

Wetenswaardigheden over *Homotherium*

was *Homotherium* zoolganger of teenganger?

Kees van Hooijdonk

Samenvatting

Naar aanleiding van de melding in *Cranium* (Van Hooijdonk, 1999) van de vondst van het hielbeen van de sabeltandkat *Homotherium* cf. *latidens* wordt de bouw en jachttechniek van *Homotherium* vergeleken met die van de huidige katachtigen. De specifieke aanpassingen van *Homotherium* wijzen erop dat het een matige springer en geen snelle jager was, met waarschijnlijk een digitigrade gang. Een beeldje, gevonden in Frankrijk, en een uit de Noordzee opgeviste onderkaak suggereren dat *Homotherium* nog tot in het Laat-Pleistoceen in Europa voorkwam.

Summary

In 1999, Van Hooijdonk reported in *Cranium* the finding of a calcaneum of the Machairodontinae felid *Homotherium* cf. *latidens*. In the present article, the build and hunting skills of *Homotherium* are compared to those of the extant felids. Specific adaptations in *Homotherium* suggest that it was not a fast hunter, nor a good jumper. Its way of locomotion was probably digitigrade. A little statue found in France and a mandible, recovered from the North Sea, suggest that *Homotherium* survived in Europe until the Late Pleistocene.

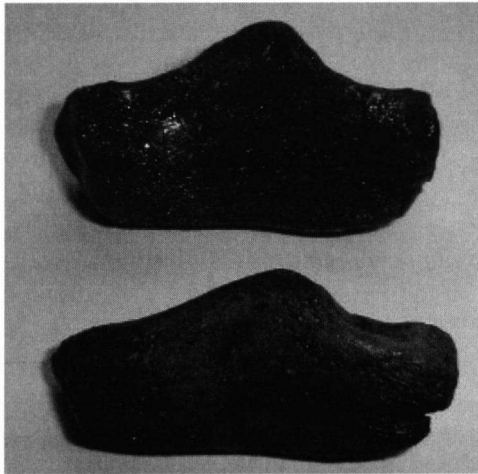


Fig. 1 Twee in Nederland gevonden hielbeenderen van de sabeltandkat *Homotherium*; boven Y.336, onder Y.1661

Two calcanea of the sabre-toothed cat *Homotherium*, both found in the Netherlands; top Y.336, bottom Y.1661

Inleiding

In het voorjaarsnummer van 1999 van *Cranium* is melding gemaakt van de vondst van het hielbeen van de sabeltandkat *Homotherium* cf. *latidens* (Van Hooijdonk, 1999). In dat artikel is het hielbeen (Y. 336; fig. 1) beschreven en vergeleken met het hielbeen van het door Ballesio (1963) beschreven

skelet van de *Homotherium* van Senèze. Aan de biologie van het dier is toen nauwelijks aandacht besteed.

In oktober 1999 is op de schelpenberg opnieuw een hielbeen van een katachtige gevonden. Dit zwaar gemineraliseerde hielbeen (Y. 1661; fig. 1) vertoont grote overeenkomsten met het eerder beschreven hielbeen, maar was te sterk verweerd om het te kunnen determineren. Dit tweede hielbeen is aanmerkelijk kleiner, maar omdat het dezelfde proporties heeft als het eerder

Tabel 1 Vergelijkende afmetingen van de hielbenen van de sabeltandkat *Homotherium* cf. *latidens*, gevonden in Nederland met die van Senèze (Zuid Frankrijk); stuk Y.336 is eerder beschreven in *Cranium* 17, 1 (1999)

Comparison of dimensions of the calcaneum of sabre-toothed cat *Homotherium* cf. *latidens*, found in the Netherlands, with that of Senèze (France); specimen Y.336 has been described earlier in *Cranium* 17, 1 (1999)

	Y.336	Y.1661	<i>Homotherium</i> Senèze
Grootste lengte	90	78	85
Grootste breedte	47	38	45

genoemde hielbeen Y. 336 moet het misschien toch aan dezelfde soort worden toegeschreven.

De vergelijkende afmetingen zijn gegeven in tabel 1. Wat opvalt aan beide hielbenen is de korte schacht. In vergelijking met andere fossiele katachtigen heeft het hielbeen van *Homotherium* de kortste schacht, en is bovendien relatief zeer robuust (zie ook afb. 8).

Ook onder de hedendaagse katten komt een dergelijk kort hielbeen niet voor. Maar ook op andere vlakken verschilde *Homotherium* van andere fossiele of recente katachtigen. Reden om de literatuur over dit imposante dier eens onder de loop te nemen.

Homotherium

Homotherium behoorde tot een groep van grote ('lion-sized') sabeltandkatten, die ongeveer drie miljoen jaar geleden ontstond uit *Machairodus*. De soort was erg succesvol en over grote delen van de wereld verspreid. Algemeen wordt aangenomen dat *Homotherium* gedurende het Pleistoceen met twee soorten was vertegenwoordigd in Europa en Azië: *H. crenatidens*, (synoniem met *H. sainszelli*) die door sommige auteurs ook wel met 'greater scimitar cat' wordt aangeduid en die in het Vroeg-Pleistoceen leefde, en *H. latidens*, de z.g. 'lesser scimitar cat' die mogelijk een afstamming was van *H. crenatidens* (o.a. Hemmer, 2001). De indeling zoals die hier is weergegeven, staat echter nog ter discussie, omdat nader onderzoek zal moeten uitwijzen of de verschillende

(onder)soorten *H. latidens*, *H. crenatidens* en de hierna genoemde *H. serum* wellicht tot dezelfde soort behoren: *H. latidens*. Fossielen van *Homotherium latidens* zijn gevonden in geheel Europa en Azië. Verder kwam *Homotherium* voor in Afrika, waar ze bekend is als *Homotherium ethiopicum* en *Homotherium hadarensis*, en in Noord-Amerika, waar ze *Homotherium serum* wordt genoemd, hetgeen "de late" betekent. In Azië stierf *Homotherium* uit rond het midden van het Pleistoceen, en in Amerika pas aan het eind van het Pleistoceen; ook in Europa zijn er zeer sterke aanwijzingen dat de soort pas tegen het eind van het Pleistoceen uitstierf (Kurtén, 1968; Mazak, 1970). Stuart (1982) daarentegen acht een Laat Pleistoceen voorkomen van *Homotherium* in noordwest Europa zoals Kurtén suggereert hoogst onwaarschijnlijk en oppert de mogelijkheid dat de fossielen van *Homotherium*, die in de Devensian (=Laat-Pleistocene) afzettingen van Robin Hoods Cave en Pin Hole Cave (UK) zijn gevonden, feitelijk uit het Midden-Pleistoceen stammen en die later, in het Laat-Pleistoceen, door de Devensian-mensen zijn verzameld. Maar een onderkaak van *Homotherium latidens* die in maart 2000 door de viskotter UK 33 op de Noordzee ten zuidoosten van de Doggersbank is getrawld en waarvan de ouderdom op ca 28.000 jaar is vastgesteld, toont aan dat een (mogelijk zeer kleine) populatie kans heeft gezien om tot in het Laat-Pleistoceen te overleven (Reumer *et al.*, 2003).

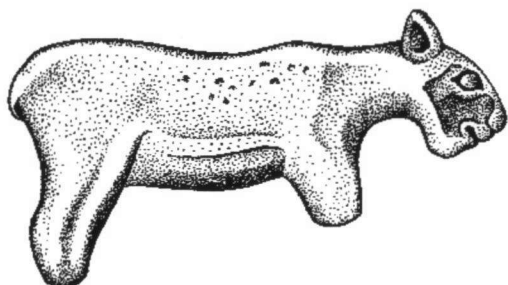


Fig 2 Statuette van Isturitz (zuidwest Frankrijk)

The small statuette found in the caves of Isturitz (southwest France), 16 cm high, may not depict the cave lion, but *Homotherium* with its characteristic short tail and typical lower jaw

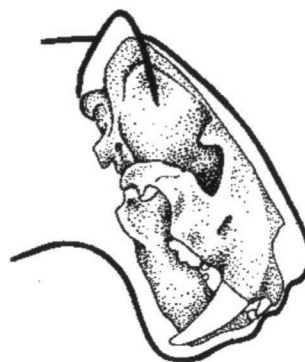


Fig 3 Reconstructie van *Homotherium* (Mazak, 1970), waarin de karakteristieke onderkaak tot uiting komt

Reconstruction of *Homotherium* (Mazak, 1970), showing the characteristic lower jaw

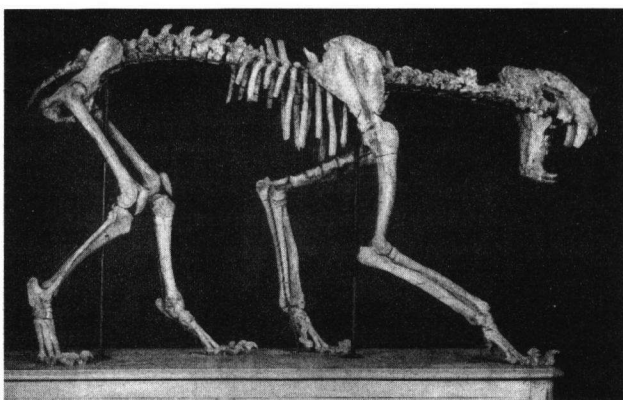


Fig 4 *Homotherium*, Senèze

Bouw van *Homotherium* in vergelijking met een moderne kat (leeuw)

Hoewel *Homotherium* wijd verspreid was, is er tot op heden niet zoveel over het uiterlijk van het dier bekend. Het is niet uitgesloten, dat een stenen beeldje (fig. 2) van zo'n 16 cm groot van een katachtige dat is gevonden in de grotten van Isturitz (zuidwest Frankrijk), niet de veronderstelde grottenleeuw uitbeeldt, maar een *Homotherium*, omdat de kat door de paleolithische kunstenaar bewust met een opvallend korte staart en uitstulpende onderkaken is afgebeeld, eigenschappen die gelden als kenmerken voor de *Homotherium* (fig. 3; Mazak, 1970).

Om postuur, aanpassingen aan de omgeving, bewegingswijze (motoriek) en, in het geval van een carnivoor, de jachttechnieken van een uitgestorven diersoort te kunnen reconstrueren interpreteert men de afmetingen van de botten, de

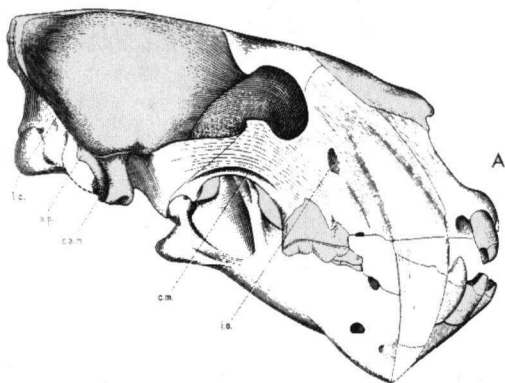


Fig. 6 Schedel van *Homotherium*

The skull of *Homotherium* shows some typical machairodont features

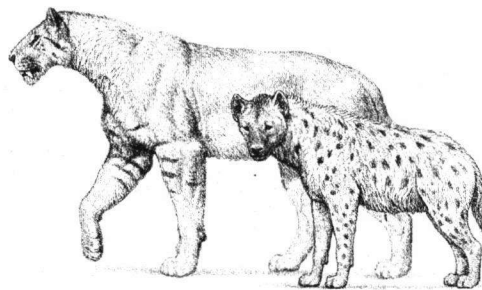


Fig 5 *Homotherium* volgens Turner & Antón (1997) waar het dier een hyena-achtig uiterlijk heeft

Homotherium according to Turner & Antón (1997), where it has a hyena-like appearance

omvang van de spierindrukken op de botten en de wijze waarop de botten articuleren.

In tegenstelling tot het uiterlijk is de lichaamsbouw van *Homotherium* wel goed bekend, omdat meerdere complete skeletten konden worden onderzocht. Het uitzonderlijk goed geconserveerde skelet van *Homotherium* dat in Senèze (Frankrijk) is gevonden (fig. 4), is door Ballezio bestudeerd en uitvoerig beschreven. Daarbij somt hij een aantal bijzondere kenmerken op van *Homotherium* in vergelijking met alle andere fossiele en recente Felidae, om vervolgens tot een reconstructie te komen (Ballezio, 1963). Ook in Amerika is *Homotherium* uitgebreid bestudeerd, onder meer door Rawn-Schatzinger, die de in de Friesenhahn Cave gevonden skeletten van een volwassen en twee juveniele exemplaren en honderden losse skeletdelen van *Homotherium serum* heeft onderzocht en vergeleken met *Smilodon*, *Panthera leo*, *Panthera tigris*, *Acinonyx jubatus* en *Homotherium crenatidens* (Rawn-Schatzinger, 1992).

Uit al die onderzoeken ontstaat het beeld van een sabeltandkat met de grootte van een leeuw. Op grond van de lichaamsbouw wordt het gewicht geschat tussen 250 kg en 300 kg. *Homotherium* was slank, maar toch krachtig gebouwd, met een lange krachtige hals, een korte staart en voor katachtigen hoge poten. De achterpoten waren korter dan de voorpoten, wat het dier een merkwaardig aanzien gaf, vergelijkbaar met een hyena (fig. 5).

De schedel van de *Homotherium* vertoont enkele typisch machairodonte trekken (fig. 6). Om een goed functioneren van de grote bovenkaakscannines mogelijk te maken was een grote bekope-



Fig 7 De karakteristieke bovenkaakshoektand van een *Homotherium*, die de naam van de sabeltandkatten verklaart

The characteristic upper canine of a *Homotherium*, on which the name sabre-toothed cat is based

ning, tot wel meer dan 90°, noodzakelijk. Deze bovenkaakscanines, die 15 cm lang konden worden, waren zijdelings sterk afgeplat met scherpe randen, die voorzien waren van een fijne karteling, waardoor een soort kartelmes ontstond (fig. 7). Met deze tanden konden grote dodelijke wonden worden toegebracht in de buik en nekstreek van de prooidieren, zodanig, dat de canines niet beschadigden. Het feit, dat op de onderzochte canines nauwelijks sporen van slijtage zijn aangetroffen, en de karteling vaak nog intact was, wijst erop dat ze voornamelijk zijn gebruikt voor het toebrengen van vleeswonden en dat ze bij het voeren zelf nauwelijks een functie hadden. De afbeeldingen van sabeltandkatten die op de rug van hun prooidieren springen lijken biologisch gezien erg onwaarschijnlijk, omdat bij die jachttechniek de kans op beschadiging van de caninen (essentieel voor de jacht!) veel te groot was.

Het voorkomen van *Homotherium*-fossielen in de Friesenhahn Cave in Texas, waarin ook grote hoeveelheden fossiele resten van jonge mammoeten zijn gevonden, heeft geleid tot de veronderstelling, dat deze sabeltandkat was gespecialiseerd in de jacht op jonge mammoeten (Rawn-Schatzinger, 1992). Ook hedendaagse leeuwen jagen wel op jonge olifanten. Daarbij vallen jonge dieren (2-4 jaar) die zich, mogelijk uit nieuwsgierigheid, van de kudde verwijderd hebben, vaak ten prooi aan leeuwen, terwijl de allerjongsten, de baby's, wél de bescherming van

de kudde genieten, omdat die zich niet buiten de kudde begeven (Turner & Antón, 1997).

Om de canines diep in het vlees van de prooidieren te laten dringen om het vervolgens open te scheuren, waren krachtige nekspieren noodzakelijk evenals sterke halswervels met voldoende aanhechtingvlakken voor die spieren. De borsten en lendenwervels zijn bij *Homotherium* compacter en massiever ontwikkeld dan bij de andere Felidae. Daardoor zou *Homotherium* minder flexibel zijn. Bij de leeuw, een springer bij uitstek, is de lendenregio langer, en bij een uitgesproken sprinter als het jachtluipaard (cheeta) is de



Fig 8 Op deze afbeelding zijn v.l.n.r. de calcanea van de leeuw, de beer en de sabeltandkat *Homotherium* afgebeeld. Daarbij valt onmiddellijk op dat het hielbeen van de leeuw relatief lang en smal is. Het hielbeen van *Homotherium* is daarentegen kort en massief. De beer zit er wat proporties betreft tussenin. (schaal ca 1:2) afb. overgenomen uit de Pales & Lambert (1971) (links en midden) en Ballesio (1963) (rechts). Het korte, robuuste hielbeen van *Homotherium* heeft wel eens tot de veronderstelling geleid dat *Homotherium* een zoalganger was. De lengtes van de afgebeelde hielbeenderen zijn respectievelijk 95 mm, 80 mm en 85 mm

From left to right the calcanea of the lion, bear, and sabre-toothed cat *Homotherium* are shown, all according to the same scale. Immediately it appears that the calcaneum of the lion is relative long and small, whereas that of *Homotherium* is short and massive. The bear falls in between, regarding its proportions. The drawings of lion and bear come from Pales & Lambert (1971) (left and centre); that of *Homotherium* from Ballesio (1963) (right). The short, robust calcaneum of *Homotherium* sometimes has led to the proposition that *Homotherium* was plantigrade. Respective lengths of the figured calcanea are 95 mm, 80 mm, and 85 mm

lendenregio zelfs extreem lang. Een sterk verkorte lendenregio, zoals dat bij *Homotherium* het geval is, wordt ook aangetroffen bij langzame teengangers en matige springers als hyena's.

Al naar gelang de stand der ledematen en de wijze van lopen, worden dieren aangemerkt als zoolganger, waarbij het dier op de volledige zool loopt (plantigrade), als teenganger, waarbij het dier op de tenen loopt (digitigrade) of als hoefganger, waarbij het dier op het topje van de tenen - de hoef - loopt (unguligrade). Een plantigrade, digitigrade of unguligrade stand kan worden afgeleid uit bepaalde eigenschappen in de bouw van een skelet. Kenmerkend voor de zoolganger zijn over het algemeen een zware lichaamsbouw met een grote kracht. Door de robuuste lichaamsbouw zijn zoolgangers doorgaans niet erg snel. Enkele voorbeelden van zoolgangers zijn de mens en de beer.

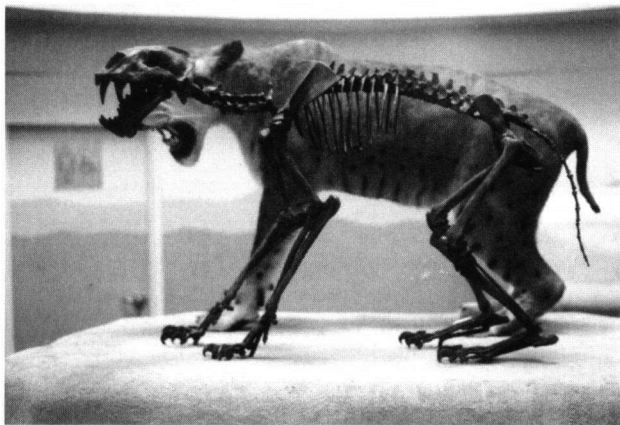


Fig 9 *Homotherium*, zoals opgesteld in het Yukon Beringia Interpretive Centre. Let op de plantigrade stand van de achterpoten (foto C.J. Schouwenburg)

Homotherium, mounted and on exhibit in the Yukon Beringia Interpretive Centre. Note the plantigrade posture of the hindlimbs (photo C.J. Shouwenburg)

Kenmerkend voor de teengangers zijn een grote kracht gecombineerd met een hoge (aanvangs)snelheid. Enkele voorbeelden van teengangers zijn de katachtigen en de hondachtigen.

Kenmerkend voor hoefgangers zijn een lichte lichaamsbouw gecombineerd met een hoge snelheid, welke een gevolg is van extreme verlenging van de metapoden. Enkele voorbeelden van hoefgangers zijn herten en paarden.

Bij de bestudering van het skelet van de *Homotherium* van Senèze heeft Ballesio (1963) meerdere aanpassingen aangetroffen die op een planti-

grade leefwijze zouden kunnen wijzen. De bouw van het bekken, minder slank en robuuster dan bij een leeuw, het heiligbeen en de verkorte staart vertonen grote overeenkomsten met die van een zoolganger, zoals een beer. Ook het calcaneum is kort en massief in vergelijking met dat van andere Felidae en lijkt meer op die van een beer. Deze eigenschappen zouden in het verleden geleid hebben tot de conclusie dat *Homotherium* een zoolganger was, maar die veronderstelling lijkt tegenwoordig te zijn losgelaten. (Turner & Antón, 1997). In het Beringia museum in Whitehorse (Canada) staat een kopie van een *Homotherium*-skelet opgesteld met plantigrade achtervoeten, hetgeen in de ogen van de Russische roofdierenexpert Marina Sotnikova (Erbaeva *et al.*, 1977; pers. comm. C.J. Schouwenburg, 2003) een verantwoorde opstelling is.

Andere eigenschappen (fig. 8) wijzen juist op een digitigrade stand: de vorm van de cuboïde, de beweeglijkheid van de carpalen en de veronderstelde spierontwikkeling. Rawn-Schatzinger (1992), die de skeletten van meerdere homotheria in Friesenhahn Cave heeft bestudeerd, komt, na vergelijking van de bij *Homotherium* aangetroffen eigenschappen met de door Ginsburg (1961) opgestelde karakteristieken, tot de veronderstelling, dat er mogelijk sprake was van een semi-plantigrade stand, die het midden houdt tussen die van de leeuw en de beer. Het voorlichaam van *Homotherium* was krachtiger ontwikkeld dan dat van andere Felidae, met een robuust schouderblad en gespierde schouders. Ook de bouw van de voorpoten is hoger en krachtiger dan die van de leeuw of tijger (figs. 9 en 10).

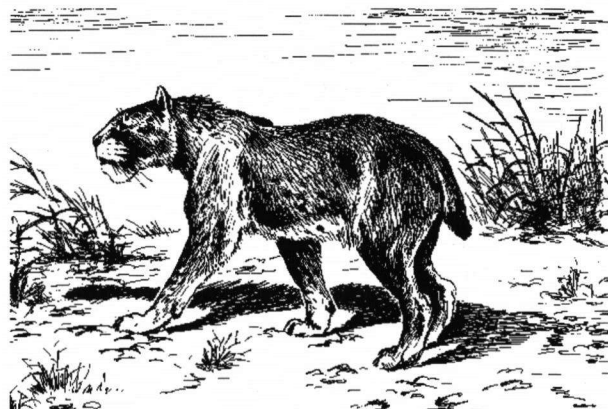


Fig 10 *Homotherium* volgens Mazak (1970), waar het dier een meer beer-achtig uiterlijk heeft

Homotherium according to Mazak (1970), where this sabre-toothed cat has a more bear-like appearance



Fig 11 Paard, aangevallen door twee sabeltandkatten (*Homotherium*), Turner & Antón, 1997

Horse, attacked by two sabre-toothed cats (*Homotherium*); drawing from Turner & Antón, 1997

In verhouding met de voorpoten zijn de achterpoten juist minder sterk ontwikkeld en korter, waardoor het achterlichaam lager was dan het voorlichaam. Daaruit leidt Balleisio (1963) af, dat *Homotherium* een slechte springer moet zijn geweest, evenals de hyena, die ook een laag achterlichaam heeft. Bij goede springers als de leeuw zijn de voor- en achterpoten even lang. De sprongvaardigheid (kracht) van *Homotherium* lag waarschijnlijk tussen die van de recente grote katten en de hyena's in. Die hoge stand maakte *Homotherium* waarschijnlijk meer geschikt als lange-afstandsjager dan als sprinter, evenals dat met hyena en Canidae het geval is. Uit de lichaamsbouw leidt Marean (1989) af, dat *Homotherium* een bewoner van park- en boslandschappen is geweest. Mogelijk voelde hij zich ook thuis in grasland met struikgewas.

Verskil in jachttechniek tussen *Homotherium* en moderne katachtigen

Als gevolg van zijn bijzondere bouw, met een sterk en krachtig ontwikkeld voorlichaam en een laag, minder sterk achterlichaam was *Homotherium* waarschijnlijk minder beweeglijk en minder snel dan recente Felidae. In tegenstelling tot *Homotherium* ontwikkelden Felidae een jachttechniek die vooral gebaseerd was op snelheid en sprongkracht. Bij de recente katten zien we dat de jacht vaak wordt ingezet door het besluipen van een kudde grazers, waarbij zorgvuldig een prooidier wordt uitgekozen. Vervolgens wordt het uitgekozen prooidier na een korte sprint besprongen en tegen de grond gewerkt, om

vervolgens met een nekbeet te worden gedood. De meeste katten zijn solitaire jagers, maar de leeuw vormt daarop een uitzondering.

Het gebit met de grote bovenkaakscanines en de bijzonder krachtige voorpoten wijst erop, dat *Homotherium* een actieve jager was, vooral gericht op grote, dikhuidige prooidieren, zoals jonge mammoeten en neushoorns. Omdat *Homotherium* geen snelle jager was, moest hij zijn prooi soms na een lange achtervolging vanuit een hinderlaag bespringen, waarbij hij het met zijn machtige klauwen omverwierp en tegen de grond gedrukt hield om het vervolgens met de bovenkaakscanines dodelijke wonden toe te brengen, om zich daarna op een beschutte plek terug te trekken van waaruit hij kon afwachten tot het prooidier aan bloedverlies gestorven was. Daarnaast zal *Homotherium* zich, als de gelegenheid zich daartoe voordeed, zeker als aaseter hebben gedragen, waarbij hij mogelijk de jachtbuit van andere carnivoren afnam. Doordat de snijtanden enigszins naar voren gericht waren, waren ze zeer geschikt voor het lostrekken van huid en vlees van het prooidier, waarna het vlees met de scheurkiezen in eetbare brokken werd geknipt.

De natuur heeft, mogelijk als gevolg van voedselconcurrentie, verschillende typen carnivoren voortgebracht, die vaak naast elkaar binnen dezelfde biotoop een geheel eigen plaats innamen. Een hedendaags voorbeeld zijn de leeuwen die in de grote Afrikaanse reservaten voorkomen naast de luipaard, cheeta, serval en karakal. Ook in het Pleistoceen konden verschillende carnivoren in eenzelfde biotoop voorkomen. Een voorbeeld daarvan was het voorkomen van *Homotherium* en *Meganteron* samen met mogelijk nog andere katachtigen als *Panthera* en *Acinonyx*. Door de specifieke plaats die elke soort binnen de eigen biotoop innam, werd voedselconcurrentie zoveel mogelijk beperkt, bijvoorbeeld doordat op prooien van verschillende afmetingen werd gejaagd (jonge olifanten en neushoorns tegenover bijvoorbeeld herten en zwijnen), of doordat de soorten elkaar meden, bijvoorbeeld door 's nachts actief te zijn.

Uitsterven van *Homotherium*

Het uitsterven van soorten is meestal niet toe te schrijven aan een enkele gebeurtenis, maar eerder een gevolg van een complex geheel van factoren. Mogelijk dat één van die factoren die hebben bijgedragen tot het uitsterven van *Homotherium* was gelegen in toenemende concurrentie van andere soorten (waarbij we zelfs de mens niet

mogen uitsluiten!) en was de soort onvoldoende in staat om zich aan te passen aan de veranderingen die in haar biotoop plaats vonden. Kennelijk waren de andere Felidae beter toegerust voor hun doel, waardoor ze in het voordeel waren en tot op de dag van vandaag konden overleven.

Conclusie

Homotherium bezette een geheel eigen niche (plaats) onder de Felidae die aan het einde van het Pleistoceen is uitgestorven (Dawkins & Sandfort, 1872).

Daar *Homotherium* is uitgestorven kunnen we slechts gissen hoe het dier eruit moet hebben gezien, maar er moet serieus rekening mee worden gehouden dat een Paleolithisch beeldje van een katachtige, dat in de grotten te Isturitz (Fr.) is gevonden, een afbeelding van *Homotherium* voorstelt, omdat het enkele specifieke details vertoont, zoals uitstulpende onderkaken en een korte staart, anatomische eigenschappen die kenmerkend zijn voor *Homotherium*. Mocht dat zo zijn, dan vormt dat, samen met onder andere een uit de Noordzee opgeviste onderkaak, een bewijs, dat het dier nog in het Laat-Pleistoceen van Europa voorkwam, en door de moderne mens waargenomen is.

De lichaamsbouw was in belangrijke mate aangepast aan de functie van de vijftien cm lange bovenkaakscaninen. Hoewel een aantal kenmerken in de achterste ledematen op een plantigrade bouw wijzen, zijn er evenzovele eigenschappen die op een digitigrade bouw wijzen. Het ontbreken van spierafdrukken voor de vierkante voetzoolspier (de *M. quadratus plantae*, in franstalige literatuur *la chair carrée de Sylvius*) wijst erop dat deze spier slechts rudimentair aanwezig was, zoals bij de echte digitigrade dieren. In tegenstelling tot wat vroeger wel werd aangenomen concludeert Ballesio (1963) dat *Homotherium* meer (semi)digitigrade, dus teenganger was. Ook andere onderzoekers zoals Turner & Antón (1997), Hemmer (2001) en Rawn-Schatzinger (1992) zijn van mening dat *Homotherium* in belangrijke mate een teenganger moet zijn geweest. In tegenstelling tot andere katten was *Homotherium* vanwege zijn specifieke aanpassingen zeker geen snelle jager, maar viel het zijn prooi eerder vanuit een hinderlaag aan.

Dankwoord

Ik wil graag dank zeggen aan Dr. John de Vos voor de aanwijzingen en adviezen die hij gaf, en zonder welke dit artikel niet tot stand gekomen zou zijn. C.J. Schouwenburg wil ik bedanken voor het beschikbaar stellen van fotomateriaal.

Adres van de ateur

Kees van Hooijdonk
Kerkstraat 14
4715 RN Rucphen
e-mail cvhooijdonk@home.nl

Literatuur

- Ballesio, R., 1963. Monographie d'un *Machairodus* du gisement Villafranchie de Senèze: *Homotherium crenatidens* Fabrini: 1-129
- Dawkins, B. & Sandfort, W.A., 1872. The British Pleistocene Felidae. In: The British Pleistocene Mammals: 184-192.
- Erbaeva, M.A., Sotnikova, M.V., & V.K. Shevchenko, 1977. New Eopleistocene mammalian locality in Transbaikalia. In: Nikiforova, K.V. (ed.). Paleontological background for stratigraphy of the Anthropogene: 103-128. Moscow: Geological Institute. In het Russisch.
- Ginsberg, L., 1961. Plantigradie et digitigradie chez les carnivores fissipedes. *Mammalia* 25, 1: 1-21.
- Hemmer, H., 2001. Die Feliden aus dem Epivillafranchium von Untermassfeld. In: Kahlke, R.D. (ed.). Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen), Teil 3. Monographien des Römisch-Germanischen Zentralmuseums Mainz 40, 3: 699-782, Tafel 132-143.
- Kurtén, B., 1968. Pleistocene Mammals of Europe. London: Weidenfeld and Nicolson, VIII + 317 pp.
- Marean, C.W., 1989. Sabertooth Cats and their relevance for early hominid diet and evolution. *Journal of Human Evolution* 18: 559-582.
- Mazak, V., 1970. On a Supposed Prehistoric Representation of the Pleistocene Scimitar Cat, *Homotherium Fabrini*, 1890 (Mammalia; Machairodontidae). *Zeitschrift für Säugetierkunde* 35: 359-362.
- Pales, L. & C. Lambert, 1971. Atlas ostéologique pour servir à l'identification des mammifères du quaternaire. 1. Les membres: carnivores. Paris: Édition du Centre national de la recherche scientifique.
- Rawn-Schatzinger, V., 1992. The Scimitar Cat *Homotherium serum* Cope. Illinois State Museum Reports of Investigations 47: 1-80.
- Reumer, J.W.F., L. Rook, K. van der Borg, K. Post, D. Mol, & J. de Vos, 2003. Late Pleistocene survival of the Saber-Toothed Cat *Homotherium* in Northwestern Europe. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23, 1: 260-262.
- Stuart, A.J., 1982. Pleistocene Vertebrates in the British Isles: 1-212. London, New York: Longman
- Turner, A. & M. Antón, 1997. The big cats and their fossil relatives. Columbia: University Press. 234 + 18 pp.
- Van Hooijdonk, K., 1998. De vondst van de maand. De vondst van een calcaneum of hielbeen van een Pleistocene sabeltandtijger. *Cranium* 16, 2: 102-104.
- Van Hooijdonk, K., 1999. De sabeltandtijger *Homotherium latidens* in Nederland. De vondst van een niet alledaags fossiel. *Grondboor & Hamer* 53, 6: 119-123.