

Opmerkelijke vondsten in een Venezolaanse teerput Remarkable discoveries in a Venezuelan tar pit

Kees van Hooijdonk & Ascanio D. Rincón

Samenvatting

Tijdens een symposium over sabeltandkatten in Pocatello, Idaho in mei 2008 is de ontdekking aangekondigd van de vondst van fossielen van een sabeltandkat uit de tribe Homotheriini -mogelijk van het genus *Homotherium*- in een Venezolaanse teerput. Die aankondiging was de eerste melding van het voorkomen van de scimitar cat cf. *Homotherium* op het Zuid-Amerikaanse continent. In dit artikel wordt kort ingegaan op deze vondst, die onderdeel is van een reeks van bijzondere vondsten die door een team van onderzoekers van het Instituto Venezolano de Investigaciones Cientificas (IVIC) onder leiding van Dr. Ascanio D. Rincón zijn gedaan.

Summary

During a symposium concerning saber-toothed cats in Pocatello, Idaho in may 2008, the discovery of fossils of a scimitar cat, tribe Homotheriini, most likely from the genus *Homotherium*, in a Venezuelan tar pit has been announced. This is the first report of the presence of the scimitar cat cf. *Homotherium* on the South American continent. This find is part of a series of discoveries made under the direction of Dr. Ascanio D. Rincón and his research workers of the Instituto Venezolano de Investigaciones Cientificas (IVIC).

De teerput van El Breal de Orocuál

Venezuela is een bekend olieproducerend en -exporterend land. Het heeft grote olievoorraden in de bodem. Als gevolg daarvan kan, in gebieden waar breuken in de aardkorst voorkomen, aardolie naar de oppervlakte stijgen, waardoor z.g. teerputten kunnen ontstaan. Dat is ook het geval in Noordoost-Venezuela. De teerput met zijn rijke fossielinhoud die in dit artikel wordt beschreven, is gelegen in een gebied waar meerdere teerputten voorkomen, bij El Breal de Orocuál in de staat Monagas (afb. 1). De teerput werd in 2006 ontdekt tijdens de aanleg van een oliepijpleiding. Direct na de vondst legde de Staatsoliemaatschappij het werk aan de pijpleiding stil en nam contact op met het Venezolaanse Instituut voor Wetenschappelijke Studies (IVIC) in Caracas, waarna een opgraving begon onder leiding van Dr. Ascanio D. Rincón. In deze teerput werden in de periode 2006 -2007 vele fossielen gevonden, met als meest opzienbarende ontdekking resten van een sabeltandkat cf. *Homotherium* op 24 april 2007. Een sedimentblok met daarin de resten van deze scimitar cat werd meteen na de ontdekking met gips gestabiliseerd zodat het de volgende dag op transport naar Caracas kon worden gezet.

Discovery of the tar pit

Venezuela is a well known oil producing and exporting country. It has large oil reserves in the soil. As a result, in areas where faults occur in the earth's crust, oil may rise to the surface, where it outcrops in so-called tar pits. This is also the case in the northeast of Venezuela. Here, a tar pit (figure 1) with a rich fossil content is situated near El Breal de Orocuál, a region where several tar pits occur - in the state of Monagas. It was discovered by oil workers in 2006 during the construction of a pipeline. Immediately after the discovery, the State Oil company temporary delayed the activities and contacted the Venezuelan Institute for Scientific Studies (IVIC) in Caracas. Shortly after that, excavations were launched by a team of researchers under the direction of Dr. Ascanio Rincón. Since then, during the period 2006 -2007, thousands of fossils have been excavated from this tar pit, the most sensational discovery being the remains of a Scimitar cat cf. *Homotherium* on April 24, 2007. Immediately after this discovery, the sediment block containing the remains of this scimitar cat was stabilized with plaster for transport to Caracas the next day.

Opmerkelijke vondsten in een Venezolaanse teerput Remarkable discoveries in a Venezuelan tar pit

Maar het materiaal was nog niet geborgen en het onderzoek werd ernstig vertraagd toen de eigenaar van het terrein de toegang voor de onderzoekers weigerde. Blootgesteld aan weer en wind op de site dreigden de belangrijke vondsten verloren te gaan.

Toen de werkzaamheden na enkele dagen mochten worden hervat, konden de fossielhoudende monsters uit de teerput alsnog worden verzameld, waarna ze werden overgebracht naar het Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC) in Caracas voor verder onderzoek. Het onderzoek is op het laboratorium van het IVIC voortgezet aan het materiaal dat eerder was verzameld.

Faunasamenstelling

Mede doordat de opgravingen vroegtijdig zijn stilgelegd is slechts een klein deel van de teerput uitgegraven en onderzocht. Desondanks zijn de resultaten opzienbarend te noemen. Het onderzoek aan de duizenden fossielen op het IVIC wijst uit dat de teerput van El Breal de Orocuál een rijke fauna bevat met een aantal voor Venezuela- en zelfs voor geheel Zuid Amerika nieuwe soorten. Een eerste vondstmelding van deze nieuwe "Pleistocene fossil trap", in *The Journal of Vertebrate Paleontology* (Rincón *et al.*, 2007) omvat een voorlopige faunalijst met meer dan 30 soorten,

The material had scarcely been collected when the investigations were severely hampered when the researchers were denied access to the site by the landowner. Exposed to poor weather conditions, these important finds were at risk. After a few days, the investigations were resumed and the fossil-containing samples were collected from the tar pit. The samples were then transferred to IVIC in Caracas for further investigation. There, in the laboratory of IVIC, the research was then pursued on the material that had been collected during the previous fieldwork.

Faunal Composition

Partly because the excavations were stopped prematurely, only a small part of the tar pit was excavated and examined. But the results so far are already spectacular. The investigation of the thousands of fossils at IVIC shows that the tar pit of El Breal de Orocuál contains a rich fauna with a number of new species for Venezuela and even for South America. A first (preliminary) note on the discovery of this new Pleistocene vertebrate assemblage was done in *The Journal of Vertebrate Paleontology* (Rincón *et al.*, 2007).

The provisional list includes a fauna with over 30 species, including the armadillo *Pachyarmatherium leiseyi* and Machairodontinae, tribe Homotheriini, which are new records for South America and the peccary *Platygonus* sp., and the



Fig. 1: Ligging van de teerput in Noord-oost- Venezuela.

Map showing the location of the tar pit from El Breal de Orocuál.

**Opmerkelijke vondsten in een Venezolaanse teerput
Remarkable discoveries in a Venezuelan tar pit**



Fig. 2: Onderzoekers werkzaam in de sleuf in de teerput nabij El Breal de Orocuá tijdens de opgravingen 2006-2007.

Researchers in the trench during the excavations in the tar pit near El Breal de Orocuá in 2006-2007.

waarvan de armadillo *Pachyarmatherium leiseyi* en de sabeltandkat van de tribe Homotheriini nieuw zijn voor Zuid Amerika. De peccary *Platygonus* sp. en de armadillo aff. *Hoplophorus* zijn nieuw voor Venezuela. Daarnaast maakten sabeltandkatten (tribe Smilodontini), Equidae (paarden), Camelidae (lama's), Megalonychidae (reuzenluiaards), and Toxodontidae (neushoornachtigen), Tapiridae, diverse watervogels, en krokodillen en Proboscidea (slurfdragers) deel uit van de fauna van El Breal de Orocuál.

Deze voorlopige faunalijs illustreert dat in deze fauna zowel inheems Zuid-Amerikaanse soorten als immigranten uit Noord-Amerika zijn vertegenwoordigd. Soorten die een geheel eigen ontwikkeling hebben doorgemaakt sinds het uiteenvallen van het supercontinent Pangaea, meer dan 100 miljoen jaar geleden. Hierdoor raakte Zuid-Amerika geïsoleerd van de andere continenten. Het werd een eiland waarop zich een endemische fauna ontwikkelde: armadillo's, buidelsabeltandkatten en grondluiaards evolueerden, maar (echte) carnivoren, herbivoren en slurfdragers ontbraken.

Tussen Noord-Amerika en Eurazië, en tussen Eurazië en Afrika bestonden wel verbindingen waarlangs fauna-uitwisseling tussen die continenten plaats kon vinden. De eerste, kleinschalige fauna-uitwisseling tussen de Amerika's startte in het Laat-Oligoceen, vermoedelijk door middel van "island hopping" van soorten die goed in staat waren de kleiner wordende zee-engten in de eilandketen -die tussen Noord- en Zuid Amerika ontstaan was- te overbruggen. Het toppunt van de fauna-uitwisseling was ca. 3 miljoen jaar geleden, toen de Noord- en Zuid-Amerikaanse landmassa's als gevolg van de continental drift contact maakten met het Midden-Amerikaanse continent, dat door vulkanische activiteit tussen beide Amerika's ontstaan was en een landbrug vormde tussen beide continenten.

De migratie die op de samensmelting van beide continenten volgde, en die bekend staat als de Great American Biotic Interchange (GABI), had grote gevolgen voor de fauna's in Noord Amerika en Zuid Amerika. Het is in dat opzicht niet zo verwonderlijk dat de fauna van Noord-oost-Venezuela elementen uit beide continenten verenigt.

De ouderdom van de fauna moet op grond van de faunasamenstelling worden gesteld op post GABI, en vertegenwoordigt de eerste Plio-Pleis-

armadillo aff. *Hoplophorus*, which are new records for Venezuela. In addition, Machairodontinae, tribe Smilodontini, Equidae (horses), Camelidae (llamas), Megalonychidae (giant sloths), another peccary and Toxodontidae (rhino-like mammals), Tapiridae, Proboscidea (elephants), various waterfowl, raptors and crocodiles were also part of the fauna from El Breal de Orocuál.

This preliminary fauna list indicates that the fauna in the tar pit combines both autochthonous South American species and allochthonous species from North America. Species that have evolved in different ways after the breakup of the supercontinent Gondwana more than 100 million years ago. As a consequence, South America then became an island and became isolated from the other continents. A unique fauna with armadillo's, sloths and (carnivorous) marsupials evolved on this South American island continent, where, at the same time, real carnivores, herbivores and elephants were absent.

On the other hand, connections existed between North America and Eurasia, and Eurasia and Africa, which enabled early fauna interchange between those continents.

A first, insignificant fauna interchange between the America's started in the late Oligocene (probably through island-hopping), but the top was reached at the end of the Pliocene about 3 million years ago, when the North and South American landmasses, due to the drift of continents, made contact with the newly formed Central American continent. This Central American continent was formed by volcanic activities, eventually forming a land bridge between North and South America.

The migration following the fusion of the two continents, known as the Great American Biotic Interchange (GABI), had significant consequences for the wildlife in both North- and South America. In this respect it is not surprising that the fauna found in the North Eastern Venezuela tar pit near El Breal de Orocuál combines elements from both continents.

Based on its composition and after comparison to other Early to Middle Pleistocene sites, the fauna has been dated post GABI, and represents the first Plio-Pleistocene locality in the northern part of South America, with an age preliminary estimated at 1.8 million years BP. Subsequent measurements and follow-up research are

tocene site in het noordelijke deel van Zuid-Amerika. De ouderdom is na vergelijking met andere Vroeg-Pleistocene sites voorlopig geschat op 1,8 miljoen jaar. Latere metingen en vervolgonderzoek zullen de ouderdom definitief moeten vaststellen. Deze eerste onderzoeksresultaten lijken uit te wijzen, dat het landschap in het El Breal de Orocuál gebied destijds vergelijkbaar was met de zg. llano's: tropische grasslanden met galerijbebouwing. Maar het completeren van de faunalijs en een reconstructie van het Paleolandschap zal nog heel veel aanvullend onderzoek vergen.

De scimitar cat *cf. Homotherium*

Een van de opzienbarende ontdekkingen in het verzamelde materiaal waren de resten van een sabeltandkat *cf. Homotherium*: die soort was tot dan toe onbekend uit Zuid-Amerika. Het bemonsterde materiaal leverde een cranium, zeven onderkaken, twee astragali, een calcaneum, een humerus, enkele metatarsalen en phalangen op, welke hebben toebehoord aan minstens 7 individuen. Hoewel er zekere overeenkomsten zijn met een Amerikaans specimen uit de "Nebraska Blancan age" is er toch sprake van een wat afwijkende morfologie waarbij de snuit wat korter is dan gebruikelijk. Verder onderzoek zal duidelijk moeten maken tot welke ondersoort deze behoort, dan wel of er sprake is van een nieuwe ondersoort.

Homotherium behoorde tot een groep van grote ("lion-sized") sabeltandkatten, die ongeveer 3 miljoen jaar geleden ontstond uit de *Machairodus*. De soort was erg succesvol en over grote delen van de wereld verspreid. Fossielen van *Homotherium* zijn gevonden in geheel Europa en Azië waar *Homotherium crenatidens* en *Homotherium latidens* de meest voorkomende soorten waren. Verder kwam *Homotherium* voor in Afrika, waar ze bekend is als *Homotherium ethiopicum*, *Homotherium problematicum* en *Homotherium hadarensis*, en in Noord-Amerika, waar ze *Homotherium serum* wordt genoemd, hetgeen "de late" betekent. Met de vondst van de fossielen uit El Breal de Orocuál kan Zuid-Amerika toegevoegd worden aan het verspreidingsgebied van de scimitar cat *cf. Homotherium*, hetgeen een aanzienlijke uitbreiding van het tot nu toe bekende verspreidingsgebied betekent. In Azië stierf *Homotherium* uit rond het midden van het Pleistoceen, in Amerika pas aan het eind van het Pleistoceen en ook in Europa komt

necessary to establish the age more precisely. These initial results seem to indicate that the landscape in El Breal the Orocuál area was similar to the present-day so-called Llano's: tropical grasslands and gallery forests. But the complete list of wild fauna and a reconstruction of the Paleo landscape will still require a lot more additional research.

The Scimitar cat *cf. Homotherium*

The most sensational discovery in the collected material were the remains of the Scimitar cat *cf. Homotherium*: this species was up to now unknown in South America. The sampled material includes a cranium, seven mandibles, two astragali, a calcaneum, a humerus, and some metatarsals and phalanges, which belong to at least 7 individuals. The first impressions seem to indicate a somewhat different morphology with a somewhat shorter snout than usual for the species. Further research is needed to determine to which subspecies these fossils belong, or whether there is a new subspecies.

Homotherium belonged to a group of large ("Lion-sized") saber-toothed cats, which derived about 3 million years ago from *Machairodus*. The species was very successful and dispersed over large parts of the world. *Homotherium* fossils, although scarce, have been found throughout Europe and Asia, the most common species being *Homotherium crenatidens* and *Homotherium latidens*. *Homotherium* is also

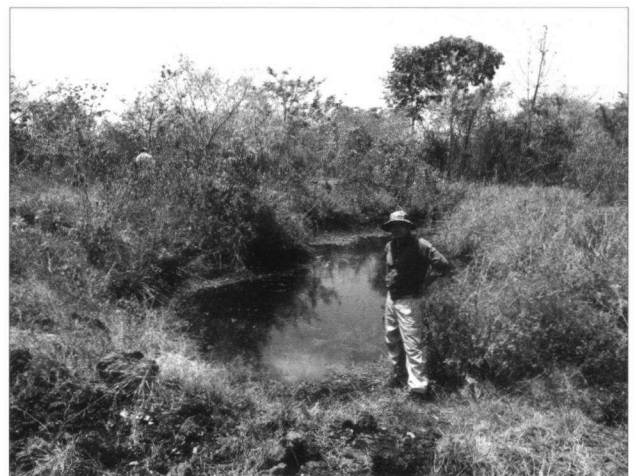


Fig. 3: Dr. Ascanio Rincón bij een van de teerputten in de omgeving van El Breal de Orocuál in de oostelijke staat Monagas van Venezuela.

Dr. Ascanio Rincón at a one of the tar pits near El Breal de Orocuál in the eastern state Monagas of Venezuela.

Homotherium voor tot in het Laat Pleistoceen. (Reumer *et al.*, 2003). Het is aan Ascanio en zijn team om te onderzoeken wanneer de scimitar cat verscheen in Zuid-Amerika en hoe lang hij daar deel uitmaakte van de fauna.

Vergelijking met de teerputten van Rancho La Brea

Als snel dient zich de vergelijking aan met de wereldberoemde teerputten van Rancho La Brea te Los Angeles, USA. In geologisch opzicht vertoont de teerput van El Breal de Orocuál grote overeenkomst met de teerputten van Rancho la Brea. Ook daar sijpelt een dikke, teerachtige olie (asfalt) vanuit Meozoïsche of Cenozoïsche afzettingen door breuken in de Pleistocene lagen heen, naar de oppervlakte, waar het in de lagere delen teerpoelen vormt, de zogenaamde teerputten. En ook daar raakten dieren verstrikt in de stroperige asfalt. Bedekt met een laagje water, zand of bladeren vormden die teerpoelen een verraderlijke val, waaruit alleen de allersterkste en gezonde dieren konden ontsnappen. Eenmaal in de stroperige teer verstrikt kwamen deze dieren om van honger en uitputting, terwijl ze een makkelijke prooi vormden voor de roofdieren en aaseters, die vervolgens zelf in de asfalt verstrikt raakten. Deze cyclus herhaalde zich gedurende lange tijd, en de resten van al die dieren werden in de asfalt geconserveerd.

Een andere opmerkelijke overeenkomst is de prominente plaats welke door carnivoren wordt ingenomen in de fauna van de teerput. Carnivoren maken in normale situaties slechts een klein percentage van totale fauna uit (minder dan 5%). Maar in teerputten, soms ook wel "carnivore traps" genoemd, is de overvloed aan carnivoren buitenproportioneel ten opzichte van vindplaatsen waar zich deze bijzondere geologische verschijnselen niet voordoen. De overvloed aan carnivoren is wellicht te verklaren doordat die aangetrokken werden door de in de teerput verstrikt geraakte dieren, om vervolgens op hun beurt zelf ook verstrikt te raken. Maar de vondsten in El Breal de Orocuál lijken uit te wijzen, dat in tegenstelling tot Rancho la Brea, de scimitar cat *Homotherium* meer frequent voorkwam dan de dirk-toothed cat *Smilodon*. Ook de ouderdom en samenstelling van de fauna van El Breal de Orocuál wijken sterk af van Rancho La Brea. Waar de teerputten van Rancho la Brea een Laat-

found in Africa, where it is known as *Homotherium ethiopicum*, *Homotherium problematicum* and *Homotherium hadarensis*, and in North America, where it is called *Homotherium serum*, which means "late". With the discovery of the fossils from El Breal de Orocuál, South America can be added to the range of the scimitar cat *f. Homotherium*, which means a considerable expansion of the genus.

Homotherium became extinct in Asia around the middle Pleistocene, and in America at the end of the Pleistocene. In Europe *Homotherium* also survived until the late Pleistocene (Reumer *et al.*, 2003). It is up to Ascanio and his team of researchers to try to clarify when the scimitar cat arrived in South America and for how long it was part of the fauna of South America.

Comparison with the tar pits of Rancho La Brea

Although much research still has to be done, it is inevitable to make comparison with other tar pits: the world famous tar pits of Rancho La Brea in Los Angeles, USA. In geological terms the tar pit from El Breal de Orocuál shows great resemblance with those of Rancho La Brea. At Rancho La Brea, too, a thick, tar-like oil (asphalt) from Mesozoic or Cenozoic deposits seeps through faults in the Pleistocene layers out towards the surface, where it outcrops, forming the so-called tar pits. And there, too, animals got trapped in the viscous asphalt. Covered with a layer of water, sand or tree-leaves, those tar pits formed a dangerous trap, from which only the strongest and most healthy animals could escape. Once entangled in the viscous tar, these animals died from starvation and exhaustion, while they were an easy prey for predators, which subsequently became entangled in the asphalt, too. This cycle repeated itself for a long time, and the remains of all the animals were preserved in the asphalt. Another remarkable resemblance is the prominent place which is occupied by carnivores in the fauna of the tar pit. Usually, carnivores represent but a small percentage of the total faunal assemblage (less than 5%). However in tar pits, sometimes called carnivore traps, the abundance of carnivores is extremely out of proportion in relation to sites where these special geological phenomena do not occur. This abundance of carnivores can be explained easily if we know that these carnivores may

Opmerkelijke vondsten in een Venezolaanse teerput Remarkable discoveries in a Venezuelan tar pit

Pleistocene ouderdom hebben, dateert de teerput van El Breal de Orocuál uit het Vroeg-Pleistoceen, ca. 1,8 miljoen jaar BP.

Toekomstige onderzoeken

Het moge duidelijk zijn, dat het onderzoek nog maar in de beginfase verkeert omdat slechts een klein deel van de teerput is uitgegraven. Maar de grote rijkdom aan fossielen welke in dat kleine deel is opgegraven toont aan welk groot potentieel de teerput van El Breal de Orocuál heeft. Experts trekken zelfs al vergelijkingen met de eerder genoemde, wereldvermaarde teerputten van Rancho La Brea.

Momenteel wordt druk onderhandeld om de benodigde vergunningen te verkrijgen, zodat de opgravingen opnieuw kunnen worden

have been attracted by the trapped animals, becoming trapped themselves. But unlike at Rancho la Brea, the findings in El Breal de Orocuál seem to point out that the scimitar cat cf. *Homotherium* occurred more frequently than the dirk-toothed cat *Smilodon*. Further, the age and composition of the fauna of the El Breal de Orocuál tar pit differs widely from Rancho La Brea. Where the tar pits of Rancho La Brea have a Late Pleistocene age, the tar pit from El Breal de Orocuál dates from the Early Pleistocene, with an estimated age of 1,8 million years BP.

Future investigations

It is clear that the research on the El Breal de Orocuál tar pit is still in its initial stage, since only a small part of the tar pit has been ex-



Fig. 4: Dr. Ascanio Rincón tijdens het prepareren van het sedimentblok met daarin de resten van de sabeltandkat in het Lab. De Biología de organismos, Centro de Ecología, Caracas.

Dr. Ascanio Rincón, during research on the samples with the fossils of the scimitar cat cf. *Homotherium* in the Lab De Biología de organismos, Centro de Ecología, Caracas.

gestart. Toekomstige onderzoeken zullen onder meer gericht zijn op een precieze ouderdomsbepaling, terwijl ook getracht wordt de faunalijs te completeren. Verder zal worden geprobeerd een vergelijking te maken met de onlangs ontdekte, veel jongere (Laat-Pleistocene) tar pits in Mene de Inciarte in noordwest Venezuela.

cavated. But the abundance in fossils in the small part that was excavated shows the great potential of the tar pit of El Breal de Orocuá. Experts even compare it to the world famous tar pits of Rancho La Brea, Los Angeles USA. Meanwhile, negotiations were started to obtain the necessary permits, so that the excavations can be taken up again. Future research will focus on a more precise age determination, while trying to complete the fauna list. The team will also try to compare the site to the recently discovered, much younger (late Pleistocene) tar pits in the Mene de Inciarte in northwestern Venezuela.



Fig. 5: Het uitgerepareerde cranium van de scimitar cat *cf. Homotherium*.

The Cranium of the scimitar cat *cf. Homotherium* after preparation.

Opmerkelijke vondsten in een Venezolaanse teerput
Remarkable discoveries in a Venezuelan tar pit



Fig. 6: Vooraanzicht van de cranium van de scimitar cat.

The cranium of the scimitar cat (frontview).



Fig. 7: Mandibula van de scimitar cat met p4 en m1.

Mandible of the scimitar cat with p4 and m1.

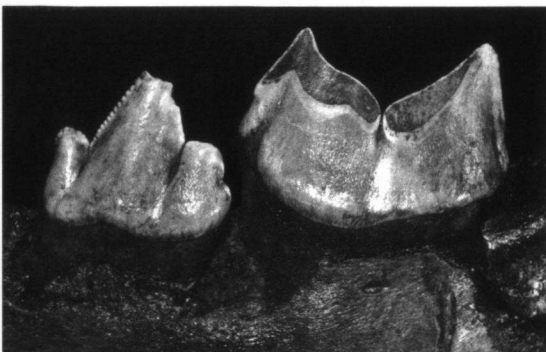


Fig. 8: Detail van de mandibula met p4 en m1. De fijne karteling op de p4 is goed zichtbaar.

Detail of the jaw with p4 and m1. Serration on the p4 is clearly visible.

Adres van de auteurs/ adress of the authors

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

Ascanio D. Rincón
Instituto Venezolano de Investigaciones
Científicas (IVIC)
Biología de Organismos Centro de Ecología,
Km 11 de la Carretera Panamericana
Apartado Postal 21827
Caracas 1020-A
VENEZUELA

Voorlopige soortenlijst / Preliminary faunalist

Caiman sp.

Tapirus new species

Hydrochaeridae (Rodentia)

Hippidion sp (first record for Venezuela)

Holmesina occidentalis

Pampatherium humboldtii

Glyptodon sp.

aff. *Hoplophorus* (first record for Venezuela)

Paleolama sp.

Erethizontidae

Proechimys sp.

Eremotherium sp.

Pachyarmatherium leiseyi (first record for South America)

Propaopus sulcatus

Mixotoxodon larensis

Testudines indet aff. *Geochelone*

Colubridae

Cathartidae

Accipitridae

Didelphis sp.

Megalonychidae

Mylodontidae

Canis sp.

Machairodontinae-Homotheriini (confirmed new record for South America)

Platygonus sp. (first record for Venezuela)

Proboscidea indet.

Literatuur/References

Mol, D. *et al.*, 2008. The Saber-toothed Cat of the North Sea. *Drukware* 1-159.

Reumer, J.W.F. *et al.*, 2003. Late Pleistocene survival of the Saber-Toothed Cat *Homotherium* in Northwestern Europe. *Journal Vertebrate Paleontology*, 23 (1): 260-262.

Rincón, A.D. *et al.*, 2007: A new Pleistocene vertebrate assemblage in a tar pit from El Breal de Orocuá, Northeastern Venezuela. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27(3): 134A-135A.

Van Hooijdonk, C.J.G., 1999. De sabeltandtijger *Homotherium latidens* in Nederland. De vondst van een niet alledaags fossiel. *Grondboor & Hamer*, 53 (6): 119-123.

Van Hooijdonk, C.J.G., 2006. De Sabeltandkatten *Homotherium* en *Megantereon* (Felidae, Carnivora) van de Plio-Pleistocene site van Senèze (Haute Loire, Fr.). *Cranium*, 23 (2): 25-38.

Webb, D. S., 2006. The Great American Biotic Interchange: Patterns and Processes. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 93: 245-257