

EEN HIELBEEN VAN HET LUIPAARD, *PANTHERA PARDUS* (LINNAEUS, 1758), GEVONDEN OP MAASVLAKTE 2

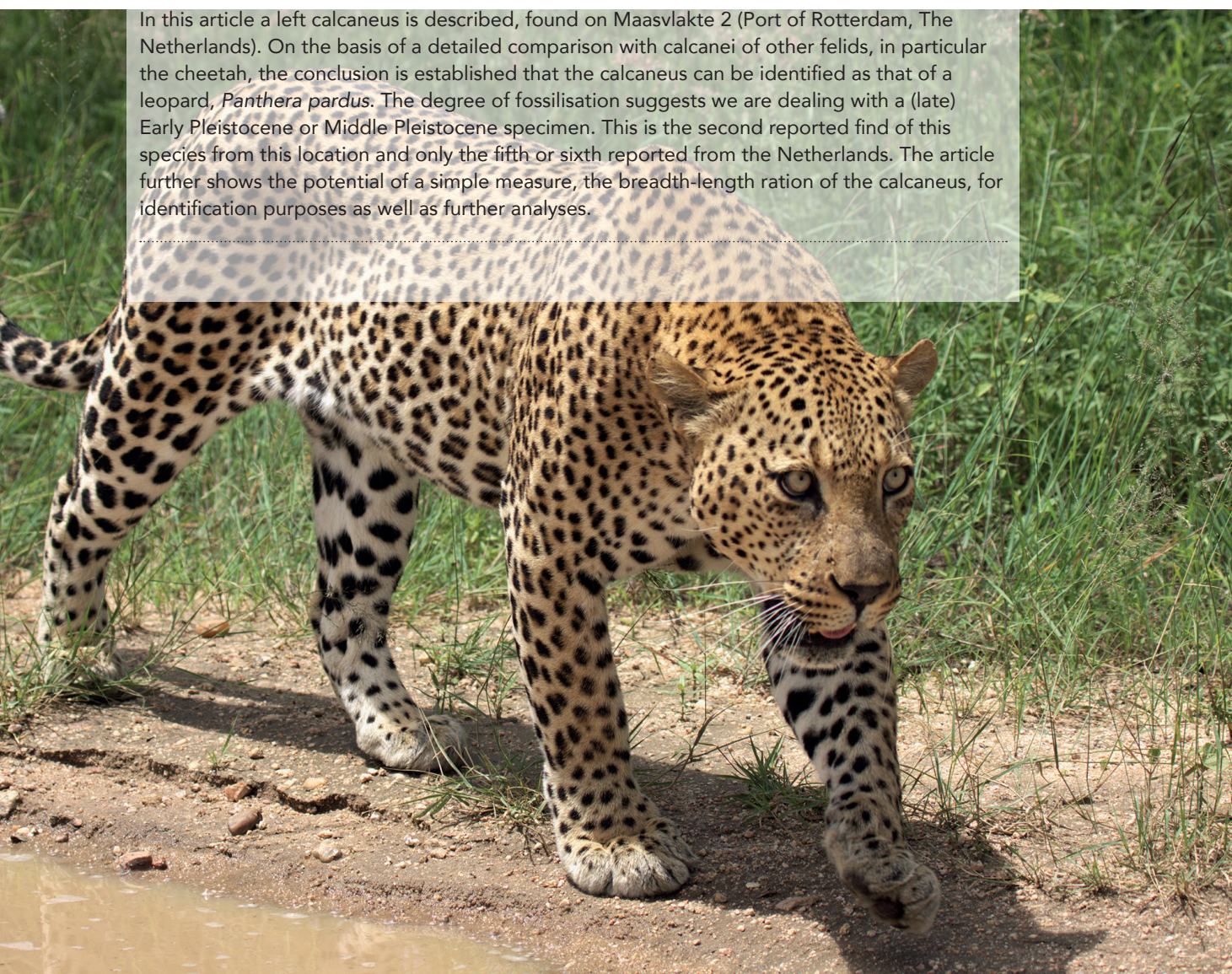
ANDERS SCHINKEL; ANDERSSCHINKEL@TELFORT.NL

Samenvatting

In dit artikel wordt een linker calcaneus (hielbeen) beschreven, gevonden op Maasvlakte 2. Op basis van een grondige vergelijking met hielbenen van andere katachtigen, in het bijzonder het jachtluipaard, wordt vastgesteld dat het hielbeen kan worden toegeschreven aan het luipaard, *Panthera pardus*. De fossilisatiegraad suggereert dat het om een (laat) vroeg-pleistoceen of midden-pleistoceen exemplaar gaat. Dit is de tweede beschreven vondst van deze diersoort van het strand van Maasvlakte 2 en daarnaast slechts de vijfde of zesde in Nederland. Dit artikel laat bovendien de potentie zien van een eenvoudige maat, de breedte-lengte ratio van het hielbeen, voor determinatiedoeleinden en verdere analyses.

Summary

In this article a left calcaneus is described, found on Maasvlakte 2 (Port of Rotterdam, The Netherlands). On the basis of a detailed comparison with calcanei of other felids, in particular the cheetah, the conclusion is established that the calcaneus can be identified as that of a leopard, *Panthera pardus*. The degree of fossilisation suggests we are dealing with a (late) Early Pleistocene or Middle Pleistocene specimen. This is the second reported find of this species from this location and only the fifth or sixth reported from the Netherlands. The article further shows the potential of a simple measure, the breadth-length ration of the calcaneus, for identification purposes as well as further analyses.



Op het eerste gezicht stelt het botje niet zoveel voor; het is duidelijk een hielbeentje, niet al te groot, enigszins beschadigd hier en daar, met name aan het distale uiteinde (het uiteinde van de tuber calcanei). Er is niet veel onderzoek voor nodig om vervolgens vast te stellen dat dit hielbeen, gezien de vorm en het formaat, aan een grote katachtige moet hebben toebehoord – dat maakt de vondst al een stuk interessanter. In het vervolg van dit artikel zal ik beargumenteren dat de vondst ook binnen deze categorie nog behoorlijk zeldzaam is, omdat het om een hielbeen van een luipaard gaat. (Zie voor een recente bespreking van luipaardvondsten in Nederland De Bruijn & De Bruijn, 2017.) Vergelijking, bij de Faculteit Diergeneeskunde van de Universiteit Utrecht, met hielbenen van verschillende katachtigen, waaronder het luipaard, deed in eerste instantie vermoeden dat het om een – nog zeldzamer – hielbeen van een jachtluipaard moest gaan; niet de pliocene/vroeg-pleistocene grote cheetah *Acinonyx pardinensis pardinensis* (Croizet & Jobert, 1828) of de laat-vroeg-pleistocene vorm *Acinonyx pardinensis pleistocaenicus* (Zdansky, 1925), maar de nog kleinere midden-pleistocene vorm *Acinonyx pardinensis* (sensu lato) *intermedius* (Thenius, 1954), waarvan in Europa verder alleen vondsten bekend zijn uit Hundsheim (Oostenrijk) en Mosbach (Duitsland) (Thenius, 1954; Schütt, 1970; Hemmer *et al.*, 2008). Maar uit een gedetailleerde bestudering van het gevonden hielbeen naast hielbenen van recente luipaarden en cheetahs bleek dat de schijnbare overeenkomst met het jachtluipaard het gevolg is van de wijze waarop het gevonden hielbeen beschadigd is. Op basis van een groot aantal kleine, maar onderscheidende kenmerken is vast te stellen dat het hielbeen aan een luipaard toebehoort heeft.

BESCHRIJVING VAN HET MATERIAAL

In deze paragraaf beschrijf ik de maten en de meest opvallende kenmerken – nodig voor een eerste, globale determinatie – van het gevonden hielbeen; ook duid ik de manieren aan waarop het bot beschadigd is. Verdere, meer gedetailleerde kenmerken komen verderop, in de vergelijkende analyse, aan bod. (Zie Fig. 1 voor de gehanteerde aanduidingen van de verschillende delen en zijden van het hielbeen.)

Het gevonden linker hielbeen (collectienr. AS267; Fig. 2) heeft een grootste lengte van 72,0 mm en een grootste breedte van 27,3 mm (maten genomen volgens Von den Driesch, 1976; Fig. 3; en door het gemiddelde te nemen van drie metingen met een digitale schuifmaat met een resolutie van 0,1 mm en een nauwkeurigheid van 0,2 mm, en dit af te ronden op 0,1 mm). In dorsaal en ventraal aanzicht oogt het hielbeen redelijk slank. Hetzelfde geldt in lateraal aanzicht; van opzij bekeken zou het hielbeen passen in een driehoek met een smalle basis en twee hele lange zijden – d.w.z. de tuber calcanei loopt spits toe. Onder het uiteinde van de tuber calcanei is geen verdikking te zien (voor spieraanhechting), zoals bij sommige katachtigen, maar dit kan het gevolg zijn van de beschadigingen. Aan de ventrale zijde buigt het hielbeen onder de tuber calcanei naar voren (naar de dorsale zijde) toe in een vloeiende flauwe bocht (zoals van de zij-kanten goed te zien is). Het uitstekende articulatievlak voor het sprongbeen, het sustentaculum tali, maakt een vrij grote

hoek (tussen de 100 en 110 graden) met de tuber calcanei. Eenvoudig gezegd: het uitstekende deel oogt enigszins ‘afhangend’. Ten slotte: het hielbeen heeft een lichtbruine kleur met hier en daar rode roestplekjes, en voelt vrij zwaar aan. Het gaat dus om een vrij sterk gemineraliseerd botje. Deze eigenschappen zijn kenmerkend voor de oudere (vroeg-pleistocene en midden-pleistocene) vondsten van Maasvlakte 2 (Mol & Langeveld, 2014: 42).

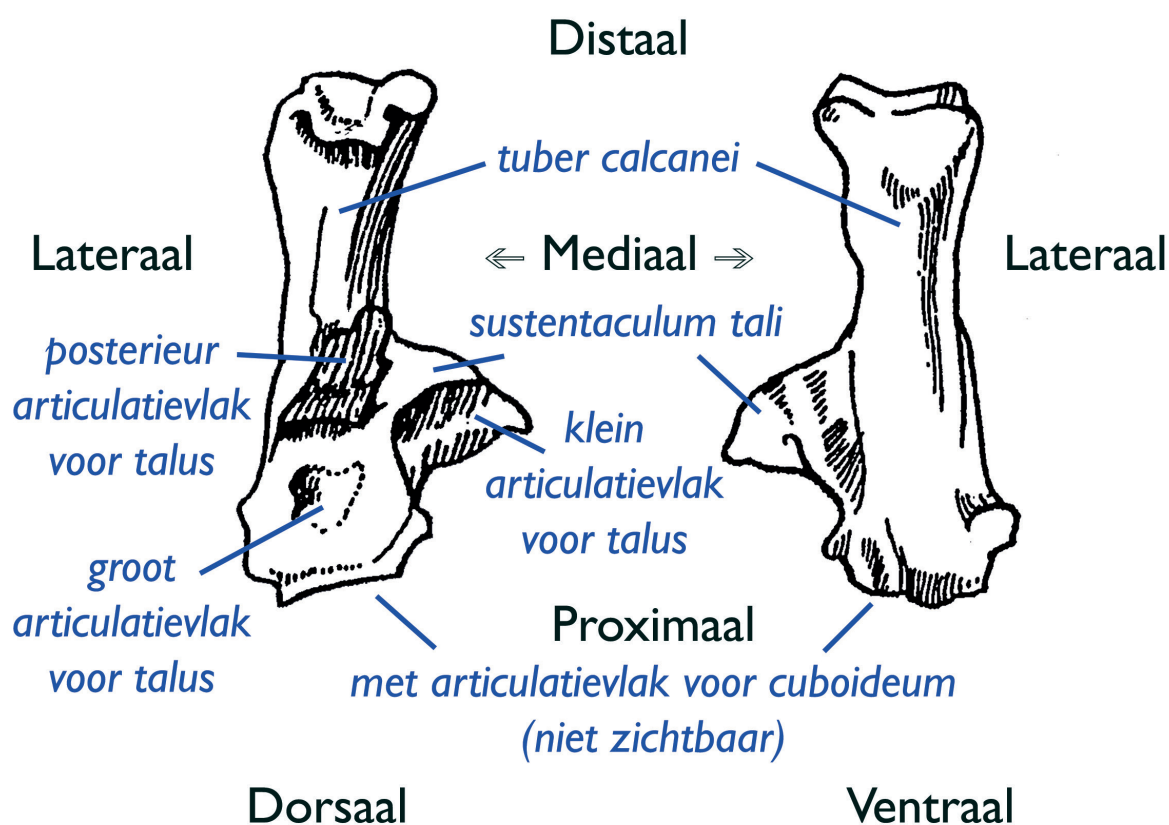
Het hielbeen is aan het distale uiteinde, het uiteinde van de tuber calcanei, beschadigd, zodanig dat de oorspronkelijke lengte waarschijnlijk ten minste een millimeter groter is geweest (afhankelijk van de diersoort waaraan het hielbeen kan worden toegeschreven); de schade ligt echter vooral rondom het bot (aan de zij-kanten en dorsale zijde). Ook aan het proximale uiteinde is een beschadiging te zien, maar de grootste lengte is aan deze kant bewaard gebleven. Verder is enige slijtage te zien aan het posterieure articulatievlak voor de talus (of astragalus, sprongbeen), dat wil zeggen het articulatievlakje direct onder de tuber calcanei, en aan de laterale zijde (buitenkant) van het grote articulatievlak voor de talus – met mogelijke gevolgen (ook weer afhankelijk van de soort waaraan het hielbeen moet worden toegeschreven) voor de grootste breedte van het bot. Een verdere beschadiging is te zien onder het sustentaculum tali; deze heeft tot gevolg dat het proximale uiteinde, het articulatievlak voor het cuboideum, incompleet is en dat het grote articulatievlak voor de talus mogelijk niet de volle oorspronkelijke breedte vertoont. In het algemeen oogt het bot enigszins gerold en dus wat versleten langs de randen.

VERGELIJKENDE ANALYSE

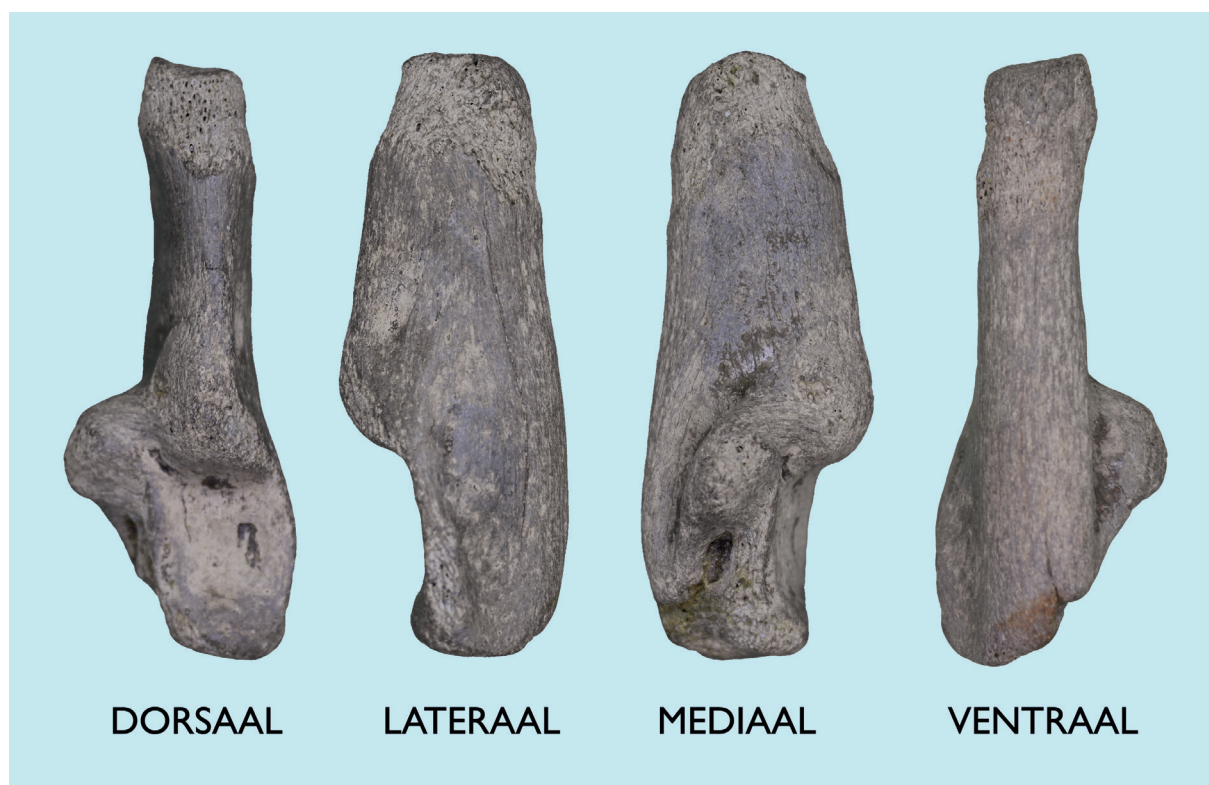
De vorm van het hielbeen verradt meteen dat het om een roofdier gaat. Ook is duidelijk dat het om een katachtige moet gaan: het grote articulatievlak voor de astragalus is ten opzichte van de rest van het bot relatief groot en ligt niet zo rechtstreeks in het verlengde van de tuber calcanei (in een rechte lijn) als bij een wolf, waarvan het hielbeen bovendien een stuk kleiner is. Het hielbeen is ook veel slanker dan dat van welk soort hyena dan ook. Ook de vorm van het sustentaculum tali is duidelijk anders dan bij deze hondachtigen. Een determinatie als beer is vanwege de grootte en vorm ook direct uit te sluiten (Gromova, 1960; Pales & Lambert, 1971).

Eerste voorlopige determinatie: luipaard

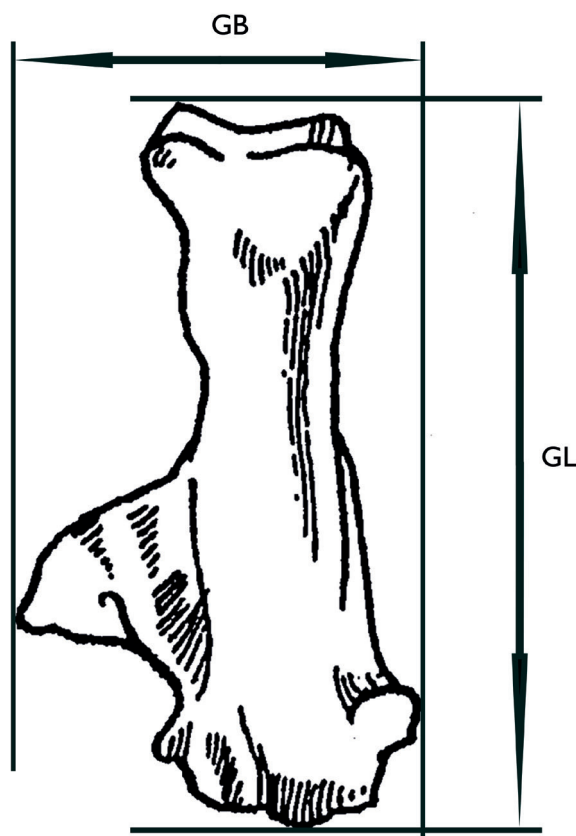
Qua grootte valt het hielbeen binnen het bereik van luipaarden (Diedrich, 2013) en buiten dat van vrijwel alle andere katachtigen. Het hielbeen ligt ver onder de maten van calcanei van grottenleeuwen (zie bijvoorbeeld Diedrich, 2011a, 2011b, waarin de afgebeelde calcanei van *Panthera leo spelaea* (Goldfuss, 1810) in lengte tussen de 110 en 130 mm liggen). De calcaneus van sabeltandkat *Homotherium latidens* Owen, 1846 ligt in dezelfde orde van grootte en heeft bovendien een heel andere vorm: relatief kort, zoals bij beren en mensen, dus meer gebouwd op kracht dan snelheid (Van Hooijdonk, 1999; Van den Hoek Ostende *et al.*, 2006: 154; Lewis *et al.*, 2010: 125, fig. 8). Ook het hielbeen van de pleistocene jaguar *Panthera onca gombaszoegensis* (Kretzoi, 1938) was groter; het in Baryshnikov (2011) afgebeelde exemplaar heeft een lengte van ca. 88 mm. Argant & Argant



Figuur 1. Aanduidingen van de verschillende zijden en elementen van het luipaardhielbeen.
The different aspects and elements of the leopard calcaneus.



Figuur 2. Het gevonden hielbeen.
The calcaneus described in this article.



NAAR PALES & LAMBERT, 1971

Figuur 3. Grootste lengte (GL) en grootste breedte (GB) zoals genomen van het hielbeen.

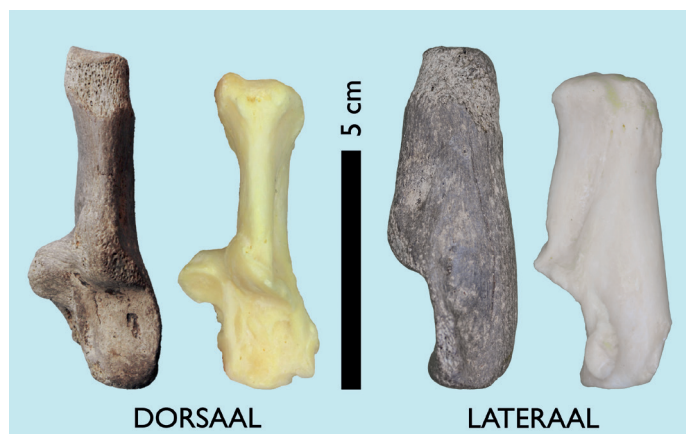
Largest length (GL) and largest width (GB) taken from the calcaneus.

(2011: 265) geven maten van twee hielbenen van midden-pleistocene jaguars uit Bourgondië (Frankrijk) van vóór ca. zeshonderdduizend jaar geleden; deze zijn respectievelijk 96,3 mm en 99,3 mm lang. Turner (2009: 979) merkt ook op dat *Panthera gombaszoegensis* een grote kat was, die in grootte tussen leeuw en luipaard in lag. Verder is evident dat het om een dier gaat dat groter is dan een lynx; Cherin *et al.* (2013) beschrijven bijvoorbeeld een hielbeen van de vroeg-pleistocene *Lynx issiodorensis valdarnensis* (Croizet & Jobert, 1828) uit Pantalla (Italië) met een lengte van 55,2 mm. Een in een gedigitaliseerde osteologische collectie opgenomen hielbeen van een jongvolwassen Euraziatische lynx, *Lynx lynx* (Linnaeus, 1758), heeft een lengte van ca. 60 mm en is duidelijk veel dikker en robuuster (Brugal, 2006a). Volgens Gromova (1960) ligt de lengte van de hielbenen van de hedendaagse *Lynx lynx* tussen de 52 en de 65 mm; en *Lynx lynx* is groot in vergelijking met de vroeg- tot midden-pleistocene *Lynx spelaeus* (Boule, 1906) (Ghezzeo *et al.*, 2015: 94). *Puma pardoides* (Owen, 1846) is qua grootte wel een optie – Hemmer (2001: 731-732, tabel 13 en fig. 13) beschrijft een hielbeen met een lengte van 69 mm (breedte wordt niet vermeld) – maar morfologisch is dit hielbeen zeer verschillend: het is zeer recht en dik, het grote articulatievlak ligt direct in het verlengde van de tuber calcanei, en de laterale zijde is daardoor kaarsrecht in ventraal aanzicht. In eerste instantie bleef daarom voor mij slechts één plausibele kandidaat over, het luipaard *Panthera pardus*. Qua grootte en vorm leek het botje er redelijk mee overeen te komen; en bovendien – meer smaken waren er toch niet in de pleistocene fauna's van de Maasvlakte 2 (dat wil zeggen: uit het Europeulgebied)?

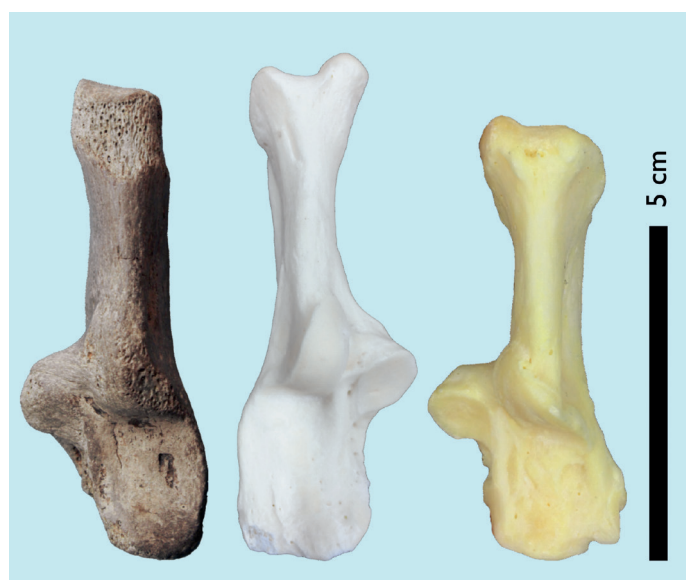
Tweede voorlopige determinatie: jachtluipaard

Voor een zekere determinatie is vergelijking met foto's en tekeningen echter vaak ontoereikend; vergelijking met echte botten blijft het beste (Bakker & Langeveld, 2019). Bij de Faculteit Diergeneeskunde in Utrecht vergeleek ik het hielbeen met het linker hielbeen van een recent luipaard, *Panthera pardus*. (Het luipaardskelet stond helaas alleen geregistreerd onder het informele synoniem 'panter'. De beide medewerkers die de skeletten voor mij uit de opslag haalden waren er echter zeker van dat het om een luipaardskelet gaat, en vergelijking met foto's bevestigt dit ook. De skeletten en skeletelementen zijn niet genummerd, want het gaat om een vergelijkingscollectie voor onderwijskundige, niet wetenschappelijke, doeleinden – namelijk de opleiding van studenten diergeneeskunde.) Morfologisch was er duidelijk enige overeenkomst, maar ook viel meteen op dat het geen perfecte match was (Fig. 4). Het hier beschreven hielbeen is langer (zowel absoluut als in verhouding tot de breedte), het luipaardhielbeen gedrongener. Het beschreven hielbeen heeft geen zichtbare verdikking voor spieraanhechting aan het uiteinde van de tuber calcanei, terwijl het luipaardhielbeen hier dieper wordt (of in lateraal aanzicht breder). Ook is de hoek tussen het sustentaculum tali en de tuber calcanei bij het luipaardhielbeen in deze collectie duidelijk scherper; de distale zijde van het uitsteeksel staat bijna haaks op de lengteas van het hielbeen. Aan de voorzijde (dorsale zijde) van het luipaardhielbeen loopt de laterale zijde van de basis van de tuber calcanei kaarsrecht door tot aan het posterieure articulatievlak van de talus, wat niet het geval is bij het gevonden hielbeen.

In de collectie van de Faculteit Diergeneeskunde bevinden zich ook twee skeletten van jachtluipaarden of cheetahs, *Acinonyx jubatus* (Schreber, 1775). Vergelijking hiermee leek in eerste instantie – en tot mijn verbazing – een betere match op te leveren dan het luipaardhielbeen. Fig. 5 en 6 tonen het hier beschreven hielbeen naast hielbenen van recente jachtluipaarden en een recent luipaard. Zowel qua grootte en grootteverhoudingen als qua vorm lijkt de match met jachtluipaard beter. De grootste lengte van het luipaardhielbeen was 66,5 mm, de grootste breedte 32,1 mm. Oppervlakkig gezien komt dit redelijk overeen met de maten van het gevonden hielbeen, maar de *ratio* tussen breedte en lengte is duidelijk anders; bij het gevonden hielbeen bedraagt deze 0,379 (=27,3/72,0), terwijl het luipaardhielbeen een breedte-lengte ratio van 0,483 heeft. Voor het rechter luipaardhiel-



Figuur 4. Eerste vergelijking met luipaard, *Panthera pardus*. Het kleurverschil in de afbeeldingen van het recente luipaardhielbeen zijn het gevolg van verschillende lichtomstandigheden en camera's op twee verschillende momenten.
First comparison with leopard, *Panthera pardus*. The colour differences in the pictures of the recent leopard calcaneus are the result of different lighting and cameras used at two separate moments.



Figuur 5. Het gevonden hielbeen naast dat van een recent jachtluipaard, *Acinonyx jubatus*, en een recent luipaard, *Panthera pardus*, in dorsaal aanzicht.
The calcaneus from MV2 next to that of a recent cheetah, *Acinonyx jubatus*, and a recent leopard, *Panthera pardus*, in dorsal view.



Figuur 6. Het gevonden hielbeen naast dat van een recent jachtluipaard, *Acinonyx jubatus*, en een recent luipaard, *Panthera pardus*, in mediaal aanzicht.
The calcaneus from MV2 next to that of a recent cheetah, *Acinonyx jubatus*, and a recent leopard, *Panthera pardus*, in medial view.

been waren de maten 66,0 en 31,5 mm, wat een ratio van 0,477 oplevert. Van één van de jachtluipaardskeletten waren beide hielbenen bewaard, van het andere slechts één. De maten hiervan waren respectievelijk 73,6 en 27,0 mm (voor de linker), 74,0 en 27,0 mm (voor de rechter), en 76,0 en 27,9 mm (ook een rechter hielbeen), wat de volgende breedte-lengte ratio's oplevert: 0,367, 0,365 en 0,367 – ratio's die veel dichter bij die van het gevonden hielbeen liggen dan bij die van het luipaard.

Het relatief lage getal voor de breedte-lengte ratio van hielbenen van jachtluipaarden (anders gezegd, het feit dat ze relatief lang zijn) is te verklaren vanuit hun leefwijze. De lengte van de calcaneus houdt verband met de snelheid die het dier kan ontwikkelen. Hier geldt het hefboomprincipe: spieren die aan een langer hielbeen trekken, kunnen meer (sprong)kracht ontwikkelen (Gálvez-López & Casinos, 2012: 555). Hudson *et al.* (2011: 368, 371) constateren dan ook dat cheetahs, zelfs in vergelijking met greyhounds, die toch ook op snelheid 'gebouwd' zijn, een 'verlengde calcaneus' hebben. Idealiter zouden we dus kijken naar de verhouding tussen de lengte van de tuber calcanei en de totale lengte, zoals Gálvez-López & Casinos (2012) doen. (Om precies te zijn meten zij de ratio tussen de 'hefboom' gemeten vanaf het midden van het grote articulatievlak tot aan het einde van de tuber calcanei. Zij constateren dat er een verband bestaat tussen deze ratio en lichaamsgewicht: een langere hefboom, méér dan een in totaal langer hielbeen, betekent een groter lichaamsgewicht.) Maar de lengte van de tuber calcanei wordt in de literatuur over het algemeen niet vermeld, waardoor vergelijking hiervan met de totale lengte niet mogelijk is. De breedte-lengte ratio is een eenvoudige alternatieve indicator voor de relatieve lengte van de tuber calcanei van het hielbeen. (Ik heb ervoor gekozen breedte te delen door lengte, waarbij een lager getal duidt op een relatief lang hielbeen; het is natuurlijk ook mogelijk om lengte te delen door breedte, waarbij een hoger getal dezelfde betekenis zou hebben.) Dat deze ratio goed werkt als alternatieve maat voor een verlengde (tuber calcanei van een) calcaneus is goed te verklaren: hoewel in theorie verlenging van de calcaneus ook tot stand zou kunnen worden gebracht door verlenging van het proximale deel (het grote gewrichtsvlak) in plaats van de tuber calcanei, zou dit geen betekenis hebben in termen van de hefboomwerking van het hielbeen (die voor een dier, afhankelijk van de leefwijze, groter of kleiner moet zijn; zie hieronder); het zou alleen vragen om een groter sprongbeen, en eigenlijk een grotere enkel in zijn geheel. Kort gezegd: de functioneel relevante variatie in lengte zit in de tuber calcanei.

Vanwege het verband met de leefwijze is de relatieve lengte van (de tuber calcanei van) het hielbeen een belangrijk onderscheidend kenmerk; het deed mij (samen met de andere bovengenoemde punten) dan ook sterk twijfelen aan mijn initiële determinatie als luipaard en de mogelijkheid onderzoeken dat het om een pleistoceen jachtluipaard ging.

Cheetahs zijn in Europa vooral bekend uit het Laat-Pliocene en Vroeg-Pleistoceen, onder andere uit Frankrijk (typelocatie voor *A. pardinensis* is Ardé, veel materiaal is gevonden in Saint-Vallier; Croizet & Jobert, 1828: 201-202, 208; Hemmer *et al.*, 2008), Italië (Olivola en andere locaties in Toscane; Ficcarelli, 1984), Bulgarije (Varshets; Spassov,

2011), Georgië (Dmanisi; Hemmer *et al.*, 2011) en (met één vondst) Engeland (Easton Bavents, Suffolk; Turner, 2009). Zowel Ficcarelli (1984) als Hemmer *et al.* (2008) schrijven de villafranchien jachtluipaarden uit al deze gebieden aan één soort toe, *A. pardinensis*, waaraan laatstgenoemden '(sensu lato)' (d.w.z. 'in ruime zin') toevoegen. De echte villafranchien jachtluipaarden (o.a. van Ardé en Saint-Vallier) benoemen zij bovendien als een eerste chronovorm, *A. pardinensis pardinensis*, die zij onderscheiden van een tweede, epivillafranchien chronovorm, *A. pardinensis pleistocaenicus* (China, maar ook Untermaßfeld in Duitsland). Mogelijk is deze tweede vorm vanuit Azië naar Europa gemigreerd (Hemmer *et al.*, 2008: 353; Spassov, 2011). Vanwege het kleine aantal vondsten is veel onzeker rond de taxonomie en afstamming van pleistocene jachtluipaarden (Cherin *et al.*, 2014: 83); vandaar het gebruik van de term 'chronovorm' – een in een bepaalde tijd voorkomende vorm – en de beslissing om van ondersoorten in plaats van onderscheiden soorten te spreken.

Een derde, kleinere, chronovorm – *A. pardinensis* (sensu lato) *intermedius* – verschijnt in Europa, vermoedelijk ook vanuit Oost-Azië, in het Vroeg-Midden-Pleistoceen van Mosbach (Duitsland) en Hundsheim (Oostenrijk), op zijn vroegst in MIS 15 (MIS = *Marine Isotope Stage*) en anders in MIS 13, allebei relatief warme perioden, waarvan de eerste door Hemmer *et al.* (2008: 354) geplaatst wordt tussen 615 en 570 duizend jaar geleden en de tweede tussen 525 en 475 duizend jaar geleden. In Europa verdwijnt *A. pardinensis* (sensu lato) *intermedius* – en daarmee het jachtluipaard überhaupt – in het Midden-Pleistoceen (Ficcarelli, 1984), kennelijk, aldus Hemmer (2001) als gevolg van klimaatverandering aan het eind van het Cromerien (465 duizend jaar geleden). De vijf vondsten uit Mosbach en Hundsheim zijn de enige bekende vondsten van *A. p. intermedius* in Europa. Deze jachtluipaarden zijn een stuk kleiner dan de oudere. Het geschatte gewicht van de jachtluipaarden in Mosbach en Hundsheim ligt tussen de 50 en 90 kg, waarbij de meesten tussen de 50 en de 70 kg zitten en één exemplaar een geschat gewicht heeft van 90 kg, wat mogelijk wijst op seksueel dimorfisme (Hemmer *et al.*, 2008: 251-252). Ter vergelijking: het jachtluipaard uit Dmanisi wordt geschat op 100 kg en het exemplaar uit Untermaßfeld zelfs op 110-140 kg (Hemmer *et al.*, 2011; Hemmer, 2001). Het huidige jachtluipaard, *A. jubatus*, weegt gemiddeld 43 kg, met een variatie van 21 tot 65 kg (Kahlke, 2012,

ZOOGDIERPERIODE

Het Villafranchien is een 'zoogdierperiode', een bio-chronologische eenheid; de term wordt gebruikt voor een periode, met geassocieerde fauna's, die het late Pliocene en het grootste deel van het Vroeg-Pleistoceen omvat, van circa 3,5 Ma tot 1,0-1,1 Ma.

De term 'Epivillafranchien' wordt tegenwoordig veel gebruikt voor de periode in Europa van ca. 1,2-0,9 Ma. Hierin is een transitie fauna te zien met villafranchien taxa, maar ook nieuwkomers, vooral uit Azië, en/of verder geëvolueerde vormen die kenmerkend zijn voor het begin van het Midden-Pleistoceen (Rook & Martínez-Navarro, 2010; Bellucci *et al.*, 2015).

onder verwijzing naar Marker & Dickmann, 2003; Hemmer (2001) noemt overigens iets andere waarden: 35-65 kg, met een gemiddelde van 38 kg voor vrouwtjes en 43 kg voor mannetjes in de Serengeti; hij baseert zich op Kingdon (1977) en Nowell & Jackson (1996)). De vorm *A. p. intermedius* overlapt qua (geschat) gewicht met het huidige jachtluipaard. Als de gevonden grootteverschillen bij eerstgenoemde door sexueel dimorfisme te verklaren zijn, dan kunnen we zeggen dat de vrouwtjes van *A. p. intermedius* in grootte ongeveer overeenkwamen met de mannetjes van *A. jubatus*. Dit maakte het denkbaar dat het in dit artikel beschreven hielbeen toe te schrijven is aan *A. pardinensis* (sensu lato) *intermedius*. Spassov (2011) wijst erop dat de calcaneus van *A. jubatus* volgens Gromova (1960) tussen de 60 en 78 mm lang is; zie aldaar p. 61. Het bereik van de grootte van hielbenen van *intermedius* zou hiermee aan de bovenkant moeten overlappen. In de literatuur wordt opgemerkt dat de botten van fossiele en recente cheetahs, afgezien van de grootte, nauwelijks van elkaar verschillen (Ficcarelli, 1984), dus dat ik ook met recente cheetahs vergeleken heb, zou geen bezwaar moeten zijn. Hemmer (2001: 725) merkt op dat *A. pardinensis* qua bouw sterk lijkt op *A. jubatus*, maar dat er onder andere vanwege het verschil in grootte wel enige verschillen zijn; maar hij merkt ook op dat de sterke overeenkomsten een vergelijkbare levenswijze suggereren (een op snelheid gebaseerde jacht in een halfopen landschap), een visie die ook bepleit wordt in Hemmer *et al.* (2011) en gedeeld wordt door Turner & Antón (1997) en Kurtén (1968). Cherin *et al.* (2014) plaatsen overigens enkele kritische kanttekeningen bij deze interpretatie van de levenswijze van de vroeg-pleistocene cheetah.

In de literatuur worden slechts enkele calcanei van jachtluipaarden beschreven, en geen van de chronovorm *intermedius* (Fig. 7). Hemmer (2001) beschrijft een hielbeen van *Acinonyx pardinensis pleistocaenicus* uit het EpiVillafranchien van Untermaßfeld in Duitsland (een laat-vroeg-pleistocene en duidelijk veel grotere cheetah dan de midden-pleistocene en de huidige). Grootste lengte van het hielbeen uit Untermaßfeld is 113 mm, grootste breedte 42 mm, wat een ratio oplevert van 0,372. Ficcarelli (1984) beschrijft een hielbeen van *A. pardinensis* (Hemmer *et al.* (2008) volgend, zou dit *A. pardinensis pardinensis* zijn) uit Olivola, Toscane. De grootste lengte hiervan bedraagt 100,5 mm, de grootste breedte 34,5 mm, wat een ratio van 0,34 oplevert. Spassov (2011) beschrijft een vroeg-pleistocene hielbeen uit Varshets (Bulgarije), dat hij op basis van een vergelijking met hielbeenderen van katachtigen, waaronder het jachtluipaard uit Untermaßfeld en Saint-Vallier, toeschrijft aan *A. pardinensis*. Het artikel geeft wel foto's, maar de genoemde tabel met maten ontbreekt door redactionele slordigheid; deze heeft hij me op verzoek echter toegestuurd: grootste lengte van dit hielbeen is 89,9 mm, grootste breedte 33,5 mm. De breedte-lengte ratio van dit hielbeen is dan 0,373, praktisch gelijk dus aan de ratio bij het hielbeen uit Untermaßfeld.

UITEINDELIJKE DETERMINATIE: LUIPAARD

Eén van de grootste gevaren bij het determineren van botten is dat *confirmation bias* je oordeel beïnvloedt, d.w.z. dat je alleen nog dingen opmerkt die je bestaande oordeel –

en de gewenste uitkomst (in dit geval dat het om de eerste vondst van een jachtluipaard in Nederland zou gaan) – bevestigen. Bij een tweede bezoek aan de Faculteit Diergeneeskunde – om de maten nauwkeuriger op te nemen en betere foto's te maken – besloot ik daarom om speciaal te zoeken naar kenmerken die het gevonden hielbeen onderscheiden van de hielbenen van *A. jubatus* (en andere jachtluipaarden). Op deze punten vergeleek ik het gevonden hielbeen ook weer met de calcanei van een luipaard. (Alle hieronder genoemde kenmerken van deze luipaardhielbenen zijn overigens ook terug te zien op de foto's van een recent luipaardhielbeen op internet: Brugal, 2006b.) Dit leidde (tegen mijn verwachting in) toch tot een uiteindelijke, in mijn ogen vrijwel zekere, determinatie als luipaard.

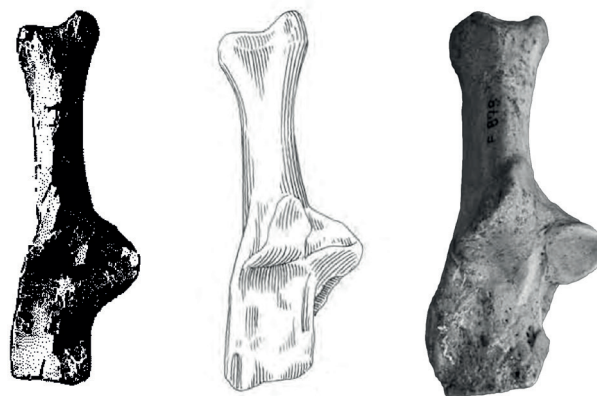
Een eerste verschil tussen het gevonden hielbeen en de hielbenen van recente cheetahs is dat de tuber calcanei dikker is bij het gevonden hielbeen dan bij recente cheetahs (en van vergelijkbare dikte als bij het luipaard; Fig. 5). De twee *A. jubatus* hielbenen verschillen in dit opzicht echter ook enigszins van elkaar; en bovendien lijkt de *tuber calcanei* bij sommige van de *A. pardinensis* hielbenen in de literatuur ook wat dikker te zijn dan bij recente cheetahs. Behalve het hielbeen in Ficcarelli (1984) doen de fossiele hielbenen iets robuuster aan dan die van *A. jubatus*, al zijn ze nog steeds relatief slank en lang. Dit verschil is dus niet doorslaggevend.

Een tweede verschil betreft het distale uiteinde, het uiteinde van de tuber calcanei: bij *A. jubatus* is dit als het ware 'gevorkt': er zijn duidelijk twee opstaande randen te zien (waarvan de mediale het hoogst en dikst is), met een kuiltje daartussen. Bij het gevonden hielbeen lijkt er slechts één opstaande rand geweest te zijn. Ook dit is echter geen doorslaggevende reden om het bot alsnog aan *Panthera pardus* toe te schrijven, want hetzelfde zien we terug bij de *A. pardinensis* hielbenen afgebeeld in Ficcarelli (1984) en Hemmer (2001); het hielbeen afgebeeld in Spassov (2011) vertoont wel het genoemde kenmerk van recente cheetahs, maar in veel mindere mate. Een bijkomend verschil is echter dat er op het distale uiteinde een klein boogvormig richeltje te zien is tussen de laterale en de mediale zijde (en bij *A. jubatus* dus tussen de twee opstaande randen), waarvan de positie en vorm bij het gevonden hielbeen overeenkomen met die van het richeltje bij het luipaard. Bij het jachtluipaard zien we een omgekeerde u- of v-vorm, waarvan de punt iets verder naar achteren wijst; bij het luipaard en het gevonden hielbeen zien we een boogje met een flauwere bocht, iets meer in het midden gepositioneerd (Fig. 8). Al met al doet het distale uiteinde dus meer aan luipaard dan aan jachtluipaard denken.

Ten derde: hoewel het proximale articulatievlak (voor het cuboideum) beschadigd is, is nog steeds duidelijk dat de vorm en oriëntatie ervan tegengesteld zijn aan wat bij het jachtluipaard te zien is, terwijl ze overeenkomen met de vorm en oriëntatie van hetzelfde articulatievlakje bij het luipaard (Fig. 9). Van de drie in de literatuur beschreven hielbenen van *A. pardinensis* wordt het proximale aanzicht niet getoond, maar het zijaanzicht (in Hemmer, 2001 en Ficcarelli, 1984) doet vermoeden dat zij in dit opzicht overeenkomen met dat van *A. jubatus*. Het proximale articulatievlak begint in zijaanzicht namelijk aan de ventrale zijde hoger (als we het hielbeen op het proximale uiteinde rechtop zetten) en loopt dan sterk

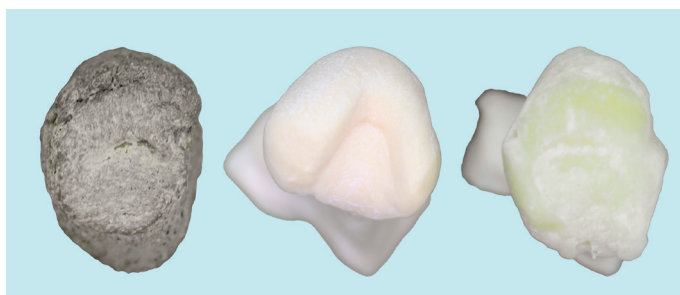
Figuur 7. Hielbenen van *Acinonyx pardinensis* uit Olivola (Ficcarelli, 1984), *Acinonyx pardinensis pleistocaenicus* uit Untermaßfeld (Hemmer, 2001) en van *Acinonyx pardinensis* uit Varshets (Spassov, 2011).

Calcaneus of *Acinonyx pardinensis* from Olivola (Ficcarelli, 1984), of *Acinonyx pardinensis pleistocaenicus* from Untermaßfeld (Hemmer, 2001) and of *Acinonyx pardinensis* from Varshets (Spassov, 2011).



Figuur 8. Distaal uiteinde van het gevonden hielbeen vergeleken met *Acinonyx jubatus* en *Panthera pardus*.

Distal end of the calcaneus from MV2 compared with *Acinonyx jubatus* and *Panthera pardus*.



Figuur 9. Proximaal articulatievlak (voor cuboideum) van het gevonden hielbeen vergeleken met *Acinonyx jubatus* en *Panthera pardus*.

Proximal articulation facet (for cuboideum) of the calcaneus from MV2 compared with *Acinonyx jubatus* and *Panthera pardus*.



omlaag naar de dorsale zijde; bij luipaarden (en het gevonden hielbeen) zien we dit niet (Fig. 6; Brugal, 2006b).

Ten vierde: bij calcanei van luipaarden is aan de laterale zijde van de tuber calcanei boven het posterieure articulatievlak voor de talus een lange groef te zien (die enigszins diaagonaal in de richting van het distale uiteinde loopt), die bij *A. jubatus* ontbreekt. Het gevonden hielbeen lijkt sporen van zo'n groef te vertonen (Fig. 10.1).

Een vijfde verschil met *A. jubatus* – en met het in Ficcarelli (1984) getoonde hielbeen van *A. pardinensis* – is dat het gevonden hielbeen aan de ventrale, proximale zijde rond loopt (in een vloeiende, flauwe bocht, zoals eerder beschreven), terwijl dit bij cheetahs min of meer recht loopt, onder een flauwe hoek met de ventrale zijde van de tuber calcanei (Fig. 10.2). Het gevonden hielbeen komt in de mate van kromming (van ventraal naar dorsaal) meer overeen met dat van luipaarden, al is daar wel iets meer een hoek te zien.

Een zesde verschil is dat het hielbeen van *A. jubatus* aan de laterale zijde over vrijwel de gehele lengte enigszins concaaf ('hol') is, zodat de ventrale zijde als een opstaande rand verschijnt; hetzelfde lijkt, afgaand op genoemde afbeelding in Hemmer, te gelden voor het hielbeen van *A. pardinensis* uit Untermaßfeld. Bij het gevonden hielbeen is hier geen sprake van; het komt in dit opzicht ook weer overeen met de calcanei van luipaarden (Fig. 10.3).

Een zevende verschil is dat bij het gevonden hielbeen het articulatievlak op het sustentaculum tali door een 'gootje' duidelijk gescheiden is van het posterieure articulatievlak voor de talus, terwijl er bij *A. jubatus* een 'bruggetje' tussen de twee te zien is (Fig. 11). Hierbij kan ook nog opgemerkt worden dat het (articulatievlakje op het) sustentaculum tali bij *A. jubatus* verder naar voren (de dorsale zijde) staat, en daardoor meer naast het posterieure articulatievlak voor de talus, dan bij het gevonden hielbeen (Fig. 6). Het gevonden hielbeen komt in beide opzichten wel overeen met de calcanei van luipaarden (Diedrich, 2013: Fig. 6 en 11, en het midden-pleistocene luipaardhielbeen uit Hundsheim, afgebeeld in Pacher & Rabeder, 2016: plaat 1, foto 6).

Een achtste verschil betreft de positie van het sustentaculum tali: bij luipaarden bevindt zich dit naar verhouding lager, dat wil zeggen meer naar het proximale uiteinde van het hielbeen toe. Bij jachtluipaarden ligt het iets verder naar het distale uiteinde toe.

Ten negende: de vorm van het posterieure articulatievlak voor de talus verschilt sterk tussen luipaard en jachtluipaard (althans *A. jubatus*). Bij laatstgenoemde buigt dit naar boven (dus van proximaal naar distaal) en dan opzij (naar de kant van het sustentaculum tali), terwijl dit bij luipaarden in een flauwe bocht schuin langs het sustentaculum tali naar boven draait (Fig. 12.1, vgl. ook het hielbeen in Pacher & Rabeder, 2016). Het gevonden hielbeen is in dit gebied licht beschadigd, maar het lijkt er sterk op dat het hierin overeenkomt met *P. pardus*. Wel moet opgemerkt worden dat het hielbeen van *A. pardinensis* uit Untermaßfeld, afgaand op de tekeningen in Hemmer (2001: 720, afb. 7), op dit punt ook meer overeenkomt met dat van het luipaard dan dat van recente cheetahs.

Als tiende verschil (en het laatste dat ik hier wil noemen): op het gevonden hielbeen is op het grote articulatievlak, enigszins aan de laterale zijde, een kuiltje te zien, dat niet (of niet op die plek) terug te vinden is bij de calcanei van cheetahs die ik gezien heb, of op de afbeeldingen van calcanei van fossiele jachtluipaarden; bij de luipaardhielbenen was dit echter wel terug te vinden, op precies dezelfde plek (Fig. 12.2, zie ook het hielbeen in Pacher & Rabeder, 2016).

Deze opsomming is ongetwijfeld niet uitputtend, maar mijns inziens voldoende om zeer aannemelijk te maken dat het gevonden hielbeen aan een luipaard heeft toebehoord. Zonder vergelijking van grote aantallen hielbenen van *Panthera pardus* en *Acinonyx* sp. is weliswaar moeilijk te zeggen welke morfologische kenmerken onderscheidend zijn, maar enkele van de bovengenoemde kenmerken (zoals de vorm en oriëntatie van het proximale articulatievlak) betreffen de grotere structuur van het bot en zullen hoogstwaarschijnlijk dus wel onderscheidend zijn. Daarnaast lijkt me dat de combinatie van een groot aantal punten van overeenkomst met luipaard en verschil met jachtluipaard een determinatie als luipaard rechtvaardigt. Om dit definitief te kunnen stellen, moeten echter eerst nog de (schijnbare) verschillen verklaard worden tussen dit hielbeen en dat van luipaarden (en de schijnbare overeenkomst met dat van cheetahs), die eerder maakten dat ik geneigd was van mijn eerste voorlopige determinatie af te wijken.

VERKLARING VAN VERSCHILLEN TUSSEN HET GEVONDEN HIELBEEN EN DAT VAN LUIPAARDEN

Ten eerste: bij het gevonden hielbeen is aan het uiteinde van de tuber calcanei geen verdikking te zien voor spieraanhechting, die het hielbeen van een luipaard dieper maakt (of in zij aanzicht breder). Maar zoals opgemerkt is het gevonden hielbeen rondom het uiteinde van de tuber calcanei beschadigd, zodat deze verdikking er wel degelijk geweest kan zijn. Het is opmerkelijk dat de beschadiging aan de voorzijde (dorsale zijde) precies de lijn volgt van het uiteinde zoals die met name bij het linker luipaardhielbeen te zien is. Een dergelijke 'overhangende' rand vormt een heel natuurlijke breuklijn, die bij stoten een beschadiging oplevert als bij het gevonden hielbeen te zien is.

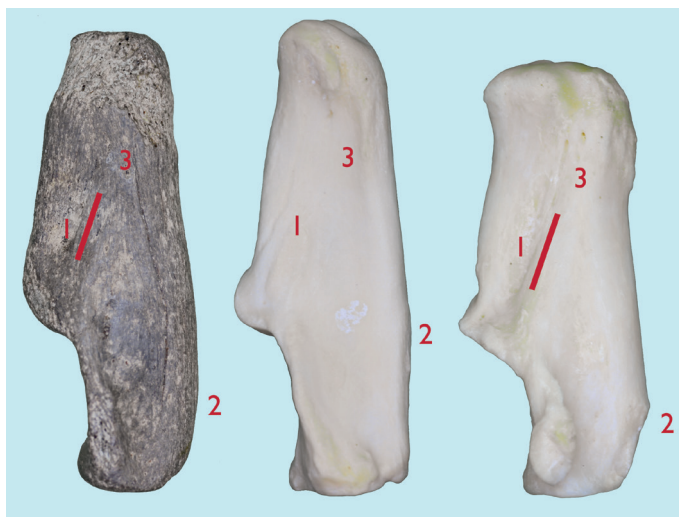
Ten tweede: de lijn van het bot aan de laterale zijde, gezien vanaf de voorkant (dorsale zijde) vormt een soort flauwe S, zoals die vooral bij het jachtluipaard te zien is. Dit kan echter goed verklaard worden door de beschadiging aan de laterale zijde van het grote gewrichtsvlak, die precies op de plek zit waar bij het luipaardhielbeen een dunner stukje bot uitsteekt – opnieuw iets wat gemakkelijk afbreekt.

Ten derde: het grote gewrichtsvlak en het totale onderste (proximale) deel van het gevonden hielbeen ogen smaller dan bij het luipaard, en meer zoals bij *A. jubatus*. De hierboven genoemde beschadiging kan hier deels voor verantwoordelijk zijn, maar deze indruk wordt daarnaast veroorzaakt door de grotere beschadiging van het bot onder het sustentaculum tali, waar duidelijk een randje bot van ten minste 1 mm ontbreekt.

Figuur 10. Gedetailleerde vergelijking aan de laterale zijde tussen het gevonden hielbeen, *Acinonyx jubatus* en *Panthera pardus*: 1) groef in tuber calcanei (verduidelijkt met rode lijn direct rechts ervan); 2) vorm van de ventrale, proximale zijde en 3) holte aan de laterale zijde.

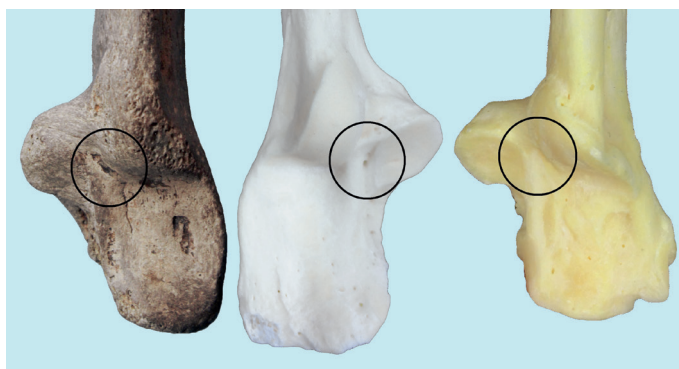
Detailed comparison of the lateral views of the calcaneus from MV2, *Acinonyx jubatus* and *Panthera pardus*:

1) groove in tuber calcanei (clarified with parallel red line directly to the right); 2) shape of the ventral, proximal side and 3) hollow (concave area) on the lateral side.



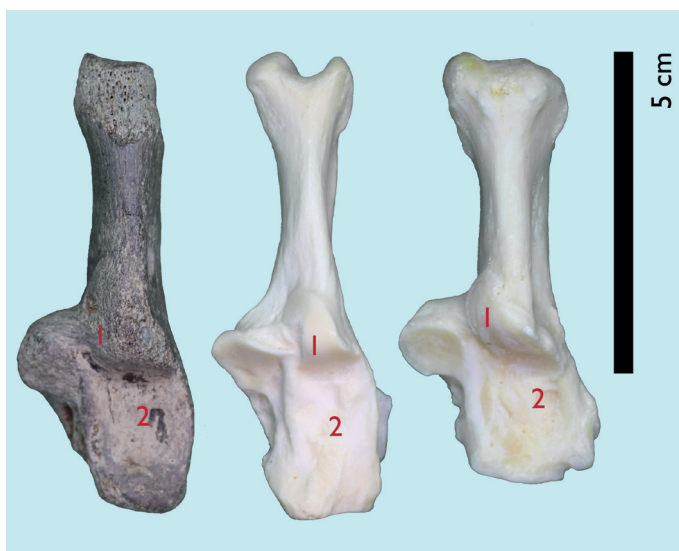
Figuur 11. Gootje/bruggetje tussen sustentaculum tali en posterieur articulatievlak voor de talus.

Gutter/bridge between sustentaculum tali and posterior articulation facet for the talus.



Figuur 12. Gedetailleerde vergelijking aan de dorsale zijde tussen het gevonden hielbeen, *Acinonyx jubatus* en *Panthera pardus*: 1) vorm posterieur articulatievlak voor de talus en 2) kuiltje op groot articulatievlak voor talus.

Detailed comparison between the dorsal views of the calcaneus from MV2, *Acinonyx jubatus* and *Panthera pardus*: 1) shape of posterior articulation facet for talus and 2) dimple on large articulation facet for talus.



Een vierde punt betreft het ‘afhangende’ sustentaculum tali. Bij de *A. jubatus* hielbenen waarmee vergeleken is, is een grote hoek te zien tussen het sustentaculum tali en de tuber calcanei, en hetzelfde geldt voor de drie in de literatuur beschreven *A. pardinensis* calcanei – al lijkt de hoek bij eerstgenoemde het grootst (tussen de 130 en 140 graden). Gromova (1960: 59 en 62) beeldt het hielbeen van *A. jubatus* af met een grote hoek en dat van *Panthera pardus* (bij haar *Felis pardus* genoemd) met een zeer scherpe (haakse) hoek. Een hielbeen van *P. pardus spelaea* Bächler, 1936, afgebeeld in Diedrich (2013, fig. 6) heeft dezelfde scherpe hoek als het luipaardhielbeen in de collectie in Utrecht, maar bij de vier hielbenen in figuur 11 van hetzelfde artikel zien we dat hier variatie in zit. Foto’s in een internetarchief suggereren bij een recent exemplaar van *P. pardus* ook een grotere (meer afhangende) hoek, al is de foto niet helemaal recht van voren (d.w.z. van de dorsale zijde) genomen (Brugal, 2006b). De hoek die bij het gevonden hielbeen te zien is, zit feitelijk tussen de uitersten in en komt in dit opzicht dus met geen van de hielbenen waarmee vergeleken is overeen, en lijkt binnen de variatie te vallen die bij luipaarden mogelijk is.

Blijft over het (schijnbaar) belangrijke punt van de breedte-lengte ratio. Zoals gezegd ligt het gevonden hielbeen in dit opzicht veel dichter bij de fossiele en recente jachtluipaarden dan bij de luipaarden waarmee vergeleken is – maar dat waren er maar twee, dus is het noodzakelijk uit de literatuur meer maten van luipaardhielbenen te halen. Sauqué *et al.* (2014) tonen een hielbeen van een laat-pleistocene luipaard uit de regio van Zaragoza (Spanje); het heeft een lengte van ca. 75 mm en een breedte van ca. 35 mm; dat levert een ratio van 0,467 – vrijwel hetzelfde als bij de hielbenen uit Utrecht. Maar Diedrich (2013: 184, tabel 3) vermeldt maar liefst 19 calcanei van laat-pleistocene Europese luipaarden (*Panthera pardus spelaea*) en de breedte-lengte ratio’s hiervan, berekend aan de hand van de door hem opgegeven maten, lopen uiteen van 0,394 tot 0,569. Opvallend is dat de zeven laagste (één van 0,394, vijf tussen de 0,405 en 0,413 en één van 0,429) allemaal van dezelfde vindplaats komen: de Equigrot in Toscane, Italië; de zes die daarna komen (0,441 tot 0,487) zijn afkomstig van twee locaties (de Vjetrenica grot in Bosnië-Herzegovina en de Wildkirchli grot in Zwitserland), en de overige zes (0,515 tot 0,569) opnieuw van twee locaties (Baumann’s grot in het Duitse Harzgebergte en de Vraona-grot in Griekenland). Er is dus geen één locatie bij waarvan de calcanei qua breedte-lengte ratio erg verspreid liggen; ze zijn allemaal sterk geclusterd (ook mannelijke en vrouwelijke luipaarden van dezelfde locatie), wat doet vermoeden dat dit kenmerk tussen populaties verschilde. Met betrekking tot het in dit artikel beschreven hielbeen is het eerste wat opgemerkt kan worden, dat de breedte-lengte ratio (0,379) zeer dicht onder het laagste cluster uit Diedrich (2013) ligt. Verder is de ratio enigszins vertekend door de beschadigingen van het hielbeen. Aan de distale kant is het waarschijnlijk maximaal 1 mm langer geweest; maar als het inderdaad om een luipaardhielbeen gaat, dan is aan de laterale zijde van het grote gewrichtsvlak (waar ook een beschadiging te zien is) waarschijnlijk wel 1,5 tot 2 mm verloren gegaan. Als we dit verdisconteren, dan levert dat een ratio van 0,395 tot 0,401 op. Het is dus heel goed denkbaar dat het gevonden hielbeen, als het minder beschadigd zou zijn geweest, morfometrisch binnen het bereik zou zijn gevallen

van de hielbenen beschreven in Diedrich (2013). Hoe dan ook kan aan de huidige breedte-lengte-ratio zeker geen doorslaggevend argument ontleend worden om een determinatie als luipaard af te wijzen.

Mijn conclusie is dan ook dat het om een luipaardhielbeen gaat. Of het een vrouwelijk of mannelijk dier is geweest, is lastig te zeggen. Qua lengte ligt meer voor de hand dat het om een mannelijk dier ging, maar de dikte van de tuber calcanei direct boven het sustentaculum tali bedraagt slechts 12 mm, wat overeenkomt met de dieren die in Diedrich (2013) als vrouwelijk zijn aangemerkt. De daar getoonde hielbenen van mannelijke dieren zijn allemaal ca. 3 mm dikker. Op dit punt durf ik dus geen conclusie te trekken.

DISCUSSIE

Het in dit artikel beschreven hielbeen kan met grote zekerheid worden toegeschreven aan het luipaard, *Panthera pardus*. Er waren in eerste instantie twee kandidaten, luipaard en midden-pleistocene jachtluipaard. Een determinatie als jachtluipaard, vanwege de grote zeldzaamheid sowieso al minder waarschijnlijk, kon na een zorgvuldige vergelijking de analyse op basis van een verscheidenheid aan kenmerken worden uitgesloten. Schijnbare overeenkomsten met *Acinonyx* sp. (bij minder nauwkeurige waarneming) zijn het gevolg van beschadigingen van het gevonden hielbeen. Door de uitsluiting van jachtluipaard bleef alleen luipaard als mogelijkheid over, maar deze determinatie kon ook op positieve gronden - opnieuw een groot aantal duidelijke overeenkomsten - bevestigd worden. De vergelijking met hielbenen van het jachtluipaard was toch nuttig, niet alleen omdat hiermee kon worden uitgesloten dat het gevonden hielbeen van een jachtluipaard was, maar omdat door deze gedetailleerde vergelijking een scherper beeld is ontstaan van de precieze kenmerken van calcanei van luipaarden en jachtluipaarden. Verder onderzoek zou kunnen ophelderen of de hier op een rijtje gezette kenmerken van luipaardhielbenen specifiek zijn voor *Panthera pardus*, dan wel typerend zijn voor (verschillende soorten binnen) het geslacht *Panthera*. Terzijde is in verband met de vergelijking met jachtluipaarden ook vermeldenswaard dat het hielbeen van het grote jachtluipaard *A. pardinensis* uit Untermaßfeld (afgaand op de tekeningen in Hemmer, 2001) op een aantal punten meer overeenkomt met luipaarden (en leeuwen) dan met recente jachtluipaarden (het distale uiteinde, het proximale uiteinde, de dikte van de tuber calcanei, het matig sterk ‘afhangende’ sustentaculum tali en de vorm van het posterieure articulatievlak voor de talus).

Deze nieuwe Nederlandse luipaardvondst is op zichzelf mijns inziens van enig belang; maar hiernaast is mogelijk ook de in dit artikel besproken breedte-lengte ratio van hielbenen van belang. Zoals gezegd is deze ratio vanuit een anatomisch en functioneel gezichtspunt niet de ideale maat, maar wel een eenvoudige alternatieve indicator van de relatieve lengte (en hefboomwerking) van (de tuberi calcanorum van) hielbenen, die goed overeen lijkt te komen met in de literatuur gehanteerde maten (zoals de verhouding tussen de lengte van de ‘hefboom’ gemeten vanaf het midden van het grote articulatievlak tot aan het uiteinde van de tuber calcanei, en de totale lengte). Het is om verschillende redenen interessant om naar deze verhouding te kijken; bijvoorbeeld

omdat er een relatie is tussen deze ratio en lichaamsgewicht: hoe langer de tuber calcanei (om precies te zijn de genoemde hefboom) is in relatie tot de totale lengte, des te groter is het lichaamsgewicht van het dier (Gálvez-López & Casinos, 2012). Andere analyses gebruiken nog meer maten. Pancirolli *et al.* (2017) laten zien hoe de verhoudingen van het hielbeen gerelateerd zijn aan de leefwijze van verschillende roofdieren. Maar ook hier blijkt dat een relatief lang hielbeen (in het bijzonder met een relatief lang tuber calcanei) samenhangt met een *cursorial* leefwijze - dus rennend (zoals cheetahs). Luipaarden vallen in de categorie *scansorial*: ze brengen veel tijd op de grond door, maar kunnen ook goed klimmen. In de studie van Polly (2010) wordt weer een andere, maar in essentie vergelijkbare maat gehanteerd, die door hem de *calcaneal gear ratio* genoemd wordt ('gear' betekent hier 'hefboom'): hij deelt de totale lengte van het hielbeen door de lengte van het stuk vanaf het distale uiteinde tot aan de onderkant van het sustentaculum tali. Polly merkt op dat deze ratio toeneemt naarmate het dier meer een teenganger is en (dus) meer op rennen ingesteld is, wat veelal te zien is bij soorten die leven op prairies, steppes, of in woestijnen. Op het eerste gezicht verbaast dit wellicht, omdat het tegengesteld lijkt aan de constatering dat de tuber calcanei van cheetahs lang is in verhouding tot het proximale deel van de calcaneus; maar zoals opgemerkt ligt het sustentaculum tali bij *A. jubatus* hoger dan bij luipaarden – zoveel hoger dat de *calcaneal gear ratio* bij jachtluipaarden hoger uitpakt dan bij luipaarden. Polly gebruikt deze ratio om het verband te onderzoeken tussen de vorm van het hielbeen en de ecologische omgeving (ondergrond, klimaat) waarin het dier leeft of leefde; het is dus een 'ecomorfologische' maat. Zijn analyse van roofdiergemeenschappen in verschillende delen van de Verenigde Staten toont aan dat er een duidelijk verband tussen beide bestaat, en doet bovendien vermoeden dat zo'n verband ook *binnen* diersoorten kan bestaan. Dat wil zeggen: het is aannemelijk dat de verhoudingen van het hielbeen *binnen* soorten varieert, afhankelijk van de leefomgeving. Vanuit deze optiek is het interessant nog eens naar de negentien luipaardhielbenen te kijken die in Diedrich (2013) beschreven worden. Afgaand op de breedte-lengte ratio's lijken er zoals gezegd populatieverschillen te bestaan tussen deze luipaarden. Als de breedte-lengte ratio inderdaad (groveweg) hetzelfde meet als de hierboven genoemde maten, dan roept dit de vraag op of deze verschillen met de leefomgeving en/of levenswijze van deze luipaardpopulaties samenhangt. Het is denkbaar dat het geconstateerde verschil tussen de hielbenen een indicator is van subtiele verschillen in klimaat, ondergrond en vegetatie en de daarmee samenhangende manier van voortbewegen. Hoe dan ook lijkt me de relevantie van het goed bestuderen van de verhoudingen van hielbenen duidelijk.

Ten slotte: ik heb ervoor gekozen om, in plaats van rechtstreeks naar de determinatie 'luipaard' toe te werken in de bewijsvoering, de omweg te tonen die ik gemaakt heb. De reden hiervoor is dat ik hoop dat de beschrijving van een dergelijke ervaring ook voor anderen nuttig kan zijn. Bovendien onderstreept het nogmaals het belang van zorgvuldige vergelijking met 'echte' botten en het gevaar van foto's – want zelfs zelfgemaakte foto's van botten in een vergelijkingscollecie kunnen misleiden.

DANKWOORD

Graag bedank ik Jacobine Schouten en Henk van Dijk, preparateurs aan de Faculteit Diergeneeskunde van de Universiteit Utrecht, voor hun tijd en hulpvaardigheid; Dick Mol, die mij met Jacobine in contact bracht en mij feedback gaf op een eerste versie van dit artikel; Ralf-Dietrich Kahlke, die mij verschillende artikelen toezond; Nikolai Spassov, voor het toesturen van de in zijn artikel ontbrekende informatie, Bram Langeveld en Ivo Verheijen, voor hun zorgvuldige redactiewerk, en Nike Liscaljet, voor haar hulp bij het bewerken van de afbeeldingen.

LITERATUUR

- Argant, A., J. Argant (2011) The *Panthera gombaszogensis* story: The contribution of the Château Breccia (Sâone-et-Loire, Burgundy, France). *Quaternaire, Hors-série 4*, 247-269.
- Bakker, H., B. Langeveld (2019) Foto's zijn gevaarlijk! Over determineren vanaf foto's. *Cranium 36-1*, 81-83.
- Baryshnikov, G.F. (2011) Pleistocene felidae (mammalia, carnivora) from the Kudaro paleolithic cave sites in the Caucasus. *Proceedings of the Zoological Institute RAS 315-3*, 197-226.
- Bellucci, L., R. Sardella, L. Rook (2015) Large mammal biochronology framework in Europe at Jaramillo: The EpiVillafranchian as a formal biochron. *Quaternary International 389*, 84-89.
- Brugal, J.-P. (2006a) Lynx lynx - Young adult - Right elements, https://www.archeozoo.org/archeozootheque/picture/1731-ll_talcalca1/category/25-lynx_boreal_jeune_langen_boreal_lynx_young_lang_langes_lince_eurasiatico_joven_lang (30-08-2019).
- Brugal, J.-P. (2006b) Panthera pardus - Male - Adult - Right elements, https://www.archeozoo.org/archeozootheque/picture/1994-pp_talcalca5/tags/28-calcaneus (30-08-2019).
- Cherin, M., D.A. Iurino, R. Sardella (2013) New well-preserved material of *Lynx issiodorensis valdarnensis* from the Early Pleistocene of Pantalla (central Italy). *Bollettino della Società Paleontologica Italiana 52-2*, 103-111.
- Cherin, M., D.A. Iurino, R. Sardella, R., L. Rook (2014) *Acinonyx pardinensis* (Carnivora, Felidae) from the Early Pleistocene of Pantalla (Italy): predatory behavior and ecological role of the giant Plio-Pleistocene cheetah. *Quaternary Science Reviews 87*, 82-97.
- De Bruijn, P., I. De Bruijn (2017) De eerste vondst in Nederland van een premolaar (P4) van het luipaard, *Panthera pardus* (Linnaeus, 1758) gevonden op het strand van Maasvlakte 2. *Cranium 34-1*, 13-18.
- Diedrich, C.G. (2011a) Late Pleistocene *Panthera leo spelaea* (Goldfuss, 1810) skeletons from the Czech Republic (central Europe); their pathological cranial features and injuries resulting from intraspecific fights, conflicts with hyenas, and attacks on cave bears. *Bulletin of Geosciences 86-4*, 817-840.
- Diedrich, C.G. (2011b) Pleistocene *Panthera leo spelaea* (Goldfuss 1810) remains from the Balve Cave (NW Germany) – a cave bear, hyena den and middle palaeolithic human cave – and review of the Sauerland Karst lion cave sites. *Quaternaire 22-2*, 105-127.
- Diedrich, C.G. (2013) Late Pleistocene leopards across Europe – northernmost European German population, highest elevated records in the Swiss Alps, complete skeletons in the Bosnia Herzegovina Dinarids and comparison to the Ice Age cave art. *Quaternary Science Reviews 76*, 167-193.
- Ficcarelli, G. (1984) The Villafranchian cheetahs from Tuscany and remarks on the dispersal and evolution of the genus *Acinonyx*. *Palaeontographia Italica 73-41*, 94-103.
- Gálvez-López, E., A. Casinos (2012) Scaling and mechanics of

the felid calcaneus: geometric similarity without differential allometric scaling. *Journal of Anatomy* 220, 555-563.

Ghezzi, E., A. Boscaini, J. Madurell-Malapeira, L. Rook (2015) *Lynx* remains from the Pleistocene of Valderno cave (Savona, Northwestern Italy), and the oldest occurrence of *Lynx spelaeus* (Carnivora, Felidae). *Rendiconti Fis. Acc. Lincei* 26, 87-95.

Gromova, B. (1960) *Guide to the mammals of the USSR on skeletal bones, Part 2: Guide to the large tarsal bones. Proceedings of the Quaternary Study Committee 16*. Moskou: Uitgeverij van de Academie van Wetenschappen van de USSR. (Vertaling van Russische titel door N. Spassov.)

Hemmer, H. (2001) Die Feliden aus dem Epivillafranchium von Untermaßfeld. in: R.-D. Kahlke (Ed.), *Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen), Teil 3. Monographien des Römisch-Germanisches Zentralmuseums Mainz* 40-3, 699-782.

Hemmer, H., R.-D. Kahlke, T. Keller (2008) Geparde im Mittelpleistozän Europas: *Acinonyx pardinensis* (sensu lato) *intermedius* (Thenius, 1954) aus den Mosbach-Sanden (Wiesbaden, Hessen, Deutschland). *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.* 249-3, 345-356.

Hemmer, H., R.-D. Kahlke, A.K. Vekua (2011) The cheetah *Acinonyx pardinensis* (Croizet et Jobert, 1828) s.l. at the hominin site of Dmanisi (Georgia) – A potential prime meat supplier in Early Pleistocene ecosystems. *Quaternary Science Reviews* 30, 2703-2714.

Hudson, P.E., S.A. Corr, R.C. Payne-Davis, S.N. Clancy, E. Lane, A. Wilson (2011) Functional anatomy of the cheetah hindlimb. *Journal of Anatomy* 218, 363-374.

Kahlke, R.-D. (2012) Großgeparde: Fleischlieferanten vor 1,8 Millionen Jahren. *Forschung Kompakt: Senckenberg – Natur – Forschung – Museum* 142-7/8, 266-267.

Kingdon, J. (1977) *East African mammals: An atlas of evolution in Africa, Volume 3, Part A: Carnivores*. Academic Press, London en New York.

Lewis, M., M. Pacher en A. Turner (2010) The larger carnivora of the West Runton Freshwater Bed. *Quaternary International* 228, 116-135.

Lisiecki, L.E., M.E. Raymo (2005) A Plio-Pleistocene stack of globally distributed benthic $\delta^{18}\text{O}$ records. *Paleoceanography and Paleoclimatology* 20-1, doi:10.1029/2004PA001071.

Marker, L.L., A.J. Dickmann (2003) Morphology, physical condition, and growth of the cheetah (*Acinonyx jubatus jubatus*). *Journal of Mammalogy* 84, 840-850.

Mol, D., B. Langeveld (2014) Wat determinatiesessies aan nieuwe gegevens kunnen opleveren: Nieuws van het strand van Maasvlakte 2. *Afzettingen WTKG* 35-2, 40-59.

Nowell, K., P. Jackson (1996) *Wild cats – Status survey and conservation action plan*. IUCN, Gland.

Pacher, M., G. Rabeder (2016) The leopard (*Panthera pardus*), the rare hunter of the Alpine area during the Upper Pleistocene. *Cranium* 33-1, 42-50.

Pales, L., C. Lambert (1971) *Atlas ostéologique pour servir à l'identification des mammifères du Quaternaire. I. Les membres, Carnivores*. Editions du Centre Nationale de la Recherche Scientifique, Paris.

Pancioli, E., C. Janis, M. Stockdale, A. Martín-Serra (2017) Correlates between calcaneal morphology and locomotion in extant and extinct carnivorous mammals. *Journal of Morphology* 278-10, doi: 10.1002/jmor.20716.

Polly, P.D. (2010) Tiptoeing through the tropics: geographic variation in carnivoran locomotor ecomorphology in relation to environment. in: A. Goswami & A. Frisia (Eds.), *Carnivoran evolution: New views on phylogeny, form, and function*. Cambridge: Cambridge University Press, 374-410.

Rook, L., B. Martínez-Navarro (2010) Villafranchian: The long story of a Plio-Pleistocene European large mammal biochronological unit. *Quaternary International* 219, 134-144.

Sauqué, V., R. Rabal-Garcés, C. Sola-Almagro, G. Cuenca-Bescós (2014) Bone accumulation by leopards in the Late Pleistocene in the Moncayo Massif (Zaragoza, NE Spain). *PLoS ONE* 9(3), e92144, <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0092144>.

Schütt, G. (1970) Ein Gepardenfund aus den Mosbacher Sanden (Altpleistozän, Wiesbaden). *Mainzer Naturwissenschaftliches Archiv* 9, 118-131.

Spassov, N. (2011) *Acinonyx pardinensis* remains from the Middle Villafranchian locality of Varshets (Bulgaria) and the Plio-Pleistocene history of the cheetahs in Eurasia. *Estudios Geológicos* 67-2, 245-253.

Thenius, E. (1954) Gepardreste aus dem Altquartär von Hundsheim in Niederösterreich. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 1953, 225-238.

Turner, A. (2009) The evolution of the guild of large Carnivora of the British Isles during the Middle and Late Pleistocene. *Journal of Quaternary Science* 24-8, 991-1005.

Turner, A., M. Antón (1997) *The big cats and their fossil relatives*. New York: Columbia University Press.

Van den Hoek Ostende, L.W., M. Morlo, D. Nagel (2006) Fossils explained 52. Majestic killers: the sabre-toothed cats. *Geology Today* 22-4, 150-157.

Van Hooijdonk, K. (1999) De vondst van de maand: De vondst van een calcaneum of hielbeen van een Pleistocene sabeltandtijger. *Cranium* 16-2, 102-104.

Van Kolfschoten, T., H. van Essen (2004) Paleozoological heritage from the bottom of the North Sea. in: Fleming, N.C. (Ed.), *Submarine prehistoric archeology of the North Sea: Research priorities and collaboration with industry* (CBA Research Report 141). English Heritage/Council for British Archeology, 70-80.

Von den Driesch, A. (1976) *A guide to the measurement of animal bones from archaeological sites*. Peabody Museum Bulletin 1. Cambridge (MA): Harvard University Press.