

De Sabeltandkatten *Homotherium* en *Megantereon* (Felidae, Carnivora) van de Plio-Pleistocene site van Senèze (Haute Loire, Fr.)

Kees van Hooijdonk

Samenvatting

Het kleine gehucht Senèze, ten zuidwesten van Lyon geniet wereldwijde bekendheid vanwege de fossielrijke afzettingen die er gevonden zijn. Daar zijn talrijke fossielen en zelfs complete skeletten van fossiele zoogdieren uit het Plio-Pleistoceen ontsloten uit vulkanische afzettingen. De fossielen hebben in vele gevallen hun weg gevonden naar gerenommeerde musea in Parijs, Lyon en Basel, waar ze deel uitmaken van de collecties. Tot de topstukken die de site van Senèze heeft opgeleverd behoren zonder meer de nagenoeg complete skeletten van de sabeltandkatten *Homotherium* en *Megantereon*. Beiden behoren tot de Machairodontidae, de familie der sabeltandkatten. Sabeltandkatten hebben een aantal gemeenschappelijke kenmerken waardoor ze in belangrijke mate afwijken van moderne katten.

In dit artikel wordt ingegaan op enkele geologische aspecten van deze vindplaats. Daarnaast wordt ingegaan op de ontdekkingsgeschiedenis en de bijzonder rijke fauna's die deze vindplaats heeft opgeleverd. De sabeltandkatten *Homotherium* en *Megantereon* worden uitvoerig beschreven en onderling vergeleken, waarbij ook wordt ingegaan op enkele typisch machairodonte kenmerken van beide soorten.

Summary

The small village of Senèze, southwest of Lyon is known worldwide because of the fossiliferous sediments that were found here. In these, numerous fossils, including complete skeletons, of fossil mammals from the Plio-Pleistocene period have been recovered from volcanic sediments. In many cases the fossils have found their way to established museums in Paris, Lyon and Basel, where they constitute part of the collections. Among the top pieces which the site of Senèze has yielded are, without doubt, the almost complete skeletons of the sabre-toothed cats *Homotherium* and *Megantereon*. Both belong to the Machairodontidae, the family of sabretoothed cats. These cats share a number of features by which they differ considerably from modern cats.

In this article some geological aspects of this site are discussed. In addition, the history of its discovery and the remarkable rich fauna's which this site has yielded are described in short. The sabre-toothed cats *Homotherium* and *Megantereon* are described in full and compared mutually, and some typical machairodont features of both genera are discussed.

Senèze: een geologisch kader

Je kunt geen boek over fossiele katten openslaan of je komt de naam Senèze tegen. De reden daarvoor is dat de klassieke vindplaats Senèze een zeer rijke Plio-Pleistocene fauna heeft voortgebracht, waar behalve enkele tienduizenden losse fossielen ook talloze complete skeletten van grote zoogdieren, waaronder nagenoeg complete skeletten van sabeltandkatten van twee verschillende soorten zijn gevonden. Gezien mijn grote belangstelling voor sabeltandkatten lag een bezoek aan de site van Senèze dan ook voor de hand, niet lang daarna gevolgd door een bezoek aan Lyon en Basel, waar ik de skeletten van de sabeltandkatten heb kunnen bestuderen.

Senèze ligt in het Massif Central (Fr.), iets ten zuidwesten van Lyon. Het gebied wordt

gekenmerkt door het vulkanisme dat daar zo'n 2,5 miljoen jaar geleden heeft plaats gevonden. In de onmiddellijke omgeving van Senèze bevinden zich twee kleine vulkanen die aanzienlijk zijn geërodeerd. De hoogste, de Pic de Charenty, bevindt zich zo'n 600 m ten noordwesten van Senèze en heeft een hoogte van 754 m. De andere, 300 m ten zuiden van de Pic de Charenty, heeft een hoogte van 728 m. Beide vulkanen zijn zeer waarschijnlijk tijdgenoten en vertegenwoordigen in feite twee eruptieperioden in dezelfde vulkanische fase (Devis, 1970) (fig. 1). De toppen zijn door erosie afgevlakt, maar op beiden is de vulkaankrater voor het geoevend oog nog waarneembaar. Tijdens mijn bezoek aan Senèze in juni 2002 waren de vulkaantoppen aan het oog onttrokken door de weelderige begroeiing. Wel wees de kleinzoon van Pierre Philis (waarover later

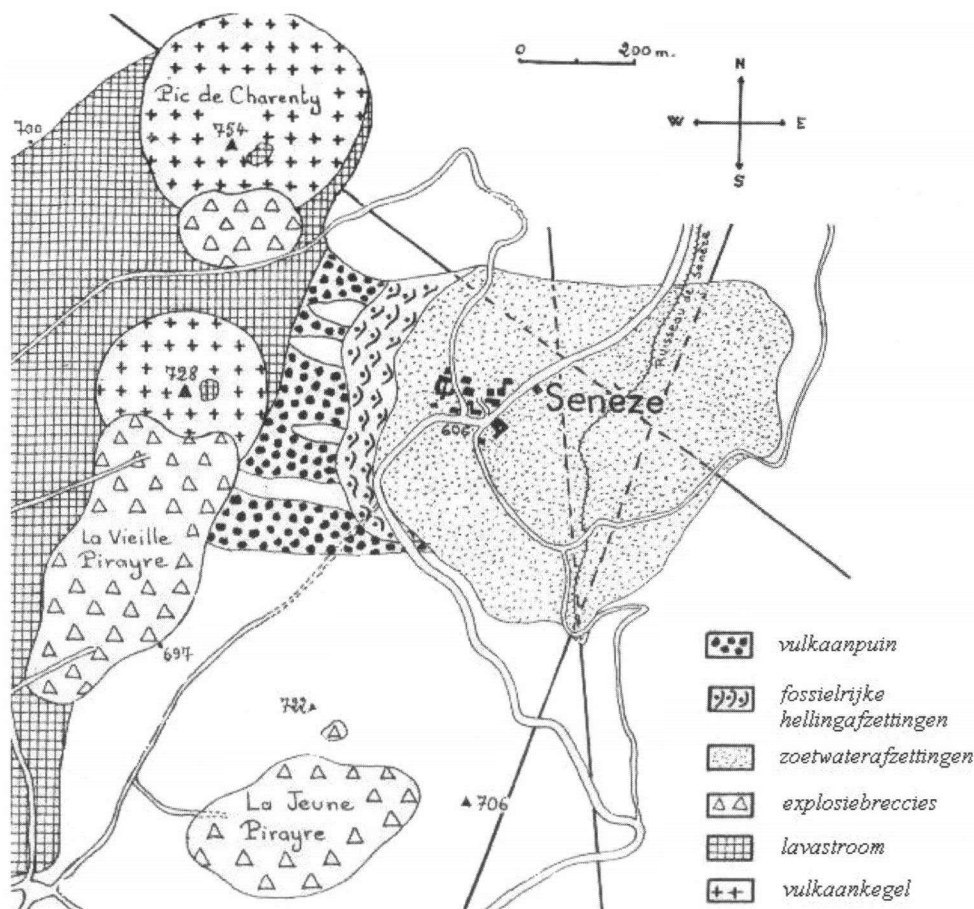


Fig 1 Senèze en omgeving, met ten westen en noordwesten twee vulkaankraters. Senèze zelf is gelegen op een oude explosiekrater, op de afbeelding te herkennen aan de cirkelvorm: "cirque de Senèze". Bron: Devis (1970).

Senèze and its surroundings, with to the west and the northwest two volcano craters. Senèze itself lies on an old explosion crater, recognised by its circular form: "cirque de Senèze". Source: Devis (1970).

meer), na eerst uitdrukkelijk te hebben geïnformeerd of het toch echt niet de bedoeling was om te graven naar fossielen, met een wijsd gebaar de lokatie aan waar de skeletten gevonden zouden zijn.

Als gevolg van het vulkanisme is een lavastroom met een totale lengte van ca. 4,2 km ontstaan, die zich aanvankelijk in zuidwestelijke- en later in de buurt van het dal van de Allier- in meer noordwestelijk richting verplaatste. De lavastroom was afkomstig uit twee emissiepunten, die corresponderen met de twee vulkaankegels. Senèze zelf ligt precies op een oude explosiekrater, waarvan de omvang diep onder het maaiveld aangetoond is. Deze explosiekrater, "Le cirque de Senèze", bestaat uit een diepe depressie waarin het gehucht gelegen is. De explosiekrater heeft een diameter van ongeveer 1 km aan de top en 600 m aan de oppervlakte van de sedimenten (zoetwaterafzettingen) waarmee de krater deels gevuld is en heeft een totale diepte van ongeveer 284 meter. Vrij snel na het ontstaan vulde de explosiekrater zich met water en modder. Het kratermeer dat daarna ontstond moet wel een grote aantrekkingskracht hebben gehad op vele dieren, getuige de overvloedige

hoeveelheid fossielen die er gevonden zijn. Kennelijk waren de leefomstandigheden in die omgeving zo goed, dat er een rijke fauna kon ontstaan. In de daaropvolgende era werden in het kratermeer sedimenten afgezet, waardoor het van lieverlee dichtslibde.

De beroemde fossielhoudende afzettingen van Senèze

De fossielhoudende afzettingen in de directe omgeving van Senèze (fig. 2) zijn te onderscheiden in twee typen:

- Zoetwaterafzettingen in de explosiekrater waarin zich in het verleden het kratermeer bevond.
- Hellingafzettingen op de vulkaanhellingen boven het hoogste niveau van het kratermeer.

1. Zoetwaterafzettingen in de explosiekrater

In 1965 is in het midden van het dichtgeslibde kratermeer, iets ten oosten van Senèze een boring uitgevoerd met een diepte van ongeveer 175 m tot één meter onder het diepste punt van de krater teneinde de afzettingen in de explosiekrater te kunnen bemonsteren en

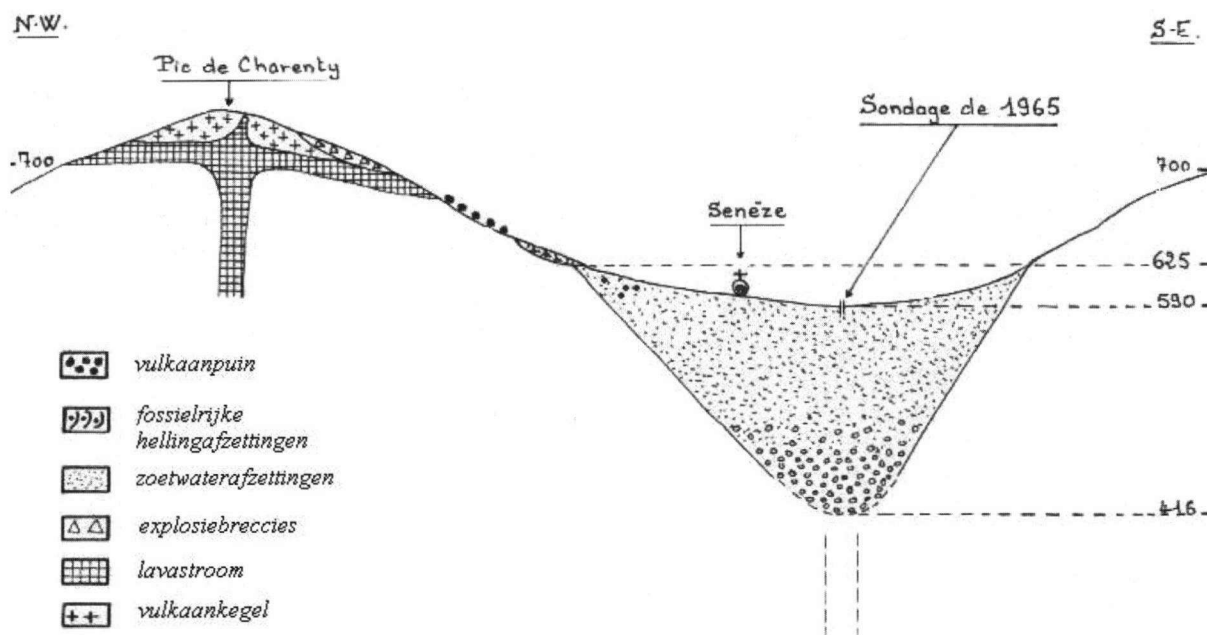


Fig 2 Dwarsdoorsnede van de explosiekrater. Na het ontstaan stroomde deze vol met water en modder waardoor een kratermeer ontstond. De hoogste waterstand was 625 meter boven zeeniveau. Het kratermeer werd gevuld met sedimenten totdat het uiteindelijk verdween. De meest fossielrijke sedimenten bevinden zich ten westen van Senèze aan de oude oever van het kratermeer direct onder de 625 m lijn (waar de meeste complete skeletten gevonden zijn) en op de helling direct boven de 625 m lijn. Bron: Devis (1970).

Cross-section through the explosion crater. After its creation, it was filled with water and mud, and formed thus a crater lake. The highest water level was 625 meter above sea level. The crater lake was filled in with sediments until it eventually disappeared. The richest fossiliferous sediments are found west of Senèze at the old border of the lake just below the 625 m level (where the majority of complete skeletons were found) and on the slope just above the 625 m level. Source: Devis (1970).

onderzoeken. In het diepere deel blijkt de krater zeer grof, fossielarm materiaal te bevatten, dat onmiddellijk na de explosie van de vulkaan in de krater is gestroomd en rechtstreeks aan de explosie kan worden gerelateerd. Het materiaal aan de top van de afzettingen daarentegen is veel fijner en bevat vele fossielen (Devis, 1970).

In het midden van het dichtgeslibde kratermeer liggen de zoetwaterafzettingen, wellicht als gevolg van inklinking, zo'n 35 m lager dan op de kraterwand. Naar boven toe worden de afzettingen op de kraterwand steeds dunner: dat was het hoogste niveau van de waterspiegel. Het zijn deze afzettingen die de belangrijke Plio-Pleistocene zoogdierfauna van Senèze hebben opgeleverd, vaak met (bijna) complete skeletten. Vermoedelijk betreft het hier resten van dieren die in het kratermeer kwamen drinken en op de moerassige oevers verstrikt raakten en verdronken.

2. De fossielrijke hellingafzettingen.

Even boven de zoetwatersedimentatie kan men veel grovere sedimenten waarnemen, bestaande uit hoekige vulkanische gesteenten, geheel verstoken van kleibanken, hetgeen erop wijst dat het hier niet om zoetwater- maar om vulkanische sedimenten gaat. Evenals de zoetwatersedimenten hebben de hellingsedimenten talrijke fossielen opgeleverd van Plio-Pleistocene zoogdieren, maar in tegenstelling tot de hiervoor genoemde zoetwatersedimenten worden de overblijfselen hier niet in hun verband gevonden maar als losse vondsten. De skeletten van deze dieren kunnen door erosie en transport langs de helling uit hun verband zijn geraakt. Het betreft hier resten van dieren die mogelijk als gevolg van schadelijke vulkanische gassen op de hellingen om het leven zijn gekomen (Devis, 1970).

Ouderdom van de fauna's

De stratigrafie van de afzettingen in en om Senèze is buitengewoon ingewikkeld, en meerdere onderzoekers hebben getracht de fauna(s) te dateren. De ouderdom van de fauna's wordt geraamd tussen 2,1 Ma en 1,5 Ma, waarbij niet uitgesloten moet worden dat er sprake is van meerdere fauna's die elkaar hebben opgevolgd (Azzaroli *et al*, 1988) (fig. 3). Het ontbreken van *Anancus arvernensis* doet vermoeden dat de fauna van Senèze iets jonger is dan die van het nabijgelegen Chilhac.

Ontdekkingsgeschiedenis van de paleontologische afzettingen

De ontdekkingsgeschiedenis van de beroemde site van Senèze begint met de vondst van de resten van *Mammuthus meridionalis* door lokale werklui aan het eind van de 19e eeuw, spoedig gevolgd door andere vondsten op de akkers van de landbouwer Pierre Philis. Nadat Philis door professor Depéret van de universiteit van Lyon was geïnstrueerd in het sonderen naar, en het bergen van fossielen worden vele fossielen, vaak complete skeletten, door hem geborgen en

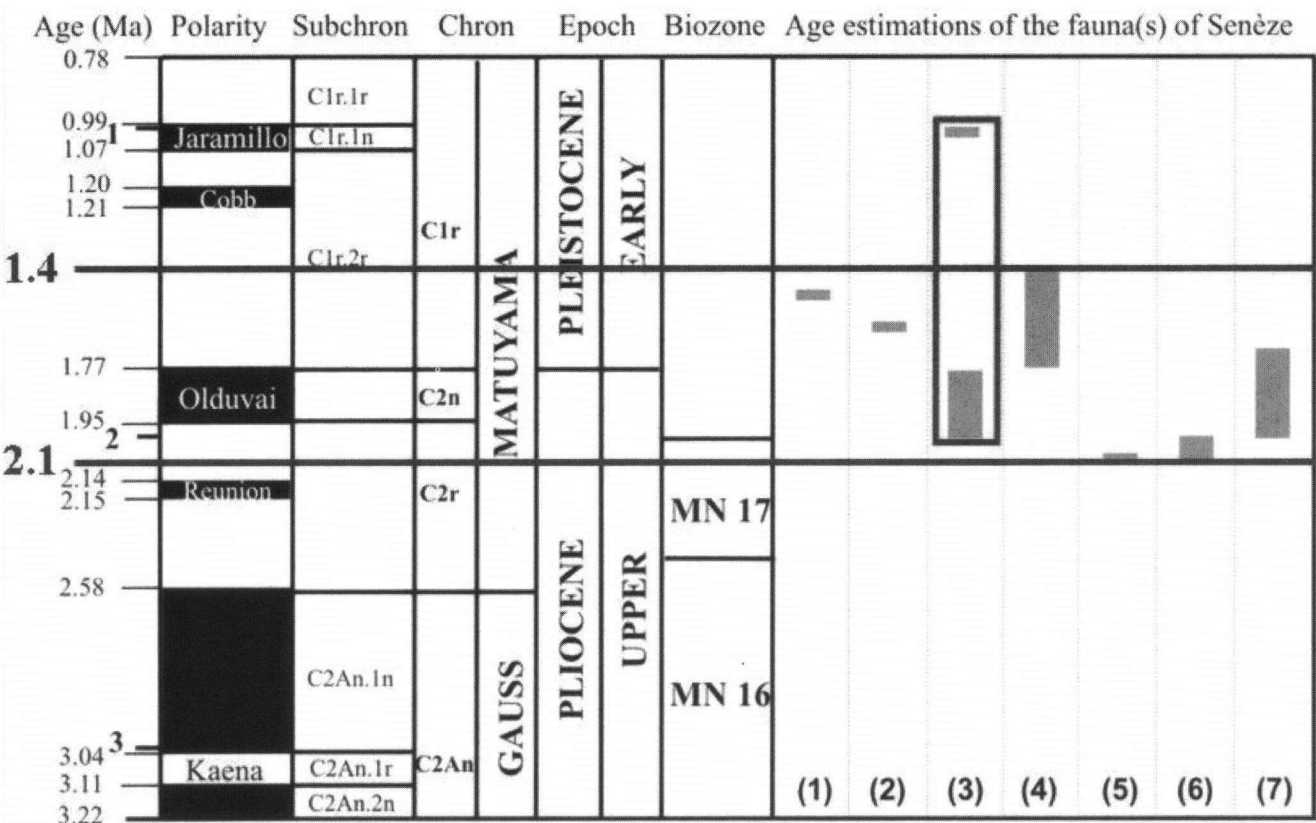


Fig 3 Ouderdom van de fauna's. De stratigrafie van de afzettingen in en om Senèze is buitengewoon ingewikkeld, en meerdere onderzoekers hebben getracht de fauna(s) te dateren (zie kadertje). De ouderdom van de fauna's wordt geraamd op tussen 2,1 Ma en 1,5 Ma, waarbij het niet uitgesloten is dat er sprake is van meerdere fauna's die elkaar hebben opgevolgd. (Azzaroli *et al.*, 1988). Het ontbreken van *Anancus arvernensis* doet vermoeden dat de fauna van Senèze iets jonger is dan die van het nabijgelegen Chilhac. Grijze balken: ouderdomsbepaling volgens: (1) Heintz, 1968; Bout, 1970; Guérin, 1980; (2) Bonifay, 1972; (3) Azzaroli *et al.*, 1988, 1997; (4) Chaline, 1997; (5) Sardella *et al.*, 1999; (6) Delson, 1973; Delson & Plopsor, 1975; (7) Maul *et al.*, 1998; Maul, 2004. Bron: Angélique Monguillon.

Age of the fauna's. The stratigraphy of the sediments in and around Senèze is extremely complicated, and several scholars tried to date the faunas (see inset). The age of the fauna's is estimated at between 2.1 Ma and 1.5 Ma, but it cannot be excluded that we deal with several faunas that succeeded each other (Azzaroli *et al.*, 1988). The lack of *Anancus arvernensis* indicates that the fauna of Senèze slightly predates that of nearby Chilhac. Grey bars: age estimation according to: (1) Heintz, 1968; Bout, 1970; Guérin, 1980; (2) Bonifay, 1972; (3) Azzaroli *et al.*, 1988, 1997; (4) Chaline, 1997; (5) Sardella *et al.*, 1999; (6) Delson, 1973; Delson & Plopsor, 1975; (7) Maul *et al.*, 1998; Maul, 2004. Source: Angélique Monguillon.

verkocht aan musea en universiteiten te Lyon, Parijs en Basel.

Al vrij snel werden de geologische afzettingen van Senèze, met hun opmerkelijke overvloed aan fossielen en de grote soortenrijkdom van de fossiele zoogdierfauna, wereldwijd bekend en werden er met regelmaat nieuwe opgravingen uitgevoerd in de omgeving, door achtereenvolgens professor C. Depéret, de

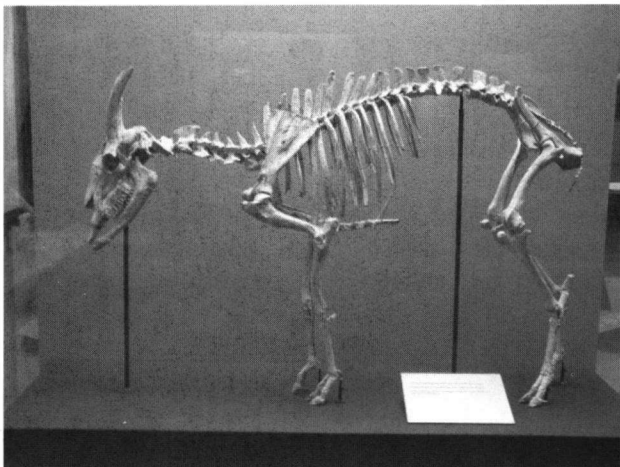


Fig 4 Een compleet skelet van een antiloo uit Senèze: *Nemorhaedus philisi*. Natuurhistorisch Museum, Basel (Zwitserland).

A complete skeleton of an antelope from Senèze: *Nemorhaedus philisi*. Natural History Museum, Basel (Switzerland).

Zwitsers Stehlin en Schaub van de universiteit van Basel, professor Absolon van de universiteit van Brno (Tsjechië), J. Roger uit Parijs (1954). Ook een groep studenten van de universiteit van Poitiers bezocht Senèze om er onder leiding van professor Cristian Guth fossielen te zoeken en te bergen. Het overgrote deel van de fossielen die tot op heden zijn geborgen, bevindt zich in de paleontologische collecties van de faculteit der natuurwetenschappen te Lyon, het Natuurhistorisch Museum te Parijs en het Natuurhistorisch Museum te Basel.

Bij boringen tussen 1962 en 1965 zijn op ca. 100 m ten oosten van Senèze, behalve de resten van vissen en ongewervelden, mede dankzij pollenonderzoek, ook vele nieuwe plantensoorten ontdekt.

De meest recente onderzoeken vinden sinds 2000 plaats, waarbij ieder jaar in de maand juli opgravingen worden uitgevoerd door een Frans-Amerikaans onderzoeksteam o.l.v. Dr. Claude Guérin, Dr. Martine Faure en Dr. Eric Delson. Deze onderzoeken zijn erop gericht

de vele raadsels omtrent de fossielrijke afzettingen van Senèze te ontrafelen, zoals de ouderdom van de fauna's, de stratigrafie en de processen welke hebben plaats gevonden sinds het sterven van het dier en die een rol hebben gespeeld in het fossilisatieproces (taphonomie). Verder werden er fossielen verzameld om in hun stratigrafische context te worden geplaatst en om nieuwe soorten aan de faunalijst toe te kunnen voegen. Vooral de carnivoren hebben daarbij de belangstelling van de onderzoekers.

Fauna

De Plio-Pleistocene fauna van Senèze moet bijzonder rijk aan soorten zijn geweest, want van ten minste dertig diersoorten zijn de resten, soms zelfs de complete skeletten (figs. 4 en 5), teruggevonden. De faunasamenstelling van Senèze lijkt te wijzen op een relatief warm en vochtig (sub)tropisch klimaat, gunstig voor de ontwikkeling van een kruidenrijk woud met open vlakten, waar olifanten, neushoorns, apen

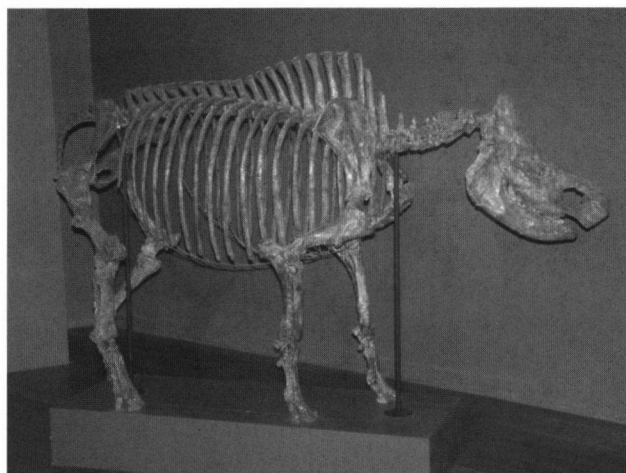


Fig 5 Een compleet skelet van een neushoorn uit Senèze: *Dicerorhinus etruscus*. Natuurhistorisch Museum, Basel (Zwitserland).

A complete skeleton of a rhinoceros from Senèze: *Dicerorhinus etruscus*. Natural History Museum, Basel (Switzerland).

en grote katachtige roofdieren leefden, samen met herten, antilopen en paarden. Bepaalde soorten (zoals eenden, ooievaars, vissen, kikkers, amfibieën en schildpadden) bevestigden de aanwezigheid van een meer.

Carnivoren waren rijk vertegenwoordigd in de fauna van Senèze met onder andere Canidae, Ursidae, Hyaenidae en Felidae, en het zijn met name de sabeltandkatten *Homotherium* en

Megantereon die een opmerkelijke plaats innamen binnen deze groep. Beiden behoren tot de Machairodontidae, de familie der sabeltandkatten, die weer op te splitsen is in "scimitar cats" - doorgaans slankere katten met lange ledematen en kortere, bredere caninen, zoals *Homotherium* - en "dirktoothed cats" waartoe *Megantereon* behoorde, die meer robuust waren gebouwd met korte, forse ledematen. De caninen van de laatste, waren doorgaans langer en smaller. Alvorens verder in te gaan op de sabeltandkatten *Homotherium* en *Megantereon* van Senèze wil ik een opmerking maken over enkele van de kenmerken die sabeltandkatten - dus ook de sabeltandkatten van Senèze - gemeenschappelijk hadden, waardoor ze afwijken van moderne katten. Het is dan ook onjuist te veronderstellen dat sabeltandkatten, omdat ze de afmetingen van een leeuw of panter hadden, ze ook wel geleefd zullen hebben als een leeuw of een panter. Met name de aanpassingen in de schedel, die het gevolg zijn van de lange bovenkaakshoektanden, moeten bepalend zijn geweest voor de wijze van jagen en voeden van deze katten.

De bovenkaakshoektanden bij sabeltandkatten waren lang en zijdelings afgeplat, al dan niet voorzien van fijne serratie (zaagtandkarteling) op het snijvlak. Bij de moderne katten zijn de bovenkaakshoektanden veel minder lang en conisch van vorm. De bovenkaakssnijtanden waren groter dan bij de moderne katten en stonden verder voorwaarts geplaatst. Ze waren bovendien puntig en boven- en onderkaakssnijtanden grepen in elkaar als de bek gesloten was, waardoor een stevigere grip op het prooidier mogelijk was. Bij moderne katten daarentegen staan de snijtanden in rechte lijn en sluiten op elkaar. In de onderkaak zien we bij de sabeltandkatten meer of minder grote uitstulpingen waarin de lange bovenkaakshoektanden veilig waren opgeborgen als de bek gesloten was. Het coronoïde proces van de onderkaak is opvallend lager dan bij moderne katten het geval is. Dit maakt het opensperren van de bek met een grotere hoek mogelijk, hetgeen noodzakelijk was vanwege de grote hoektanden. De onderkaakshoektanden waren relatief klein, de valse kiezen gereduceerd en de scheurkiezen waren vergroot.

Over de voedingswijze van sabeltandkatten is al heel veel gespeculeerd. De lange slanke

hoektanden maakten een omzichtige "kill" absoluut noodzakelijk, omdat breuk of verlies van de hoektanden de overlevingskansen sterk zou hebben verkleind. Men veronderstelt wel dat de prooi eerst werd neergehaald en met de krachtige poten stevig tegen de grond onder controle werd gehouden, waarna de hoektanden diep in de weke delen van het prooidier werden gedreven, bijv. luchtpijp of buik (A. Turner, pers. com. 29/10/05), waarna die met een houw werd opengescheurd. Een dergelijke aanval moet grote gapende wonden hebben veroorzaakt en het ligt voor de hand te veronderstellen dat het vlees met behulp van de puntige snijtanden verder werd losgerukt zodat het met de scheurkiezen kon worden geknipt om uiteindelijk te worden geconsumeerd.

Ook aan enkele post-craniale kenmerken kunnen we de specialisatie van sabeltandkatten aflezen. De wervelkolom is aangepast, en de staart is verkort. Hoe dit precies moet worden verklaard, is echter nog niet duidelijk.

De Sabeltandkatten

Familie Felidae

Subfamilie Machairodontidae

Soort *Homotherium crenatidens* Fabrini, 1890

Het skelet van *Homotherium* is kort na 1925 gevonden op de landerijen van P. Philis en opgenomen in de collecties van de universiteit Claude Bernard te Lyon (zie ook fig. 9), samen met vele andere fossielen en skeletten uit Senèze. Het skelet van *Homotherium* is uitgebreid bestudeerd en beschreven door Ballesio (1963).

Tijdens ons verblijf in Lyon in het voorjaar van 2004, waar ik samen met Charlie Schouwenburg was om onderzoek te doen naar Plio-Pleistocene carnivoren in diverse collecties, brachten we ook een bezoek aan de universiteit Claude Bernard, waarbij we ruimschoots de gelegenheid kregen onderzoek te doen aan het skelet van de *Homotherium* van Senèze. Bij bestudering kon ik vaststellen, dat het skelet zeer compleet is en de conserveringsgraad is in z'n algemeenheid genomen zeer goed, al zijn verschillende botten op meerdere plaatsen enigszins poreus en beschadigd. De schedel van *Homotherium* (fig. 6) was, mogelijk als gevolg



Fig 6 Schedel van *Homotherium*, Univ. Claude Bernard, Lyon. De schedel is relatief lang en smal, heeft kleine oogkassen en een groot neusgat. Het meest in het oog springend zijn de lange, smalle en zijdelings afgeplatte hoektanden, die aan de scherpe voor- en achterzijde zijn voorzien van fijne serratie (karteling); de punten van beide hoektanden zijn afgebroken.

Skull of *Homotherium*, Univ. Claude Bernard, Lyon. The skull is relatively elongated and narrow, has small eye sockets and a large nasal opening. Most obvious are the long, narrow and laterally compressed canines, which are serrated at the sharp cranial and caudal sides; the ends of both canines are broken.



Fig 7 Onderkaak van *Homotherium*, Univ. Claude Bernard, Lyon. De onderkaak is buitengewoon robuust en veel massiever dan die van de modernere katten (fig. 8). De typisch machairodonte kenmerken, zoals (relatief) kleine hoektanden, laag coronoïde proces, sterk gereduceerde valse kiezen en vergrote scheurkies, zijn goed herkenbaar.

Lower jaw of *Homotherium*, Univ. Claude Bernard, Lyon. The lower jaw is extremely robust and much more massive than those of modern cats (fig. 8). Typically machairodont features, such as (relatively) small canines, a low coronoid process, strongly reduced premolars and enlarged carnassials, are easily recognised.

van de hoge druk tijdens het fossilisatieproces, op meerdere plaatsen gebroken en verdrukt, maar is middels reconstructies zo goed als mogelijk in originele proporties gebracht. De jukboog ontbreekt aan de rechterzijde. De schedel is relatief lang en smal. Het meest in het oog springend zijn de lange, zijdelings afgeplatte hoektanden, die aan de scherpe voor- en achterzijde zijn voorzien van fijne serratie (zaagtandkarteling). Beide bovenkaakshoektanden zijn aan het uiteinde van de kroon afgebroken. De prémaxilla met bovenkaakssnijntanden reikt ver naar voren en is veel meer gebogen dan bij moderne katten. Dit wordt wel gezien als een aanpassing aan de lange bovenkaakshoektanden, die zeker een aangepaste voedingswijze gevegd zal hebben. Van de bovenkaakssnijntanden was alleen de rechter tweede snijtand aanwezig. Beide P3's zijn verdwenen. De scheurkiezen (P4) zijn zeer sterk ontwikkeld en vergroot ten opzichte van die van moderne katten. De M1, die bij katachtigen altijd zeer klein is, ontbreekt, en uit het ontbreken van de tandkassen valt af te leiden dat ze ook nooit aanwezig zijn geweest. Aan de schedel vallen verder de kleine oogkassen en het grote neusgat op.

De onderkaak van *Homotherium* (fig. 7) is buitengewoon robuust en veel massiever dan die van de modernere katten (fig. 8) en de typisch machairodonte kenmerken zoals (relatief) kleine hoektanden, lage coronoïde proces, sterk gereduceerde valse kiezen en vergrote scheurkiezen zijn goed herkenbaar. Het gebit van de onderkaak is nagenoeg compleet. Alleen de p3 van de rechteronderkaak ontbreekt. De hoektanden zijn voorzien van fijne serratie

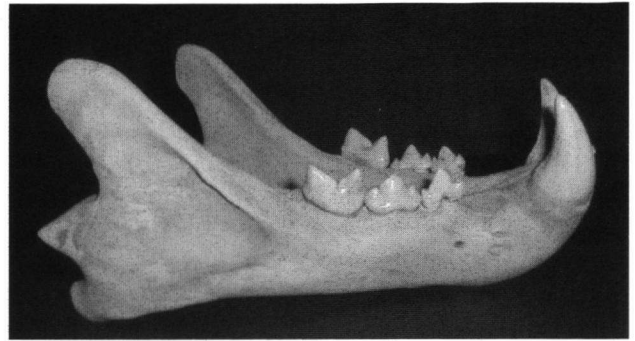


Fig 8 Ter vergelijking een onderkaak van een recente tijger (*Panthera tigris*).

For comparison a mandible of a living tiger (*Panthera tigris*).

(zaagtandkarteling). P4 en M1 vertonen sporen van zware slijtage, waaruit afgeleid kan worden dat we hier te maken hebben met een ouder dier. Op de linker onderkaak is tussen P4 en M1 een aanzienlijke botwoekering te zien als gevolg van een abces. De uitstulping in de onderkaak is bij *Homotherium* minder uitgesproken dan bij *Megantereon*.

De wervelkolom van *Homotherium* vertoont ook enkele aanpassingen. Ten opzichte van de wervelkolom van in afmeting vergelijkbare moderne katten zoals leeuw en tijger valt op, dat de totale lengte van de wervelkolom (staart uitgezonderd) vergelijkbaar is, maar de proporties verschillen; de rij halswervels is relatief langer dan bij de moderne katten. Ook dit wordt gezien als een aanpassing ten behoeve van het gebruik van de lange bovenkaakscaninen. De rij lendenwervels is juist korter dan bij moderne katten waardoor *Homotherium* mogelijk minder beweeglijk was.

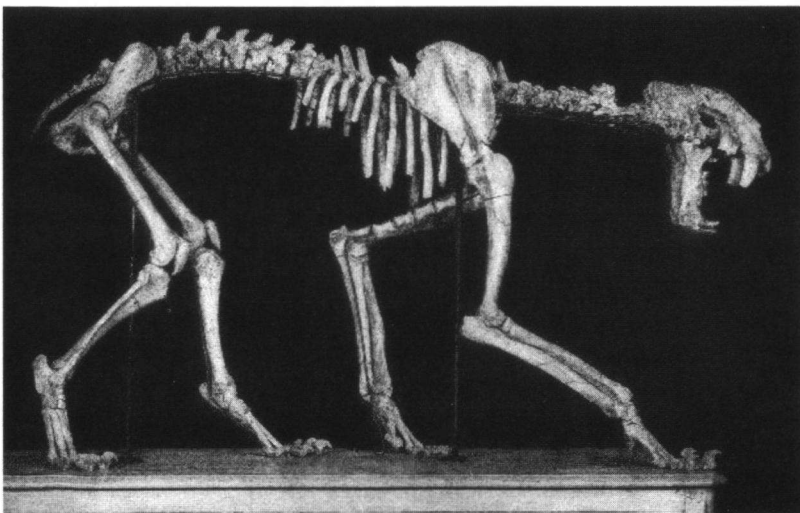


Fig 9 Vrijwel compleet skelet van *Homotherium*, Univ. Claude Bernard, Lyon. In deze opstelling komt de typisch hyena-achtige stand niet tot uitdrukking. © G. Patricot (in: Ballesio, R., 1963).

Almost complete skeleton of *Homotherium*, Univ. Claude Bernard, Lyon. In this mount the typical hyena-like posture cannot be observed. © G. Patricot (in: Ballesio, R., 1963).

Het schouderblad is groter en robuuster dan dat van een recente leeuw en tijger. De spieren waren sterk ontwikkeld. De voorpoten van *Homotherium* waren lang, slank en krachtig gebouwd. De linker opperarm vertoont opmerkelijke botwoekeringen die mogelijk veroorzaakt zijn door zich steeds herhalende verschillen in spierspanningen op de aanhechtingspunten.

De achterste ledematen van *Homotherium* verschillen aanzienlijk met die van moderne katten; het bekken is veel zwaarder en heeft wel wat weg van dat van de grottenbeer en de achterpoten zijn korter dan de voorpoten, wat het dier een hyena-achtig aanzien gaf (fig. 9). Het hielbeen is extreem verkort.

Biologie van *Homotherium*

Al deze kenmerken van *Homotherium* op een rijtje gezet doet het volgende beeld van deze kat ontstaan:

Homotherium was een grote, robuuste kat en met een schouderhoogte van ca. 95 cm groter dan *Megantereon*. Schedel en nek waren in belangrijke mate aangepast aan de functie van de lange gekartelde hoektanden, die met behulp van de lange krachtige nek diep in de weke delen van het prooidier konden worden gedreven. De onderkaak was voorzien van uitstulpingen waarin de lange bovenkaakshoektanden in rusttoestand opgeborgen lagen, maar die uitstulpingen zijn lang niet zo prominent als bij *Megantereon*. De krachtige voorpoten maakten het mogelijk het prooidier tegen de grond onder controle te houden terwijl een dodelijke beet kon worden toegebracht. De achterpoten waren korter dan de voorpoten wat het dier een hyena-achtig aanzien gaf.

Homotherium stond aan de top van de voedselketen; zo groot als een leeuw met een lichaamsgewicht dat tussen 200 en 300 kg zal hebben bedragen. Van de twee soorten sabeltandkatten van Senèze is *Homotherium* ongetwijfeld de dominante soort geweest. Lichaamsbouw en gewicht lijken uit te wijzen dat *Homotherium* geen snelle sprinter zal zijn geweest, maar eerder een jager die zeker een aanzienlijke snelheid kon ontwikkelen en zijn prooi over grote afstand kon volgen. Hij jaagde op zeer grote prooidieren, zoals runderen, paarden, grote herten en jonge mammoeten.

De lange, slanke hoektanden maakten een omzichtige "kill" absoluut noodzakelijk, omdat

een ongelukkige beet op bot of een onverwachte ruk van het prooidier het verlies van de hoektanden kon betekenen. De bovenkaakssnijtanden zijn buitengewoon groot en robuust en *Homotherium* moet ongetwijfeld in staat zijn geweest daarmee grote kracht te ontwikkelen bij het verscheuren of het verslepen van zijn prooi. De wat naar voren geplaatste snijtanden maakten het mogelijk het vlees verder los te rukken om het vervolgens met de scheurkiezen tot consumeerbare brokken te knippen.

Homotherium was een succesrijke soort die leefde van ca. 3 Ma tot ca. 25.000 jaar geleden. *Homotherium* verspreidde zich over Europa, Afrika, Azië en Noord-Amerika.

Familie Felidae

Subfamilie Machairodontidae

Soort *Megantereon cultridens* Croizet et Jobert, 1828

Het skelet van *Megantereon* van Senèze (zie ook fig. 12) is het enige van dat geslacht dat compleet is teruggevonden. Het is onder nr. 311 opgenomen in de collecties van het Naturhistorisches Museum te Basel. De belangrijkste kenmerken van het postcraniale skelet zijn beschreven door Schaub (1925) maar tot een gedetailleerde beschrijving van het complete skelet is het nooit gekomen.

In augustus 2005 was ik in de gelegenheid een bezoek te brengen aan het Naturhistorisches Museum in Basel, waar me de mogelijkheid en faciliteiten werden geboden het skelet van *Megantereon* te bestuderen en te fotograferen. Het skelet is, na jarenlang geassembleerd te zijn geweest weer gedemonteerd om onderzoek beter mogelijk te maken. Het skelet is zeer compleet, alleen de staartwervels, kuitbeen en enkele middenhands- en middenvoetsbeentjes ontbreken. Het skelet is redelijk goed geconserveerd; vaak is een stevige, fijne botachtige structuur aanwezig. Op enkele plaatsen daarentegen is de botstructuur korrelig en bros of waren de botten niet compleet zodat restauraties noodzakelijk waren. De ribben zijn erg fragmentair.

De schedel van *Megantereon* (fig. 10) is met een lengte van ca. 25 cm niet opvallend groot. Het gebit is compleet en opvallend gaaf. Het eerste dat opvalt aan de schedel zijn de lange, smalle en zijdelings sterk afgeplatte hoektanden. De snijvlakken van de hoektanden zijn scherp en in



Fig 10 Schedel met onderkaak van *Megantereon*, Natuurhistorisch Museum Basel (Zwitserland). De schedel van *Megantereon* is niet opvallend groot: ca. 25 cm lang. Het eerste dat opvalt aan de schedel zijn de lange, smalle en zijdelings afgeplatte bovenhoektanden.

Skull with lower jaw of *Megantereon*, Natural History Museum Basel (Switzerland). The skull of *Megantereon* is not remarkably large: c. 25 cm long. The first thing that catches the eye are the long, narrow and laterally compressed upper canines.



Fig 11 Onderkaak van *Megantereon*, Natuurhistorisch Museum Basel (Zwitserland). Deze vertoont een aantal opmerkelijke verschillen ten opzichte van die van een moderne kat: de veel kleinere hoektanden, de hoge stand van de hoektand ten opzichte van de kiezenrij, de grote uitstulping in de onderkaak en het lage coronoïde uitsteeksel.

Lower jaw of *Megantereon*, Natural History Museum Basel (Switzerland). It shows a number of remarkable differences compared to those of a modern cat: the much smaller canines, the elevated position of the canine compared to the molar row, the large extension of the lower jaw and the low coronoid process.

tegenstelling tot *Homotherium* zonder karteling. Wat verder opvalt is dat de prémaxilla met bovenkaakssnijtanden ver naar voren reikt. Dit wordt wel gezien als een aanpassing aan de lange bovenkaakshoektanden, die zeker een aangepaste voedingswijze gevegd zal hebben. Een restauratie aan de schedel is onjuist uitgevoerd waardoor de stand van de achterhoofsbeenderen te stijl is en daardoor geen juist beeld voor de soort geeft (Antón & Werdelin, 1998). De complete schedel van *Megantereon* die omstreeks 1960 in de omgeving van Dmanisi in de republiek Georgië is gevonden, illustreert dat verschil (Vekua, 1995).

De onderkaak van *Megantereon* (fig. 11) vertoont een aantal opmerkelijke verschillen ten opzichte van die van een moderne kat: de veel kleinere hoektand, de hoge stand van de hoektand ten opzichte van de kiezenrij, de grote uitstulping in de onderkaak en het lage coronoïde proces. De kiezenrij van de onderkaak vertoont minder grote afwijkingen ten opzichte van die van moderne katten (dit i.t.t. *Homotherium*, waar de kiezenrij wel sterk afwijkt van die van de moderne katten). De kiezen vertonen geen opvallende sporen van slijtage.

De aanpassingen in de wervelkolom van *Megantereon* waren mogelijk nog extremer dan bij *Homotherium*.

De lange beenderen van *Megantereon* zijn erg kort (fig. 12) in verhouding met die van moderne katten maar zijn niet minder robuust. De voorste ledematen waren sterker dan bij

moderne katten. De lange beenderen van de achterste ledematen vertonen dezelfde verkorting, maar de achterste ledematen waren niet extra versterkt t.o.v. die van moderne katten.

Biologie van *Megantereon*

Als we alle kenmerken van *Megantereon* op een rijtje zetten ontstaat het beeld van een grote, robuuste kat met het postuur van een moderne jaguar. Schedel en nek waren in belangrijke mate aangepast aan de functie van de lange hoektanden, die met behulp van de lange krachtige nek diep in de weke delen van het prooidier konden worden gedreven. De krachtige voorpoten maakten het mogelijk het prooidier tegen de grond gedrukt te houden. De onderkaak was voorzien van uitstulpingen waarin de lange bovenkaakshoektanden in rusttoestand opgeborgen lagen.

Megantereon stond hoog in de voedselketen: Hij was zo groot als een luipaard en met een geschat lichaamsgewicht tussen 100 en 150 kg moet hij in staat zijn geweest grote prooien te slaan zoals paarden, herten en runderen. De lange slanke bovenkaakshoektanden van *Megantereon* waren zo mogelijk nog kwetsbaarder dan bij *Homotherium* zodat ook hier een omzichtige "kill" noodzakelijk moet zijn geweest. Het verlies van de hoektanden zal voor de overlevingskansen van *Megantereon* net zo dramatisch zijn geweest als voor *Homotherium*.

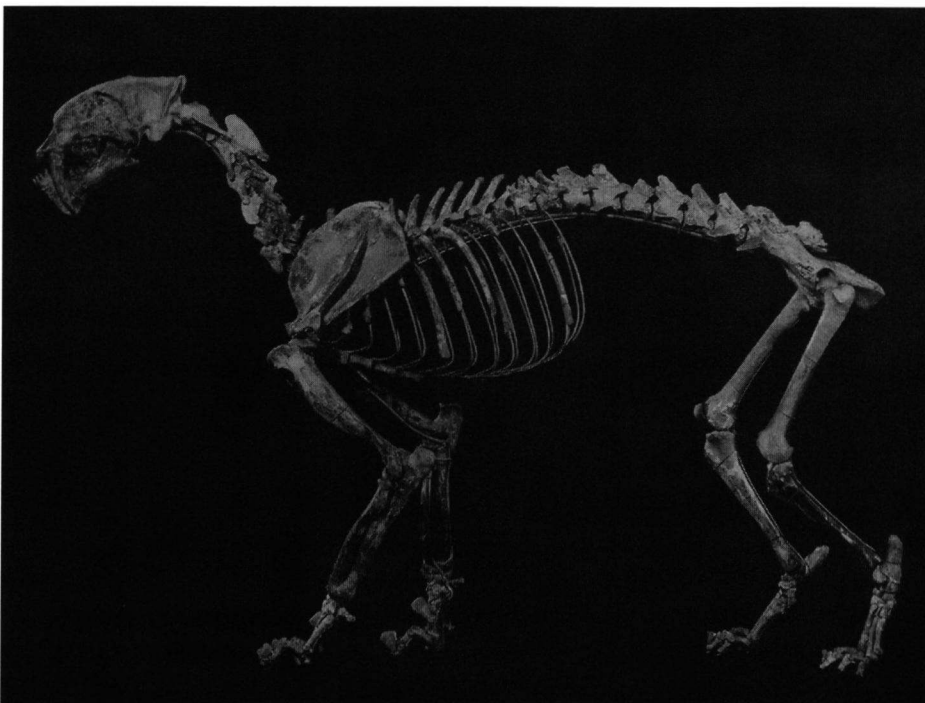


Fig 12 Compleet skelet van *Megantereon*, Natuurhistorisch Museum Basel (Zwitserland) (coll. nr. 311). Het skelet van *Megantereon* van Senèze is het enige van dat genus dat compleet is teruggevonden.

Complete skeleton of *Megantereon*, Natural History Museum Basel (Switzerland) (coll. no. 311). The skeleton of *Megantereon* of Senèze is the only recovered complete skeleton of the genus.

Megantereon was een zeer succesrijke soort die leefde van ca. 3 Ma tot ca. 1 Ma en die zich verspreidde over Europa, Azië, Afrika en Noord-Amerika.

Een vergelijking tussen beide katten

Als je beide skeletten met elkaar vergelijkt, wordt meteen duidelijk dat *Homotherium* een hoge, slanke kat is geweest, terwijl *Megantereon* juist een minder hoge, robuuste kat is. De kenmerken op een rijtje gezet, leveren de volgende verschillen op:

<u><i>Homotherium</i></u>	<u><i>Megantereon</i></u>
○ formaat van een leeuw	○ formaat van een grote panter
○ zeer lange hals	○ sterke, lange en slanke hals
○ verkorte lendenwervel-reeks	○ sterk verkorte lendenwervel reeks
○ ledematen slanker dan bij recente Felidae	○ korte, gedrongen ledematen, lange beenderen met verkorte schacht
○ sterke voorste ledematen	○ zéér sterke voorste ledematen
○ zeer grote bovenkaakshoektanden, sterk afgeplat en gekarteld	○ bovenkaakshoektanden lang, smal, afgeplat en glad.
○ krachtige, gekartelde snijtanden	○ minder robuuste snijtanden
○ P3 boven en onder sterk gereduceerd	○ P3 boven en onder minder gereduceerd

Tot besluit

In het Massif Central heersten zo'n twee miljoen jaar geleden kennelijk ideale omstandigheden voor de ontwikkeling van een rijke Plio-Pleistocene fauna. Vele fossiele resten uit deze fauna (of misschien moeten we zelfs spreken van meerdere fauna's), waaronder complete skeletten, zijn teruggevonden in een dichtgeslibd kratermeer in Senèze. Vooral de vondst van twee nagenoeg complete skeletten van sabeltandkatten - bovendien twee verschillende species - is uniek.

Deze fauna's zijn reeds meer dan honderd jaar het onderwerp van studie, maar alle onderzoeken ten spijt, lang niet alle vraagstukken omtrent Senèze zijn opgelost. Met name de stratigrafie en de ouderdom van de fauna's vragen nader onderzoek. Sinds de zomer van 2000 worden door een Frans - Amerikaans team o.l.v. Dr. Claude Guérin, Dr. Martine Faure en Dr. Eric Delson onderzoeken verricht te Senèze. Dit onderzoeksproject moet meer duidelijkheid brengen in de lokale geologie van deze ingewikkelde site en de taphonomische processen die tot de vorming van deze site hebben geleid. Ook wordt getracht de ouderdom van de fauna's definitief vast te stellen door middel van een combinatie van dateringsmethoden (ESR, argon en paleomagnetische correlatie). Verder wordt getracht het beeld van flora en fauna te completeren door het verzamelen van fossielen van de zeldzamere soorten (carnivoren, primaten, knaagdieren, vogels en vissen), pollen en diatomeeën uit de gereviseerde en gedateerde locaties en deze in een stratigrafische context te plaatsen. Momenteel is men doende alle onderzoeksdata uit te werken en in publicaties te vervatten.

Mocht u het verschijnen van de publicaties niet af kunnen wachten dan kan ik een bezoek aan het Naturhistorisches Museum in Basel van harte aanbevelen. Behalve het vermaarde skelet van *Megantereon* van Senèze bevat dit museum een uitgebreide paleontologische collectie met vele skeletten van Plio- Pleistocene zoogdieren uit de fauna van Senèze. Vele daarvan zijn tentoongesteld, samen met andere fossielen uit het Laat Pleistoceen maar ook uit andere era.

Dankwoord

Graag wil ik mijn dank uitspreken aan Dr. Claude Guérin (Univ. Claude Bernard, Lyon), Dr. Burkhard Engesser en Arne Ziem (Naturhistorisches Museum, Basel) voor het verlenen van toegang tot de aan hun zorg toevertrouwde collecties, maar vooral ook voor de grote gastvrijheid en behulpzaamheid in vele opzichten, die ik tijdens mijn bezoeken mocht genieten. Voorts wil ik mijn dank uitspreken aan Dr. John de Vos voor de vele adviezen welke hij mij heeft gegeven bij het verzamelen en uitwerken van de gegevens en voor het kritisch doornemen van het manuscript. Klaas Post en Dick Mol wil ik danken voor hun niet aflatende stimulans in vele vormen bij mijn onderzoeken in dit verband.

Adres van de auteur

K. van Hooijdonk
Kerkstraat 14
4715 RN Rucphen
cvhooijdonk@home.nl

Literatuur

Antón, A. & L. Werdelin, 1998. Too well restored? The case of the *Megantereon* skull from Senèze. Lethaia Seminar, Lethaia 31: 158 - 160. Oslo 1998 06 15.

Azzaroli, A., C. de Giuli, G. Ficcarelli & D. Torre, 1988. Late Pliocene to early mid-Pleistocene mammals in Eurasia: faunal succession and dispersal events. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 66: 77-100.

Ballesio, R., 1963. Monographie d' un *Machairodus* du gisement Villafranchien de Senèze: *Homotherium crenatidens* Fabrini. 129 pp.

Devis, G., 1970. Le Volcanisme et le Gisement Fossilifère de Senèze (Haut- Loire). Revue des Sciences Naturelles d'Auvergne 36: 25 - 87.

Reumer, J. W. F., L. Rook, K. van der Borg, K. Post, D. Mol & J. de Vos, 2003. Late Pleistocene survival of the Saber-Toothed Cat *Homotherium* in Northwestern Europe - Journal Vertebrate Paleontology 23 (1): 260-262.

Schaub, S., 1925. Ueber die Osteologie von *Machairodus cultridens* Cuvier. Eclogae Geologicae Helvetiae. Mitteilungen der Schweiz. Geologischen Gesellschaft XIX: 255- 266.

Turner, A. & M. Antón, 1997. The big cats and their fossil relatives. Columbia University Press, 234 + 18 pp.

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

Van Hooijdonk, C., 2003. Wetenswaardigheden over *Homotherium*, Cranium 20 (2): 23 -30.

Vekua, A., 1995. Die Wirbeltierfauna des Villafranchium von Dmanisi und ihre biostratigraphische Bedeutung. Römisch-Germanisches Zentralmuseum, 180 pp, 54 figs.

in Nederlandse collecties en weetjes over sabeltandkatten

<http://paleo.amnh.org/index>. Zeer informatieve website van het American Museum of Natural History over de eigen collecties, wetenschappelijk onderzoek en veldonderzoek. Zeer de moeite waard, leerzaam en bruikbaar voor vele WPZ leden zijn ook de veldnotities van grote Amerikaanse paleontologen als Osborn, Matthew, Brown en Simpson.

<http://research.amnh.org/nycep/seneze>. Powerpoint presentatie veldwerk project Senèze.

http://web.gc.cuny.edu/anthropology/field_seneze.html. Homepage van het Senèze fieldwork project, van het Frans-Amerikaanse onderzoeksteam dat sinds 2000 onderzoek doet te Senèze.

http://www.geocities.com/sabeltandkatten_seneze. Powerpoint presentatie gehouden voor de WPZ op de bijeenkomst van 10 december 2005 in het Ecodrome in Zwolle.

Addendum

Er zijn een aantal interessante internetsites met informatie over sabeltandkatten. In dit artikel is er niet naar gerefereerd, maar aangezien de sites zeer de moeite waard zijn voor vele WPZ-leden, heeft de redactie besloten ze hieronder toch op te nemen, bij wijze van uitzondering.

http://www.geocities.com/sabertooth_cat. Informatieve website over verschillende soorten sabeltandkatten, informatie over de belangrijkste sites en musea met sabeltandkatten, sabeltandkatten