



Figuur 1. Het luipaard *Panthera pardus* (Linnaeus, 1758).
The leopard *Panthera pardus* (Linnaeus, 1758).

DE EERSTE VONDST IN NEDERLAND VAN EEN PREMOLAAR (P4) VAN HET LUIPAARD, *PANTHERA PARDUS* (LINNAEUS, 1758) GEVONDEN OP HET STRAND VAN MAASVLAKTE 2

PETER DE BRUIJN EN INGRID DE BRUIJN, BRUI6471@PLANET.NL

Samenvatting

Fossiele resten van het luipaard *Panthera pardus* (Linnaeus, 1758) zijn op verschillende plaatsen in Europa gevonden, maar de vondsten zijn zeer schaars en het gaat voornamelijk om fragmentarisch materiaal. In dit artikel beschrijven we de vondst van een premolaar uit de linker bovenkaak van een middelgrote katachtige. De morfologische kenmerken en de grootte wijzen erop dat deze toebehoort aan *Panthera pardus*. Dit is de eerste melding van *Panthera pardus* van het strand van Maasvlakte 2 en tevens de eerste beschreven vondst van een gebitslement van *Panthera pardus* in Nederland.

Abstract

Fossil remains of the leopard *Panthera pardus* (Linnaeus, 1758) are found at several localities in Europe but are very rare and mostly it is fragmented material. In this article we describe an isolated left upper carnassial of a medium-sized felid. The morphology and size of the tooth allow attribution to *Panthera pardus*. This is the first record of a dental element of *Panthera pardus* in The Netherlands. It was found on the beach of Maasvlakte 2 and constitutes the first published record of this species for this locality.

Het zand dat gebruikt is voor de aanleg van Maasvlakte 2 is gewonnen voor de kust van Zuid-Holland en maakt deel uit van het Europeugebied. Het zand is tot een diepte van 20 meter onder de zeebodem gewonnen en daarmee is materiaal naar boven gekomen dat het gehele pleistocene tijdvak beslaat (Mol & Langeveld, 2014). Veel skeletmateriaal uit dit gebied is al verzameld en onderzocht. Onder

dit materiaal bevinden zich ook resten van katachtigen waaronder de sabeltandkat, *Homotherium latidens* (Owen, 1846) (Simmelink, 2015) en de Europese jaguar, *Panthera gombaszoegensis* (Kretzoi, 1938) waarvan een hoektand zich bevindt in de collectie van Henk ter Steege. Ook resten van de grottenleeuw, *Panthera spelaea* (Goldfuss, 1810) en de lynx, *Lynx lynx* (Linnaeus, 1758), waaronder een distaal deel van de humerus, zijn sinds de opening van het strand van

AUTEURS
PETER DE BRUIJN &
INGRID DE BRUIJN

Maasvlakte 2 gevonden (collectie de Bruijn). Onderwerp van dit artikel is een premolaar uit de linker bovenkaak van een middelgrote katachtige die door ons verzameld werd op het strand van Maasvlakte 2.

Het luipaard (*Panthera pardus*) is een middelgrote katachtige die nu nog een ruime verspreiding in grote delen van de wereld kent (Fig. 1). Gedurende het Pleistoceen kwam het luipaard ook in Europa voor, maar het heeft nooit de oversteek naar Noord-Amerika gemaakt. Het huidige geslacht *Panthera* is onderverdeeld in vijf soorten: *P. leo* (Linnaeus, 1758) (leeuw), *P. tigris* (Linnaeus, 1758) (tijger), *P. onca* (Linnaeus, 1758) (jaguar), *P. pardus* (Linnaeus, 1758) (luipaard) en *P. uncia* (Schreber, 1775) (sneeuwpanter). Fossiele resten tonen aan dat er nog vijf soorten te onderscheiden zijn: *P. gombaszoegensis* (Kretzoi, 1938), *P. palaeosinensis* (Zdansky, 1924), *P. spelaea* (Goldfuss, 1810), *P. fossilis* (Reichenau, 1906) en *P. atrox* (Leidy, 1853) (Sauqué & Cuenca-Bescós, 2013). Van al deze soorten heeft *P. pardus* de grootste verspreiding gehad. De oudste overblijfselen in Europa zijn gevonden in Vallonnet in het zuiden van Frankrijk en zijn afkomstig uit het Vroeg-Pleistoceen met een geschatte ouderdom van ca. 900.000 jaar (Ghezzo & Rook, 2015). De grootste verspreiding had *P. pardus* gedurende het Laat-Pleistoceen (Sauqué & Cuenca-Bescós, 2013). Een groot aantal overblijfselen zijn gevonden in de grotten van Equi in Italië, met een geschatte ouderdom van 33.000-27.000 jaar (Ghezzo & Rook, 2015). De meest noordelijke vindplaatsen in West-Europa zijn te vinden in Engeland waar enkele resten van *P. pardus* afkomstig zijn uit het Ipswichian (Eemien) (Bleadon Cavern, collectie Somerset County Museum) en Devensian (Weichselien) (Banwell Bone Cave, collectie Natural History Museum, Londen) (Currant & Jacobi, 2001; Currant, 2004). Aan het eind van het Laat-Pleistoceen of begin van het Holoceen verdwijnt het luipaard uit Europa. Uit ons land zijn er slechts vier fossiele resten van *P. pardus* bekend. Drie daarvan zijn afkomstig uit zandzuigerijen. Het gaat hierbij om twee spaakbeenderen, één afkomstig uit een zandzuigerij bij IJzendoorn (Y.W.05, collectie Verhagen) en één uit een zandzuigerij bij Maren Kessel (collectie Stolzenbach) (Bosscha Erdbrink, 1986). De derde vermelding betreft een bekkenfragment uit een zandwinning bij Zwolle (collectie K. Tanis) (Uum, 2003). De vierde vermelding betreft een fragment van een tibia, gevonden op Maasvlakte 1, die werd toegeschreven aan *P. pardus* (Bosscha Erdbrink, 1988). Deze vermelding wordt echter nergens meer teruggevonden en ook Van Kolfschoten en Vervoort-Kerkhoff (1999) vermeldden *P. pardus* niet in hun overzicht van de Maasvlaktefauna's.

Waarschijnlijk berustte deze vermelding op een onjuiste determinatie. In Nederland zijn er van *P. pardus* geen craniale overblijfselen bekend en beschreven. Het luipaard leeft solitair, en dat kan een verklaring zijn dat fossiele overblijfselen zeer schaars zijn. Zoals bij alle katachtigen het geval is, is de soort seksueel dimorf. Bij luipaarden houdt dit in dat de mannelijke individuen groter zijn dan de vrouwelijke.

Uit het Vroeg-Pleistoceen is de middelgrote katachtige *P. gombaszoegensis* (Kretzoi, 1938) bekend. Uit de kleigroeven van Tegelen zijn hiervan diverse skeletdelen gevonden met een geschatte ouderdom tussen de 2,4-1,9 miljoen jaar. Gezien de enorme variatie in grootte van dit materiaal is een deel hiervan volgens Hemmer (2004) mogelijk afkomstig van een andere katachtige, namelijk *Panthera schaubi* (Viret, 1954), die later synoniem gesteld is aan *Puma pardoides* (Owen, 1846) (van den Hoek Ostende & de Vos, 2006). Van de locatie Langenboom is een m1 uit de linker onderkaak beschreven die heeft toebehoord aan *P. gombaszoegensis* (Mol *et al.*, 2011). Van Maasvlakte 1 zijn enkele craniale resten van *P. gombaszoegensis* beschreven, waarschijnlijk afkomstig uit het laat Vroeg-Pleistoceen of vroeg Midden-Pleistoceen (O'Regan & Turner, 2004; Hemmer & Kahlke, 2005). Ook van Maasvlakte 2 zijn inmiddels enkele craniale resten gevonden van *P. gombaszoegensis* (o.a. collectie Henk ter Steege). In het Tegelen materiaal zijn geen resten van *P. pardus* aangetroffen, wat ook niet verwonderlijk is aangezien *P. pardus* ca. 900.000 jaar geleden voor het eerst in Europa verscheen en de laatste verschijning van *P. gombaszoegensis* ca. 1 miljoen jaar geleden te dateren is. Katachtigen die wel naast *P. pardus* voorkwamen zijn de grottenleeuw (*P. spelaea*, eerste verschijning ca. 600.000 jaar geleden) en de lynx, *Lynx lynx*.

Op basis van de morfologie en vergelijking met andere beschikbare craniale elementen en gegevens uit de literatuur wordt geprobeerd te achterhalen aan welke katachtige de bovenkaakse premolaar van Maasvlakte 2 heeft toebehoord.

MATERIAAL EN VERGELIJKING

De hier beschreven kies (coll. no. 2183, collectie de Bruijn) betreft een achterste premolaar (P4) uit de linker bovenkaak van een middelgrote katachtige. De kies is in redelijke staat maar behoorlijk gerold en het email ontbreekt gedeeltelijk. (Fig. 2). Toch zijn de belangrijkste determinatiekenmerken aanwezig. De kies heeft drie wortels waarvan de wortel aan de posterieure zijde de lengte van de metacoon en



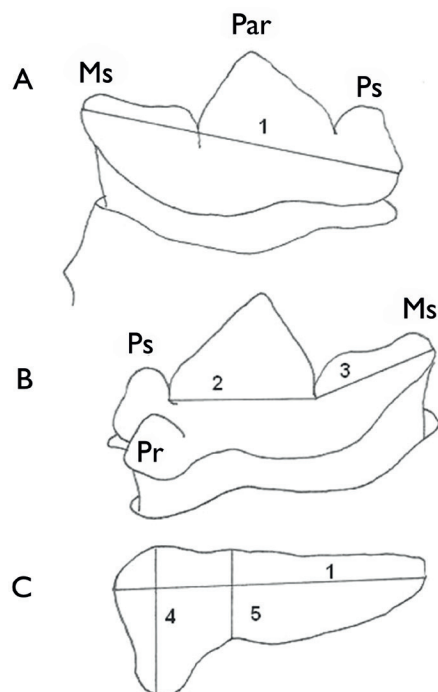
Figuur 2. Achterste premolaar (P4) uit de linker bovenkaak van *P. pardus* van Maasvlakte 2. A: linguaal; B: labiaal; C: bovenaanzicht. Upper carnassial (P4) from the left upper jaw of *P. pardus* from Maasvlakte 2. A: lingual view; B: labial view; C: occlusal view.

de helft van de paracoon beslaat. De twee wortels ter hoogte van de parastyle en de protocoon zijn voor het grootste gedeelte verloren gegaan. In bovenaanzicht vertoont de kies vier knobbels. Drie daarvan liggen in elkaars verlengde, waarvan de centrale knobbel, de paracoon, de grootste is. Voor de paracoon ligt de parastyle en is de kleinste knobbel van de drie. Achter de paracoon ligt de metacoon. Aan de linguale zijde (tongzijde) ligt nog een vierde knobbel, de protocoon, welke goed ontwikkeld is en ten opzichte van de parastyle iets naar achteren gelegen is. Van de kies zijn de belangrijkste maten genomen (Fig. 3). De maximale lengte is 23,7 mm en de breedte ter hoogte van de protocoon is 12,2 mm. De lengte van de paracoon is 10,7 mm en de lengte van de metacoon 9,3 mm. Alle maten zijn genomen zoals in figuur 3 is weergegeven en zijn het gemiddelde van drie afzonderlijke metingen, afgerond op 0,1 mm (Tabel 1).

De morfologische verschillen tussen de afzonderlijke bovenkaakse premolaren (P4) van de katachtigen uit de familie Felidae zijn klein, en zeker wanneer het om afzonderlijke kiezen gaat, is het lastig om onderscheid tussen de verschillende soorten te maken. De protocoon van de hier beschreven bovenkaakse premolaar is goed ontwikkeld, dit in tegenstelling tot bovenkaakse premolaren P4 uit het geslacht *Acinonyx* (jachtluipaard) welke een sterk gereduceerde protocoon laten zien. Ook bovenkaakse premolaren P4 van het genus *Homotherium* laten een sterk gereduceerde protocoon zien en tevens zijn deze premolaren aanzienlijk groter (Sardella *et al.*, 2012). De lengte en breedte van bovenkaakse premolaren van *Panthera pardus* liggen dicht bij die van *Puma pardoides*, maar van deze laatste zijn de premolaren

over het algemeen minder robuust. Vergelijking met fossiele premolaren van *P. pardus* is lastig, omdat er maar zeer beperkt materiaal aanwezig is in de verschillende collecties en in Nederland geen vergelijkingsmateriaal aanwezig is. In het Natuurhistorisch Museum Rotterdam (NMR) is samen met Bram Langeveld (conservator) de premolaar van Maasvlakte 2 vergeleken met een premolaar uit de linker bovenkaak van een recente *P. pardus* (reg.nr. NMR 9990 00146). De afmetingen en morfologische kenmerken van de P4 uit de linker bovenkaak van het recente luipaard komen goed overeen met de kies van Maasvlakte 2 en bezit eveneens een goed ontwikkelde protocoon die ten opzichte van de parastyle iets naar achteren is gelegen. Aangezien er van Maasvlakte 1 en Maasvlakte 2 al diverse resten van de Europese jaguar (*P. gombaszoegensis*) gevonden zijn, is besloten om de P4 te vergelijken met een bovenkaakse premolaar van *P. gombaszoegensis*. Deze vergelijking is samen met John Jagt (conservator) uitgevoerd in het Natuurhistorisch Museum Maas-tricht en betrof een linker bovenkaakse premolaar (P4) van *P. gombaszoegensis* afkomstig uit Tegelen (reg.nr. NHMM 001593a). De premolaar uit Tegelen is duidelijk groter dan de premolaar van Maasvlakte 2 met een maximale lengte van 29,7 mm, wat goed overeenkomt met premolaren die in de literatuur beschreven zijn (Von Koenigswald, 1961). De breedte ter hoogte van de protocoon was niet nauwkeurig te bepalen omdat de parastyle voor een deel verloren is gegaan en handmatig is gereconstrueerd. Morfologisch zijn de verschillen klein: de protocoon is eveneens goed ontwikkeld en is ten opzichte van de parastyle iets naar achteren gelegen.

Aangezien de morfologische verschillen tussen de premolaren uit de familie van de katachtigen zeer klein zijn, is determinatie vaak alleen mogelijk door de afmetingen te vergelijken. Hierbij moet men rekening houden dat alle katachtigen seksueel dimorf zijn. Dat wil zeggen dat er verschil in grootte is tussen de mannelijke en vrouwelijke individuen en hierdoor de spreiding in grootte enorm is. Literatuuronderzoek toont echter aan dat er een duidelijk verschil is in grootte tussen bovenkaakse premolaren (P4) van de verschillende katachtigen met weinig overlap (Tabel 2). In Figuur 4a zijn de maximale lengtes weergegeven van laatste premolaren (P4) uit de bovenkaak van verschillende katachtigen. Hierbij is geen rekening gehouden met verschil in sekse. De maximale lengte van de P4 van Maasvlakte 2 valt binnen de afmetingen die voor *P. pardus* gelden en ligt dicht bij die van *Puma pardoides*, maar valt geheel buiten de afmetingen van *P. gombaszoegensis* en *P. spelaea*. Niet alleen de lengte is van belang, maar ook de breedte/lengte verhouding kan een belangrijke aanwijzing zijn omtrent de soort. De breedte/lengte verhouding van de P4 van Maasvlakte 2 bedraagt 51,3 (B/L *100). Dit komt goed overeen met *P. pardus*, maar



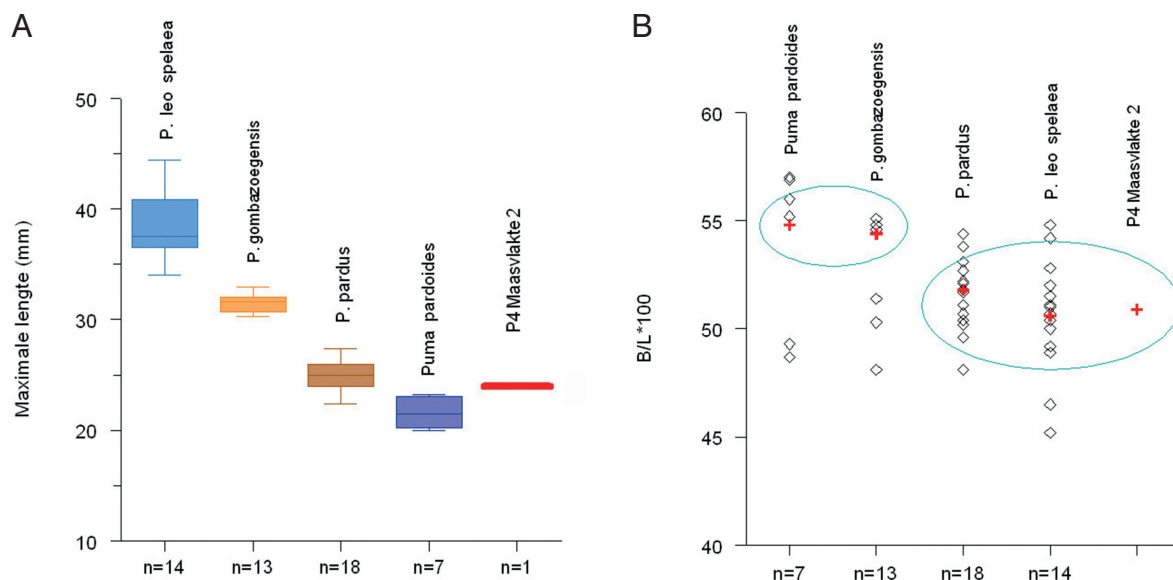
Figuur 3. Metingen die zijn uitgevoerd op de P4. A: wangzijde, B: tongzijde, C: bovenaanzicht, Ms: metastyle, Par: paracoon, Ps: parastyle, Pr: protocoon, 1: maximale lengte, 2: lengte paracoon, 3: lengte metacoon, 4: breedte bij protocoon, 5: breedte achter protocoon.

Measurements taken from the P4. A: buccal view, B: lingual view, C: occlusal view, Ms: metastyle, Par: paracoon, Ps: parastyle, Pr: protocoon, 1: maximum length, 2: length paracoon, 3: length metacoon, 4: breadth at protocoon, 5: breadth behind protocoon.

	Afmeting (mm)
Maximale lengte	23,7
Lengte paracoon	10,7
Lengte metacoon	9,3
Breedte t.h.v. protocoon	12,2
Breedte achter protocoon	9,0

Tabel 1. Maten genomen van de achterste premolaar uit de linker bovenkaak van Maasvlakte 2.
Measurements taken from the left upper carnassial (P4) from Maasvlakte 2.

Item	<i>P. leo spelaea</i>			<i>P. gombaszoegensis</i>			<i>P. pardus</i>			<i>Puma pardoides</i>			
Reg. nummer	L	B	B/L	L	B	B/L	L	B	B/L	L	B	B/L	Literatuur
Ob.2977	34,0	17,0	50,0										Hankó, 2007
Ob.2978	36,5	18,5	50,7										Hankó, 2007
K-1	40,0	20,8	52,0										Sotnikova & Nikolskiy, 2006
GIN/AV86-12	41,1	21,0	51,1										Sotnikova & Nikolskiy, 2006
AM 69048	36,9	19,5	52,8										Sotnikova & Nikolskiy, 2006
AM 30751	39,5	19,9	50,4										Sotnikova & Nikolskiy, 2006
H8.B.36	45,0	22,0	48,9										Fourvel <i>et al.</i> , 2015
E10.B.59	35,4	16,0	45,2										Fourvel <i>et al.</i> , 2015
NKHUB 48115-1	42,1	22,8	54,2										Barysnikov, 2016
NKHUB 30069	37,6	18,5	49,2										Barysnikov, 2016
NKHUB 29850	40,9	19,0	46,5										Barysnikov, 2016
NHMP R4408	34,3	17,5	51,0										Barysnikov, 2016
BM P363b	37,4	20,5	54,8										Barysnikov, 2016
GMV 3190-1	37,1	19,1	51,5										Barysnikov, 2016
CHA.1-07-Y.23-1				31,2	17,1	54,8							Argan & Argant, 2011
CHA.1-07-Y.23-1				31,6	15,9	50,3							Argan & Argant, 2011
CHA.1-02-G.8-374				30,3	16,7	55,1							Argan & Argant, 2011
CHA.1-02-G.8-118				30,4	16,6	54,6							Argan & Argant, 2011
CHA.1-02-G.8-302				30,4	18,4	60,5							Argan & Argant, 2011
CHA.1-00-F.8-73				32,4	15,6	48,1							Argan & Argant, 2011
CHA.1-00-F.8-73				31,9	16,4	51,4							Argan & Argant, 2011
ZIN35026				32,3	16,5	51,1							Barysnikov, 2011
LGQM CD66/795				30,8	17,0	55,2							Barysnikov, 2011
LGQM CD66/1142				31,4	19,6	62,4							Barysnikov, 2011
IQW 1984/20268				32,0	18,4	57,5							Barysnikov, 2011
Gyn489				33,0	18,0	54,5							Hankó, 2007
Gyn440				32,0	17,0	53,1							Hankó, 2007
NHMM 001593a				29,7	ND	ND							Eigen meting
CN2013, LIMP/RTV							26,5	13,3	50,2				Sanchis <i>et al.</i> , 2015
Ua-21156							25,7	13,3	51,8				Sanchis <i>et al.</i> , 2015
?							24,7	12,9	52,2				Sanchis <i>et al.</i> , 2015
?							24,8	13,5	54,4				Sanchis <i>et al.</i> , 2015
?							26,0	14,0	53,8				Sanchis <i>et al.</i> , 2015
?							24,0	12,5	52,1				Sanchis <i>et al.</i> , 2015
?							23,5	12,0	51,1				Sanchis <i>et al.</i> , 2015
B2/93/Q6/263							24,4	12,1	49,6				Sanchis <i>et al.</i> , 2015
B2/91/Q8/I27/1							24,5	12,9	52,7				Sanchis <i>et al.</i> , 2015
B2/91/P7/I7/51							26,5	13,7	51,7				Sanchis <i>et al.</i> , 2015
?							22,6	12,0	53,1				Sanchis <i>et al.</i> , 2015
?							23,8	12,0	50,4				Sanchis <i>et al.</i> , 2015
?							25,1	13,0	51,8				Sanchis <i>et al.</i> , 2015
?							26,0	12,5	48,1				Sanchis <i>et al.</i> , 2015
?							27,9	15,0	53,8				Sanchis <i>et al.</i> , 2015
NMR 9990 00146							22,3	11,3	50,7				Eigen meting
IGF 15358										20,0	11,2	56,0	Cherin <i>et al.</i> , 2013
MHNL QSV.136										21,0	11,6	55,2	Cherin <i>et al.</i> , 2013
MHNL QSV.136										20,0	11,4	57,0	Cherin <i>et al.</i> , 2013
MHNL SV.97.020										23,2	13,2	56,9	Cherin <i>et al.</i> , 2013
MHNB StV.273										23,2	11,3	48,7	Cherin <i>et al.</i> , 2013
MHNB StV.273										22,7	11,2	49,3	Cherin <i>et al.</i> , 2013
GSM K-243										21,5	13,0	60,5	Cherin <i>et al.</i> , 2013



Figuur 4. Box-plot betreffende maximale lengte bovenkaakse premolaren P4 van verschillende katachtigen ten opzichte van de P4 van Maasvlakte 2 (A) en de breedte/lengte verhouding ten opzichte van de P4 van Maasvlakte 2 (+ is gemiddelde waarde) (B).

Box-plot representing the maximum length of upper carnassial P4 of felids compared with the P4 from Maasvlakte 2 (A) and a plot of the ratio between maximum breadth and length compared with the P4 from Maasvlakte 2 (+ represents mean value) (B).

niet met *Puma pardoides* en *P. gombaszoegensis*, welke een gemiddelde breedte/lengte verhouding hebben van respectievelijk 54,8 en 54,5 (Fig. 4b). Op basis van de morfologie en de afmetingen kunnen we concluderen dat de premolaar (P4) van Maasvlakte 2 toebehoort aan het luipaard. Op 23 september 2016 heeft prof. Helmut Hemmer van het Institut für Zoologie der Johannes-Gutenberg-Universität Mainz, Duitsland op basis van Figuur 2 en de afmetingen bevestigd dat de premolaar heeft toebehoort aan *P. pardus* en zeker niet aan *Puma pardoides* (pers. comm.). Over de ouderdom valt moeilijk iets te zeggen, maar de fossilisatiegraad doet ons vermoeden dat we hier te maken hebben met een premolaar die mogelijk afkomstig is uit het Midden-Pleistoceen of Vroeg-Pleistoceen. Dit vermoeden is hoofdzakelijk gebaseerd op de zwarte verkleuring van het email. Gebitsfragmenten uit het jongere Holocene hebben doorgaans geen donkere verkleuring van het email. Ook de aanhechting van ijzeroer op de premolaar geeft ons een aanwijzing dat we hier niet te maken hebben met een Laat-Pleistoceen exemplaar, maar een exemplaar dat mogelijk een midden-pleistocene of vroeg-pleistocene ouderdom vertegenwoordigt.

CONCLUSIE

Op basis van morfologische kenmerken en afmetingen kan met grote zekerheid worden vastgesteld dat de premolaar toebehoort aan het luipaard *Panthera pardus* (Linnaeus, 1758). Het betreft een achterste premolaar (P4) uit de linker bovenkaak. Dit is de eerste vondst van een gebitslement van *Panthera pardus* in Nederland die beschreven is. De fossilisatiegraad doet ons vermoeden dat de betreffende kies een laat vroeg-pleistocene of mogelijk een vroeg midden-pleistocene ouderdom vertegenwoordigt.

Links: Tabel 2. Literatuurgegevens en eigen metingen betreffende afmetingen van premolaren (P4) uit de bovenkaak van verschillende katachtigen. ND = Niet te meten; ? = Geen Coll. No.

Left: Measurements from literature and own measurements of the upper carnassial (P4) of members of the family Felidae. ND = no measurement possible; ? = Without Coll. No.

DANKWOORD

Onze dank gaat vooral uit naar de conservatoren Bram Langeveld (NMR) en John Jagt (NHM Maastricht) voor de mogelijkheid die zij hebben geboden om toegang te verkrijgen tot de museumcollecties van het Natuurhistorisch Museum Rotterdam en het Natuurhistorisch Museum Maastricht. Tevens willen we Bram Langeveld en Dick Mol (Hoofddorp) danken voor het kritisch doornemen van een eerdere versie van dit manuscript. Speciale dank gaat uit naar Prof. Helmut Hemmer (Institut für Zoologie der Johannes-Gutenberg-Universität Mainz, Duitsland) voor het bevestigen van onze determinatie.

LITERATUUR

- Argant, A., J. Argant (2011) The *Panthera gombaszoegensis* story: The contribution of the Château Breccia (Saône-Et-Loire, Burgundy, France). *Quaternaire, Hors-série 4*, 247-269.
- Barysnikov, 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.
- Barysnikov, G.F. (2016) Late Pleistocene Felidae remains (mammalia, carnivore) from geographical society cave in the Russian far east. *Proceedings of the Zoological Institute RAS* 320-1, 84-120.
- Bosscha Erdbrink, D.P. (1986) Lions leopards and a hyena from deposits along the Meuse and the Waal Netherlands. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen Serie B Palaeontology Geology Physics Chemistry Anthropology* 89-1, 1-14.
- Bosscha Erdbrink, D.P. (1988) Contribution to the record of fossil mammals from the Meuse levels. *Proceedings of the Royal Society B* 91-4, 321-338.
- Cáceres, I., J. Canyelles, M. Esteban, S. Giralt, F. González, R. Huguet, N. Ibañez, C. Lorenzo, M. Mata, A. Pinto, A. Revilla, J. Rosell, A. Santiago, E. Serura, J. Vallverdú, J. Zaragoza (1993) Estudi d'un exemplar de *Panthera pardus* I un de *Panthera leo spelaea* localitzats a L'Abrie Romani (Capellades, Anoia) I anàlisi de la problemàtica dels carnívors en Aquest Jaciment. *ESTRAT* 6, 31-41.
- Cherin, M., D.A. Lurino, R. Sardella (2013) Earliest occurrence

of *Puma pardoides* (Owen, 1846) (Carnivora, Felidae) at the Plio/Pleistocene transition in western Europe: New evidence from the Middle Villafranchian assemblage of Montopoli, Italy. *Comptes Rendus Palevol* 12, 165-171.

Currant, A., R.M. Jacobi (2001) A formal mammalian biostratigraphy for the Late Pleistocene of Britain. *Quaternary Science Reviews* 20, 1707-1716.

Currant, A., (2004) The quaternary mammal collections at the Somerset County Museum, Taunton. in: Schreeve, D. C. (Ed.) *The quaternary mammals of southern and eastern England: Field Guide*, 101-109.

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.

Fourvel, J.B., P. Fosse, P. Fernandez, P.O. Antoine (2015) Large mammals of Fouvent-Saint-Andoche (Haute-Saône, France): a glimpse into a Late Pleistocene hyena den. *Geodiversitas* 37-2, 237-266.

Ghezzi, E., L. Rook (2015) The remarkable *Panthera pardus* (Felidae, Mammalia) record from Equi (Mass, Italy): taphonomy, morphology, and paleoecology. *Quaternary Science Reviews* 110, 131-151.

Hankó, A.P. (2007) A revision of three Pleistocene subspecies of *Panthera*, based on mandible and teeth remains, stored in Hungarian collections. *Fragmenta Paleontologica Hungarica* 24/25, 25-43.

Hemmer, H. (2004) The Old World puma – *Puma pardoides* (Owen, 1846) (Carnivora: Felidae) – in the Lower Villafranchian (Upper Pliocene) of Kvabebi (East Georgia, Transcaucasia) and its evolutionary and biogeographical significance. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 233-2, 197-231.

Hemmer, H., R.-D. Kahlke (2005) Nachweis des Jaguars (*Panthera onca gombaszoegensis*) aus dem späten Unter- oder frühen Mittelpleistozän der Niederlande. *Deinsea* 11, 47-58.

Hoek Ostende, L. van den & J. de Vos (2006) A century of research on the classical locality of Tegelen (province of Limburg, The Netherlands). *Courier Forschungs institut Senckenberg* 256: 291-304.

Koenigswald, G.H.R. von (1961) Fossil cats from the Tegelen clay. *Publicaties van het Natuurhistorisch Genootschap in Limburg XII*, 19-27.

Kolfschoten, T. van, Y. Vervoort-Kerkhoff (1999) The Pleistocene and Holocene Mammalian assemblages from the Maasvlakte near Rotterdam (The Netherlands), with special reference to the *Ovibovini* *Soergelia minor* and *Praeovibos cf. priscus*. *Deinsea* 7, 369-382.

Mol, D., W. Van Logchem, J. De Vos (2011) New record of the European jaguar, *Panthera onca gombaszoegensis* (Kretzoi, 1938), from the Plio-Pleistocene of Langenboom (The Netherlands). *Cainozoic Research* 8, 35-40.

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.

O'Regan, H.J., A. Turner, 2004. Biostratigraphic and paleoecological implications of new fossil Felid material from the Plio-Pleistocene site of Tegelen, The Netherlands. *Paleontology* 47, 1181-1193.

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.

Sanchis, A., C. Tormo, V. Sauqué, V. Sanchis, R. Díaz, A. Ribera, V. Villaverde (2015) Pleistocene leopards in the Iberian Peninsula:

New evidence from palaeontological and archaeological contexts in the Mediterranean region. *Quaternary Science Reviews* 124, 175-208.

Sardella, R., D.A. Iurino (2012) The latest Early Pleistocene sabertoothed cat *Homotherium* (Felidae, Mammalia) from Monte Peglia (Umbria, central Italy). *Bollettino della Società Paleontologica Italiana* 51, 15-22.

Sauqué, V., G. Cuenca-Bescós (2013) The Iberian Peninsula, the last European refugium of *Panthera pardus* Linnaeus 1758 during the Upper Pleistocene. *Quaternaire* 24-1, 35-48.

Simmelink, M. (2015) Een onverwachte treffer. *Cranium* 32-2, 38-40.

Sotnikova, M., P. Nikolskiy (2006) Systematic position of the cave lion *Panthera spelaea* (Goldfuss) based on cranial and dental characters. *Quaternary International* 142/143, 218-228.

Uum, R.W.H.A.M. van (2003) Zandwinning 'Haerst' bij Zwolle, een vreemde eend in het rivierengebied. *Grondboor & Hamer* 6, 101-112.