zschr. f. Säugetierkunde. 29: 129—145, Hamburg/Berlin 1964.
- Ewer, R.: The fossil carnivora of the Transvaal Caves: Felinae. Proc. Zool. Soc. London 126: 83—95, London 1956.
- — : Carnivora. In: Leakey, L.: Olduvai Gorge 1951—1961, Fauna and Background. Cambridge 1965.
- Fabiani, R.: I mammiferi quaternari della regione Veneta. Mem. Istituto Geol. Univ. di Padova, 5 (1917—1918), Padova 1919.
- Felix, J.: Über einige bemerkenswerte Funde im Diluvium der Gegend von Leipzig. Sitz. ber. Naturforsch. Ges. zu Leipzig, 35. Jhg. 1908, Leipzig 1909.
- Fenton, L. L.: The Kathiavar Lion. J. Bombay Nat. Hist. Soc. 19: 4—15, Bombay 1909.
- Ferrant, V. & Friant, M.: Quelques caractères de Tigre chez le *Felis spelaea* Goldf. Bull. Mus. Nat. d'Hist. Nat., 2. Ser. 11: 508—512, Paris 1939.
- Ficcarelli, G. & Torre, D.: Upper villafranchien panthers of Tuscany. Paleontogr. Italica 64 (N. S. 34): 173—184, Pisa 1968.
- Filhol, M.: Note sur une portion de mâchoire de *Felis* trouvée dans la caverne du Gros-Roc, près de Saintes. Bull. Soc. Philomatique de Paris, 8. Ser., 3, 1, Paris 1891.
- Fitzinger, L.: Revision der zur natürlichen Familie der Katzen (Felidae) gehörigen Formen. Sitz. ber. kais. Akad. Wiss. Math.-Nat. Classe 58: 1. Abth., Wien 1868 und 59: 1. Abth., Wien 1869.
- Frech kop, S.: Mammifères. Exploration du Parc National Albert, Fasc. 1. Inst. des Parcs nationaux du Congo Belge. Brüssel 1943.
- Freuden berg, W.: Die Säugetierfauna des Pliocäns und Postpliocäns von Mexico. I. Carnivora. Geol. Palaeont. Abh., NF, 9, 3, Jena 1910.
- — : Die Säugetiere des älteren Quartärs von Mitteleuropa. Geol. Palaeont. Abh., NF, 12, 4/5: 1—219, Jena 1914.
- Friant, M.: Sur la question des affinités du grand chat des cavernes. Mammalia 4: 88—93, Paris 1940.
- Frick, C.: Alaska's frozen Fauna. Natural History, 30, New York 1930.
- Fritsch, K. von: Die Funde des Herrn Pater Gottfried Zumoffen in den Höhlen am Fuße des Libanon. Abh. Nat.forsch. Ges. Halle 19, Halle 1893.
- Gee, E. P.: The management of India's Wild Life Sanctuaries and National Parks. J. Bombay Nat. Hist. Soc. 54: 1—21, Bombay 1956.
- — : The Wild Life of India. Collins, London 1964.
- Gervais, M.: Zoologie et Paléontologie Françaises. 2. Ed., Paris 1859.

- Gobert, E. G. & Vaufrey, R.: Deux gisements extrêmes d'ibéromaurusien. L'Anthropologie 42, Paris 1932.
- Goldfuß, G.: Die Umgebungen von Muggendorf. Erlangen, 1810.
- : Osteologische Beiträge zur Kenntnis verschiedener Säugthiere der Vorwelt. IV. Über den Schädel des Höhlenlöwen. Nova Acta Phys.-Med. Acad. Caesarea Leopold.-Carol., Nat. Curiosorum, 10, 2, Halle 1821.
- Gray, J. E.: Notes on the skulls of the cats (Felidae). Proc. Zool. Soc. London, London 1867.
- Grubb, P.: Variation and incipient speciation in the african buffalo. Zschr. f. Säugetierkde. 37: 121—144, Hamburg/Berlin 1972.
- Guggisberg, C. A. W.: Simba — Eine Löwenmonographie. Hallwag, Bern, 1960.
- Hagmann, G.: Die diluviale Wirbeltierfauna von Völklinshofen. 1. Teil: Raubtiere und Wiederkäuer. Abh. zur geol. Spezialkarte v. Elsaß-Lothringen, NF, 3, Straßburg 1899.
- Haltenorth, T.: Die verwandtschaftliche Stellung der Großkatzen zueinander. Z. f. Säugetierkde. 11: 32—105, Berlin 1936, und 12: 97—240, Berlin 1937.
- Haltenorth, T. & Trense, W.: Das Großwild der Erde und seine Trophäen. BLV, München 1956.
- Harrington, C. R.: Pleistocene remains of the lion-like cat (*Panthera atrox*) from the Yukon Territory and northern Alaska. Canad. J. Earth Sci., 6: 1277—1288, 1969.
- Heck, L. Lebende Tiere — Zwanglose Bilder aus dem Zoologischen Garten zu Berlin. Globus Verlag. Berlin 1899.
- : Großwild im Etoschaland. Berlin 1955.
- Heller, E.: New races of carnivores and baboons from equatorial Africa and Abyssinia. Smithsonian Miss. Coll. 61, 19, Washington 1913.
- Heller, F.: Ein Schädel von *Felis spelaea* Goldf. aus der Frankenalb (zugleich ein Beitrag zum Löwe-Tiger-Problem der diluvialen Großkatze). Erlanger geol. Abh. 7: 1—23, Erlangen 1953.
- Hemmer, H.: Untersuchungen über das Aussehen des altägyptischen Löwen — *Panthera leo nubica* (Blainville, 1843) und seine verwandtschaftlichen Beziehungen zu den benachbarten Löwenunterarten. Säugetierkndl. Mitt. 11: 117—128, München 1963.
- : Mitteilung über ein weiteres Exemplar des Kaplöwen — *Panthera leo melanochaita* (Smith, 1842). Z. f. Säugetierkde. 31: 57—61, Hamburg 1966 a.
- : Über das Aussehen des altgriechischen Löwen, *Panthera leo* ssp. Säugetierkndl. Mitt. 14: 297—303, München 1966 b.
- : Untersuchungen zur Stammesgeschichte der Pantherkatzen (*Pantherinae*). Teil I. Veröffentl. Zool. Staatssamml. München 11: 1—121, München 1966 c.
- : Über das Aussehen der klein- bzw. vorderasiatischen Löwen (*Panthera leo* ssp. bzw. *persica*). Säugetierkndl. Mitt. 15: 50—53, 1967 a.
- : Allometrie-Untersuchungen zur Evolution des menschlichen Schädels und seiner Rassentypen. Fortschritte der Evolutionsforschung Bd. 3. 98 S. Fischer Verlag, Stuttgart 1967 b.
- : Fossilbelege zur Verbreitung und Artgeschichte des Löwen, *Panthera leo* (Liné, 1758). Säugetierkndl. Mitt. 15: 289—300, 1967 c.
- : Zur Aussage von Artbastarden für die Genese der Färbung des Löwen (*Panthera leo*). Carnivore Genetics Newsletter 5: 93—95, 1968.
- : Zur Kritik an den Ergebnissen der Allometrieforschung am menschlichen Schädel. Homo 21: 117—122, 1970.
- : Intraspezifische Unterschiede der relativen Hirngröße beim Löwen (*Panthera leo* L.). Experientia 27: 1500—1501, Basel 1971 a.
- : Zur Charakterisierung und stratigraphischen Bedeutung von *Panthera gombaszoegensis* (Kretzoi, 1938). N. Jb. Geol. Paläont. Mh. Jg. 1971: 701—711, Stuttgart 1971 b.

- — : Zur systematischen Stellung von „*Jansofelis vaufreyi*“ Bonifay, 1971, und „*Felis lunellensis*“ Bonifay, 1971, aus dem Pleistozän Südfrankreichs (Carnivora, Felidae). N. Jb. Geol. Paläont. Mh. Jg. 1972: 215—223, Stuttgart 1972.
- — : Neue Befunde zur Verbreitung und Evolution der pliozän-pleistozänen Gattung *Dinofelis* (Mammalia, Carnivora, Felidae). N. Jb. Geol. Paläont. Mh. Jg. 1973: 157—169, Stuttgart 1973.
- — : Körperproportionsunterschiede bei Pantherkatzen. (Pantherinae). Säugetierkundl. Mitt., im Druck.
- — : Carnivorenreste (mit Ausnahme der Hyänen und Bären) aus den jungpleistozänen Travertinen von Burgtonna (Thüringen). Im Druck.
- Hemmer, H. & Schütt, G.: Körpergröße und Extremitätenmasse ältest- und altpleistozäner europäischer Pantherkatzen (Genus *Panthera*). Mainzer Naturw. Arch. 9: 132—146, Mainz 1970.
- Heptner, V. G. & Sludskij, A. A.: Mlekopitajuščie Sovetskogo Sojusa. T. II, 2, Chiščnye (Hieny i Koški). Jzdat. „Vysšaja škola“, Moskca 1972.
- Heuvelmans, B.: Sur la piste des bêtes ignorées. Paris 1956.
- Hibbard, C. W. & Taylor, D. W.: Two late pleistocene faunas from southwestern Kansas. Contr. from the Mus. of Paleontol. Univ. of Michigan, Ann Arbor 1960.
- Hilzheimer, M.: Die systematische Stellung von *Felis spelaea* Goldf. Sitz. ber. Ges. Nat. forsch. Freunde Berlin, Jhg. 1922: 11—65, Berlin 1924.
- — : Contribution à l'étude de *Felis spelaea* Goldf. Mélanges de préhistoire et d'Anthropologie, pp. 43—50, Toulouse 1939.
- Hollister, N.: Some effects of environment and habit on captive Lions. Proc. US Nat. Mus. 53, Washington 1917.
- — : East african mammals in the United States National Museum. Part I, Insectivora, Chiroptera, and Carnivora. Smithsonian Institution, US Nat. Mus. Bull. 99: 1—194, Washington 1918.
- Howell, A.: Pathologic Skulls of Captive Lions. J. Mammalogy 6: 163—168, Baltimore 1925.
- Howell, C.: European and northwest African middle pleistocene hominids. Current Anthropology 1: 195—232, Chicago 1960.
- Howells, W.: Evolution of the genus *Homo*. Addison-wesley Publ. Comp., Reading, Mass. 1973.
- Jaekel, O.: Prähistorische Löwen aus dem Formenkreis der *Felis spelaea*. Zool. Anz. 70: 225—236, Leipzig 1927.
- Janossy, D.: Stratigraphische Auswertung der europäischen mittelpleistozänen Wirbeltierfauna. Teil II. Ber. dtsh. Ges. geol. Wiss., A., Geol. Paläont. 14: 573—643, Berlin 1969.
- Jardine, W.: The Natural History of the Felinae. Edinburgh 1834.
- Jeannin, A.: Les Mammifères sauvages du Cameroun. Lechevalier, Paris 1936.
- Jobaert, A. I.: Le Lion. Zooleo (Bull. Soc. Bot. Zool. Congolaises) 25: 311—324, Leopoldville 1954 a.
- — : Essai de contribution à la zoogéographie du Congo Belge. Zooleo (Bull. Soc. Bot. Zool. Congolaises) 28: 475—481, Léopoldville 1954 b.
- Kabitzsch, J.-F.: Die Verwandtschaft von Löwe und Tiger, dargestellt in ihrem Gebiß unter Berücksichtigung der Gebisse von Jaguar und den zwei pleistozänen Großkatzen *Felis spelaea* und *Felis atrox*. Säugetierkundl. Mitt. 8: 103—140, Stuttgart 1960.
- Kahlke, H. D.: Zur relativen Chronologie ostasiatischer Mittelpleistozän-Faunen und Hominoidea-Funde. In: Kurth, G.: Evolution und Hominisation, 1. Aufl.: 84—107, 1962; 2. ergänzte u. erweiterte Aufl.: 91—118, Fischer-Verlag, Stuttgart 1968.
- Kahlke, H. D. & Chow, B.-S.: A Summary of stratigraphical and palaeontological observations in the lower layers of Chonkoutien, locality 1. and on the chronological position of the site. Vertebrata Palasiatica 5: 212—240, 1961.

- Kafka, J.: Fossile und rezente Raubtiere Böhmens. Prag 1903.
- Kearton, C.: Im Lande des Löwen. Engelhorns Nachf., Stuttgart 1934.
- Klähn, H.: Ein Fund von *Felis leo* im Löss von Heitersheim i. B., nebst einer variationsstatistischen Untersuchung bezüglich der Stellung des Fossils zu anderen Feliden. Mitt. d. badischen Geol. Landesanstalt 9: 353—366, Heidelberg 1923.
- Koby, F.-E.: Contribution à l'étude de *Felis spelaea* Goldf. Verh. Nat.forsch. Ges. Basel 52: 168—188, Basel 1941.
- — : Note sur la patte de *Felis spelaea* Goldf. Eclogae geol. helv. 34: 319, Genf 1942.
- Koci, A., Schirmer, W. & Brunnacker, K.: Paläomagnetische Daten aus dem mittleren Pleistozän des Rhein-Main-Raumes. N. Jb. Geol. Paläont. Mh. Jg. 1973: 545—554, Stuttgart 1973.
- Kortenbout van der Sluijs, O.: Botten uit de Brasemer Meer. Westerheem 8: 38—42, 1959.
- Kretzoi, N.: Materialien zur phylogenetischen Klassifikation der Aeluroideen. Xe Congrès international de Zoologie à Budapest 1927, 2. Budapest 1929 a.
- — : Felida-Tanulmányok (Feliden-Studien). Budapest 1929 b.
- — : Die Raubtiere von Gombaszök nebst einer Übersicht der Gesamtfaua. Ann. Mus. Nat. Hungarici 31: 83—157, Budapest 1938.
- Kretzoi, M. & Vertes, L.: Upper Biharian (Intermindel) pebble industry occupation site in western Hungary. Current Anthropology, 6: 74—87, 1965.
- Krumbiegel, I.: Der Löwe. Neue Brehm-Bücherei, Geest & Portig, Leipzig 1952.
- Kurten, B.: The age of the Australopithecinae. Stockholm Contrib. in Geol. 6: 9—22, Stockholm 1960.
- — : The relative ages of the australopithecines of Transvaal and the pithecanthropines of Java. In: Kurth, G.: Evolution und Hominisation: 74—80. Fischer Verlag, Stuttgart 1962.
- — : The Pleistocene Felidae of Florida. Bull. Florida State Mus. 9: 215—273, 1965.
- — : Pleistocene Mammals of Europe. Weidenfeld and Nicolson, London 1968.
- — : Dating the Early Stages of Hominid Evolution. In: Kurth, C.: Evolution und Hominisation, 2. Aufl., Fischer-Verlag, Stuttgart 1968.
- — : Pleistocene jaguars in North America. Comment. biol. 62: 1—23, 1973.
- Lattin, G. De: Grundriß der Zoogeographie. Fischer, Stuttgart 1967.
- Leakey, L. S. B.: Olduvai Gorge 1951—1961, Fauna and Background. Cambridge 1965.
- Leakey, M. D.: Discovery of postcranial remains of *Homo erectus* and associated artefacts in Bed IV at Olduvai Gorge, Tanzania. Nature 232: 380—387, 1971.
- Lehmann, U.: Die Fauna des „Vogelherds“ bei Stetten ob Lontal (Württemberg). N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. 99: 33—146, Stuttgart 1954.
- Leidy, J.: Description of an extinct species of american lion: *Felis atrox*. Transact. Amer. Philos. Soc. NS 10, Philadelphia 1853.
- — : Remarks on extinct mammals from California. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, 1873.
- Leonardi, P.: Nuovi resti di mammiferi pleistocenici della caverna Pocala. Atti del Museo civico di storia naturale Trieste 13: 1—26, Trieste 1935.
- Leyhausen, P.: Beobachtungen an Löwen-Tiger-Bastarden mit einigen Bemerkungen zur Systematik der Großkatzen. Z. f. Tierpsych. 7: 46—83, Berlin/Hamburg 1950.
- Linnaeus, C.: Systema Naturae, T. 1, Ed. 10, Holmae 1758. Photonachdruck, Trustees Brit. Mus. (Nat. Hist.), London 1956.
- Lippolt, H. J.: Radiometrische Datierungen im Quartär. In: Kurth, G.: Evolution und Hominisation, 2. Aufl.: 119—138. Fischer-Verlag, Stuttgart 1968.
- Lönnberg, E.: Mammals. In: Sjöstedt, V.: Wissenschaftliche Ergebnisse der schwedischen Zoologischen Expedition nach dem Kilimandjaro, dem Meru und den umgebenden Massaiesteppen Deutsch-Ostafrikas, 1905—1906 (= Yngve Sjöstedt's Zoologische Kilimandjaro-Meru-Expedition 1905—1906). 1. Bd., 2: 1—72, Stockholm 1910.

- — : Mammals collected by the Swedish Zoological Expedition to British East Africa 1911. Kungl. Svenska Vetenskaps. Handlingar, 48, 5, Uppsala 1912.
- — : On some fossil mammalian remains from East Africa. Arkiv f. Zoologi 29 A, 2: 1—23, Stockholm 1937.
- Love ridge, A.: Notes on East African Mammals collected 1920—1923. Proc. Zool. Soc. London 1923.
- Lundholm, B.: A skull of a Cape Lioness (*Felis leo melanochaitus* H. Smith). Ann. Transvaal Mus. 22: 21—24, Cambridge 1952.
- Maier, W.: Paläoökologische und zeitliche Einordnung der südafrikanischen Australopithecinen. Zschr. Morphol. Anthropol. 65: 70—105, 1973.
- Malbrant, R.: Faune du Centre Africain Français. 2. ed. Paris 1952.
- Malez, M.: Die quartäre Fauna der Höhle Veternica (Medvednica-Kroatien). Palaeontologia Jugoslavica 5: 1—193, Zagreb 1963.
- Matschie: Einige Säugetiere aus dem Hinterlande von Kamerun. Sitz. ber. Ges. Nat.forsch. Freunde Berlin Jhg. 1900: 87—100, Berlin 1900.
- — : Über *Orycteropus*, *Hystrix*, *Phacochoerus* und einige andere Säugethiere aus dem Hinterlande von Togo in Deutsch-West-Afrika. Sitz. ber. Ges. Nat.forsch. Freunde Berlin Jhg. 1900: 100—106, Berlin 1900.
- Mayr, E.: Artbegriff und Evolution. Parey, Hamburg/Berlin 1967.
- Mazak, V.: Preliminary list of the specimens of *Panthero leo melanochaitus* Ch. H. Smith, 1842, preserved in the museums of the whole world in 1963. Z. f. Säugetierkde. 29: 52—58, Hamburg/Berlin 1964 a.
- — : A note on the lion's mane. Z. f. Säugetierkde. 29: 124—127, Hamburg/Berlin 1964 b.
- — : Der Löwe. Das Pelzgewerbe 19: NF: 3—27, Berlin/Frankfurt/Leipzig/Wien 1968 b.
- — : The barbary lion, *Panthera leo leo* (Linnaeus, 1758); some systematic notes, and an interim list of the specimens preserved in european museums. Zschr. f. Säugetierkde. 35: 34—45, Hamburg/Berlin 1970a.
- — : Notes on the black-maned lion of the Cape, *Panthera leo melanochaita* (Ch. H. Smith, 1842), and the revised list of the preserved specimens. Manuscript, 1970 b.
- Mazak, V. & Husson, A. M.: Einige Bemerkungen über den Kaplöwen, *Panthera leo melanochaitus* (Ch. H. Smith, 1842). Zool. Mededelingen 37: 101—111, Leiden 1960.
- Meinertzhagen, R.: Some weights and measurements of large mammals. Proc. Zool. Soc. London 108: Ser. A.: 433—439, London 1938.
- Merriam, I. C.: The skull and dentition of an extinct cat closely allied to *Felis atrox* Leidy. University of California. Publ., Bull. Dep. Geol. 5, 20, Berkeley 1909.
- Merriam, I. C. & Stock, C.: The Felidae of Rancho La Brea. Publ. Carnegie Inst. Washington No. 422, Washington 1932.
- Meyer, J. N.: Dissertatio inauguralis anatomica-medica de Genera Felium. Vindobonae 1826.
- Moreau, R. E.: Ecological changes in Palaearctic region since the Pliocene. Proc. Zool. Soc. London 125: 253—295, London 1955.
- — : The bird faunas of Africa and its islands. Acad. Press, London 1966.
- Neumann, O.: Die von mir in den Jahren 1892—95 in Ost- und Central-Afrika, speziell in den Massai-Ländern und den Ländern am Victoria Nyansa gesammelten und beobachteten Säugethiere. Zool. Jb., Abth. Syst. Geogr. Biol. d. Thiere 13, 6, Jena 1900.
- Noack, T.: Beiträge zur Kenntnis der Säugetier--Fauna von Ostafrika. Jb. Hamburg. Wissenschaftl. Anst. 9, 1. Hälfte: 75—160, Hamburg 1891.
- Oakley, K. P.: The Earliest Tool-Makers. In: Kurth, G.: Evolution und Humanisation, 2. Aufl.: 257—272, Fischer-Verlag, Stuttgart 1968.
- Owen, R.: On the distinguishing peculiarities of the crania of the lion and tiger. Proc. Zool. Soc. London, 2, London 1834.

- Schneider, K. M.: Eine Löwin mit Mähne. Verh. Dtsch. Zool. 1948 in Kiel. 463—467, Leipzig 1949.
- Schouteden, H.: Note sur quelques félides mélanisants du Congo belge. Revue de Zool. et de Bot. Africaines 40: 89—95, Tervuren 1947.
- Schütt, G.: Untersuchungen am Gebiß von *Panthera leo fossilis* (V. Reichenau 1906) und *Panthera leo spelaea* (Goldfuss 1810). Ein Beitrag zur Systematik der pleistozänen Großkatzen Europas. N. Jb. Geol. Paläont. Abh. 134: 192—220, Stuttgart 1969.
- — : Die Hyänen der Mosbacher Sande (Altpleistozän, Wiesbaden/Hessen) mit einem Beitrag zur Stammesgeschichte der Gattung *Crocuta*. Mainzer Naturw. Arch. 10: 29—76, Mainz 1971.
- Schwarzbach, N.: Das Alter der Wüste Sahara. N. Jb. Geol. Paläont. Mh., Jhg. 1953: 157—172, Stuttgart 1954.
- Schwidetzky, I.: Die neue Rassenkunde. Fischer-Verlag, Stuttgart 1962.
- Selous, F.: African Nature Notes and Reminiscences. London 1908.
- Severtzow, M.: Notice sur la classification multisériale des carnivores, spécialement des félidés, et les études de zoologie générale qui s'y rattachent. Revue de Zool. pure et appliquée, 2. Ser. 18, Paris 1858.
- Shortridge, G.: The Mammals of South-West-Africa. Heinemann, London 1934.
- Sickenberg, O.: Revision der Wirbeltierfauna der Höhle Petralona (Griech. Mazedonien). Ann. Geol. des pays Hellén. 23: 230—264, Athen 1971.
- Siegfried, P.: Pleistozäne Säugetiere in westfälischen Höhlen. Jh. f. Karst- und Höhlenkde. 2: 177—191, München 1961.
- Simpson, G. G.: Large Pleistocene felines of north America. Amer. Mus. Novit. 1136: 1—27, New York 1941.
- Smee, W.: Exhibition of the skins of a lion and lioness killed in Guzerat. Proc. Zool. Soc. London 1: 140, London 1833.
- — : Some account of the maneless lion of Guzerat. Transact. Zool. Soc. London 1: 165—174, London 1835.
- Stock, C.: Rancho La Brea — A record of pleistocene life in California. Los Angeles Mus. Publ. 1: 1—82, Los Angeles 1930.
- — : Is *Felis atrox* of Rancho La Brea a lion or a tiger? Bull. Geol. Soc. America 43: 290, New York 1933.
- Swanepoel, P. D.: Feast of the Kings. African Wild Life 16: 215—224, Johannesburg 1962.
- Thenius, E.: Die Feliden (Carnivora) aus dem Pleistozän von Stránská Skála. Anthropos 20 (N. S. 12): 121—135, Vydává 1972 a.
- — : Grundzüge der Verbreitungsgeschichte der Säugetiere. Fischer, Jena 1972 b.
- Todd, N. B.: Metrical and non-metrical variation in the skulls of Gir lions. J. Bombay Nat. Hist. Soc. 63: 507—520, Bombay 1965.
- Toepfer, V.: Tierwelt des Eiszeitalters. Leipzig 1963.
- Torre, D.: Analisi di alcune differenze nell'apparato masticatorio dei leoni e delle Pantere. Atti Soc. toscana Sci. nat., Mem. B, 74: 59—70, Pisa 1967.
- Tscherski, I. D.: Wissenschaftliche Resultate der von der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften zur Erforschung des Janalandes und der Neusibirischen Inseln in den Jahren 1885 und 1886 ausgesandten Expeditionen. IV.: Beschreibung der Sammlung posttertiärer Säugetiere. Mém. l'Acad. Imp. Sci. St. Pétersbourg, 7. Ser. 40, 1, St. Pétersburg 1892.
- Ullrich, W.: Die letzten indischen Löwen (*Panthera leo persica*) im Gir-Reservat. D. Zool. Garten (NF) 26: 287—297, Leipzig 1962.
- Vangenheim, E. A.: Paleontologičeskoe obosnovanie stratigrafii antropogenovych otloženii severa vostočnoj sibirj. Akad. Nauk SSSR, Trudy geol. inst. 48: 1—182, Moskva 1961.

- Vangenheim, E. A. & Sher, A. V.: Sibirian equivalents of the Tiraspol faunal complex. *Palaeogeography, Palaeoclimatol, Palaeoecol.* 8: 197—207, Amsterdam 1970.
- Vaufrey, R.: Les Eléphants nains des îles méditerranéennes etc. *Arch. Inst. Pal. Hum., Mem.* 6: 1—220, Paris 1929.
- Vereshchagin, N. K.: Peščernye Lvy golarktiki. *Akad. Nauk SSSR, Zool. Inst. Otcetnaja naučnaja sessija po itogam rabot*, 1968, PP. 15—16, Leningrad 1969.
- — : Le lion des cavernes: *Panthera (Leo) spelaea* Goldfuß et son histoire dans l'Holarctique. *Etud. sur le Quatern. dans le Monde*, VIII Congo. Inqua, Vol. 1, PP. 463—464, CNRS Paris 1971 a.
- — : Peščernyi lev i ego istorija v golarktike i v predelach SSSR. *Akad. Nank SSSR, Trudy Zool. inst.*, 49: 123—199, Leningrad 1971 b.
- Vernay, A. S.: The lion of India. *Natural History* 30, New York 1930.
- Vöhringer, K.: Entwicklung eines Löwen nach der Kastration. *D. Zool. Garten (NF)* 33: 129—131, Leipzig 1966.
- Wagner, J.: Die Raubtiere. In: Schreber, J. von: Die Säugthiere. 2. Abt. Erlangen 1841.
- Weigel, I.: Das Fellmuster der wildlebenden Katzenarten und der Hauskatze in vergleichender und stammesgeschichtlicher Hinsicht. *Säugetierkundl. Mitt.* 9, Sonderheft: 1—120, München 1961.
- Wells, E. F. V.: Lions wild and friendly. London/Toronto/Melbourne/Sydney 1933.
- Whitmore, F. C. & Foster, H. L.: *Panthera atrox* (Mammalia: Felidae) from central Alaska. *J. of Paleontol.* 41: 247—251, 1967.
- Wojtusiak, K.: Szczatki Lwa jaskiniowego (*Felis spelaea* Goldf.) z jaskini u „Wierchowskiej Gornej“. *Acta Geol. Polonica* 3: 573—592, Warschau 1953.
- Woldstedt, P.: Das Eiszeitalter. 3. Bd., 2. Aufl. Enke, Stuttgart 1965.
- Wolff, J. Freiherr von: Mammals of Ethiopia and principal Reptiles. Salisbury 1955.
- Wright, G. & Skaryd, S.: Do fossil elephants date the south African australopithecines? *Nature* 237: 291, London 1972.
- Wurm, A.: Beiträge zur Kenntnis der diluvialen Säugetierfauna von Mauer a. d. Elsenz (bei Heidelberg). I. *Felis leo fossilis*. *Jahresber. u. Mitt. Oberrhein. geol. Ver., NF* 2: 77—102, Stuttgart 1912.
- Yates, C.: The Kruger National Park. London 1935.
- Zelizko, J.: Eine kleine Löwenart aus dem südböhmischen Diluvium von Wolin. *Jb. Geol. Reichsanstalt Wien* 68: 113—118, Wien 1918.
- Zukowsky, L.: Beitrag zur Kenntnis der Säugetiere der nördlichen Teile Deutsch-Südwestafrikas, unter besonderer Berücksichtigung des Großwildes. *Archiv f. Naturgesch.* 90, A, 1: 29—164, Berlin 1924.
- — : Eine neue Löwenrasse als weiterer Beleg für die Verzweigung der Wirbeltierfauna des afrikanischen Osthorns. *Milw. Wiss. u. Kultur. Mitt. a. d. Tierpark Berlin* 1: 269—273, Berlin 1964.

Anschrift des Verfassers:

Dipl.-Biol. Dr. Helmut Hemmer, 65 Mainz,
Institut für Zoologie der Universität.

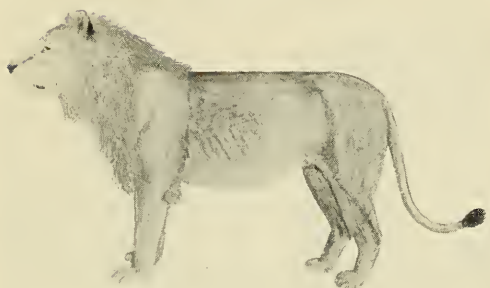
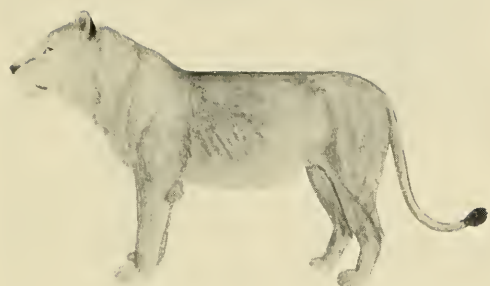
ANHANG

Tafeln und Tafelerklärungen

Tafel I bis XII

Erklärung zu Tafel I

Entwicklungsreihe I der Löwenmähne (bauchmähnenloser Typ). Verschiedene Abstufungen der Mähnenstärke von praktisch mähnenlos bis zur Endstufe maximaler Hals- und Schultermähnenentwicklung. (Anfangsstufe gezeichnet nach einem indischen Löwen im Museum Wiesbaden.)



Tafel II



Erklärung zu Tafel II

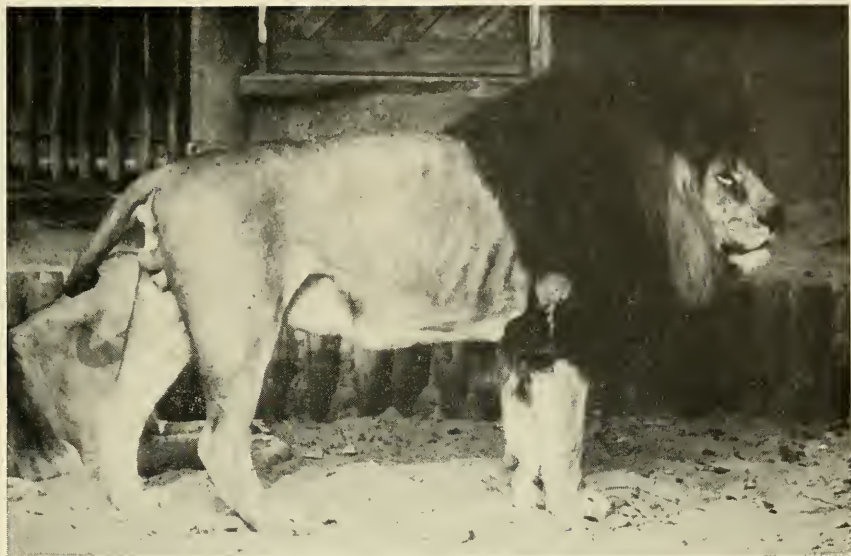
Entwicklungsreihe II der Löwenmähne (Bauchmähnentyp). Frühe Entwicklung von Bauchmähne und Hinterarmmähne bei den gleichen Abstufungen der Hals- und Schultermähnenentwicklung wie auf Tafel I.

Erklärung zu Tafel III

Fig. 1 (oben): Aus Südwestafrika importierter Löwe im Zoo Rotterdam.

Fig. 2 (Mitte): Typische Mähnenform bei Massailöwen. Zeichnung nach einem montierten Exemplar im Senckenberg-Museum, Frankfurt/M.

Fig. 3 (unten): Mähnenloser Löwe aus dem Kilimandjaro-Gebiet im Museum Alexander Koenig, Bonn.



Tafel IV



Erklärung zu Tafel IV

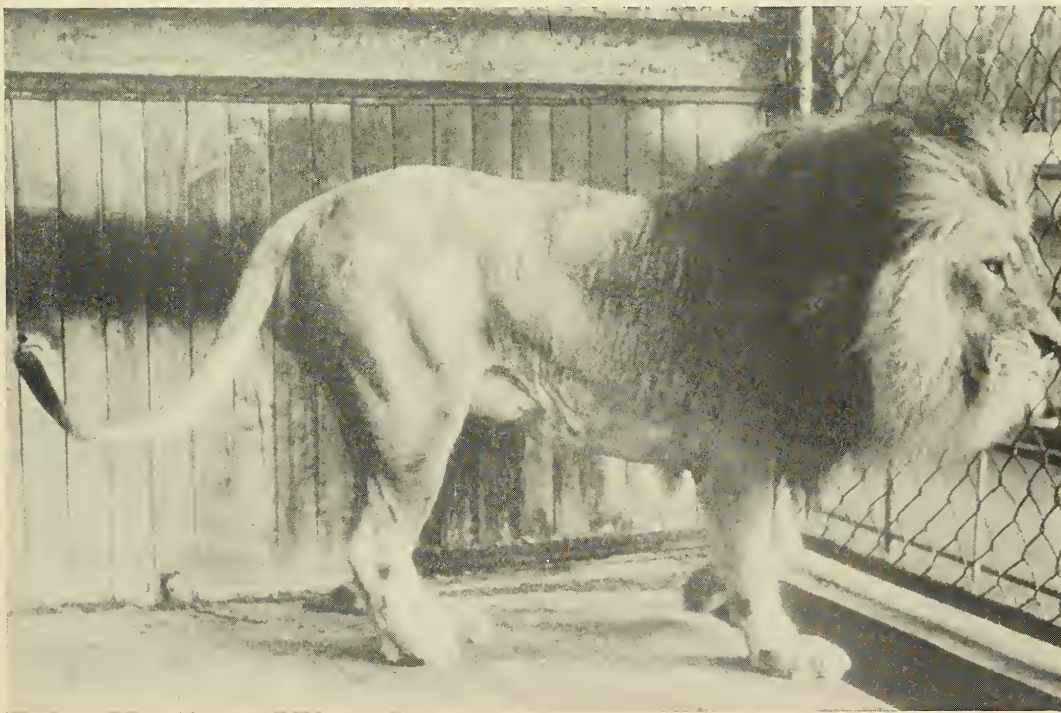
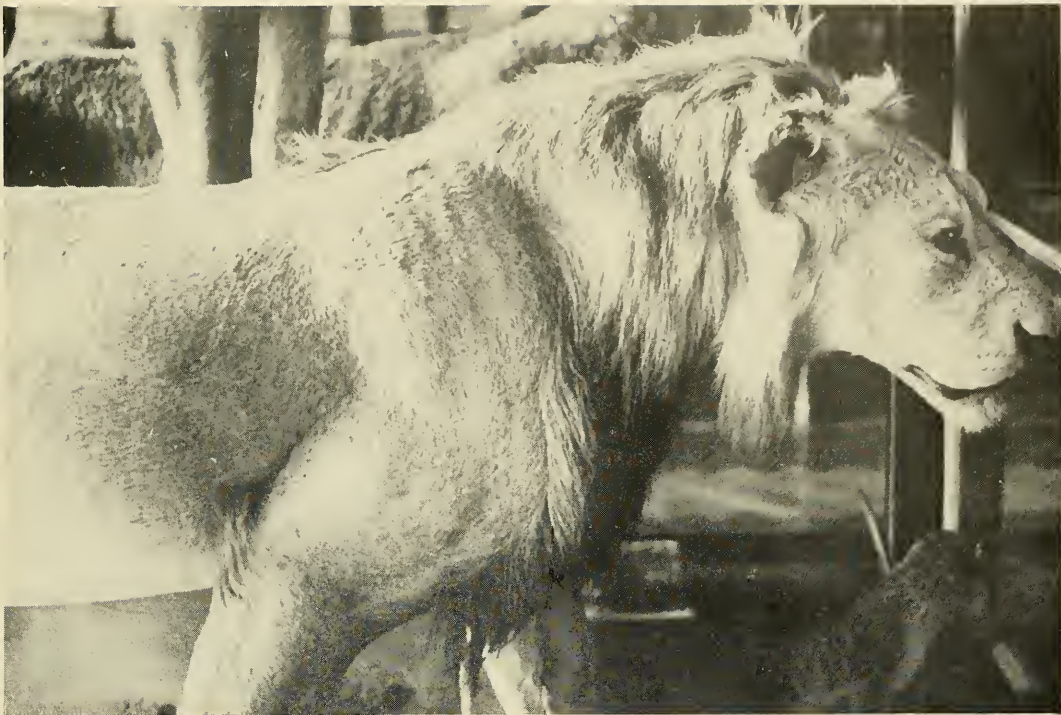
Fig. 1 (oben): Kreuzungstier Berberlöwe ♂ × ostafrikanischer Löwe ♀ im Museum Århus (Photo Naturhistorisk Museum Århus).

Fig. 2 (unten): Löwe im Naturhistorischen Museum in Wien, etikettiert mit „Ostafrika 1917“.

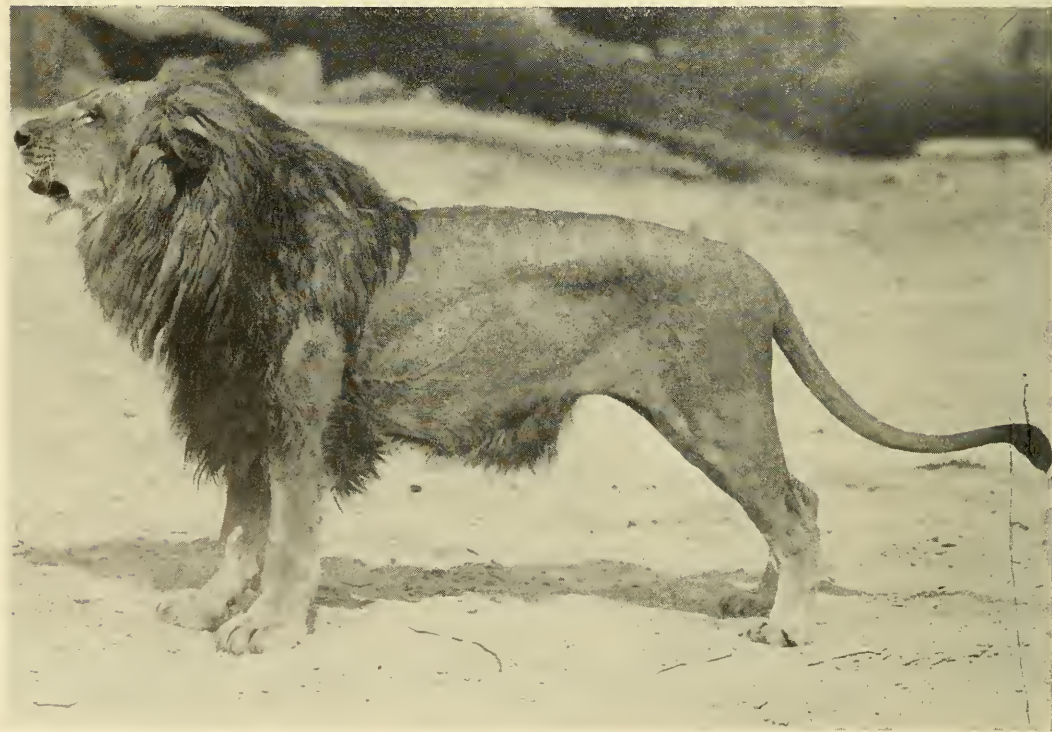
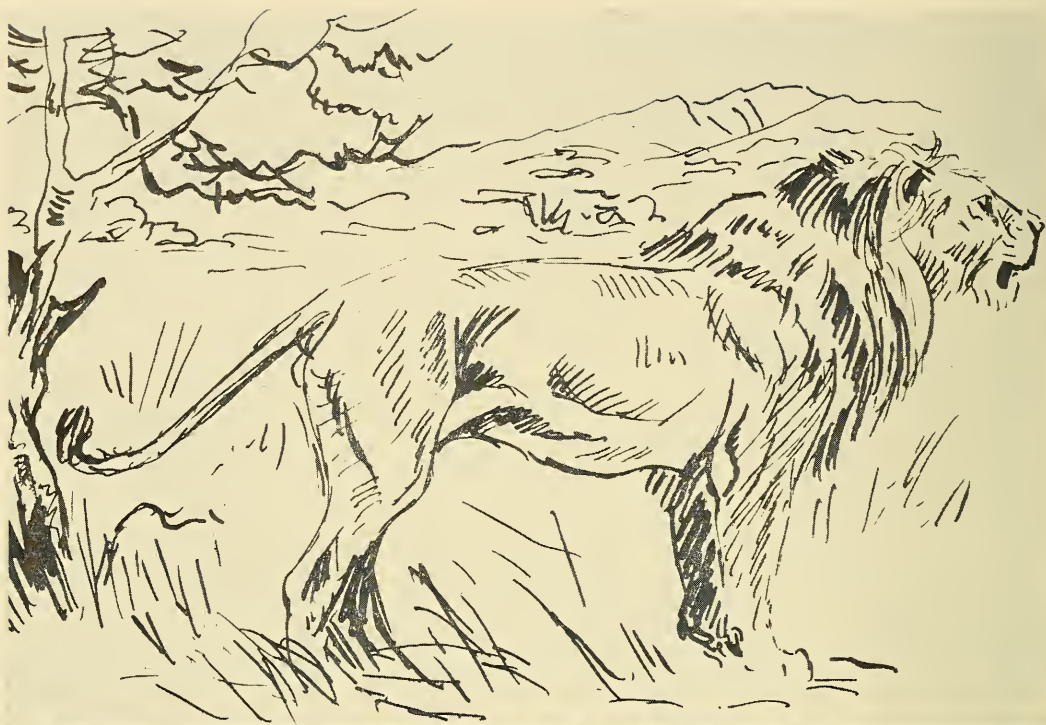
Erklärung zu Tafel V

Fig. 1 (oben): Somalilöwe aus Ogaden im Naturhistorischen Museum Wien. Holotypus von *Panthera leo webbiensis* Z u k o w s k y 1964.

Fig. 2 (unten): Somalilöwe aus dem Gebiet des unteren Webbi Shebeli (Hinterland von Mogadisho) im Zoo Osnabrück. Paratypoid von *Panthera leo webbiensis* Z u k o w s k y 1964.



Tafel VI



Erklärung zu Tafel VI

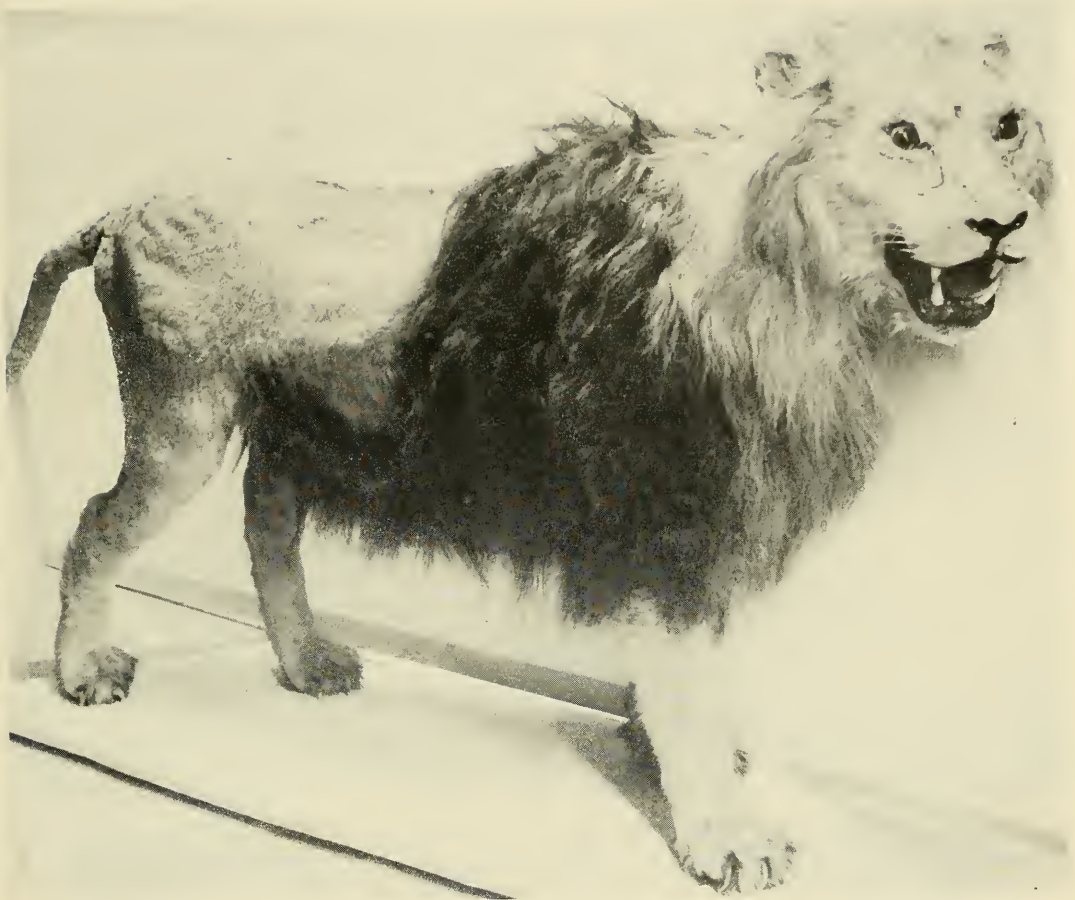
Fig. 1 (oben): Skizze eines typischen abessinischen Löwen von v o n W o l f f.

Fig. 2 (unten): Angeblich abessinischer Löwe im Berliner Zoo (nach 1936; Photo Archiv Zoo Berlin).

Erklärung zu Tafel VII

Fig. 1 (oben): Löwe aus der „Berberei“ im Zoologischen Museum der Universität Zürich.

Fig. 2 (unten): Löwin aus der „Berberei“ im Zoologischen Museum der Universität Zürich.



Tafel VIII



Erklärung zu Tafel VIII

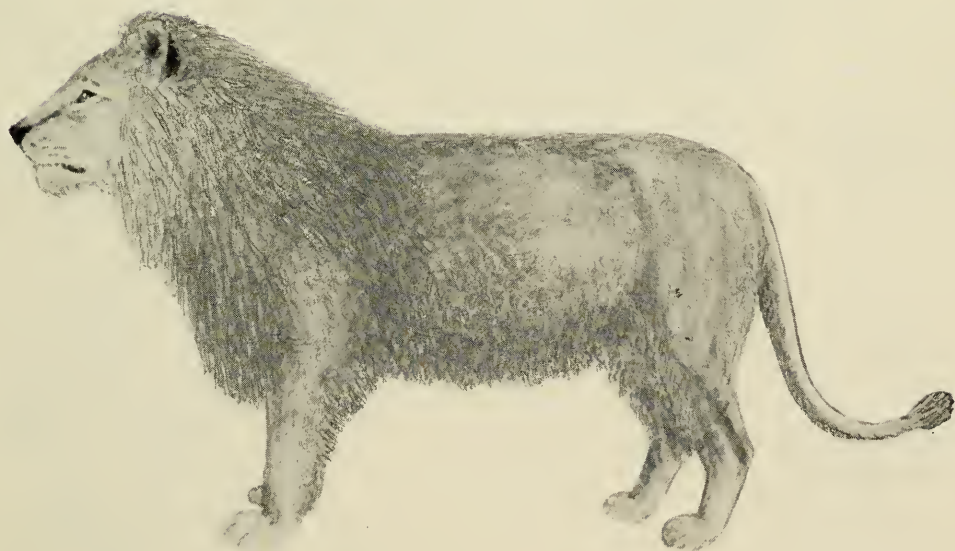
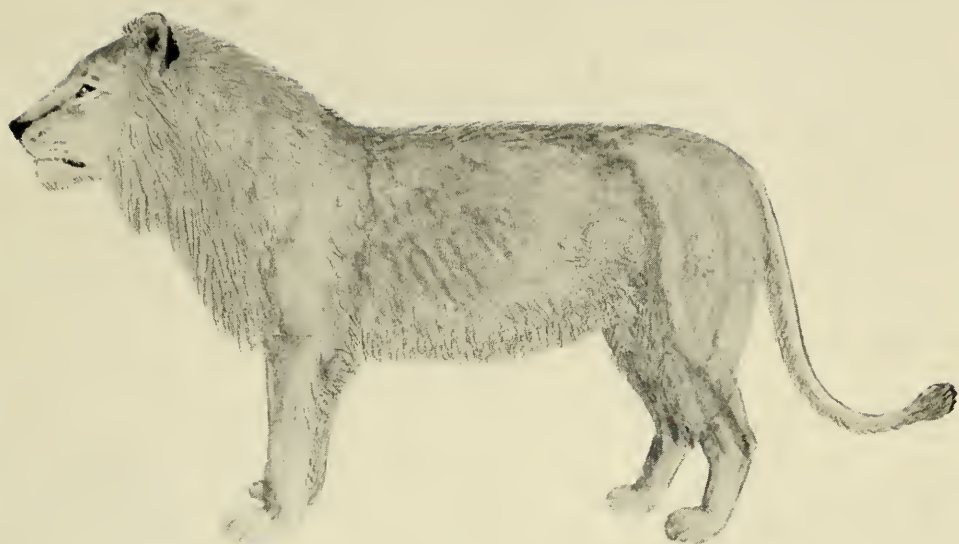
Fig. 1 und 2 (oben): Wohl berberstämmiger Löwe im 2. Lebensjahr (Menagerie N i e b - l i n g , früher Mainz). Getrennte Anlage der verschiedenen Mähnenbezirke.

Fig. 3 und 4 (Mitte): Gleicher Löwe wie in Fig. 1 und 2, $1\frac{1}{2}$ Jahre später aufgenommen. Geschlossene, über die Hintermähne reichende Hals- und Schultermähne und durchgehende Bauchmähne.

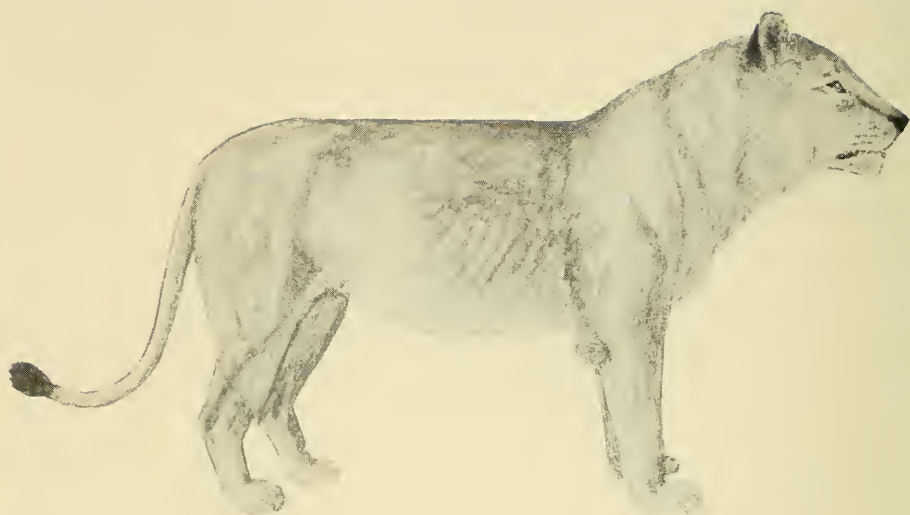
Fig. 5 (unten): Wohl berberstämmiger Löwe im Zirkus A l t h o f f .

Erklärung zu Tafel IX

Erscheinungsbild von Löwen der Mähnenentwicklungsreihe II (vgl. Tafel II) bei allgemeiner Haarverlängerung: Verschwinden der ziemlich scharfen Grenzen zwischen normalem Körperfell und Bezirken mit mähnenartig verlängertem Haarwuchs, Entstehung mehr kontinuierlicher Übergänge. Zum Vergleich mit Tafel II dargestellt zweites und vorletztes Entwicklungsstadium.



Tafel X



Erklärung zu Tafel X

Fig. 1 (oben): Indischer Löwe (♂ ad.) im Naturkunde-Museum Wiesbaden (Zeichnung des Verf.).

Fig. 2 (unten): Löwe aus Gudscharad im Zoologischen Museum der Universität Zürich.

Erklärung zu Tafel XI

Formähnlichkeit des Unterkiefers bei dem Löwen von Olduvai (aus L e a k e y 1965) und einem auf gleiche Größe gebrachten Mandibelbruchstück aus den Mosbacher Sanden (Naturhistorisches Museum Mainz) (dunkel hineinkopiert).



Tafel XII



Erklärung zu Tafel XII

Unterkiefer von *Panthera leo fossilis* aus den Mosbacher Sanden bei Wiesbaden-Biebrich (Paläontologisches Institut der Universität Mainz).