



HAL
open science

Le lynx *Lynx pardinus spelaeus* Boule, 1910 du Pléistocène moyen de la grotte de l'Escale (Bouches-du-Rhône, France) : données paléontologiques et taphonomiques

Philippe Fosse, Jean-Baptiste Fourvel, Stéphane Madelaine

► **To cite this version:**

Philippe Fosse, Jean-Baptiste Fourvel, Stéphane Madelaine. Le lynx *Lynx pardinus spelaeus* Boule, 1910 du Pléistocène moyen de la grotte de l'Escale (Bouches-du-Rhône, France) : données paléontologiques et taphonomiques. *PALEO: Revue d'Archéologie Préhistorique*, 2020, 30 (2), pp.108-137. 10.4000/paleo.5283 . hal-03021732

HAL Id: hal-03021732

<https://hal.science/hal-03021732>

Submitted on 5 Jan 2021

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - NoDerivatives 4.0
International License



PALEO

Revue d'archéologie préhistorique

30-2 | 2020

Varia

Le lynx *Lynx pardinus spelaeus* Boule, 1910 du Pléistocène moyen de la grotte de l'Escale (Bouches-du-Rhône, France) : données paléontologiques et taphonomiques

*The Middle Pleistocene lynx Lynx pardinus spelaeus Boule, 1910 from Escale
cave (Bouches-du-Rhône, France): a paleontological and taphonomical analysis*

Philippe Fosse, Jean-Baptiste Fourvel et Stéphane Madelaine



Édition électronique

URL : <http://journals.openedition.org/paleo/5283>

DOI : [10.4000/paleo.5283](https://doi.org/10.4000/paleo.5283)

ISSN : 2101-0420

Éditeur

SAMRA

Édition imprimée

Date de publication : 1 septembre 2020

Pagination : 108-137

ISSN : 1145-3370

Référence électronique

Philippe Fosse, Jean-Baptiste Fourvel et Stéphane Madelaine, « Le lynx *Lynx pardinus spelaeus* Boule, 1910 du Pléistocène moyen de la grotte de l'Escale (Bouches-du-Rhône, France) : données paléontologiques et taphonomiques », *PALEO* [En ligne], 30-2 | 2020, mis en ligne le 30 septembre 2020, consulté le 29 novembre 2020. URL : <http://journals.openedition.org/paleo/5283> ; DOI : <https://doi.org/10.4000/paleo.5283>



PALEO est mis à disposition selon les termes de la licence Creative Commons Attribution - Pas d'Utilisation Commerciale - Pas de Modification 4.0 International.

LE LYNX *LYNX PARDINUS* *SPELAEUS* BOULE, 1910 DU PLÉISTOCÈNE MOYEN DE LA GROTTTE DE L'ESCALE (BOUCHES-DU-RHÔNE, FRANCE): DONNÉES PALÉONTOLOGIQUES ET TAPHONOMIQUES

Philippe Fosse^a,
Jean-Baptiste Fourvel^a,
Stéphane Madelaine^b

a. Aix Marseille Université, CNRS, Minist. Culture, UMR 7269 LAMPEA, MMSH, 5 rue du Château de l'Horloge, BP 647, F-13094 Aix-en-Provence cedex 02 - fosse@mmssh.univ-aix.fr, fourvel@mmssh.univ-aix.fr

b. Musée National de Préhistoire, 1 rue du Musée, FR-24620 Les Eyzies & Université Bordeaux, UMR 5199 (PACEA), bâtiment B8, allée Geoffroy Saint Hilaire, CS 50023, FR-33615 Pessac cedex - stephane.madelaine@culture.gouv.fr

Les lynx sont rares dans le registre paléontologique quaternaire. Fouillée dans les années 1960 par Eugène et Marie-Françoise Bonifay, la grotte de l'Escale, dans le Sud-Est de la France (Bouches-du-Rhône), renferme un puissant remplissage, daté de la première moitié du Pléistocène moyen. La présente étude dresse un inventaire actualisé des restes crâniens et postcrâniens de lynx identifiés dans les différents niveaux et livre un corpus ostéométrique pour l'ensemble des éléments squelettiques. Le nombre de restes attribués à cette espèce est de 435, le nombre minimal d'individus de 15, faisant de la grotte de l'Escale l'un des plus riches gisements à lynx des cavernes d'Europe. Par ses caractéristiques morphologiques dentaires, ce lynx appartient au lynx pardelle, dont il constitue une sous-espèce évolutive en raison de la fréquence élevée du métacornide sur la carnassière inférieure. Les données ostéométriques pour chaque dent / os, mises en ligne sur internet, permettent de décrire une « population » de lynx homogène avec un faible dimorphisme sexuel. Des données taphonomiques (fragmentation osseuse *in situ*, quasi absence de traces de prédation) et paléobiologiques (population composée d'individus adultes) suggèrent un piégeage des lynx dans les remplissages verticaux (dolines, cheminées) du site.

PALEO 30 | t. 2
JUILLET 2020
PAGES 108 À 137

MOTS-CLÉS Lynx des cavernes, *Lynx pardinus spelaeus*, ostéométrie, taphonomie.

The Middle Pleistocene lynx *Lynx pardinus spelaeus* Boule, 1910 from Escale cave (Bouches-du-Rhône, France) : a paleontological and taphonomical analysis

À Eugène Bonifay

Lynx are rare in the Quaternary paleontological record. Excavated in the 1960s by Eugène Bonifay and Marie-Françoise Bonifay, the Escale cave, in southeastern France (Bouches du Rhône), yields an important sedimentary filling, dated to the first half of the Middle Pleistocene. The present study provides an updated inventory of the cranial and post-cranial remains of lynx identified in the different levels and an osteometrical dataset on all teeth and bones as well. The number of identified specimens (NISP) attributed to the lynx is based on 435 teeth and bones, the minimum number of individuals (MNI), based on right calcaneus reach 15 adult individuals. The Escale cave is one of the richest deposits yielding lynx remains in Europe. Morphological characteristics noticed on teeth allow to identify undoubtedly this lynx to the Iberian lynx (*Lynx pardinus spelaeus*) and can be seen as an evolutionary chronoform (high frequency of the metaconid on the lower carnassial). The osteometrical data for each bone, available online, allow to describe an homogeneous «population» of lynx, with a low sexual dimorphism. Taphonomical and paleobiological data (bone fragmentation *in situ*, almost no toothmarks on bones, only young adult individuals) suggest that lynxes were trapped in the vertical fillings (sinkholes, chimneys) of the site.

INTRODUCTION

Les restes osseux pléistocènes du genre *Lynx* Kerr, 1792 sont, comparativement aux autres grands félins (lion des cavernes, léopard), rares dans les gisements archéologiques et paléontologiques européens. Pour autant, les données paléontologiques attestent de la très longue présence de ce genre en Europe (Pliocène moyen – Holocène) ainsi que de sa vaste distribution géographique (depuis les péninsules ibérique et italique au sud, le Royaume-Uni à l'ouest jusqu'aux contrées les plus orientales d'Europe et en Asie). Au cours du Plio-Pléistocène, les trois espèces historiquement identifiées (*Lynx issiodorensis* Croizet & Jobert, 1828 ; *Lynx lynx* Linné, 1758 et *Lynx pardinus* Temminck, 1827) sont présentes dans les gisements de plein air et plus couramment dans les cavités karstiques. Depuis la description princeps du lynx des cavernes (*Lynx pardinus* race *spelaea*) par Marcellin Boule (1910 et non 1906 régulièrement mentionné), soulignant pertinemment la difficulté à différencier les lynx nordique et ibérique d'un point de vue morphométrique, les études paléontologiques sur ce genre ont proposé différents schémas phylétiques entre ces « chrono »-formes (Kurten 1968, 1978 ; Ficarelli & Torre 1977 ; Werdelin 1981 ; Hemmer 2001 ; Testu 2006 ; Garrido 2008 ; Lorfèvre 2009 ; Ghezzo *et al.* 2015 ; Boiscani *et al.* 2016), récemment épaulés par la paléogénétique (Rodriguez-Varela *et al.* 2015a,b). La relative rareté des fossiles, la résolution chronologique des sites étudiés, l'évaluation de la variabilité ostéométrique des différentes espèces fossiles, la question du dimorphisme sexuel ou la résolution chronologique des sites étudiés (quasi absence de dates radiocarbone directes), les questions d'évaluation de la variabilité morphométrique ou du dimorphisme sexuel des séries fossiles sont autant de facteurs limitants, ayant favorisé ces différentes hypothèses sur la filiation des lynx au Quaternaire.

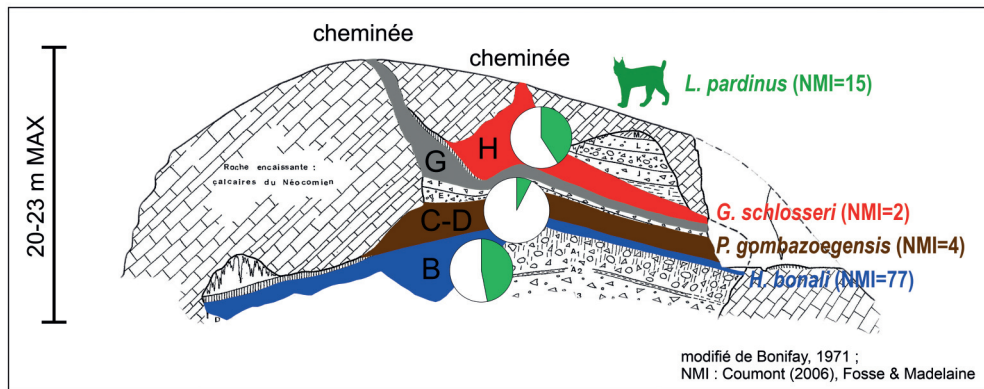
La grotte de l'Escale, fouillée dans les années 1960 par Eugène et Marie-Françoise Bonifay, constitue l'un des rares gisements paléontologiques français du Pléistocène moyen moyen. Renfermant une puissante séquence sédimentaire, ce site a livré un matériel paléontologique abondant attestant d'associations fauniques remarquables, composées de mammifères et d'oiseaux peu communs (Bonifay 1971 ; Bonifay 1974-75 ; Mourer-Chauviré 1975), dont une « population » de lynx des cavernes, partiellement étudiée (Bonifay 1971 : 267-271). Le présent article, réalisé en hommage à Eugène Bonifay, porte sur la révision systématique de l'ensemble des vestiges osseux de lynx, sur des analyses morphométriques et ostéométriques (variabilité spécifique), taphonomiques (traces) et des considérations paléobiologiques (structure des âges de la population de lynx). Ces nouvelles données permettent de discuter de la position évolutive de l'échantillon de l'Escale en comparaison avec d'autres séries européennes d'une part et d'évaluer le rôle qu'a joué ce félin dans la formation du site d'autre part.

KEY-WORDS Fossil pardin lynx, *Lynx pardinus spelaeus*, osteometry, taphonomy.

PRÉSENTATION DU SITE, STRATIGRAPHIE ET COMPOSITION FAUNIQUE

La grotte de l'Escale se situe sur la commune de Saint-Estève-Janson, à 30 kilomètres au nord d'Aix-en-Provence dans les Bouches-du-Rhône. Mise au jour en 1960 lors du creusement du canal EDF, la cavité, partiellement éventrée, a livré d'abondants vestiges paléontologiques appartenant à des espèces mammaliennes et aviaires peu communes dans les cortèges fauniques régionaux (tahr, glouton, harfang...), évoquant globalement des conditions climatiques froides. Des fouilles de sauvetage, effectuées entre 1962 et 1974 par Eugène et Marie-Françoise Bonifay, ont permis de décrire un puissant remplissage (20-23 mètres d'épaisseur), principalement composé de sédiments éoliens et de dépôts cryoclastiques (Bonifay 1962). Si la provenance stratigraphique (couche) ainsi qu'un numéro individuel ont été notés sur chaque vestige paléontologique, aucune coordonnée spatiale précise n'a été enregistrée. Cependant, certains spécimens, estampillés d'un astérisque, désignent leur découverte en tant que connexions anatomiques. Aucune esquille n'est présente dans les collections, la globalité de l'échantillon provenant vraisemblablement d'une sélection des pièces face à l'urgence des interventions de terrain. La séquence stratigraphique comprend cinq ensembles divisés en couches (fig. 1), d'épaisseur variable (in Coumont 2006 : 98, fig. 37). La couche basale (A = ensemble 1) ne renferme aucun ossement. L'ensemble 2, dénommé également ensemble froid moyen, est composé de phosphates qui forment la couche B ; les premiers restes de lynx en proviennent (fig. 1, tabl. 1), en apparence association avec l'hyène rayée fossile (*Hyaena prisca*) (Bonifay 1971), le loup (*Canis mosbachensis*) (Bonifay *ibid* ; Boudadi-Maligne 2010) et surtout le tahr (*Hemitragus bonali*), particulièrement abondant (Coumont 2006). Cette couche renferme en outre tous les restes osseux d'ours (*Ursus deningeri*) déterminés dans le gisement (Bonifay, *ibid*), témoignant d'un (sous)niveau repaire ou d'hivernation (B3/B4). L'ensemble

3 réunit les couches cryoclastiques C-D, E et F. La couche C-D se caractérise par la présence du jaguar européen (*Panthera gombazoegensis* = *Jansofelis vaufreyi* : Bonifay 1971 ; Fosse & Madelaine, obs. pers.). Les ossements de lynx y sont très rares (tabl. 1). L'ensemble 4, interstadaire, est assimilé à la couche G et n'a livré que trois restes de lynx (Bonifay 1971). Dans ce niveau, des foyers témoignant d'une fréquentation humaine ont été décrits (Bonifay & Bonifay 1963). Enfin l'ensemble 5, qui constitue la partie supérieure du remplissage, est composé des couches H, I, J, K, L. Cet ensemble est dénommé ensemble froid supérieur. C'est de la seule couche H et des sous-niveaux H1, H2, Hb (ou Hbase) composée de cailloutis cryoclastiques, que provient presque la moitié des vestiges de lynx du gisement (fig. 1, tabl. 1). Dans ce niveau ont été recueillis tous les ossements des deux individus de glouton (*Gulo schlosseri*) ainsi que des sept renards (*Vulpes praeglacialis*) (Bonifay 1971). La grotte de l'Escale présente un enregistrement paléobiologique unique, avec vraisemblablement, des phases d'occupation par les carnivores (ours, hyène rayée ?, jaguars ?, loups ?, renards) et des séquences de piégeage naturel (tahr) *pro parte* via les cheminées karstiques (Coumont 2006). Aucune trace d'intervention anthropique n'a été remarquée sur les vestiges paléontologiques. Le statut taphonomique et paléoécologique des lynx demeure inédit. L'âge proposé ici pour l'ensemble du remplissage sédimentaire est le stade isotopique 12 (« Mindélien » in Bonifay 1971). Le cortège faunique comprend les mêmes espèces (*Canis mosbachensis*, *Lynx pardinus spelaeus*, *Panthera gombazoegensis*, *Hemitragus bonali*) que la grotte du Vallonnet mais s'en distingue par l'absence d'éléments anciens tels que le grand guépard (*Acinonyx pardinensis*), l'hyène à museau court (*Pachycrocuta brevirostris*) et les (grands) cervidés (Moullé *et al.* 2006). Le jaguar européen semble disparaître vers la fin de la première moitié du Pléistocène moyen en France (ensemble 1 d'Artenac : Delagnes *et al.* 1999 ; Château : Argant *et al.* 2007) et d'une manière plus générale en Europe (Mosbach 2, Süssenborn...). Le tahr de l'Escale est morphologiquement



— FIGURE 1 —

Stratigraphie schématique de la grotte de l'Escale, avec les principales espèces mammaliennes par couche (en nombre minimal d'individus) ainsi que la fréquence du lynx des cavernes. Redessiné d'après Bonifay, 1971, modifié.

Schematic stratigraphy of Escale cave, with the main mammalian species per layer (minimum number of individuals) as well as the frequency of the cave lynx. Redrawn after Bonifay, 1971, modified.

	couche														Σ				
	B/Bsup		B2/B3		B4/Binf/B5		C/Cinf/C-D/D		E+G		H		H1/H2/Hsup			Hbase/Hb		hs	
	g	d	g	d	g	d	g	d	g	d	g	d	g	d		g	d	g	d
crâne (+ fgts)	1						1				2						1		5
maxillaire							2	1										2	5
C	2	3	1	1	2	1	1	1	1		1	1	1				1	1	18
P3	1	1		1															3
P4	1	1			1														3
mandibule	4	2	1	1	1			1		1	2	3	1				1	1	19
i3																			0
c	3				1	1						3				1		1	10
p4							1												1
m1					1			1											2
vertèbre, atlas																	1		1
vertèbre, axis	2																1		3
humerus, cpt												2		1	1				4
humerus, prox	5	1			1		1				2						1		11
humerus, dist	2	5					2				2	1		1	1			1	15
radius, cpt												2		2	1				5
radius, prox	1	2	1		1	1		1	1		2								10
radius, dist	1	1									3					1	1		7
ulna, cpt							1					1			1				3
ulna, prox		1	1	1	1					2	3						1		10
ulna, diaph			1	1															2
ulna, dist	1										1		2	1					5
carpe, magnum		1		1	1							1					1		5
carpe, scaphol		1	1	1	2	1									1				7
carpe, hamatum				1										1	1				3
carpe, pisiforme			1			1										1			3
métacarpe 1		2	1		1	1										1			6
métacarpe 2	1	3									1		1		1	1			8
métacarpe 3	1	1				1					1	1							5
métacarpe 4		2						1			3	2				1			9
métacarpe 5		1			1						1		1						4
coxal					1		2				1			1	1				6
fémur, cpt										1			1						2
fémur, prox							1	1			1	1							4
fémur, dist	2	5			1						2		2	1	1				14
patella												2	2						4
tibia, cpt	1						2				1	2	1	2					9
tibia, prox	3										2	2							7
tibia, dist	1	2				2	1	1			2						1	1	11
tarse, calcaneus	2	6	1		1	1	1	1			1	3		1		2		1	21
tarse, talus	2	3	1			2	1	1			2	1			1	1			15
tarse, cuboïde		1									2			2	1				6
tarse, naviculaire	1	2				1					2				1	1			8
tarse, ectocuneif.					1		1	1							1	1			5
métatarse 2	1	2					1				2			1	2				9
métatarse 3	1	1				1					1	1	1	1	2	2			11
métatarse 4												1		2	2				5
métatarse 5		1									1				1	1			4
phalange 1	16		6		16		3				7			13					61
phalange 2	8				9						1		2		6		1		27
phalange 3	1		4		1								6		2				14
Σ	65	51	20	8	42	16	15	17	3	1	42	33	23	15	43	22	11	8	435
Σ/level	116		28		58		32		4		75		38		65		19		435

TABLEAU 1

Décomptes par couche et en nombre de restes des ossements de lynx des cavernes (*Lynx pardinus spelaeus*) identifiés dans la grotte de l'Escale.

Teeth and bones (number of identified specimens) of cave lynx (Lynx pardinus spelaeus) from different levels of l'Escale cave.

proche de celui de Hundsheim en Autriche (Crégut-Bonnoure 2005-2006) et l'espèce est présente, parfois en abondance (Caune de l'Arago : Monchot 1996), dans des sites datés, d'un point de vue biostratigraphique, de la fin du Pléistocène inférieur et de la première moitié du

Pléistocène moyen (Crégut-Bonnoure *ibid*). Les associations fauniques de l'Escale sont rapportées à la biozone MNQ 22 (*sensu* Faure & Guérin, 1992) et désigne un remplissage enregistrant plusieurs phases climatiques.

LES LYNX MODERNES ET PLÉISTOCÈNES : CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

Le genre *Lynx* Kerr, 1792 comprend 4 espèces actuelles, réparties dans l'Hémisphère Nord : le lynx boréal (ou d'Europe), *Lynx lynx* Linné, 1758 présent en Europe tempérée/froide continentale (Est de la France, Europe septentrionale et centrale, Scandinavie) et en Asie (Chine, Mongolie, Russie) ; le lynx pardelle (ou ibérique), *Lynx pardinus* Temminck, 1827 aujourd'hui cantonné dans le sud de l'Espagne ; le lynx du Canada, *Lynx canadensis* Kerr 1792 en Amérique du Nord septentrionale (Canada, Alaska) ; le lynx roux (ou lynx Bai), *Lynx rufus* Schreber, 1776 présent dans les régions plus australes (Sud du Canada, États Unis et Mexique). Les lynx sont des prédateurs solitaires et se déclinent en plusieurs sous-espèces, suivant les caractéristiques de leur pelage, leurs aires géographiques et leurs biotopes. Pesant une vingtaine de kilogrammes en moyenne, le lynx boréal est le plus grand des lynx modernes et est plutôt inféodé à la forêt et à la taïga mais se retrouve également dans les grands espaces ouverts et/ou la haute montagne en Asie centrale (Jackson *et al.* 1996). Le cortège des proies consommées par cette espèce est diversifié, allant de la mésofaune (lièvre arctique, lièvre variable, pika, marmotte : Heptner & Sludskii 1992) aux ongulés sauvages de taille moyenne ; chevreuil, chamois (Heptner & Sludskii, *ibid* ; Breitenmoser & Haler 1993 ; Molinari-Jobin *et al.* 2002) et renne (Nieminen & Leppaluoto 1988 ; Nybakk *et al.* 2002) constituent ses principales proies. Plus petit et moins lourd (9-13 kg), le lynx pardelle occupe les habitats méditerranéens ouverts, principalement composés de garrigue. Dans ces espaces rocaillieux et secs, sa proie (presque) exclusive est le lapin de garenne (Gil-Sanchez *et al.* 2006). L'utilisation de tanières par les lynx semble être une spécificité des femelles suitées. Aucune mention relatant la fréquentation d'abris par des lynx solitaires et/ou mâles n'a été recueillie. L'association femelle adulte - jeunes constitue la caractérisation populationnelle des tanières. Pour le lynx boréal, les femelles utilisent deux types de sites : les tanières de mise bas (*natal dens*) et les tanières d'élevage (*maternal dens*) pour les jeunes lynx (1-4 individus par portée) ; les premiers sont principalement des abris rocheux, de petite taille (< 3m²) alors que les seconds peuvent être assez fréquemment des abris végétaux naturels (souches) et/ou de taille plus conséquente (jusqu'à 8m²) (Boutros *et al.* 2007 ; White *et al.* 2015). Les tanières de mise bas sont utilisées au début de l'été (juin-juillet), sur une période allant de 5 à 33 jours (Schmidt 1998). Dans les tanières d'élevage, la mortalité des jeunes lynx âgés de 3 à 4 mois est très importante, causée par l'exploration inexpérimentée des alentours de l'abri maternel (Jedrzejewski *et al.* 1996) et la transition à une alimentation solide (Naidenko 2006). Le lynx pardelle utilise également deux types de tanières (*natal dens*, *auxiliary dens*) mais toutes de formation naturelle végétale : anfractuosités de petite taille (< 0,5m²) dans les arbres pour les sites de mise bas, fourrés arbustifs importants (> 200m²) pour les sites auxiliaires. Les sites de mise-bas sont utilisés 2 à 3 semaines puis abandonnés au profit des tanières auxiliaires (Fernandez & Palomares 2000).

La systématique des félins est complexe, principalement en raison de la rareté des fossiles. Parmi les *Felidae* du Plio-Pléistocène eurasiatique de taille moyenne (10-25 kg), figurent le caracal (*sensu* Morales *et al.* 2003) et le lynx. Les différences ostéologiques entre ces formes sont minces et la classification a parfois considéré *Caracal* et *Lynx* soit comme genres distincts soit comme sous-genres l'un de l'autre (cf. Morales *et al.* 2003). Au Pliocène moyen, une forme proche du lynx d'Issoire (*Lynx aff. issiodorensis*) a été identifiée dans le site sud-africain de Langebaanweg 'E' Quarry (Hendey 1974) mais les synthèses les plus récentes semblent invalider cette identification (Werdelin & Peigné 2010). En Europe, au Pliocène, des restes de félin de taille moyenne ont été attribués à un caracal d'assez grande taille, *Caracal brevirostris*, à Serrat d'en Vaquer dans les Pyrénées orientales (Depéret 1890) et à un caracal plus petit, *Caracal depereti*, à Layna en Espagne (Morales *et al.* 2003). Pour ces auteurs, le caracal est l'unique félin (de cette catégorie pondérale) présent en Eurasie, *C. brevirostris* étant mis en synonymie avec *L. issiodorensis*. De fait, l'hypothèse d'un caracal pliocène n'explique pas l'origine du genre *Lynx* en Eurasie. Cette opinion ne peut être défendue, le lynx d'Issoire étant particulièrement bien identifié et décrit dans le site de Perrier-Etouaires (Kurten 1978), daté bio-chronologiquement du Pliocène supérieur. La position phylétique des différentes formes quaternaires d'Europe constituant le genre *Lynx* ont suscité de nombreuses hypothèses d'ordre évolutif et biogéographique (Kurten, *op. cit.* ; Werdelin 1981 ; Hemmer 2001 ; Garrido 2008 ; Cipullo 2010 ; Cherin *et al.* 2013 ; Boscaini *et al.* 2016). Les trois espèces (*Lynx issiodorensis* l.s., *Lynx lynx*, *Lynx pardinus/spelaeus*) sont toujours reconnues aujourd'hui, sans être toutefois aussi contingentes d'un point de vue géo-chronologique que par le passé. La transition chronologique entre *L. issiodorensis issiodorensis* Croizet & Jobert, 1828 (Pliocène supérieur / Pléistocène inférieur) et *L. issiodorensis valdarnensis* Werdelin, 1981 (Pléistocène inférieur final) puis entre *L. pardinus spelaeus* (Pléistocène inférieur final, Pléistocène moyen et supérieur) et enfin *L. pardinus pardinus* apparaît être la filiation graduelle la plus acceptée (Werdelin 1981). Néanmoins dès le début du Pléistocène inférieur, un lynx de petite taille est déterminé en Espagne (Fonelas P-1 (Garrido 2008). À partir de la seconde moitié du Pléistocène moyen, un lynx plus petit que le lynx boréal et présentant des particularités morphologiques dentaires proches du lynx ibérique apparaît clairement dans les remplissages du sud de l'Europe (Espagne, France, Italie ...) et a été dénommé *Felis (Lynx)*, race *spelaea* par Boule (1910 : 275) à partir du matériel des grottes du Prince et des Enfants (Monaco). Ce lynx est tantôt considéré comme une forme évolutive transitionnelle entre le lynx d'Issoire et le lynx pardelle moderne (Kurten 1978 ; Werdelin 1981), tantôt comme une espèce à part entière sans descendance (Bonifay 1971 ; Ficarelli & Torre 1977 ; Testu 2006). La révision progressive des vestiges paléontologiques, la résolution chronologique des gisements ou encore les données paléogénétiques des restes de lynx de différents gisements suggèrent une évolution complexe à l'échelle multi-continentale. La révision d'un matériel important permet de proposer un cadre réflexif sur la phylogénie des lynx du Plio-Pléistocène d'Europe.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le matériel paléontologique étudié dans le présent article provient des collections du Musée national de Préhistoire (MNP). Bien que préalablement triés par Marie-Françoise Bonifay, les vestiges osseux pouvant être rapportés au lynx n'ont été que partiellement publiés (66 restes appartenant à 9 individus *in* Bonifay 1971 : 267-271) et mesurés. La révision actualisée permet de dénombrer 435 restes (**tabl. 1** et voir liste par (sous)couche *in* **Annexe 1**). Le matériel paléontologique est très peu fragmenté ; par conséquent, les décomptes sont exprimés en NRD (nombre de restes déterminés) et non en NME (nombre minimal d'éléments). Les os longs qui présentent des cassures transverses ont parfois pu être recollés et s'avèrent être complets. La numérotation des os (**Annexe 1**) est toujours labélisée « CD 66 ... », correspondant à l'abréviation de Chemin départemental n° 66.

Les mesures effectuées sur les dents et éléments post-crâniens suivent globalement la nomenclature de von den Driesch (1976), complétée pour certains éléments anatomiques (carpiens, tarsiens) par des protocoles de mesures propres aux félidés (Sarrion 1978 ; Argant 1980 ; Argant 2010) ou aux ursidés (Tsoukala & D'Anglade 2002). La terminologie dentaire provient de Hemmer (1966), qui est globalement utilisée par Bonifay (1971).

Afin de ne pas alourdir cet article et démultiplier les tableaux, toutes les mesures effectuées sur le matériel de l'Escale ont été mises en ligne, libres d'accès (Fosse *et al.* 2020). La base de données ostéométriques se compose d'une trentaine de fichiers (tableurs au format csv, chaque feuille correspondant à un élément : canine supérieure (C), troisième prémolaire supérieure (P3), quatrième prémolaire supérieure ou carnassière supérieure (P4), mandibule, canine inférieure (c), troisième prémolaire inférieure (p3), quatrième prémolaire inférieure (p4), première molaire inférieure ou carnassière inférieure (m1), humérus, radius, ulna, scapholunaire, métacarpe 1, 2, 3, 4, 5, fémur, tibia, patella, calcaneus, talus, ectocunéiforme, métatarse 2, 3, 4, 5, phalange 1, 2, 3). Les résumés statistiques ainsi que toutes les mesures mentionnées dans le texte ou reportées sur les graphes sont issus de ces fichiers.

Les données comparatives incorporées à cette étude concernent le lynx boréal moderne (Hagmann 1899 ; Harlé 1910 ; Miller 1912 ; Kurten & Rausch 1959 ; Terzea 1963 ; Bonifay 1971 ; Van Bree & Clason 1971 ; Clot & Besson 1974 ; Ficarelli & Torre 1977 ; Valensi 1994 ; Testu 2006 ; Moussous 2014), le lynx pardelle moderne (Ficarelli & Torre 1977 ; Garcia-Perea *et al.* 1985 ; Cervera 1992 ; Valensi 1994 ; Testu 2006), le lynx d'Europe pléistocène et holocène (Hagmann 1899 ; Clot & Besson 1974 ; Altuna 1980 ; Werdelin 1981 ; Clot 1988 ; Clot & Duranthon 1990 ; Ballésio *et al.* 1991 ; Sablin 2001 ; Testu 2006 ; Moussous 2014), le lynx des cavernes *l.s.* (Harlé 1910 ; Paulus & Tron 1945 ; Bonifay 1971, 1978 ; Pillard 1972 ; Ficarelli & Torre 1977 ; Perez-Ripoll 1977 ; Sarrion 1978 ; Pons-Moya 1983 ; Ruiz-Selfa & Laurino 1986 ; Dufour 1989 ; Cervera 1992 ; Sarrion Montañana 1990 ; Cardoso 1993 ; Castaños 1993 ; Valensi 1994 ; Testu 2006 ; Madurell-Malapeira *et al.* 2014 ; Moussous 2014 ; Ghezzi *et al.* 2015 ; Boscaini *et al.* 2016), le lynx d'Issoire (Ficarelli & Torre 1977 ; Kurten 1978 ; Blanc 1984 ; Koufos 1992 ; Hemmer 2001 ; Montoya *et al.* 2001 ; Argant 2004 ; Garrido 2008 ; Cherin *et*

al. 2013 ; Petrucci *et al.* 2013). Les projections graphiques ont été réalisées avec R v.3.6.3 (R Core Team 2019) et les packages *dplyr* v.0.8.5 (Wickham *et al.* 2020), *ggplot2* v.3.3.0 (Wickham 2016).

Les âges individuels sont uniquement estimés à partir de travaux sur les changements de dentition (Garcia-Perea 1996 ; Marti & Ryser-Degiorgis 2018), aucun référentiel n'ayant été trouvé relatif aux épiphysations des éléments post-crâniens. Les restitutions pondérales (bodymass) ont été calculées à partir des équations proposées par van Valkenburgh (1990), Thackeray & Kieser (1992), Hemmer (2001, 2004), Turner & O'Regan (2002) et Garcia & Virgos (2007).

RÉSULTATS

Dans la grotte de l'Escale, les deux principaux carnivores de taille moyenne sont, quantitativement, le loup (NRD = 715 ; NMI = 36 : Boudadi-Maligne 2010 : 166, tableau 53) puis le lynx des cavernes (NRD = 435 ; NMI = 15 : cette étude). La majorité des restes de lynx provient de la couche B (NRD = 202 ; **tabl. 1 et fig. 1**) et de la couche H (NRD = 178 ; *ibid.*). Les nombres minimum d'individus sont respectivement de 7 et de 6 lynx pour les niveaux B et H d'après les calcaneus droits. Le NMI total (autres couches et matériel hors stratigraphie) atteint 15 individus (**tabl. 1**). Trié et/ou déterminé par couche et niveau, le matériel paléontologique est toutefois étudié ici dans sa globalité (tous niveaux et hors stratigraphie) car aucune différence de taille ou de distribution squelettique n'apparaît d'un point de vue statistique. Qu'il s'agisse des spécimens de la couche B ou ceux de la couche H, les différences métriques sont trop réduites pour être significatives. En outre, en dépit d'un échantillon global important (NRD = 435), les échantillons par couche, en particulier pour ce qui est des éléments les plus fréquemment utilisés (carnassières inférieures), restent trop faibles (respectivement six et cinq m1 pour les couches B et H). L'attribution spécifique des restes post-crâniens repose sur les caractères morphologiques diagnostiques des félidés (deux premières vertèbres cervicales, carpiens, tarsiens, phalanges, os longs, métapodes). Des côtes fragmentaires ainsi que des vertèbres thoraciques et lombaires (~20) n'ont pas été prises en compte et seraient à rapporter à l'une ou l'autre des espèces de carnivores de taille moyenne (loup, lynx). D'une manière générale, le matériel de la grotte de l'Escale rapporté au lynx comprend l'ensemble des éléments squelettiques, crâniens et post-crâniens (**tabl.1, fig. 2**), à l'exception des scapulas (cavités glénoïdes), et s'avère homogène en taille.

Les restes dentaires (planches 1-2, **tab. 2**)

Deux crânes sont complets et portent encore certaines dents (B-611 et H-7622) mais sont fortement déformés (écrasement et consolidation importants), rendant impossible les diagnoses morphologiques proposées par Boule (1910 : 272) pour distinguer *L. lynx* et *L. pardinus*. Quelques mesures ont néanmoins été prises (Bonifay 1971 : 268, tableau 77) et donnent des longueurs condylobasales (LCB) respectives de 135,3 mm (CD 66 B-611) et de 133,0 mm (CD 66 H-7622) ; ces deux crânes sont systématiquement plus allongés que les crânes de lynx pardelle actuels femelles (110,0 mm ± 4, n=7) et mâles

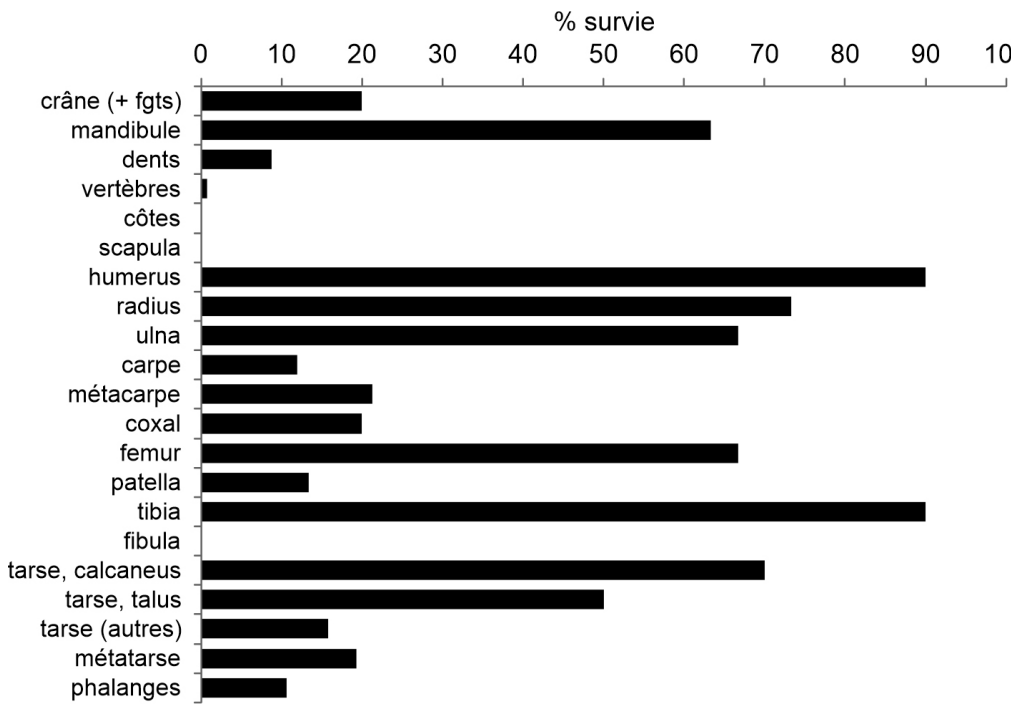


FIGURE 2

% de survie des éléments squelettiques de lynx des cavernes (*Lynx pardinus spelaeus*) de la grotte de L'Escale.

% survival of skeletal parts of the cave lynx (*Lynx pardinus spelaeus*) in Escale cave.

	C inf	P/3	P/4	M/1
n	13	12	14	13
DMD Min-max	7,4-8,6	8,3-9,8	10,4-11,9	12,8-15,2
Moy.	8,1	9	11,4	14,1
SD	0,4	0,5	0,4	0,6
n	14	12	14	14
DVL Min-max	6,2-7,4	4,4-5,2	5,2-6,2	5,5-6,7
Moy.	6,6	4,9	5,7	6,1
SD	0,3	0,2	0,3	0,3

	C sup	P3/	P4/	M1/
n	20	10	10	1
DMD Min-max	7,4-9,9	9,9-11,9	16,2-18,4	
Moy.	8,3	11,3	17,2	3,5
SD	0,6	0,6	0,6	
n	19	10	9	3
DVL Min-max	6,2-7,6	5,5-6,2	7,7-8,1	6-7,3
Moy.	6,8	5,8	7,9	6,6
SD	0,4	0,2	0,2	0,7

TABLEAU 2

Données statistiques pour les dents supérieures et inférieures des lynx des cavernes (*Lynx pardinus spelaeus*) de la grotte de L'Escale.

Statistical data for the cave lynx (*Lynx pardinus spelaeus*) upper and lower teeth from L'Escale cave.

(121,7 mm ± 2,6, n=10) (Garcia-Perea *et al.* 1985) et sont comparables aux plus petites femelles de lynx boréal modernes (126,2-137mm (n=5) : Van Bree & Clason 1971 ; Clot & Besson 1974), les mâles étant nettement plus grands (137,5-145,0mm (n=8) : Van Bree & Clason *ibid* ; Altuna 1980 ; Fosse & Madelaine, obs. pers.). Les crânes de l'Escale sont de même taille que celui de Pantalla (LCB = 140 mm), attribué à la chrono-forme évoluée du lynx d'Issoire, *Lynx issiodorensis valdarnensis* (Cherin *et al.* 2013) et sont nettement plus petits que celui des Etouaires (LCB = 168 mm), rapporté à sa forme ancestrale (robuste), *L. issiodorensis issiodorensis* (Kurten 1968). Deux autres exemplaires de l'Escale sont réduits à leurs boîtes crâniennes, les maxillaires étant isolés. Le maxillaire CD 66 D-914 présente une canine relativement globuleuse et deux sillons en face vestibulaire propres aux félidés ainsi que la série jugale complète, composée de P3, P4 et M1. L'absence de la P2 est caractéristique du genre *Lynx* (Boule 1906, 1910), même si cette dent peut être exceptionnellement présente (8-27 % : Garcia-Perea 1996). Le diastème est très court sur

ce maxillaire (7,3mm). Au moins dix-huit canines isolées ainsi que trois P3 et trois P4 (carnassières supérieures) complètent la série des restes du crâne.

Les canines (C) présentent un collet arrondi, typique de ces dents supérieures, avec un diamètre mésio-distal (DMD) sensiblement plus fort que le diamètre vestibulo-lingual (DVL). Le matériel de l'Escale (n = 19) est homogène, trouvant sa place au sein des populations des lynx des cavernes du Pléistocène supérieur *l.s.* et affiche des dimensions sensiblement inférieures à celles relevées pour le lynx boréal moderne et pléistocène ainsi que pour le lynx des Etouaires. Les canines de *L. issiodorensis valdarnensis* sont quant à elles tout à fait comparables aux valeurs obtenues pour le lynx des cavernes. Seules les canines D-914 et R-727 de l'Escale apparaissent plus robustes que les autres, posant le difficile problème du dimorphisme sexuel chez le genre *Lynx* à partir des restes dentaires (cf. *infra*).

Sur les troisièmes prémolaires supérieures (P3), le protocône est toujours très développé et élevé, pointant très nettement des autres cuspidés. Sur neuf dents étudiées, un modeste parastyle apparaît à six reprises, à l'avant du protocône. A l'arrière de ce dernier, un denticule postérieur (hypocône *sensu* Hemmer) est toujours bien net surmontant un cingulum (bourrelet *sensu* Bonifay) touchant presque le parastyle de la carnassière supérieure. C'est au niveau de ce denticule que le diamètre vestibulo-lingual est le plus fort, cette dent s'élargissant dans sa partie distale. Pour cette dent, *L. issiodorensis issiodorensis* apparaît particulièrement grand, souvent plus robuste que le lynx boréal actuel ou pléistocène. Les lynx des cavernes forment, à l'exception de rares spécimens de Montoussé 1 et de l'Observatoire, un ensemble homogène, de taille beaucoup plus petite que les lynx précédents. Les échantillons de l'Escale (n = 10) s'intègrent parfaitement dans ce groupe de lynx des cavernes du Pléistocène moyen final et du Pléistocène supérieur (fig. 3). Cette dent présente une plus grande homogénéité que la canine supérieure et il est difficile de séparer des chrono-formes en raison des variations de taille intra-populationnelles. Les lynx d'Issoire « évolués » (*L. issiodorensis valdarnensis*), bien que présentant un DMD sensiblement plus important que les lynx des cavernes du Pléistocène supérieur, s'accordent bien avec tous ces lynx des sites d'Europe de la bordure méditerranéenne, formant un groupe de taille homogène et dénommé *Lynx issiodorensis ssp. ex aff. spelaeus* (Hemmer 2001).

La carnassière supérieure (P4) constitue l'avant-dernière dent de la série jugale supérieure. Le protocône, haut et imposant, se situe presque au milieu de la dent. Le talon est composé du parastyle bien marqué et surplombant, en position linguale, un ectoparastyle. Sur huit dents examinées, ce dernier est présent à cinq reprises (dont deux fois (CD 66 B-40 gauche et droit) très net) et absent à trois reprises (CD 66 C-D 610 gauche et droit, CD 66 D-914). À l'arrière du protocône se trouve un métacône allongé, séparé du denticule précédent par un sillon d'autant plus profond et large que la dent est usée. Les dimensions relevées sur cette dent font apparaître deux

groupes de lynx pléistocènes (fig. 4), composés d'une part des lynx de grande taille (*L. issiodorensis issiodorensis* et la plupart des *L. lynx*) et d'autre part le groupe spéléon où figurent les lynx plus petits (*L. spelaeus*, *L. pardinus spelaeus*, *L. issiodorensis valdarnensis*). Les neuf carnassières supérieures de l'Escale se situent toutes au sein des petits lynx, à l'exception de l'exemplaire CD 66 D-914, qui affiche un diamètre mésio-distal sensiblement plus important (fig. 4). Le matériel de l'Escale est comparable au spécimen du Vallonnet, attribué au lynx des cavernes (de Lumley *et al.* 1988 ; Testu 2006).

Les mandibules sont abondantes (n = 18) ; deux sont complètes et portent leur canine ainsi que la rangée dentaire jugale, composée de p3, p4 et m1. L'absence des p2 répond à celle de leurs homologues supérieures. La p2 est exceptionnellement présente (7-20% : Garcia-Perea, 1996) chez le lynx pardelle moderne. Les mandibules comprennent deux foramens mentonniers, le premier relativement cylindrique, en arrière de la canine sous le court diastème et le second, plus petit et étiré, sous la p3. Ces mandibules présentent un aspect d'allongement plus marqué que chez le lynx boréal (moderne), en raison de la faible hauteur de la branche horizontale (16 mm en moyenne sous la m1) et de « l'étirement » de la branche montante, moins haute et moins angulaire en son bord supérieur ainsi qu'avec une fosse massétérique comparativement plus développée horizontalement, allant jusqu'au bord postérieur de la m1. Sur les mandibules complètes, les longueurs totales sont respectivement de 91,5 mm (CD 66 H1-15074) et de 97,5 mm (CD 66 B-37), comparables aux mesures relevées sur des mandibules de lynx pardelle actuel (93,8 mm : Testu 2006) et sont inférieures aux longueurs provenant d'échantillons de lynx boréal moderne ou pléistocène, qui dépassent fréquemment 100 mm (Van Bree & Clason 1971 ; Clot & Besson 1974 ; Altuna 1980). Les longueurs des rangées jugales ont souvent été utilisées pour distinguer *L. lynx* / *L. pardinus* (Boule 1910 ; Bonifay 1971), avec une séparation moyenne à valeur spécifique de 35 mm. Sur toutes les mandibules de l'Escale (n = 6), cette mesure est toujours comprise entre 32,3 mm et 33,6 mm alors que des valeurs de 38,1 mm (droit) et 40,6 mm (gauche) ont respectivement été mesurées pour un lynx boréal mâle moderne de Norvège (collections MNP).

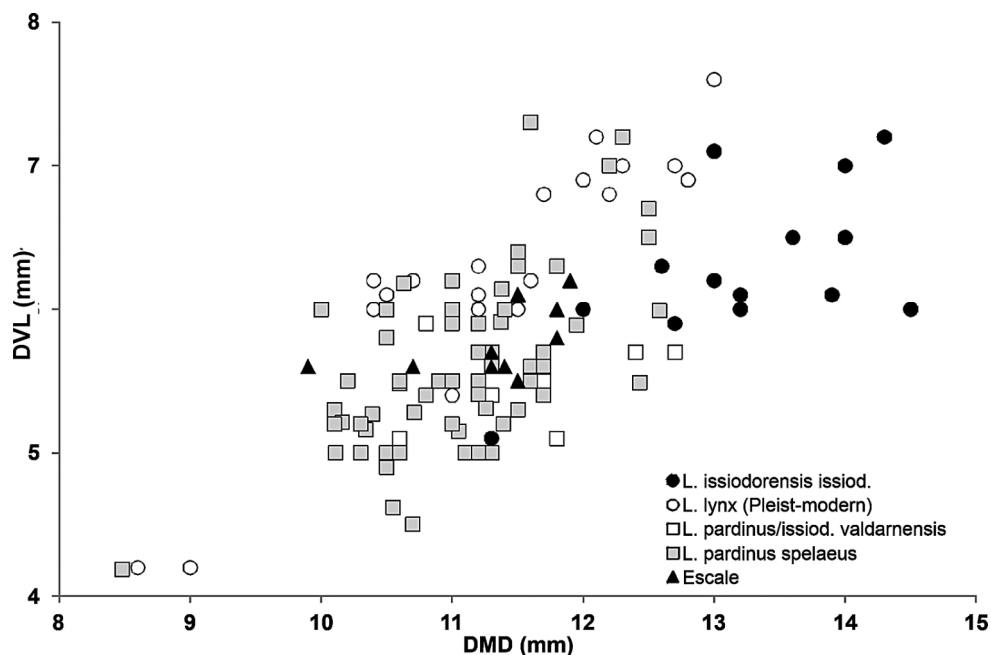


FIGURE 3

Dimensions (diamètre mésio-distal x diamètre vestibulo-lingual, en mm) des P3/ du lynx des cavernes (*Lynx pardinus spelaeus*) de la grotte de l'Escale. Comparisons avec d'autres lynx pléistocènes et holocènes.

Dimensions (antero-posterior diameter x transverse diameter, in mm) of the cave lynx (*Lynx pardinus spelaeus*) P3/ from Escale cave. Comparisons with other Pleistocene and Holocene lynxes.

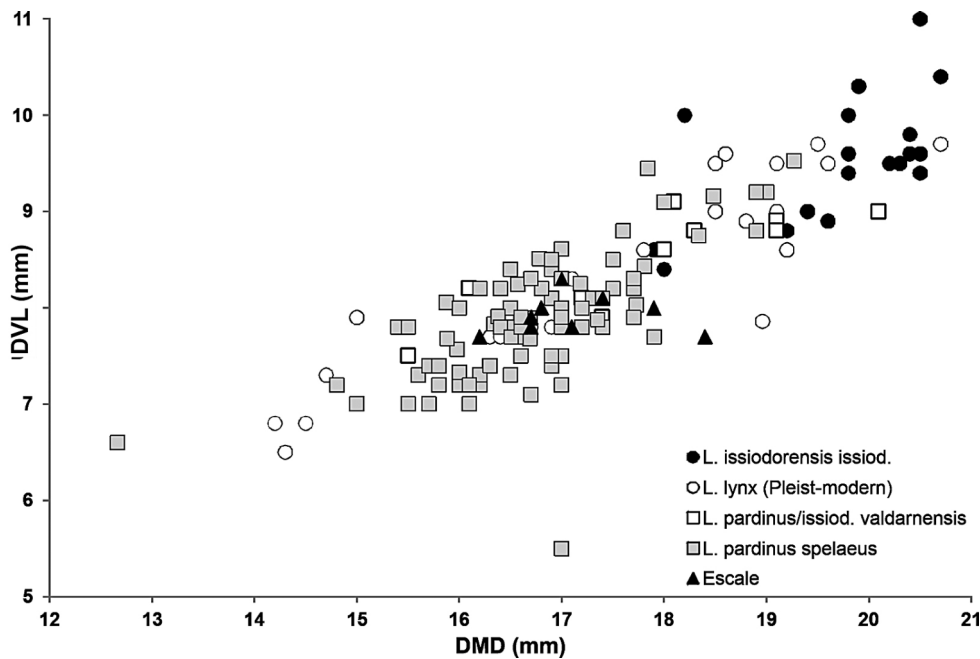


FIGURE 4

Dimensions (diamètre méso-distal x diamètre vestibulo-lingual, en mm) des P4/ du lynx des cavernes (*Lynx pardinus spelaeus*) de la grotte de L'Escalé. Comparaisons avec d'autres lynx pléistocènes et holocènes.

*Dimensions (antero-posterior diameter x transverse diameter, in mm) of the cave lynx (*Lynx pardinus spelaeus*) P4/ from Escalé cave. Comparisons with other Pleistocene and Holocene lynxes.*

Les canines inférieures (c) sont relativement nombreuses ($n = 15$). Ces dents sont comprimées transversalement au niveau du collet, l'ouverture alvéolaire étant moins large que son homologue des maxillaires. Les distinctions spécifiques sont difficiles à mettre en évidence pour cette dent, le recouvrement entre le lynx boréal moderne et pléistocène avec les lynx « spéléens » étant très important. Le lynx d'Issoire archaïque (Les Etouaires) apparaît toujours comme le plus grand des lynx quaternaires, dépassant parfois le lynx boréal (mâle) moderne. La « population » de l'Escalé est beaucoup plus petite et se fonde parfaitement dans la variabilité des lynx des cavernes du Pléistocène supérieur.

Chez les lynx, la troisième prémolaire inférieure (p3) constitue la première dent de la série jugale. À l'Escalé, sur treize p3, le protoconide est particulièrement haut et le paraconide est toujours visible, avec, en proportions similaires, un développement modéré à nettement marqué. Cette dernière cuspidé est absente sur une seule dent (CD 66 B-2080), modérément développée sur cinq autres (CD 66 B3-7936*, CD 66 B4-8379, CD 66 H-2313, CD 66 H-2316, CD 66 H-2342) et particulièrement nette à six reprises (CD 66 16357 Rem, CD 66 B-37, CD 66 B-54, CD 66 B-6112, CD 66 B3-7936*, CD 66 H1-15074). La fréquence plus élevée d'un paraconide très marqué chez *L. pardinus* constitue l'un des critères de distinction spécifique avec *L. lynx* (Bonifay 1971). Sur deux p3 (CD 66 H-2313 et CD 66 H-2342), l'hypoconide, accolé au protoconide, est plus haut et moins marqué que sur les autres exemplaires. Ces deux mandibules pourraient appartenir au même individu. Sur toutes les autres p3, l'hypoconide est au contraire bien détaché du protoconide. Les dimensions de cette dent confirment la grande taille des premiers lynx d'Issoire (Les Etouaires, Saint Vallier) comparativement aux formes *L. pardinus* / *L. issiodorensis valdarnensis* épi-villafranchiennes (Apollonia, Cueva Victoria, Pirro Nord, Untermassfeld), qui sont comparables au lynx des cavernes du Pléistocène moyen récent et du Pléistocène récent. C'est dans ce registre de taille que se rangent invariablement les spécimens de l'Escalé.

Les quatrièmes prémolaires inférieures (p4) présentent toutes les mêmes caractéristiques morphologiques, avec un paraconide et hypoconide bien marqués, sensiblement de même hauteur, un protoconide très saillant et un cingulum postérieur à l'hypoconide bien net (caractéristique retrouvée chez *L. lynx*, Bonifay 1971). Sur la mandibule CD 66 D-4, le paraconide est très peu développé alors que cette cuspidé est nette voire haute sur toutes les autres dents complètes examinées. Les distributions bivariées reflètent une nette dichotomie entre le groupe des grands lynx composés de *L. issiodorensis issiodorensis* des Etouaires et Saint Vallier ainsi que des plus forts spécimens de lynx boréal moderne et pléistocène avec le groupe des lynx « spéléens » anciens (*L. issiodorensis valdarnensis*) et plus récents, souvent de même taille que le lynx pardelle moderne. Sur cette dent, le recouvrement entre *L. lynx* et *L. pardinus* ssp. est important. Les p4 de l'Escalé s'intègrent parmi les populations de lynx des cavernes d'Europe (fig. 5).

Les carnassières inférieures (m1) sont des dents robustes souvent bien conservées dans les registres fossiles. Les paraconide et protoconide sont particulièrement développés et sécants, le sillon les séparant apparaissant d'autant plus profond et large que la dent est usée. Ce sillon, toujours imposant sur les spécimens de l'Escalé, n'apparaît pas sur les carnassières inférieures du lynx boréal moderne (collections MNP), pas plus que sur le matériel fossile de Vallparadis (Boiscani *et al.* 2016) ou de Quibas (Montoya *et al.* 2001) alors qu'il est peu prononcé sur le spécimen de Pantalla (Cherin *et al.* 2013) et davantage marqué sur les héli mandibules de Untermassfeld (Hemmer 2001) ou sur quelques pièces figurées du Val d'Arno (Fabrini, 1896). Au-delà de l'aspect odontométrique (cf. *infra*), les différences entre les deux lynx modernes d'Europe reposent principalement sur très peu de critères morphologiques, comme le profil du bord postérieur de la dent, la présence d'un métaconide surmontant le talonide (*sensu* Hemmer ou bourrelet *sensu* Bonifay). La valeur taxinomique accordée à ces critères qui repose sur des échantillons peu abondants ou difficilement datables d'un point de vue biochronologique

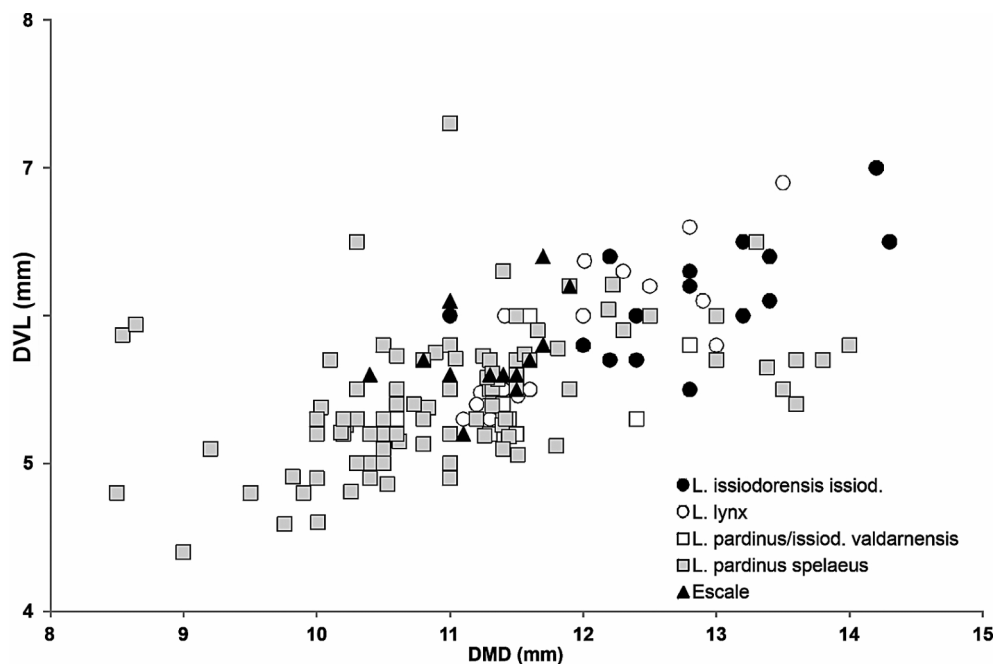


FIGURE 5

Dimensions (diamètre mésio-distal x diamètre vestibulo-lingual, en mm) des /P4 du lynx des cavernes (*Lynx pardinus spelaeus*) de la grotte de l'Escale. Comparaisons avec d'autres lynx pléistocènes et holocènes.

Dimensions (antero-postérieur diameter x transverse diameter, in mm) of the cave lynx (*Lynx pardinus spelaeus*) /P4 from Escale cave. Comparisons with other Pleistocene and Holocene lynxes.

(Boule 1910 ; Bonifay 1971 ; Hemmer 2001 ; Testu 2006 ; Madurell-Malapeira *et al.* 2015), a suggéré différentes hypothèses phylétiques pour un groupe zoologique considéré « hétérogène » (*sensu* Ficcarelli & Torre 1977). À l'Escale, sur quinze m1, 3 seulement ne présentent pas de métaconide (CD 66 16357 Rem, CD 66 B-1323, CD 66 H1-15074) ; la fréquence de ce denticule est donc importante (~80 %) et constituerait un marqueur à la fois taxinomique mais aussi biochronologique. En effet, cette particularité ne se retrouve que très rarement sur les m1 des lynx des cavernes du Pléistocène supérieur ou du lynx pardelle moderne. Ce critère est cependant jugé trop variable par Boule (1910 : 274) qui ne le prend pas en compte dans les diagnoses spécifiques, alors, qu'au contraire M.-F. Bonifay (1971), lors de son étude du matériel de l'Escale et des sites du Pléistocène supérieur du Gardon, relève cette différence et la considère comme un jalon évolutif notable. Les mesures sur les carnassières inférieures n'apportent en revanche pas plus d'éléments de discrimination que les prémolaires, malgré un corpus de comparaison plus étoffé. La forme archaïque du lynx d'Issoire (*L. issiodorensis issiodorensis*) des Etouaires et Saint Vallier apparaît invariablement comme un lynx au moins aussi robuste que les lynx d'Europe mâles modernes et pléistocènes. Le groupe « spéléen » est homogène et est constitué d'individus plus petits, auxquels se rattachent les spécimens de l'Escale (fig. 6). En dépit d'échantillons plus importants, cette dent ne permet pas d'étudier le dimorphisme sexuel (cf. *infra*).

Les restes postcrâniens (planches 3-4, tabl. 3)

Si les éléments du squelette axial sont extrêmement rares, les restes du squelette appendiculaire (os longs, os du carpe et du tarse, phalanges) sont très abondants (cf. tabl. 1). Les vertèbres attribuées au lynx sont au nombre de quatre (un atlas et trois axis). Sur l'atlas, le foramen vertébral présente une forme globalement ovale (longueur dorso-ventrale sensiblement inférieure à la longueur transverse) et un tubercule ventral non saillant. L'atlas (HS-15213) se limite au corps, les apophyses étant cassées. Les

mesures sont toutes inférieures aux données provenant d'un lynx boréal mâle moderne, notamment pour les diamètres transverses antérieurs (BFcr) et postérieur (BFcd). L'attribution au lynx de trois axis (B-300 ; B-1479 ; HS) repose sur la morphologie de la crête ventrale qui est peu tranchante et disparaît caudalement, sur les processus transverses qui sont courts et sur le corps vertébral caudal allongé transversalement et très comprimé dorso-ventralement (à la différence des canidés). La pièce HS porte le même numéro (15213) que l'atlas, suggérant que ces deux vertèbres cervicales pourraient avoir été trouvées en connexion anatomique. Comme pour l'atlas, les longueurs maximales (LCDe) et les diamètres transverses (BFcr et BFcd) sont inférieures à celles du lynx boréal moderne de comparaison.

Les humérus sont nombreux (n=31) dont trois complets (deux gauches : CD 66 H1-15242 [extrémité proximale non épiphysée] et CD 66 Hsup-7207 ; un droit : CD 66 Hb-15724) et par un nombre sensiblement équivalent de portions proximales (n=13) que distales (n=14). Toutes les épiphyses distales présentent un foramen supracondyloire très étiré, caractéristique des félidés. L'humérus Hsup-7207 est long de 155,3 mm. Cette mesure est tout à fait comparable à celles relevées pour le lynx pardelle moderne (Bonifay 1971 ; Cardoso 1993) ou holocène (Abeurador : Fosse, obs. pers.) mais elle est nettement inférieure aux longueurs d'humérus de lynx boréal (Altuna 1980 ; Ballésio *et al.* 1991). En revanche, l'humérus Hb-15725, bien qu'incomplet (fragmenté en 2 morceaux réajustables) est beaucoup plus long (estimé à 183 mm). Ces deux spécimens reflètent la variabilité intraspécifique existante chez les lynx des cavernes ; certains os longs peuvent être aussi grands que ceux des plus petits lynx d'Europe modernes ou pléistocènes, sans qu'il soit nécessaire d'évoquer la présence des deux espèces dans un même gisement/niveau. L'échantillon de Furninha (Portugal) est particulièrement robuste et témoigne ainsi de la taille imposante qu'ont pu avoir certains sujets (mâles ?) ; on peut noter que le lynx boréal n'a jamais été identifié au Portugal (Harlé 1910 ; Yravedra Sainz de los Terreros 2005-2006). Les humérus de l'Escale s'accordent par leur longueur maximale, avec plusieurs exemplaires de lynx

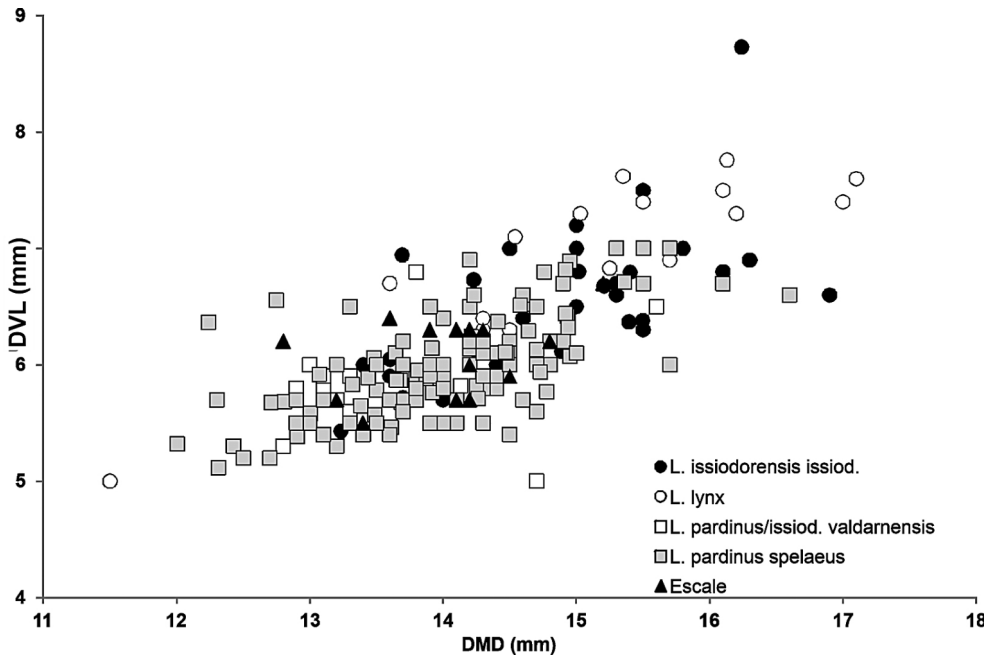


FIGURE 6

Dimensions (diamètre méso-distal x diamètre vestibulo-lingual, en mm) des /M1 du lynx des cavernes (*Lynx pardinus spelaeus*) de la grotte de L'Escale. Comparaisons avec d'autres lynx pléistocènes et holocènes.

Dimensions (antero-posterior diameter x transverse diameter, in mm) of the cave lynx (*Lynx pardinus spelaeus*) /M1 from Escale cave. Comparisons with other Pleistocene and Holocene lynxes.

	Humérus	Radius	Fémur	Tibia
GL	n 1	n 2	n 2	n 6
Min-max		157,8-178,4	177,2-195,2	184-205,4
Moy.	155,3	168,1	186,2	197,5
SD		14,6	12,7	7,7
DT prox	n 10	n 15	n 2	n 12
Min-max	26,6-30,7	10,5-16,9	33,6-37,3	32,1-35,6
Moy.	28,4	14,4	35,5	34,1
SD	1,3	1,9	2,6	1,2
DAP prox	n 9	n 15	n 2	n 12
Min-max	32,5-39,4	8,9-14,8	15,5-16,7	30,3-38,9
Moy.	35,7	11,2	16,2	36
SD	2,1	1,6	0,8	2,5
DT dist	n 13	n 9	n 15	n 18
Min-max	31,2-35,6	21,9-25,9	29,9-33,7	23,5-28
Moy.	33,2	22,9	31,8	25,8
SD	1,2	1,3	1,2	1,3
DAP dist	n 12	n 8	n 12	n 18
Min-max	17,9-20,5	12,2-16,8	27,4-32,5	13,8-16,6
Moy.	19,2	14,1	30,1	15,7
SD	0,8	1,4	1,8	0,8

TABLEAU 3

Données statistiques pour les os longs des lynx des cavernes (*Lynx pardinus spelaeus*) de la grotte de L'Escale.

Statistical data for the cave lynx (*Lynx pardinus spelaeus*) long bones from L'Escale cave.

des cavernes du Pléistocène supérieur et leurs dimensions sont souvent supérieures à celles des lynx pardelles holocènes et/ou modernes (fig. 7). Enfin, à la grotte de l'Escale, sur 14 extrémités distales isolées mesurées, les diamètres antéro-postérieurs et transverses sont limités, oscillant respectivement entre 31,2 et 35,6 mm et 17,9 et 21,7 mm. Le recouvrement avec les mesures relevées sur du lynx boréal est très faible. Les radius présentent, comme chez la plupart des Carnivores, une extrémité proximale relativement petite et circulaire, les diamètres antéro-postérieurs et transverses étant sensiblement équivalents. La tubérosité radiale est fortement développée sur plusieurs exemplaires. À l'Escale, cinq radius sont complets (trois gauches entièrement épiphysés, un gauche et un droit (appariement probable) avec leur extrémité distale non soudée) ; les épiphyses proximales et distales sont représentées respectivement par 10 et six extrémités. Le radius gauche H1-15056 est beaucoup plus petit que l'exem-

plaire Hbase-16188 pourtant non épiphysé distalement et surtout que H-15727, complet (157,8mm versus 178,4mm). Cette différence de taille rend de nouveau compte, comme pour l'humérus, de la variabilité intra-spécifique, suggérant de plus une possible ainsi qu'une différence de taille entre les individus femelles et mâles.

Les fémurs sont représentés par 19 exemplaires (dont deux complets : H-7271 gauche, H1-15173 droit ; deux sub-complets, dépourvus de leur partie proximale : Hb-15203 gauche, Hb-15210 droit). Bien que les données ostéométriques comparatives soient relativement rares pour les longueurs totales (GL), le fémur H1-15173 avec une valeur de 195,2mm s'avère comparable à plusieurs échantillons de lynx des cavernes du Pléistocène supérieur (Furninha : Harlé, 1910 ; El Puerto : Sarrion 1978 ; Lezikako koba : Castaños et al. 2009 ; Malarnaud : Dufour, 1989), dont la longueur est comprise entre 180 et 200 mm. Le fémur Hb-

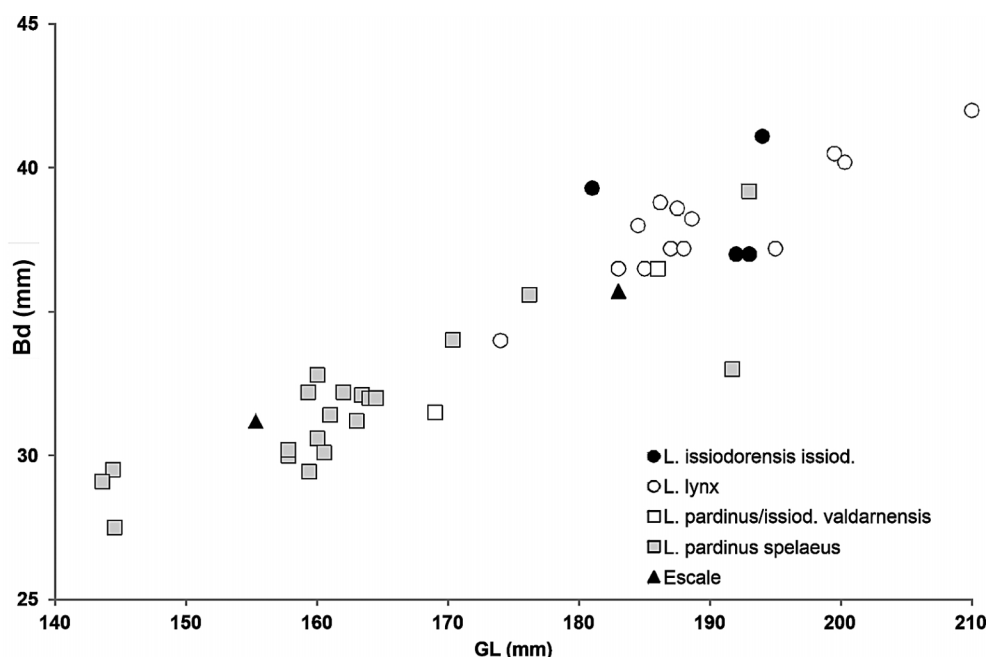


FIGURE 7

Dimensions (grande longueur x diamètre transverse distal, en mm) des humérus du lynx des cavernes (*Lynx pardinus spelaeus*) de la grotte de l'Escale. Comparaisons avec d'autres lynx pléistocènes et holocènes.

Dimensions (great length x distal transverse diameter, in mm) of the cave lynx (*Lynx pardinus spelaeus*) humerus from Escale cave. Comparisons with other Pleistocene and Holocene lynxes.

15203 est proche dans sa longueur estimée à H1-15173. Tous ces fémurs sont sensiblement plus grands que les exemplaires de lynx pardelle moderne (Bonifay 1971) mais plus petits que les spécimens appartenant à *L. issiodorensis issiodorensis* des Etouaires (215-232 mm (n=3), Kurten 1978) ou au lynx boréal moderne et holocène (Bonifay *ibid* ; Kurten, *ibid* ; Ballésio *et al.* 1991). Les diaphyses des deux fémurs complets de la grotte de l'Escale sont relativement robustes (fort diamètre transverse). À la différence des humérus, les extrémités proximales sont nettement moins abondantes (n=4) que les épiphyses distales (n=12).

Les tibias sont abondants (n = 29, pl. 3) et présentent globalement une taille homogène. Sur six tibias complets épiphysés, seul l'exemplaire H-7208 présente une longueur inférieure à 190 mm (soit 184 mm), les autres oscillant entre 196,5 et 205,4 mm. Ces valeurs sont fréquentes pour les lynx « spéléens » du Pléistocène supérieur (Furninha : Harlé 1910 ; El Puerto : Sarrion 1978 ; Malarnaud : Dufour 1989 ; Estebanvela : Yravedra Sainz de los Terreros 2005-2006 ; fig. 8). Pour cet os, les différences de longueurs lynx d'Issoire (forme type) et lynx boréal sont moins fortes que pour les segments proximaux des membres (humérus, fémur), comme l'avait souligné Kurten (1978) à partir du matériel des Etouaires.

Pour les métapodes et les tarsiens (calcaneus, talus), les données de comparaison sont plus rares que pour les os longs, notamment pour les lynx du Pléistocène inférieur. Sur les métacarpes 3 et les métatarses 4, les échantillons de l'Escale s'accordent bien avec les échantillons des lynx des cavernes du Pléistocène supérieur et apparaissent toujours plus petits que les grands lynx. Il en est de même pour les calcaneus et talus, et d'une manière générale pour l'ensemble des métapodes analysés, bien que les données restent numériquement faibles. Quelques exemplaires sont parfois plus grands que la moyenne, laissant supposer une appartenance à des sujets mâles.

Estimation des âges individuels

Les estimations des âges individuels reposent sur les séquences des éruptions dentaires. Garcia-Perea (1996) propose trois grandes classes d'âge définies par la présence des dents lactéales (0-1 an), la mise en place des dents permanentes sur des supports osseux (maxillaires, mandibules) à la croissance non terminée (1-2 ans) et enfin les sujets adultes (> 2 ans). Les deux premiers groupes, assimilés aux individus juvéniles (J), comprennent sept stades selon les éruptions des dents définitives (J0-J6). Marti & Ryser-Degiorgis (2018) proposent huit stades d'éruption dentaire couvrant les onze premiers mois de la vie d'un lynx boréal, avant de disposer de la dentition définitive complète. Cette première année de vie se caractérise par une croissance très rapide du crâne et de la mandibule (Andersen & Wiig 1984). Les deux méthodes présentent l'intérêt de détailler à l'échelle mensuelle les changements de dentition mais ne dispensent en revanche aucune information sur les usures des dents définitives caractérisant les classes d'âge plus avancées.

Dans la grotte de l'Escale, aucune dent lactéale n'a été identifiée parmi les restes dentaires encore enchâssés sur leur support osseux ou recueillis isolément. Pour les maxillaires, les séries droite (R 727) et gauche (CD 66 D 914) présentent toutes les dents jugales non usées, à savoir C et P3 ainsi que C, P3 et P4 respectivement (pl. 1). Ces spécimens peuvent être rapportés à des adultes jeunes (2-3 ans). En revanche, deux autres maxillaires (gauche et droit) attribués à un même individu (CD 66 C-D 610) témoignent d'un âge plus avancé (5-6 ans ?) en raison de l'usure soutenue de toutes les dents (pl. 1). La canine est bien abrasée, les protocônes et hypocônes des P3 présentent une surface d'usure importante et des couronnes non saillantes et les protocônes et métacônes des P4 ont des plages d'usure importante sur leur face linguale. Pour les séries dentaires inférieures, les mêmes grandes classes d'âge sont représentées, à savoir trois jeunes adultes, aux dents (p3, p4, m1) intactes, non usées (nn, CD 66 H-2313, CD 66 H-6983) et trois autres sujets avec des usures légèrement prononcées sur les dents jugales. Sur la mandibule CD 66 B-

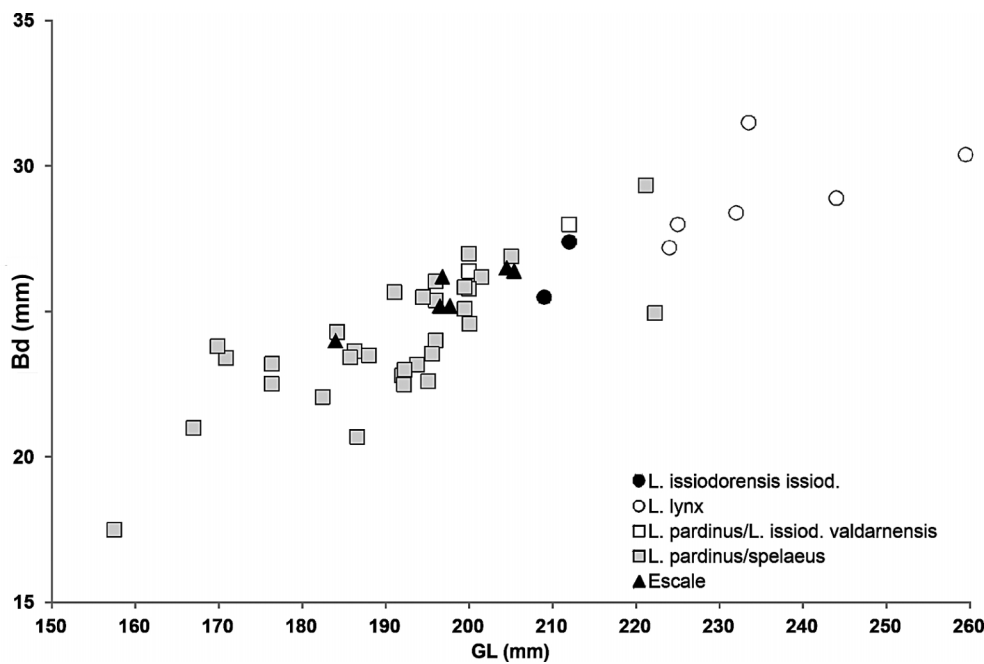


FIGURE 8

Dimensions (grande longueur x diamètre transverse distal, en mm) des tibias du lynx des cavernes (*Lynx pardinus spelaeus*) de la grotte de L'Escale. Comparaisons avec d'autres lynx pléistocènes et holocènes.

Dimensions (great length x distal transverse diameter, in mm) of the cave lynx (*Lynx pardinus spelaeus*) tibias from Escale cave. Comparisons with other Pleistocene and Holocene lynxes.

2080, les p3 et p4 sont intactes et seul le paraconide de la m1 présente une légère usure. Sur l'exemplaire CD 66 B-37, la canine (c) est un peu usée (ou pointe cassée ?), la p3 est intacte, l'hypoconide et le paraconide sont modérément usés sur la p4 alors que les paraconide et protoconide sont usés de manière égale sur la m1. Enfin, sur la mandibule CD 66 D-4, la p4 présente une usure particulière, avec un paraconide et un hypoconide peu entamés comparativement au protoconide, très émoussé. Sur la m1, le paraconide et le protoconide sont usés, la première cuspidé plus fortement que la seconde. Ces observations sur les séries dentaires (dents lactéales/permanentes, facettes d'usure) suggèrent l'absence de nouveau-nés (< 1 mois), très jeunes individus (< 3 mois) et individus très âgés/séniles (dents fortement usées), la « population » étant composée de trois jeunes adultes de 2-3 ans (dents définitives non usées) et huit individus de 3 à 5-6 ans, en raison des usures plus prononcées mais modérées des dents. Au matériel dentaire s'ajoutent quelques éléments postcrâniens non épiphysés (deux radius gauches (CD 66 H1-15167, CD 66 Hbase 16188) et deux droits (CD 66 Hbase 16187, CD 66 Hb-15306) avec extrémité distale non soudée, un ulna gauche (Rem 16427) avec extrémité proximale non soudée, une épiphyse distale isolée de fémur droit (CD 66 H1-15680), un tibia droit (CD 66 H1-15060*) avec extrémité proximale non soudée, deux calcaneus droits (CD 66 B-2815, CD 66 C-D-653)). Ce dénombrement, basé sur des os longs parfois plus grands que les os entièrement épiphysés, suggère un NMI de deux sub-adultes (~2 ans) pour l'ensemble du matériel ou quatre individus si l'on tient compte de la stratigraphie par la numérotation des couches inscrites sur les os (un individu en couche B, un autre en C-D et deux en Hbase). En tout état de cause, l'absence d'os longs appartenant à des individus très jeunes/immaturs (problèmes de conservation ?) est un paramètre important dans la restitution de la fonction du site (denning site).

Le dimorphisme sexuel

Les félidés (au moins *Panthera*) présentent un dimorphisme sexuel marqué, lié à leur éthologie particulière. Chez les lynx, les différences de taille entre femelles et mâles existent sur les masses corporelles globales (Jackson *et al.* 1996) mais sont difficiles à saisir sur les éléments osseux. Werdelin (1981) souligne l'absence de dimorphisme chez *Lynx lynx* et Wiig & Andersen (1986) estiment qu'une différence de taille de 6 à 10 % (au mieux) peut être relevée à partir des différentes mesures sur les têtes osseuses d'individus sexés (longueur condylobasale du crâne, longueur totale des mandibules). En revanche, les dents (notamment les carnassières) n'apportent aucun résultat probant. Pour les lynx « speléens », il en est de même ; les dents (canines, prémolaires et molaires) inférieures et supérieures analysées (dont le matériel de la grotte de l'Escale) ne montrent pas de répartition bimodale et les échantillons restent systématiquement homogènes aussi bien pour les dents inférieures (c, p3, p4, m1) que supérieures (P3, P4). La présence d'un individu mâle pourrait tout au plus être retenue à partir des grandes dimensions de quelques os longs provenant de la couche Hbase (1 humérus (CD 66 Hb-15725), un radius (CD 15727), deux fémurs, gauche (CD 66 Hb15203) et droit (CD 66 H1-15173)). L'homogénéité dimensionnelle des séries dentaires et osseuses de l'Escale pourrait s'expliquer par la prépondérance des lynx femelles tout au long du remplissage. Les différences ostéométriques sur les éléments appendiculaires semblent davantage refléter la variabilité intraspécifique au sein d'une population que le dimorphisme sexuel, faible et difficile à mettre en évidence d'un point de vue ostéologique.

Les masses corporelles (bodymass)

L'estimation des masses corporelles (poids) repose sur des équations linéaires établies croisant des valeurs ostéo-odontométriques et le poids connu pour des individus modernes. Largement utilisées pour les

carnivores fossiles, ces méthodes ont permis d'établir des corrélations allométriques entre les longueurs d'ossements et le poids restitué chez différents groupes zoologiques à l'échelle des familles / genres, sans toutefois tenir compte du dimorphisme sexuel ni de la variabilité importante existant au sein d'une même famille (*Felidae*). Les méthodes proposées par van Valkenburgh (1990), Thackeray & Kieser (1992), Hemmer (2001, 2004), Turner & O'Regan (2002) et Garcia & Virgos (2007) ont été utilisées. L'équation de Turner & O'Regan (*ibid*) n'a pas été retenue, les résultats obtenus étant irrecevables (surestimations considérables). De même, il n'a pas été possible d'utiliser la méthode de Garcia & Virgos (*ibid*) en raison de l'absence des valeurs ayant servi à établir l'équation ; les restitutions proposées par ces auteurs sont pourtant intéressantes et apparaissent pertinentes (18,8-26,6 kg pour les lynx des cavernes du Pléistocène moyen d'Atapuerca). Globalement, les différents calculs effectués, sur la base des équations proposées par les différents auteurs livrent des masses corporelles surdimensionnées. Seule la longueur condylobasale du crâne (Van Valkenburgh 1990) donne des résultats satisfaisants pour le lynx boréal holocène (9-24 kg, n = 16). Avec cette méthode, les deux crânes de l'Escale (CD 66 B-611 et CD 66 H-7622) permettent de proposer des poids respectifs de 18 kg et 16 kg. Cet ordre de poids est également obtenu pour le crâne de lynx des cavernes du Pléistocène supérieur de Malarnaud (15 kg). Le lynx d'Issoire évolué de Pantalla, *L. issiodorensis valdarnensis*, présente un poids de 20 kg. Ce groupe de lynx, homogène, est nettement moins lourd que la forme d'Issoire archaïque (Etouaires : 35 kg). Les valeurs obtenues à partir des carnassières inférieures (m1) sont incompatibles avec les données biologiques ; quelle que soit la formule utilisée, le résultat est toujours surestimé, aussi bien pour les lynx de l'Escale (24-32 kg) que pour des spécimens modernes dont le poids est connu (lynx mâle de Norvège de 19 kg, collections MNP, affichant 49 kg avec la méthode de Hemmer !). Les restitutions pondérales à partir de l'humérus (longueur maximale) semblent plus cohérentes ; pour les spécimens CD 66 H1-15242 et CD 66 Hsup-7207, les poids estimés sont respectivement de 17 kg et 12 kg, en accord avec les valeurs obtenues pour les lynx modernes d'Espagne (8-14 kg) et d'Europe (11-30 kg). Les poids des lynx de l'Escale sont comparables à ceux calculés pour des lynx des cavernes de Malarnaud (8 et 14 kg) ou encore pour le lynx d'Issoire évolué d'Untermassfeld (17 kg). Là aussi, les spécimens des Etouaires apparaissent particulièrement robustes (21-40 kg). Les poids calculés à partir des fémurs n'ont pas été retenus, les prises de mesure vraisemblablement fluctuantes selon les auteurs (diamètre transverse au milieu de la diaphyse / diamètre transverse minimal) donnant des résultats hétéroclites. Les échantillons de l'Escale utilisés pour cet exercice donnent une orientation globale de la présence au Pléistocène moyen d'un lynx de petite taille, d'une quinzaine de kilos en moyenne. Le développement de nouvelles équations semble nécessaire. Un travail devrait être initié à partir d'individus modernes de poids et de sexe connus, pour les différentes espèces (*Lynx lynx*/*Lynx pardinus*).

Éléments de taphonomie

L'origine des ensembles osseux de la grotte de l'Escale est difficile à déterminer en raison de plusieurs contextes. La configuration topographique et karstique est en grande partie inconnue (la grotte ayant été découverte lors de travaux d'aménagement du chemin départemental), le remplissage est imposant (de 15 à 23 mètres de puissance) et a conduit à des fouilles aussi bien à l'horizontale qu'à la verticale (propres aux dolines/diaclases). L'absence d'enregistrement de coordonnées spatiales et le manque d'études taphonomiques pour certains groupes zoologiques constituent également les principaux écueils pour une restitution générale de la formation du site. Quelques informations peuvent être en revanche extraites du traitement (ex. marquage des os avec un astérisque) et du conditionnement (ex. poches regroupant plusieurs (petits) os) du matériel lors des fouilles Bonifay, indiquant des connexions anatomiques.

Les observations taphonomiques réalisées sur les restes de lynx tiennent compte de cette documentation rétrospective ainsi que sur la fracturation du matériel postcrânien, les traces des activités animales et des associations fauniques supposées.

Les connexions anatomiques *stricto sensu* ne portent que sur un métatarse II droit, trouvé dans la couche B (CD 66 B-284) encore articulé (brèche) au talus et au naviculaire. Cette même numérotation se retrouve sur un métatarse 3 et un métatarse 5 droits complets, deux calcaneus (gauche et droit), deux talus (gauche et droit) et quatre phalanges 1. Les numéros adjacents suggèrent vraisemblablement une association plus importante (connexions anatomiques lâches ?), composée de deux métacarpes 2 (gauche et droit : CD 66 B-282 et CD 66 B-283), un ulna proximal gauche (CD 66 B-283), deux portions distales de radius (gauche et droit : CD 66 B-283), deux fémurs (gauche et droit : CD 66 B-296 et CD 66 B-297) et neuf phalanges 1 (CD 66 B-283). Une association d'éléments gauches provient du (sous)niveau B3 (CD 66 B3-8935*) et comprend une extrémité distale de radius, un scapholunaire, un métacarpe 1 complet, une phalange 1 du doigt antérieur et cinq phalanges 1. Dans le (sous)niveau B4, un rapprochement entre deux radius proximaux (gauche et droit : CD 66 B4-8521), un scapholunaire gauche (CD 66 B4-8524), un tibia distal droit (CD 66 B-8522), 6 phalanges 1, trois phalanges II et trois phalanges III (CD 66 B4-8525) peut être suggéré par le marquage. De même, un humérus distal (CD 66 B-9338), un radius (CD 66 B3-9337 et un ulna (CD 66 B3-9336) proximaux droits ont été groupés, traduisant une appartenance à un même individu. Dans cette couche B, d'autres associations ont dû être trouvées à la fouille, bien qu'aujourd'hui dépareillées (une mandibule gauche complète marquée CD 66 B3-7936*, un métacarpe 1 gauche marqué CD 66 B4-8478*). Dans la couche H, de rares petites connexions anatomiques ont été observées (CD 66 H-7282* : humérus proximal gauche ; CD 66 Hbase-15204 : coxaux gauche et droit) mais c'est surtout un ensemble de pièces (CD 66 Hbase-16134 à CD Hbase-16166 + CD 66 Hb-16187 à CD 66 Hb-16190), fort d'une quarantaine d'éléments gauches et droits, avec une annotation manuscrite de M.F. Bonifay « peut-être même animal » qui constitue la série la plus importante. Cette connexion anatomique comprend les segments distaux des membres antérieurs et postérieurs, depuis les deux radius complets aux extrémités distales non épiphysées (CD 66 Hbase-16187

et CD 66 Hbase-16188) qui seraient en association avec des carpiens (CD 66 Hb-16153, CD 66 Hb-16157), un métacarpe 2 (CD 66 Hb-16168), un métacarpe 4 (CD 66 Hb-16143), deux talus (CD 66 Hbase-16135, CD 66 Hbase-16136), deux naviculaires (CD 66 Hb-16142, CD 66 Hb-16146), deux cuboïdes (CD 66 Hb-16150, CD 66 Hb-16152), un ectocunéiforme (CD 66 Hb-16148), sept phalanges 1 et deux phalanges 2. Les ossements suivants, d'après leur marquage, complètent la série (CD 66 Hb-16189 : métatarse 4 droit, CD 66 Hb-19190 : métatarse 5 droit, CD 66 Hb-16191 : métacarpe 3 gauche, CD 66 Hb-16192 : métacarpe 3 droit, CD 66 Hb-16193 : métacarpe 4 gauche, CD 66 Hb-16195 : métacarpe 5 gauche, six phalanges 1, six phalanges 2). Ce regroupement, comme les précédents, souligne les probables portions de carcasses de lynx retrouvées articulées ou en connexion anatomique lâche (notamment pour les segments distaux des membres) lors de la fouille. Ces éléments suggèrent davantage une chute dans un dépôt (doline, cheminée) qu'un habitat type repaire dans lequel les os des prédateurs (*Crocuta*) sont souvent désarticulés, déplacés et rongés. Des observations similaires ont été faites pour les ongulés (*Hemitragus bonali* : Coumont 2006).

Les marques d'origine humaine sont totalement absentes sur les restes osseux de lynx et les traces de consommation par les carnivores sont très rares : un ulna proximal gauche (CD 66 H-3288) et un tibia proximal gauche (CD 66 H-1037) porte tous les deux des petites punctures isolées. Cette activité marginale est sans doute le reflet d'un charognage par les petits canidés (renards) abondants dans le remplissage. Un métatarse 2 droit (CD 66 B-284) présente sur sa diaphyse plusieurs plages de sillons très serrés produits par des petits rongeurs. Des os ont donc pu être accessibles à l'état sec à des nécrophages secondaires.

La fragmentation des os longs est également très modérée. Le matériel crânien et postcrânien a souvent été consolidé en raison d'une compression d'origine sédimentaire importante. Cette fragmentation limite les

prises de mesure physiologiques (crânes, os longs) mais reflète des processus taphonomiques caractéristiques des remplissages karstiques verticaux. Un total de 117 os longs a été décompté. Pour les humérus, il y a autant d'extrémités distales que de têtes (14/13), ces éléments qui pourraient vraisemblablement être réarticulés après un travail assidu de recherche des fragments diaphysaires (indéterminés spécifiquement) dans les collections (conditionnement labellisé « vrac »). Pour les fémurs, plus fragiles dans leur moitié proximale, la disparité est plus marquée et les éléments distaux sont très largement majoritaires (13/4). Pour les autres os longs (radius et tibias), de morphologie et de densité osseuse plus homogènes, l'équilibre est de mise entre la fréquence des extrémités proximales et distales. Les tibias complets sont abondants (6). Les métapodes sont, à de très rares exceptions près, entiers. Les phalanges (I, II, III) sont également abondantes. Cette distribution squelettique témoigne d'animaux entiers préservés mais disloqués dans les couches B et H (fig. 9).

L'identification à un comportement de fréquentation volontaire (tanière) ou involontaire (piégeage) relève également de autres espèces animales identifiées dans le remplissage. Le lynx pardelle est inféodé à la consommation de ses proies (lapin de garenne presque exclusivement) rapportées à la tanière (Rodriguez Hidalgo et al. 2020). A l'Escale, les léporidés (non déterminés spécifiquement : Chaline 1972) sont présents dans les couches B et H mais en très faible abondance. D'autres espèces de mésofaune, aviaire (*Columba cf livia* en couche B et *Pyrhocorax cf. graculus*, *Buteo rufinus jansoni* nov. ssp. en couche H : Mourer-Chauviré 1975), pourtant abondants, pourraient constituer des proies des lynx ; en l'absence d'études taphonomiques sur ces vestiges et compte tenu du comportement cavernicole de certains oiseaux (chocard), il ne peut être établi une relation alimentaire entre ces espèces.

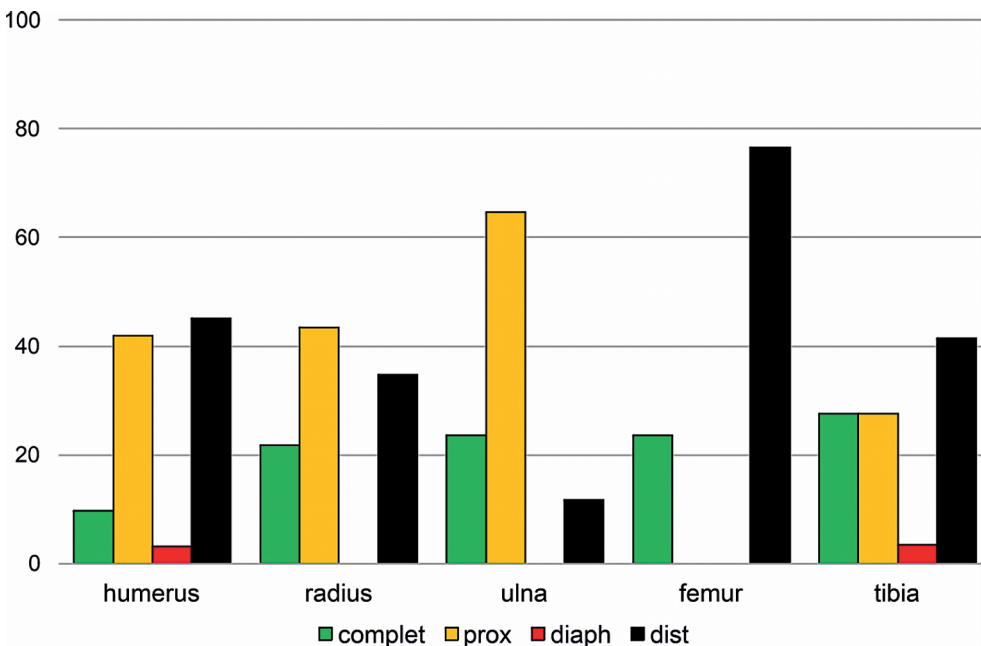


FIGURE 9

% de fragmentation des os longs de lynx des cavernes (*Lynx pardinus spelaeus*) de la grotte de l'Escale.

Long bone fragmentation (%) of the cave lynx (*Lynx pardinus spelaeus*) from of Escale cave.

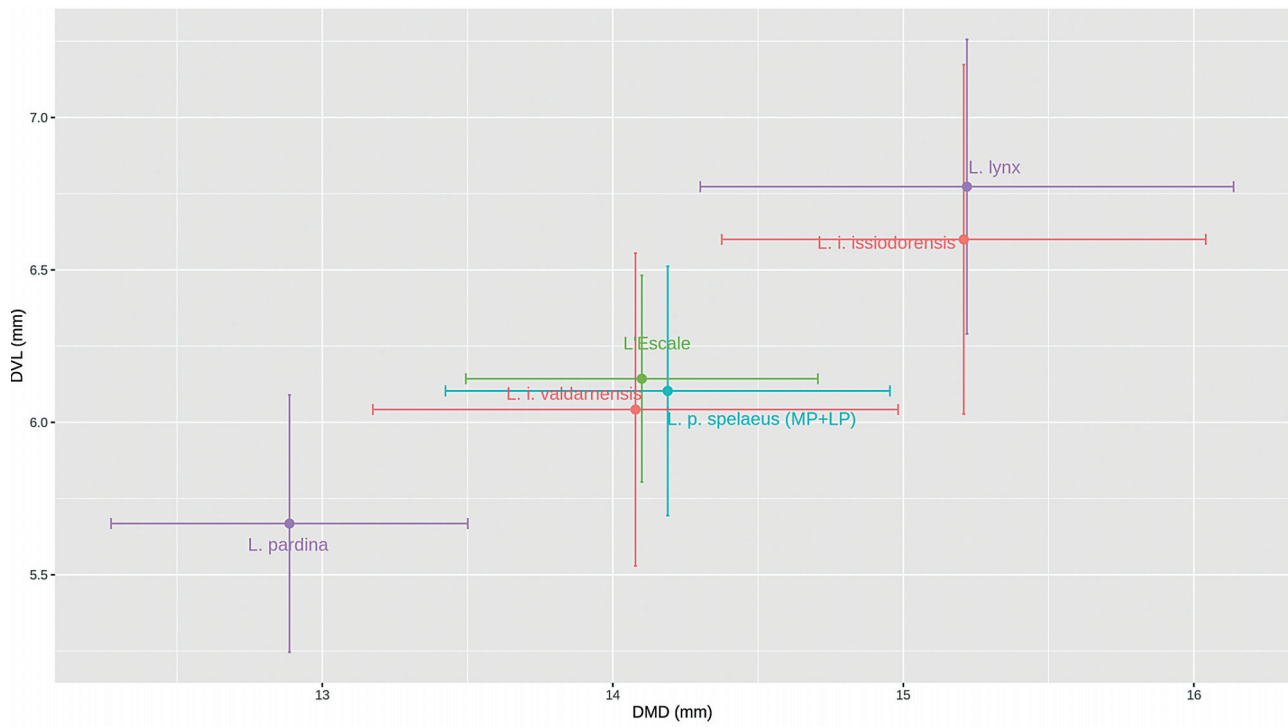
DISCUSSION

La révision du matériel de la grotte de l'Escale permet de proposer un corpus ostéométrique important pour la plupart des éléments squelettiques (dents, os longs, os courts) appartenant à un genre peu fréquent dans le registre fossile. Les données morphométriques révèlent l'homogénéité du matériel étudié ($n=435$) et permet de le rapporter à *Lynx pardinus spelaeus*, l'échantillon de l'Escale, considérable pour le lynx, est l'un des plus élevés de toutes les séries pléistocènes d'Europe et rejoint quelques autres rares séries : Campefiel (Gard : (NRD = 1285, NMI = 30 in Fosse & Crégut-Bonnoure, obs. pers. ; Fosse et al. 2019), Ingarno (Italie : NRD = 416 in Mecozzi 2019), Cova del Gegant (Espagne : NRD = 299, NMI = 6 in Rodriguez Hidalgo et al. 2020), grotte de l'Observatoire (Monaco : NRD = 109, NMI = 9 in Brugal et al. 2017). De telles abondances, tant en nombre de restes qu'en nombre d'individus, est une singularité des remplissages karstiques méditerranéens dont l'histoire taphonomique ne peut se résumer à des occupations naturelles par ce prédateur.

Seul le niveau IIIa de Cova del Gegant, récemment étudié d'un point de vue taphonomique (Rodriguez-Hidalgo et al., 2020), a pu être décrit comme tanière de lynx des cavernes, en raison de plusieurs critères en adéquation avec les données écologiques propres au lynx pardelle, à savoir : extrême abondance de restes de lapin, portant parfois (1,2 %) des traces de consommation (mais avec une fréquence assez forte sur les coxaux, humérus, fémurs et tibias), traces de digestion, os longs de lynx souvent complets, présence d'au moins un lynx nouveau-né/très jeune et enfin coprolithes rapportés à ce prédateur. Cette étude tient en partie compte des analyses coproscopiques (référentiels néotaphonomiques) de laissées de lynx pardelle (Lloveras et al. 2008). Pour les autres sites pléistocènes, les données taphonomiques disponibles sont inexistantes. L'entrée de la grotte de Campefiel a été fouillée au début du XX^{ème} siècle et a été assimilée à une tanière d'hyène des cavernes, sans que le moindre reste osseux de lynx ne soit tout d'abord identifié. Par la suite, des fouilles (en 1939) dans des secteurs plus profonds de la cavité ont vidé un puits dans lequel était entassée l'intégralité des éléments squelettiques rapportés au lynx des cavernes. Aucune indication ni publication sur l'état de conservation de ces vestiges ne mentionne, ne décrit ou n'illustre cette série toujours unique à ce jour. Aucun reste de lagomorphe n'était associé à ce dépôt. L'échantillon de lynx des cavernes, avec ses 30 individus identifiés, comprend majoritairement des jeunes adultes ainsi que de rares individus très âgés ; ce puits a pu fonctionner comme piège récurrent pour les lynx (Fosse & Crégut-Bonnoure obs. pers. ; Fosse et al. 2019). Pour la grotte de l'Observatoire, les données contextuelles font tout aussi défaut (pas de donnée spatiale, possible sélection des pièces, aucun reste de lagomorphe recueilli). La distribution squelettique fait apparaître une sur-représentation des têtes (crânes et mandibules), des os longs et des métapodes complets, sans aucune trace d'origine animale ou anthropique (Brugal et al. *ibid* ; Fosse et al. *ibid*). Les classes d'âge sont principalement composées d'adultes jeunes et de quelques sujets âgés (Fosse et al. *ibid*). La fonction de ce gisement demeure complexe mais ne correspond pas, en l'état, à une cavité occupée naturellement par les lynx.

Ce survol des principaux gisements pléistocènes renfermant du lynx souligne la variabilité structurelle des ensembles osseux. En relation avec les observations connues des séries numériquement importantes de lynx, la grotte de l'Escale semble se rapporter à la seconde série de sites (grottes – pièges), différente de la première (tanières). La configuration topographique (puissant remplissage, cheminées), l'absence de lynx non adultes (aucune dent lactéale), la présence de femelles mais aussi d'au moins un mâle, les connexions anatomiques lâches (associations squelettiques), l'absence de coprolithes ainsi que la rareté de la mésofaune (lagomorphes, oiseaux) dans les niveaux B et H ne correspondent aucunement au modèle de Cova del Gegant occupée par des lynx femelles pour mettre bas ou protéger leurs jeunes. Au contraire, la présence de 15 lynx adultes et sub-adultes dans cette longue séquence stratigraphique semble plutôt relever de chutes accidentelles, mortelles, de femelles et de quelques mâles dans des dolines/cheminées. Leurs carcasses, disloquées sur place et/ou peu remobilisées, n'ont été qu'accessoirement charognées par des nécrophages (petits canidés et rongeurs).

D'un point de vue taxinomique, le lynx de l'Escale est rapporté sans aucune ambiguïté au lynx pardelle fossile *Lynx pardinus spelaeus*. Les différences de taille (jusqu'à 15 %) de certains os longs (humérus, radius, fémurs) reflètent la variabilité intraspécifique, comparable à celle existante chez de nombreuses espèces mammaliennes et non la présence des deux espèces (*L. lynx*, *L. pardinus*) au sein d'un même niveau. L'attribution spécifique confirme les observations sur la morphologie dentaire de Boule (1910) et Bonifay (1971) ; ces auteurs ont raison de considérer le lynx des cavernes si fréquemment identifié dans les gisements du Pléistocène moyen et supérieur, comme une sous-espèce du lynx pardelle (Boule) et d'attribuer à la population de l'Escale un stade évolutif à valeur biochronologique (fréquence du métaconide comme caractère « archaïque », Bonifay). Distinguer *L. spelaeus* de *L. pardinus* conduit à une impasse paléobiogéographique, aussi bien sur l'origine du genre *Lynx* en Europe occidentale que sur la disparition du lynx spéléen. À l'exception du lynx d'Issoire archaïque (*L. issiodorensis issiodorensis*) identifié dans les gisements de la fin du Pliocène supérieur et début du Pléistocène inférieur en France (Les Etouaires, Saint Vallier) qui est un lynx au moins aussi grand mais plus robuste que le lynx boréal moderne, tous les lynx de la seconde moitié du Pléistocène inférieur, du Pléistocène moyen et du Pléistocène supérieur sont de plus petite taille (fig. 10). La forme évoluée du lynx d'Issoire (*L. issiodorensis valdarnensis*) peut être perçue comme similaire au lynx des cavernes et ces deux formes sont à rapprocher l'une de l'autre. Le groupe de petits lynx, depuis la transition Plio-Pléistocène (Fonelas P-1) et rassemblant les restes du Pléistocène inférieur terminal (Untermassfeld, Vallparadis) et les restes de *Lynx pardinus spelaeus* au Pléistocène moyen (l'Escale) sont en tous points comparables et forment un groupe homogène. Cette dernière période correspond à l'apogée de l'aire de répartition du lynx pardelle fossile en Europe occidentale, depuis le sud de l'Espagne jusqu'en Allemagne. En revanche, l'origine du genre *Lynx* ne pourra se retracer qu'à partir d'une révision des « caracals » (Layna en Espagne, Serrat d'en Vacquer en France), qui présentent une hétérogénéité ostéométrique certaine d'une part ainsi que celle des formes



— FIGURE 10 —

Comparison des dimensions (diamètre vestibulo-lingual x diamètre mésio-distal, en mm) des P4/ pour tous les groupes de lynx pléistocènes d'Europe.

Comparison of the dimensions (transverse diameter x antero-posterior diameter, in mm) of P4/ for all European Pleistocene lynx groups.

ancestrales plus anciennes, antérieurement au Pliocène moyen. Pour les grands lynx, des comparaisons avec les formes asiatiques (*Lynx shansius*) sont également à revoir (Kurten & Werdelin 1984).

Au Pléistocène supérieur, l'aire de répartition du lynx pardelle fossile se rétracte vers les zones méditerranéennes ; l'essentiel des restes identifiés spécifiquement provenant d'Espagne, du Sud de la France et d'Italie. Dans la seconde moitié du Pléistocène supérieur, à la faveur de phases climatiques inter-stadiales, le lynx d'Europe arrive progressivement en Europe occidentale (Europe centrale, Allemagne, Belgique, Angleterre) pour atteindre à l'extrême fin du Tardiglaciaire et au début du Postglaciaire les Pyrénées françaises (Aran) et espagnoles (Pagosulieta) et l'Italie. Dans ces deux dernières régions les données moléculaires suggèrent localement une sympatrie entre les deux espèces (Rodríguez-Valera *et al.* 2015a, b). La zone méditerranéenne constitue l'aire géographique principale pour les lynx pardelle holocènes et pléistocènes (fig. 11). L'expansion du lynx boréal, liée vraisemblablement à l'arrivée des ongulés forestiers (chevreuil, cerf élaphe) atteint toute l'Europe extra méditerranéenne, jusqu'en Ecosse. Le lynx pardelle, encore ponctuellement présent sur le littoral méditerranéen français dans la première moitié de l'Holocène (Mésolithique, Age du Bronze ; e.g. Abeurador), est retrouvé dans toute la péninsule ibérique. Il n'y a pas de hiatus chronologique entre la disparition du lynx « spéléen » du Tardiglaciaire et l'arrivée du lynx pardelle à l'Holocène, avec un réel continuum depuis le Magdalénien moyen (Laugerie Haute Est, couche du Magdalénien III en Dordogne ; Les Conques, couche 3 dans

les Pyrénées Orientales), le Magdalénien supérieur (Le Flageolet, couches I-IX, La Madeleine, couche moyenne en Dordogne, Le Morin, couche AI-II en Gironde ; Les Harpons, couche C en Haute Garonne), l'Azilien (Pont d'Ambon couche 3 en Dordogne, Tute de Carrelore dans les Pyrénées Atlantiques, abri Gauthier dans le Vaucluse, Dumas (Saut du Loup) en Ardèche), le Mésolithique (Abeurador dans l'Aude) jusqu'à l'Age du Bronze. La plupart des restes, retrouvés à l'état de pièces isolées, est rapportée à *Lynx* sp (Les Espéluques, Gourdan, le Mas d'Azil dans les Pyrénées françaises, Gramari dans le Vaucluse) et seraient à analyser d'un point de vue paléogénétique. Enfin, si aucune différence de taille n'est relevable entre les lynx « spéléens » (tant interstadias – Lunel-Viel – que de la fin du Magdalénien) et le lynx pardelle holocène, certains spécimens du Pléistocène supérieur restent parfois de plus grande taille que le lynx ibérique moderne (variabilité écotypique ?, dimorphisme?). Pour l'ensemble de ces raisons, le lynx « spéléen » ne peut être maintenu au rang spécifique. Cependant il peut être considéré comme sous-espèce du lynx pardelle, présentant quelques caractères morphologiques particuliers au cours de sa longue histoire. A L'Escale, la fréquence élevée du métaconide sur les m1 distingue cette population de lynx de celles, plus récentes, du Pléistocène supérieur (Campefiel : Fosse & Crégut-Bonnoure, obs. pers. ; L'Observatoire : Brugal *et al.* 2017). Considérant ces différents éléments, tant morphologiques, métriques que biochronologiques, l'appellation *Lynx pardinus spelaeus* (*sensu* Boscaini *et al.* 2016) doit être retenue pour la population de la grotte de l'Escale.



— FIGURE 11 —

Distribution géographique des différentes espèces de lynx au Pléistocène moyen et supérieur en France.

Geographical distribution of the different lynx species in Middle Pleistocene and Late Pleistocene in France.

CONCLUSIONS

La grotte de l'Escale a livré une série fossile importante de lynx pardelle fossile. Taphonomiquement, les observations suggèrent un piégeage des lynx adultes au fond des couches H et B. Malgré tout, la caractérisation des sites pléistocènes renfermant des lynx est encore peu documentée. La grotte de l'Escale comble partiellement cette lacune. D'un point de vue strictement paléontologique, le lynx de l'Escale est attribué à une forme ancienne du *Lynx pardinus spelaeus*. Les comparaisons morphométriques avec les espèces pléistocènes représentantes du genre *Lynx* en Europe apparaissent moins hétérogènes qu'il n'y paraît. Dès le Pliocène, deux tailles de lynx sont identifiées, respectivement en Ibérie et dans le reste de l'Europe de l'Ouest suggérant la présence d'une espèce petite (proche du lynx pardelle) et d'un grand lynx (proche du lynx boréal). À l'issue de la présente étude, et faisant suite aux recherches les plus récentes menées sur les petits lynx, il semble tout à fait pertinent de regrouper sous une unique forme, *Lynx pardinus spelaeus*, les différents gradients évolutifs retenus jusqu'alors. Ce faisant, il n'est pas impossible qu'un modèle équivalent prévale pour les grands lynx d'Eurasie. La révision des sites anciens (*Caracal spp.*, *Lynx sp.*) du Pliocène et des spécimens asiatiques (*Lynx shansius*) est nécessaire pour aborder ces questions taxinomiques et phylétiques.

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient chaleureusement le Musée national de Préhistoire (Jean-Jacques Cleyet-Merle, Peggy Bonnet-Jacquement, Philippe Jugie) pour avoir facilité l'accès aux collections et effectué des photographies du matériel paléontologique. Des remerciements sont également adressés à Myriam Boudadi-Maligne (PACEA, Talence) pour avoir mis de côté quelques éléments post-crâniens de félidés lors de son travail doctoral sur les canidés. Les auteurs remercient les Institutions (Musée d'Anthropologie de Monaco (E. Notter), Muséum d'histoire naturelle de Nîmes (A. Blanchet, A. Rouilly Tardieu), Muséum d'histoire naturelle de Toulouse (Francis Duranthon, Pierre Dalous, Henri Cap, Guillaume Fleury)) ainsi que des Collègues (Alfred Sanchis (Valencia), Jean Philip Brugal (Aix en Provence), Pedro Castaños (Bilbao), Evelyne Crégut-Bonnoure (Avignon), Nicolas Frèrebeau (Bordeaux), Jean Vaquer (Carcassonne)), ayant permis aux auteurs d'étudier des séries de lynx pléistocènes et holocènes ou de mettre en ligne les données ostéométriques de l'Escale. Les auteurs adressent leurs plus vifs et bien sympathiques remerciements à Marie-Françoise Bonifay, dont le remarquable travail sur les « Carnivores quaternaires » est si précieux et à jamais incontournable... Enfin, en cette livraison particulière de Paleo (2020), un remerciement tout en émotions personnelles est adressé à **Christine Bousat**, pour le travail accompli avec cette gentillesse incomparable qui la caractérise si joliment depuis toutes (!) ces années, pour nous (PF) permettre de publier dans cette belle revue de Préhistoire ...

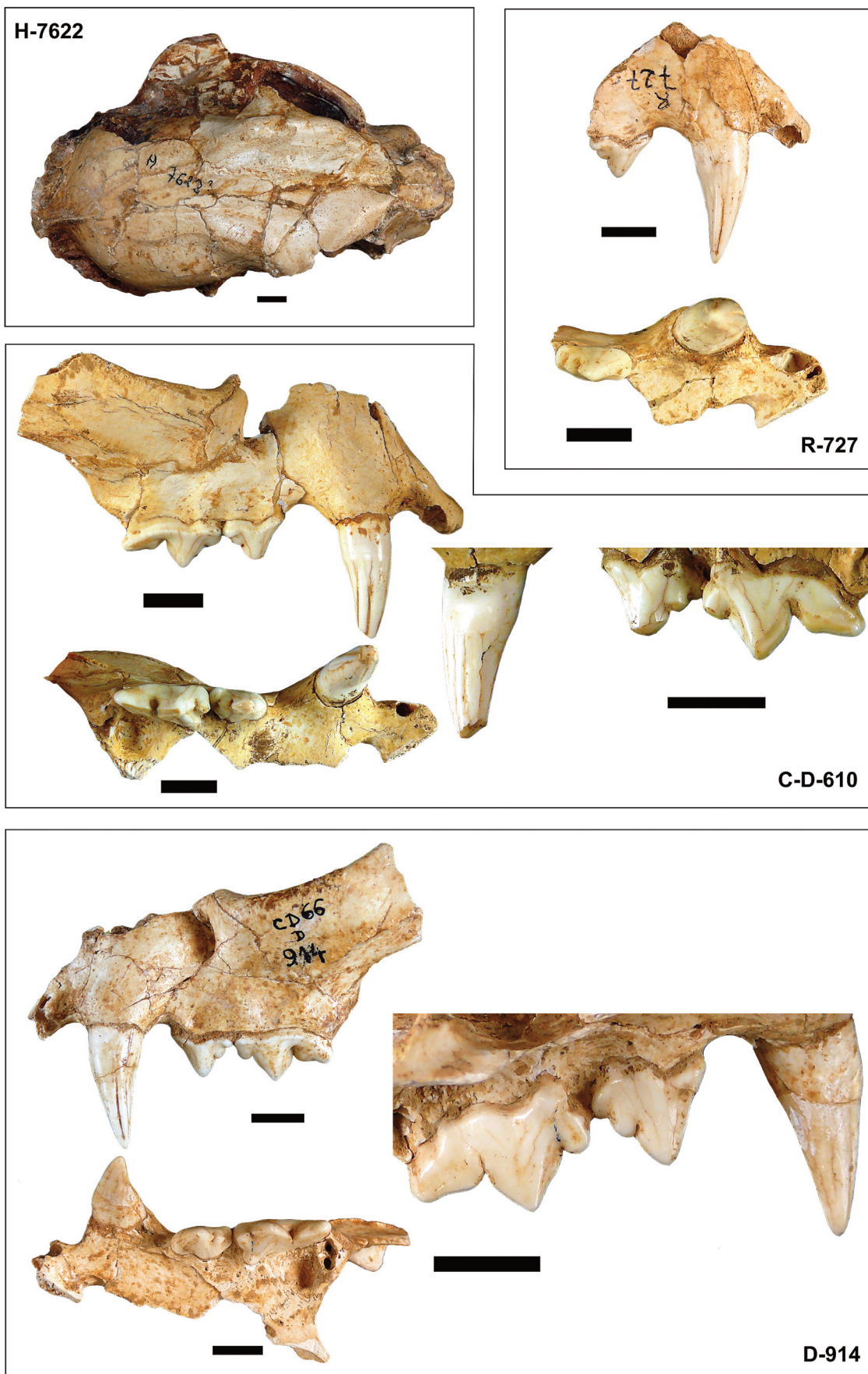
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALTUNA J. 1980 - Hallazgo de un Lince nordico (*Lynx lynx* L. *Mammalia*) en la sima de Pagolusieta, Gorbea (Vizcaya), *Munibe*, 32, 3-4, p. 317-322.
- ANDERSEN T., WIIG O. 1984 - Growth of the skull of norwegian Lynx, *Acta Theriologica*, 29, 8, p. 89-100.
- ARGANT A. 1980 - *Une brèche fossilifère du Pléistocène moyen de Saône-et-Loire : étude paléontologique du gisement de Château*, D.E.A., Université Claude Bernard Lyon I, 144 p.
- ARGANT A. 2004 - Les carnivores du gisement Pliocène final de Saint-Vallier (Drôme, France), *Geobios*, 37, suppl. 1, p. 133-182.
- ARGANT A. 2010 - Carnivores (*Canidae*, *Felidae* et *Ursidae*) de Romain-la-Roche (Doubs, France), *Revue de Paléobiologie*, 29, 2, p. 495-601.
- ARGANT A., ARGANT J., JEANNET M., ERBAJEVA K. 2007 - The big cats of the fossil site Château Breccia Northern Section (Saône-et-Loire, Burgundy, France): stratigraphy, palaeoenvironment, ethology and biochronological dating, In : R.D. Kahlke, L.C. Maul et P.P.A. Mazza (dir.) *Late Neogene and Quaternary biodiversity and evolution: Regional developments and interregional correlations*, Proceedings of the 18th International Senckenberg Conference (VI International Palaeontological Colloquium in Weimar), volume II., *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, p. 121-140.
- ASTRE G. 1950 - Faune magdalénienne et azilienne de Rochereil (Dordogne), *Bull. soc. Hist. Nat. Toulouse*, 85, 3-4, p. 151-171.
- BALLESIO R., DROUIN P., PHILIPPE M. 1991 - Le lynx médiéval de la cresse en Feu (Serrières-de-Briord, Ain), *Le Bugey*, XIX, 78, p. 233-255.
- BEAUFORT F. (de) 1965 - Lynx des Pyrénées, *Felis* (L.) *Lynx lynx* (L.), *Mammalia*, 29, 4, p. 598-601.
- BEAUFORT F. (de) 1968 - Survivance du lynx dans le parc national des Pyrénées occidentales, *Mammalia*, 32, 2, p. 207-210.
- BESSON J.P. 1979 - Le lynx dans les Pyrénées, In : C. Dendaletche (dir.) *La grande faune pyrénéenne et des montagnes d'Europe*, Université de Pau, FIEP, p. 193-198.
- BLANC A. 1984 - *Les genres Lynx, Acinonyx, Viretailurus* (Carnivora, Felidae) dans les séries plio-pléistocènes de France. *Etude biométrique et chrono-stratigraphique*, maîtrise Université de Paris I, 229 p.
- BONIFAY E. 1962 - *Recherches sur les terrains quaternaires dans le sud-est de la France*, thèse Faculté des Sciences de l'Université de Paris, Imprimeries Delmas, Bordeaux, 196 p.
- BONIFAY E., BONIFAY M.F. 1963 - Un gisement à faune épivillafranchienne à Saint-Estève-Janson (Bouches-du-Rhône), *Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences*, 256, p. 1136-1138.
- BONIFAY M.F. 1971 - Carnivores quaternaires du Sud-Est de la France, *Museum national d'Histoire naturelle (Paris), série C, Mémoires*, 21, 2, p. 43-377.
- BONIFAY M.F. 1978 - Le gisement de la Baume de Valorgues a Saint-Quentin-La-Poterie (Gard) (Paléolithique supérieur final et Epipaléolithique), *Gallia Préhistoire*, 21, 1, p. 123-142.
- BOSCAINI A., ALBA D., BELTRAN J., MOYA-SOLA S., MADURELL-MALAPEIRA J. 2016 - Latest Early Pleistocene remains of *Lynx pardinus* (Carnivora, Felidae) from the Iberian Peninsula: taxonomy and evolutionary implications, *Quaternary Science Reviews*, 143, p. 96-106.
- BOUDADI-MALIGNE M. 2010 - *Les Canis pléistocènes du Sud de la France : approche biosystématique, évolutive et biochronologique*, doctorat Université Bordeaux 1, 451 p.
- BOULE M. 1906 - Paléontologie, In : *Les grottes de Grimaldi (Baoussé-Roussé)*, Paris, *Institut de Paléontologie Humaine*, tome I, fascicule I, p. 157-351.
- BOUTROS D., BREITENMOSER-WÜRSTEN C., ZIMMERMANN F., RYSER A., MOLINARI-JOBIN A., CAPT S., BREITENMOSER U. 2007 - Characterisation of Eurasian lynx *Lynx lynx* den sites and kitten survival, *Wildl. Biol.*, 13, p. 417-429.
- BREITENMOSER U., HALLER H. 1993 - Patterns of predation by reintroduced european lynx in the Swiss Alps, *The Journal of Wildlife Management*, 57, 1, p. 135-144.
- BRUGAL J.P., FOURVEL J.B., FOSSE P. 2017 - Premières observations sur les guildes de carnivores de la grotte de l'Observatoire (Principauté de Monaco), *Bulletin du Musée d'Anthropologie Préhistorique de Monaco*, 57, p. 35-48.
- CARDOSO J.L. 1993 - *Contribuição para o conhecimento dos grandes mamíferos do Plistocénico superior de Portugal*, Fac.de Ciencias e Tecnologia, Lisboa, 485 p.
- CASTAÑOS P. 1993 - Estudio de los macromamíferos de los niveles paleolíticos de Chaves, *Bolskan*, 10, p. 9-30.
- CASTAÑOS P., MURELAGA X., BAILON S., CASTAÑOS J., SAEZ DE LAFUENTE X., SUAREZ O. 2009 - Estudio de los vertebrados del yacimiento de Lezikako koba (Kortezubi, Bizkaia), *Kobie (Serie Paleoantropologia)*, XXVIII, p. 25-50.
- CASTAÑOS P.M. 1986 - *Los Macromamíferos del Pleistoceno y Holoceno de Vizcaya*, tesis Universidad San Sebastian, 593 p.
- CERVERA J. 1992 - Nuevos hallazgos de carnívoros en el complejo de yacimientos mesopleistocenos de la Sierra de Atapuerca, Burgos, *Revista Española de Paleontología*, Extra, p. 21-27.
- CHALINE J. 1972 - *Les rongeurs du Pléistocène moyen et supérieur de France (systématique, biostratigraphie, paléoclimatologie)*, thèse Faculté des Sciences de l'Université de Dijon, 596 p.
- CHERIN M., IURINO D.A., SARDELLA R. 2013 - New well-preserved material of *Lynx issiodorensis valdarnensis* (Felidae, Mammalia) from the Early Pleistocene of Pantalla (central Italy), *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*, 52, 2, p. 103-111.

- CLOT A. 1988 - Le lynx pléistocène (*Lynx lynx* (L.), Felidae, Carnivora) des Moustayous (Saint-Pé-de-Bigorre, Hautes-Pyrénées), *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 124, p. 107-110.
- CLOT A., BESSON J.P. 1974 - Nouveaux restes osseux de lynx dans les Pyrénées, *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 110, 1-2, p. 157-169.
- CLOT A., DURANTHON F. 1990 - *Les Mammifères fossiles du Quaternaire dans les Pyrénées*. Toulouse, eds Accord, 159 p.
- COUMONT M.P. 2006 - *Taphonomie préhistorique : mammifères fossiles en contexte naturel, les avens-pièges, apport pour l'étude des archéofaunes*, doctorat, Université Aix-Marseille I, 513 p.
- DELAGNES A., TOURNEPICHE J.F., ARMAND D., DESCLAUX E., DIOT M.F., FERRIER C., LE FILLATRE V., VANDERMEERSCH B., BAHAIN J.J., BORDES J.G., FALGUERES C., AYLIFFE L., FROGET L., MERCIER N., VALLADAS H. 1999 - Le gisement pléistocène moyen et supérieur d'Artenac (Saint-Mary, Charente) : premier bilan interdisciplinaire, *Bulletin de la Société préhistorique française*, 96, 4, p. 469-496.
- DRIESCH A., von den, 1976 - A guide to the measurement of animal bones from archaeological sites, *Peabody Museum Bulletin*, 1, 137 p.
- DUFOUR R. 1989 - *Les Carnivores pléistocènes de la caverne de Malarnaud (Ariège)*, D.E.S.S. Université de Bordeaux I, 456 p.
- FABRINI E. 1896 - La lince del Pliocene italiano, *Palaeontographia italica*, II, p. 1-24.
- FAURE M., GUERIN C. 1992 - La grande faune d'Europe occidentale au Pléistocène moyen et supérieur et ses potentialités d'information en préhistoire, *Mém. Soc. France, n.s.*, 160, p. 77-84.
- FERNANDEZ N., PALOMARES F. 2000 - The selection of breeding dens by the endangered Iberian lynx (*Lynx pardinus*): implications for its conservation, *Biological Conservation*, 94, 1, p. 51-61.
- FICCARELLI G., TORRE D. 1977 - Phyletic relationships between *Lynx* group *issiodorensis* and *Lynx pardina*, *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*, 16, 2, p. 197-202.
- FOSSE P., BRUGAL J.P., CREGUT-BONNOURE E., FOURVEL J.B., MADELAINE S. 2019 - Los linceos (*Lynx pardinus/spelaeus*, *Lynx lynx*) desde Pleistoceno medio hasta el Holoceno en el sur de Francia : datos paleontológicos y tafonomicos. Communication V *Jornadas d'arqueozoologia*, Valencia.
- FOSSE P., FOURVEL J.B., MADELAINE S. 2020 - Cave lynx Osteometrical Datasets from L'Escale Palaeontological site (South-East France) (Version 1.0) [Data set]. *Zenodo*, doi.org/10.5281/zenodo.3936484
- GARCIA N., VIRGOS E. 2007 - Evolution of community composition in several carnivore palaeoguilds from the European Pleistocene: the role of interspecific competition, *Lethaia*, 40, p. 33-44.
- GARCIA-PEREA R. 1996 - Patterns of postnatal development in skulls of lynxes, genus *Lynx* (Mammalia: Carnivora), *Journal of Morphology*, 229, 3, p. 241-254.
- GARCIA-PEREA R., GISBERT J., PALACIOS F. 1985 - Review of the biometrical and morphological features of the skull of the Iberian lynx, *Lynx pardina* (Temminck, 1824), *Säugetierk. Mitteil.*, 32, p. 249-259.
- GARRIDO G. 2008 - Linceos y guepardos (*Felidae, Carnivora, Mammalia*) en el Plioceno superior terminal del Fonelas P-1 (cuenca de Guadix, Granada). In : A. Arribas (dir.), *Vertebrados del Plioceno superior terminal en el suroeste de Europa: Fonelas P-1 y el Proyecto Fonelas, Cuadernos del Museo Geominero*, 10, p. 231-249.
- GHEZZO E., BOSCAINI A., MADURELL-MALAPEIRA J., ROOK L. 2015 - Lynx remains from the Pleistocene of Valdemino cave (Savona, Northwestern Italy), and the oldest occurrence of *Lynx spelaeus* (Carnivora, Felidae), *Rendiconti Lincei*, 26, 2, p. 87-95.
- GIL-SANCHEZ J.M., BALLESTEROS-DUPERON E., BUENO-SEGURA J.F. 2006 - Feeding ecology of the Iberian lynx *Lynx pardinus* in eastern Sierra Morena (Southern Spain), *Acta Theriologica*, 51, p. 85-90.
- HAGMANN G. 1899 - Die diluviale Wirbeltierfauna von Völklinshofen, *Abhandlungen zur Geologischen Specialkarte von Elsass-Lothringen*, Neue Folge, 3, 136 p.
- HARLE E. 1910 - Les mammifères et oiseaux quaternaires connus jusqu'ici en Portugal, *Service géologique du Portugal*, VIII, 85 p.
- HEMMER H. 1966 - Untersuchungen zur Stammesgeschichte der Pantherkatzen (*Pantherinae*). Teil I, *Veröff. Zool. Staatssamml. München*, 11, p. 1-121.
- HEMMER H. 2001 - Die Feliden aus dem Epivillafranchium von Untermassfeld. In : R.D. Kahlke (dir.), *Das Pleistozän von Untermassfeld bei Meiningen (Thüringen)*, Teil 3, Romisch-Germanischen Zentralmuseums Mainz, 40, p. 699-782.
- HEMMER H. 2004 - Notes on the ecological role of European cats (*Mammalia: Felidae*) of the last two million years. In : E. Baquedano and S. Rubio Jara (dir.), *Miscelánea en homenaje a Emiliano Aguirre*. Museo Arqueológico Regional, Alcalá de Henares, Zona Arqueológica 4, Paleontología vol. II, p. 214-232.
- HEPTNER V.G., SLUDSKII A.A. 1992 - *Mammals of the Soviet Union* (Carnivora : Hyaenas and Cats), Leiden, Brill E.J. (eds), volume 2, Part II, 784 p.
- JEDRZEJSKI W., JEDRZEJSKA B., OKARMA H., SCHMIDT K., BUNEVICH A.N., MISKOWSKI L. 1996 - Population dynamics (1869-1994), demography, and home ranges of the lynx in Bialowieza Primeval Forest (Poland and Belarus), *Ecography*, 19, p. 122-138
- KOUFOS G.D. 1992 - The Pleistocene carnivores of the Mygdonia Basin (Macedonia, Greece), *Annales de Paléontologie*, 78, 4, p. 205-257.
- KOUFOS G.D. 2014 - The Villafranchian carnivore guild of Greece: implications for the fauna, biochronology and paleoecology, *Integrative Zoology*, 9, p. 444-460.
- KURTEN B. 1968 - *Pleistocene Mammals of Europe*, Londres, Weidenfeld and Nicolson (eds), 317 p.

- KURTEN B. 1978 - The lynx from Etouaires, *Lynx issiodorensis* (Croizet & Jobert), late Pliocene, *Ann. Zool. Fennici*, 15, p. 314-322.
- KURTEN B., WERDELIN L. 1984 - The relationships of *Lynx shansius* Teilhard. *Ann. Zool. Fennici*, 21, p. 129-133.
- KURTEN B., GRANQVIST E. 1987 - Fossil pardel lynx (*Lynx pardina spelaea* Boule) from a cave in southern France, *Ann. Zool. Fennici*, 24, p. 39-43.
- KURTEN B., RAUSCH R. 1959 - Biometric comparisons between North American and European Mammals. II. A comparison between the northern lynxes of Fennoscandia and Alaska, *Acta Arctica*, XI, p. 21-44.
- LLOVERAS L., MORENO-GARCIA M., NADAL J. 2008 - Taphonomic analysis of leporid remains obtained from modern Iberian lynx (*Lynx pardinus*) scats, *Journal of Archaeological Science*, 35, 1, p. 1-13.
- LORFEVRE F. 2009 - *Les lynx plio-pléistocènes : examen critique de leur phylogénie et intérêt paléoenvironnemental*, master 2, Université Bordeaux 1, 75 p.
- LUMLEY de, H., KAHLKE H.D., MOIGNE A.M., MOULLE P.E. 1988 - Les faunes des grands mammifères de la grotte du Vallonnet Roquebrune-Cap-Martin, Alpes-Maritimes, *L'Anthropologie*, 92, 2, p. 465-496.
- MADURELL-MALAPEIRA J., MORALES J., VINUESA V., BOSCAINI A. 2014 - Úrsidos, hienidos y felidos del Pleistoceno inferior de Cueva Victoria (Cartagena, Murcia), *Mastia*, 11-13, p. 401-432.
- MARTI I., RYSER-DEGIORGIS M.P. 2018 - Morphometric characteristics of free-ranging eurasian lynx *Lynx lynx* in Switzerland and their suitability for age estimation, *Wildlife Biology*, 2018, 1, 11 p. doi: 10.2981/wlb.00432.
- MECOZZI B. 2019 - *Le faune a mammiferi del Pleistocene Medio-Superiore della Puglia: biocronologia, paleoecologia, paleobiogeografia*, doctorat Université Sapienza Rome, 453 p.
- MILLER G.S. 1912 - *Catalogue of the Mammals of western Europe (Europe exclusive Russia) in the collection of the British Museum*, Londres, British Museum, 830 p.
- MOLINARI-JOBIN A., MOLINARI P., BREITENMOSER-WÜRSTEN C., BREITENMOSER U. 2002 - Significance of lynx *Lynx lynx* predation for roe deer *Capreolus capreolus* and chamois *Rupicapra rupicapra* mortality in the Swiss Jura mountains, *Wildlife Biology*, 8, 2, p. 109-115.
- MONCHOT H. 1996 - *Les Petits Bovidés (genres Ovis, Hemitragus, Capra et Rupicapra) de la Caune de l'Arago (Tautavel, Pyrénées-Orientales)*, thèse de doctorat, Université de la Méditerranée, Marseille, 433 p.
- MONTOYA P., ALBERDI M.T., BARBADILLO L.J., VAN DER MADE J., MORALES J., MURELAGA X., PEÑALVER E., ROBLES F., RUIZ BUSTOS A., SANCHEZ A., SANCHIZ B., SORIA D., SZYNDLAR Z. 2001 - Une faune très diversifiée du Pléistocène inférieur de la Sierra de Quibas (province du Murcia, Espagne), *C. R. Acad. Sci. Paris*, 332, p. 387-393.
- MOULLE P.E., LACOMBAT F., ECHASSOUX A. 2006 - Apport des grands mammifères de la grotte du Vallonnet (Roquebrune-Cap-Martin, Alpes-Maritimes, France) à la connaissance du cadre biochronologique de la seconde moitié du Pléistocène inférieur d'Europe, *L'Anthropologie*, 110, p. 837-849.
- MOURER-CHAUVIRE C. 1975 - *Les oiseaux du Pléistocène moyen ou supérieur de France*, thèse doctorat Faculté des Sciences de Lyon, 624 p.
- MOUSSOUS A. 2014 - *Approche biostratigraphique et évolution des paléoenvironnements au cours du Pléistocène supérieur, d'après l'étude des grands mammifères des grottes de Balzi Rossi (Ligurie, Italie)*, doctorat Université de Perpignan, 556 p.
- NAIDENKO S.V. 2006 - Bodymass dynamic in Eurasian lynx *Lynx lynx* kittens during lactation, *Acta Theriologica*, 51, p. 91-98.
- NIEMINEN M., LEPPALUOTO J. 1988 - Predation in the reindeer husbandry area in Finland during 1976-86, *Rangifer*, 8, 1, p. 25-34.
- NYBAKK K., KJELVIK O., KVAM T., OVERSKAUG K., SUNDE P. 2002 - Mortality of semi-domestic reindeer *Rangifer tarandus* in central Norway, *Wildlife Biology*, 8, p. 63-68.
- PALOMARES F., DELIBES M., REVILLA E., CALZADA J., FREDIANI J.M. 2001 - Spatial ecology of Iberian lynx and abundance of European rabbits in south-western Spain, *Wildlife Monographs*, 148, 36 p.
- PAULUS M., TRON C. 1945 - Etude sur la faune quaternaire de la vallée inférieure du Gard ou Gardon. I. Les lynx, *Bulletin du Museum d'Histoire naturelle de Marseille*, V, 3, p. 41-72.
- PEREZ-RIPOLL M. 1977 - Los Mamíferos del yacimiento musteriense de Cova Negra (Jativa, Valencia), *Servicio de Investigacion Prehistorica, Serie de Trabajos varios*, 53, 363 p.
- PETRUCCI M., CIPULLO A., MARTÍNEZ-NAVARRO B., ROOK L., SARDELLA R. 2013 - The late Villafranchian (Early Pleistocene) carnivores (Carnivora, Mammalia) from Pirro Nord (Italy), *Palaeontographica Abteilung A Paläozoologie, Stratigraphie*, 298, 113-145.
- PILLARD B. 1972 - La faune des grands mammifères du Würmien II de la grotte de l'Hortus (Valflaunès, Hérault), *Etudes Quaternaires*, mémoire 1, p. 163-205.
- PONS-MOYA J. 1983 - Presencia de *Lynx spelaea* (Fissipeda, Mammalia) en el Pleistoceno inferior de la Península Ibérica, *Paleontologia i Evolució*, 18, p. 39-42.
- R CORE TEAM 2019 - *R: A language and environment for statistical computing*, Vienne. URL : <https://www.R-project.org/>.
- RODRIGUEZ-HIDALGO A., SANZ M., DAURA J., SANCHEZ-MARCO A. 2020 - Taphonomic criteria for identifying Iberian lynx dens in quaternary deposits, *Nature, scientific reports*, doi.org/10.1038/s41598-020-63908-6.

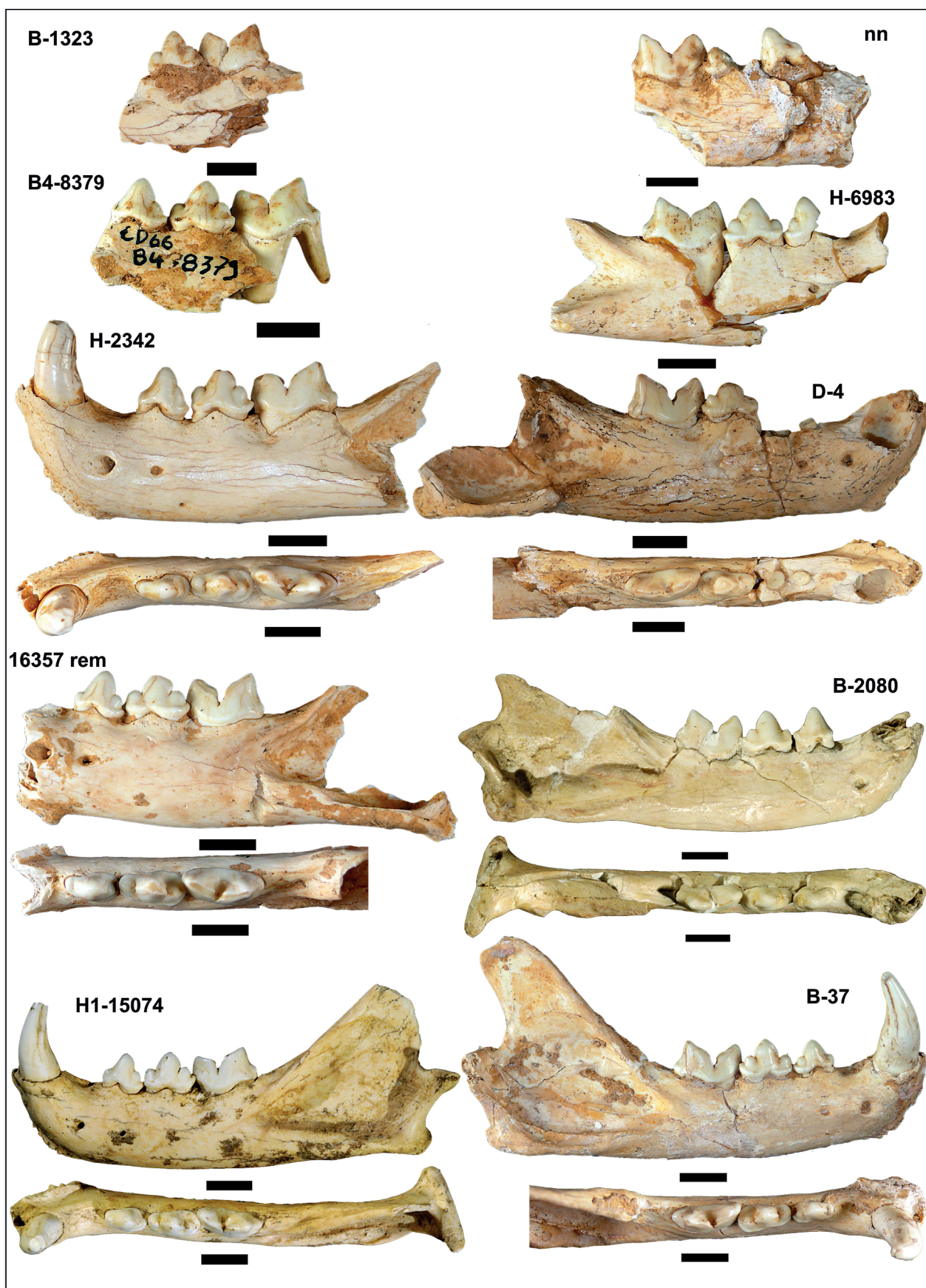
- RODRIGUEZ-VARELA R., GARCIA N., NORES C., ALVAREZ-LAO D., BARNETT R., ARSUAGA J.L., VALDIOSERA, C. 2015 - Ancient DNA reveals past existence of Eurasian lynx in Spain, *Journal of Zoology*, 298, 2, p. 94-102.
- RODRIGUEZ-VARELA R., TAGLIACOZZO, A., UREÑA I., GARCIA N., CREGUT-BONNOURE E., MANNINO M.A., ARSUAGA J.L., VALDIOSERA C. 2015 - Ancient DNA evidence of Iberian lynx palaeoendemism, *Quaternary Science Reviews*, 112, p. 172-180.
- RUIZ-SELFA S., LAURINO M. 1986 - Estudio biométrico de la mandíbula del lince de la cueva de Arrillor *Felis (Lynx) spelaeus* ... ? (Boule 1906), *Estudios del Instituto Alavés de la Naturaleza*, 1, p. 35-43.
- SABLIN M. 2001 - Late Pleistocene lynx from Kostenki 21 (Voronezh Region, Russia), *Deinsea*, 8, p. 27-31.
- SARRION I. 1978 - Un lince de las cavernas en la cueva del Puerto (Calasparra, Murcia) y otros restos inéditos, *Lapias*, 2, p. 7-26.
- SARRION MONTAÑANA I. 1990 - El yacimiento del Pleistoceno medio de la cova del Corb (Ondara-Alicante), *Archivo de prehistoria levantina*, XX, p. 43-75.
- SCHMIDT K. 1998 - Maternal behaviour and juvenile dispersal in the Eurasian lynx, *Acta Theriologica*, 43, p. 391-408.
- TERZEA E. 1963 - Observatii asupra morfologiei lui *Felis (Lynx) lynx* L. fossi citeva consideratii asupra raspindirii speciei pe teritoriul R.P.R., *Studii siceretari de biologie. Academia republicii populare Romine. Seria Biologie animala*, 15, 3, p. 353-364.
- TESTU A. 2006 - *Etude paléontologique et biostratigraphique des Felidae et Hyaenidae pléistocènes de l'Europe méditerranéenne (sites de la Caune de l'Arago, Orgnac 3, le Portel-Ouest, Bize-Tournal, l'Hortus, la Crouzade en France, la Cova de l'Arbreda en Espagne, Karain E en Turquie)*, doctorat Université de Perpignan, 359 p.
- THACKERAY J.F., KIESER J.A. 1992 - Body mass and carnassial length in modern and fossil carnivores, *Annals of the Transvaal Museum*, 35, 24, p. 337-341.
- TSOUKALA E., GRANDAL D'ANGLADE A. 2002 - *Système de mesures sur le squelette d'Ursidae*, In : T. Tillet & L.R. Binford (dir.), *L'Homme et l'Ours*, ERAUL, 54, p. 265-287.
- TSOUKALA E., BONIFAY M.F. 2004 - The Early Pleistocene carnivores (Mammalia) from Ceysaguet (Haute-Loire, France), *Paleo*, 16, p. 193-241.
- TURNER A., O' REGAN H. 2002 - The assesment of size in fossil *Felidae*, *Estudios Geol.*, 58, p. 45-54.
- VALENSI P. 1994 - *Les grands mammifères de la grotte du Lazaret, Nice : étude paléontologique et biostratigraphique des carnivores : archéozoologie des grandes faunes*, doctorat, Museum national d'Histoire naturelle, 363 p.
- VAN BREE P.J.H., CLASON A.T. 1971 - On the skull of a lynx, *Lynx lynx* (Linnaeus, 1758), found in the roman castellum at Valkenburg, province of Zuid-Holland, The Netherlands, *Bijdragen Tot de Dierkunde*, 41, 2, p. 130-135.
- VAN VALKENBURGH B. 1990 - Skeletal and dental predictors of body mass in Carnivores. In : J. Damuth & B.J. MacFadden (dir.), *Body size in Mammalian Paleobiology*, Cambridge University Press, p. 181-205.
- VOELCKER I. 1930 - *Felis issiodorensis* Croizet von Mauer, *Sitzungsberichte der Heidelberger Akademie der Wissenschaften*, 12, p. 1-9.
- WERDELIN L. 1981 - Evolution of lynxes, *Acta Zoologica Fennica*, 18, p. 37-71.
- WERDELIN L, PEIGNE S. 2010 - 32. Carnivora. In : *Cenozoic Mammals of Africa*, University of California Press, p.603-657.
- WHITE S., BRIERS R.A., BOUYER Y., ODDEN J., LINNELL J.D.C. 2015 - Eurasian lynx natal den site and maternal home-range selection in multi-use landscapes of Norway, *Journal of Zoology*, 297, 2, p. 87-98.
- WICKHAM H. 2016 - *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*, New York.
- WICKHAM H., FRANÇOIS R., HENRY L., MÜLLER K. 2020 - *dplyr: A Grammar of Data Manipulation*, package R v.0.8.5. URL : <https://CRAN.R-project.org/package=dplyr>.
- WIIG O., ANDERSEN T. 1986 - Sexual size dimorphism in the skull of Norwegian lynx, *Acta Theriologica*, 31, 12, p. 147-155.
- YRAVEDRA SAINZ DE LOS TERREROS J. 2005-2006 - Aprovechamiento cárnico de lince (*Lynx pardina*) durante el Pleistoceno superior en el interior de la Península Ibérica, *Munibe Antropologia-Arkeologia*, 57, p. 303-311.



— PLANCHE 1 —

Crânes et maxillaires de lynx des cavernes (*Lynx pardinus spelaeus*) de la grotte de L'Escale. Barre noire = 1 cm. Photos Ph. Fosse.

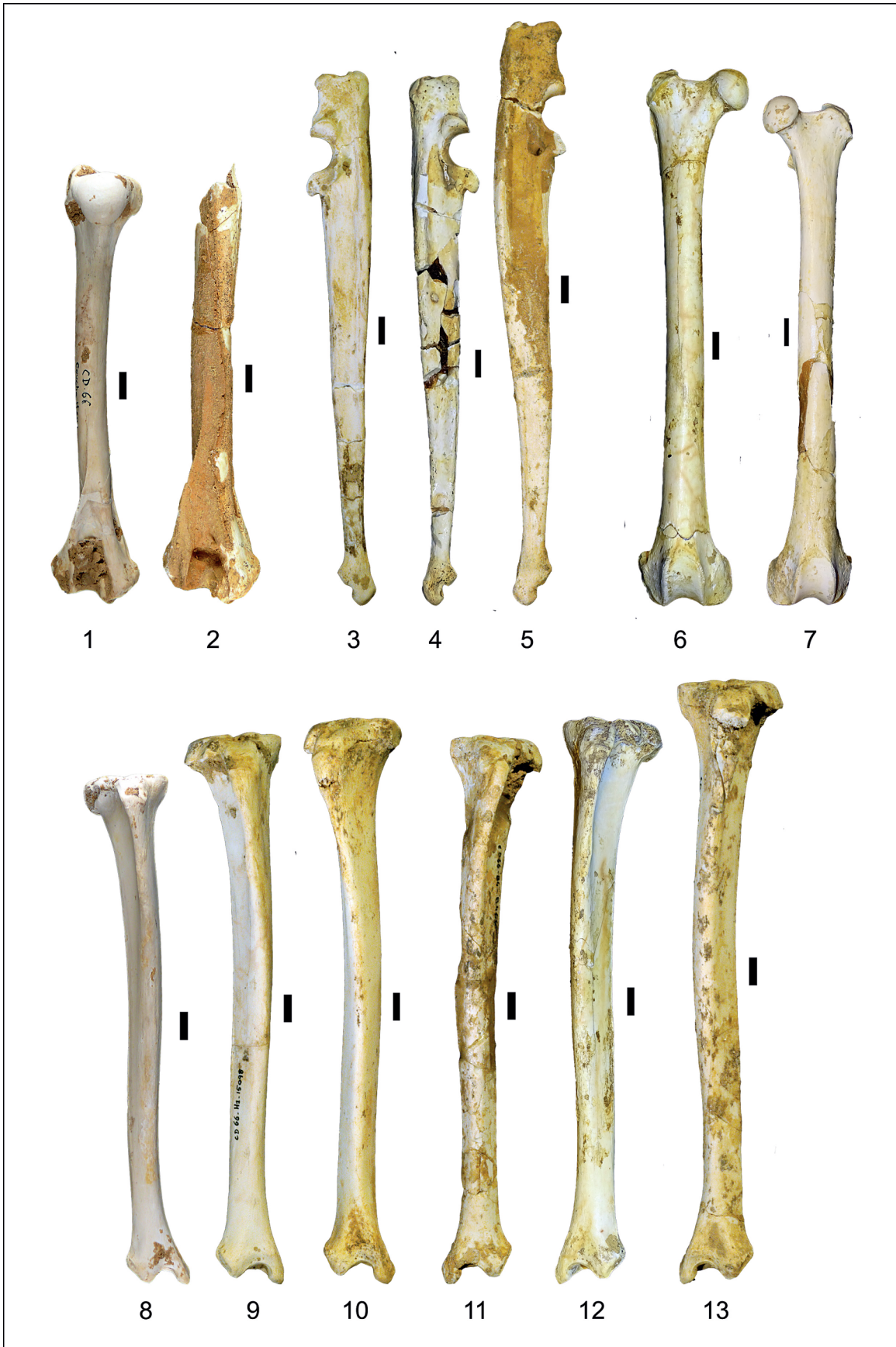
Skulls and maxillaries of the cave lynx (*Lynx pardinus spelaeus*) from L'Escale cave. Bar scale = 1 cm. Pictures Ph. Fosse.



— PLANCHE 2 —

Mandibules de lynx des cavernes (*Lynx pardinus spelaeus*) de la grotte de L'Escale. échelle Barre = 1 cm. Photos Ph. Fosse & Ph Jugie (MNP).

Mandibles of the cave lynx (*Lynx pardinus spelaeus*) from L'Escale cave. Bar scale = 1 cm. Pictures Ph. Fosse & Ph Jugie (MNP).



— PLANCHE 3 —

Os longs de lynx des cavernes (*Lynx pardinus spelaeus*) de la grotte de l'Escale.

Tous les os sont à la même échelle (barre = 1 cm). Photos Ph. Fosse.

1 = CD 66 H-7207, 2 = CD 66 Hb-15725 : humérus gauches ;
3 = CD 66 H1-15086 : ulna gauche ; 4 = CD 66 C-D 5629, 5 = Hbase-15733 ulnas droites ;
6 = H1-15173 : fémur droit ; 7 = H-7271 fémur gauche ; 8 = CD 66 H-7208,
9 = CD 66 H1-15198, 10 = CD 66 H-15212 : tibias droites ; 11 = CD 66 B4-8466,
12 = CD 66 H1-15099, 13 = CD 66 H-15209 : tibias gauches.

Long bones of the cave lynx (Lynx pardinus spelaeus) from l'Escale cave. All bones are as the same scale. Bar scale = 1 cm. Pictures Ph. Fosse.

1 = CD 66 H-7207, 2 = CD 66 Hb-15725 : left humerus; 3 = CD 66 H1-15086 : left ulna ;
4 = CD 66 C-D 5629, 5 = Hbase-15733 right ulnae ; 6 = H1-15173 : right femur ;
7 = H-7271 left femur ; 8 = CD 66 H-7208, 9 = CD 66 H1-15198,
10 = CD 66 H-15212 : right tibias ; 11 = CD 66 B4-8466, 12 = CD 66 H1-15099,
13 = CD 66 H-15209 : left tibias.

— PLANCHE 4 —

Métapodes et tarsiens de lynx des cavernes (*Lynx pardinus spelaeus*) de la grotte de l'Escale. Barre = 1 cm. Photos Ph. Fosse.

1 = CD 66 B-282, 2 = CD 66 H-16194, 3 = CD 66 Hb-15730 : métacarpes II gauches ;
4 = CD 66 B-1655, 5 = CD 66 Hbase-16168 : métacarpes II droits ;
6 = CD 66 H-16192 : métacarpe III droit ; 7 = CD 66 H-16193,
8 = CD 66 H-9879 : métacarpes IV gauches ; 9 = CD 66 B-283 : métacarpe IV droit ;
10 = CD 66 H1-15125 : métacarpe V gauche ; 11 = CD 66 B-x958, 12 = CD 66 H-10845,
13 = CD 66 Hbase-15218 : métatarses II gauches ; 14 = CD 66 C-D-844,
15 = CD 66 H1-15122 : métatarses II droits ; 16 = CD 66 G-9727, 17 = CD 66 H1-15103,
18 = CD 66 Hbase-15749 : métatarses III gauches ; 19 = CD 66 Hbase-16167,
20 = CD 66 B-284, 21 = CD 66 H1-15114 : métatarses III droits ;
22 = CD 66 H1-15104 : métatarses IV gauche ;
23 = CD 66 Hbase-16189 : métatarses IV droit ; 24 = CD 66 B2'-7706,
25 = CD 66 B4-8345, 26 = CD 66 B-284, 27 = CD 66 C-5467 : calcaneus gauches ;
28 = CD 66 B4-8344, 29 = CD 66 B-1667, 30 = CD 66 Hbase-15333,
31 = CD 66 H-7283 : calcaneus droits ; 32 = CD 66 B2-8014, 33 = CD 66 H-7329,
34 = CD 66 Hbase 16135 : talus gauches ; 35 = CD 66 B4-8350, 36 = CD 66 H-3298,
37 = CD 66 Hbase-16136 : talus droits.

Metapodials and tarsals of the cave lynx (*Lynx pardinus spelaeus*) from L'Escale cave. Bar scale = 1 cm. Pictures Ph. Fosse

1 = CD 66 B-282, 2 = CD 66 H-16194, 3 = CD 66 Hb-15730 : left second metacarpals ;
4 = CD 66 B-1655, 5 = CD 66 Hbase-16168 : right second metacarpals ;
6 = CD 66 H-16192 : right third metacarpal ; 7 = CD 66 H-16193,
8 = CD 66 H-9879 : left fourth metacarpals ; 9 = CD 66 B-283 : right fourth metacarpal ;
10 = CD 66 H1-15125 : left fifth metacarpal ; 11 = CD 66 B-x958, 12 = CD 66 H-10845,
13 = CD 66 Hbase-15218 : left second metatarsals ; 14 = CD 66 C-D-844,
15 = CD 66 H1-15122 : right second metatarsals ; 16 = CD 66 G-9727,
17 = CD 66 H1-15103, 18 = CD 66 Hbase-15749 : left third metatarsals ;
19 = CD 66 Hbase-16167, 20 = CD 66 B-284,
21 = CD 66 H1-15114 : left third metatarsals ;
22 = CD 66 H1-15104 : left fourth metatarsal ;
23 = CD 66 Hbase-16189 : right fourth metatarsal ; 24 = CD 66 B2'-7706,
25 = CD 66 B4-8345, 26 = CD 66 B-284, 27 = CD 66 C-5467 : left calcaneus ;
28 = CD 66 B4-8344, 29 = CD 66 B-1667, 30 = CD 66 Hbase-15333,
31 = CD 66 H-7283 : right calcaneus ; 32 = CD 66 B2-8014, 33 = CD 66 H-7329,
34 = CD 66 Hbase 16135 : left astragali ; 35 = CD 66 B4-8350, 36 = CD 66 H-3298,
37 = CD 66 Hbase-16136 : right astragali.

— ANNEXE 1 —

CD 66 B-611 : skull complete with P3/+P4/ sin & dext. Adult ; **CD 66 H-7622 (7628 ?)** : skull, complete with P4/ sin ; **CD 66 H-7633** : skull, with P3/+P4/ sin & dext. Adult ; **nn** : skull, braincase. Young ; **CD 66 B-40** : maxillary sin & dext, with C/+P3/+P4/ ; **CD 66 D-914** : maxillary sin, with C/+P3/+P4/ ; can be refitted with skull CD 66 D-914 + maxillary dext R-727 ? Adult ; **CD 66 C-D-610** : maxillary dext, with C/+P3/+P4/ ; **R 727** : maxillary dext, with C/+P3/ (refit with skull CD 66 D-914 + maxillary sin CD 66 D-914 ?) ; **CD 66 B-40**, **CD 66 B-3689**, **CD 66 B3-7936**, **CD 66 Bmp-9016**, **CD 66 D-914**, **CD 66 Hsup-7580**, **nn** : isolated C/ sin ; **CD 66 B-40**, **CD 66 B3-7936***, **CD 66 B4-8295***, **CD 66 C-D-610**, **CD 66 Hsup-7579** : isolated C/ dext ; **CD 66 16357 Rem** : mandible sin, with P/3+P/4+M/1. Ramus broken. Adult class II (wear on para- & protoconid M/1) ; **CD 66 B-54** : mandible sin, with P/3+P/4+M/1, broken, no measurement available, jaw broken. Adult ; **CD 66 B-1323** : mandible sin, with P/4+M/1, jaw broken. Adult ; **CD 66 B3-7936*** : mandible sin, with /C+P/3+P/4+M/1, broken, no measurement available. Adult ; **CD 66 B4-8379** : mandible sin, with P/3+P/4+M/1, jaw broken. Adult ; **CD 66 H-2117** : mandible sin, with M/1, ramus with breccia. Young Adult ; **CD 66 H-2342** : mandible sin, with /C+P/3+P/4+M/1, ramus broken. Adult class II (canine ; wear on paraconid M/1) ; **CD 66 H1-15074** : mandible sin, with /C+P/3+P/4+M/1 ; **CD 66 B-37** : mandible dext, with /C+P/3+P/4+M/1. Adult ; **CD 66 B-2080** : mandible dext, with P/3+P/4+M/1. Young Adult ; **CD 66 D-4** : mandible dext, with P/4+M/1, ramus broken. Adult class II (wear on para- & protoconid M/1) ; **CD 66 G-5370** : mandible dext, with P/4 ; **CD 66 H-2313** : mandible dext, with P/3+P/4+M/1, ramus broken. Adult ; **CD 66 H-2316** : mandible dext, with /C+P/3. Adult ; **CD 66 H-6983** : mandible dext, with P/3 (broken)+P/4+M/1, ramus broken. Young Adult ; **nn** : mandible dext, with P/3+P/4 (broken)+M/1 ; ramus broken. Young Adult ; **CD 66 Hbase 15732** : isolated /C dext ; **CD 66 ?-15213** : atlas ; **CD 66 ?-15213**, **CD 66 B-300**, **CD 66 B-1479** : axis ; **CD 66 Hb-15725** (broken), **CD 66 Hsup-7207**, **CD 66 H1-15242** (prox epiph unfused) : humerus sin, complete ; **CD 66 B-196**, **CD 66 B-298**, **CD 66 B-5798**, **CD 66 B-9343** (no measurement available), **CD 66 B-9444**, **CD 66 B4-8495**, **CD 66 C-D-2417**, **CD 66 H-7282***, **CD 66 H-7291**, **CD 66 15223** : humerus sin, prox epiph ; **CD 66 B-295**, **CD 66 B-1665**, **CD 66 C-5487**, **CD 66 H-6982**, **CD 66 H-7282**, **CD 66 Hb-16202** : humerus sin, dist epiph ; **CD 66 Hb-15724** (broken) : humerus dext, complete ; **CD 66 B-299** : humerus dext, prox epiph ; **CD 66 B-294** : humerus dext, dist epiph ; **CD 66 B-2748** (trochlea), **CD 66 B-2957** (shaft), **CD 66 B-9338** : humerus dext, dist epiph (+ articulated with radius (**CD 66 B-9337**), ulna (**CD 66 B-9336**) prox epiph), **CD 66 B'-1426**, **CD 66 C-D-2418** (shaft), **CD 66 H-7285**, **CD 66 H1-15159**, **CD 66 15223** : humerus dext, dist epiph ; **CD 66 Hbase-15727**, **CD 66 Hbase-16188** (dist epiph unfused), **CD 66 H1-15167** (dist epiph unfused) : radius sin, complete ; **CD 66 B-5342**, **CD 66 B4-8521**, **CD 66 G-1464**, **CD 66 H1-15056** : radius sin, prox epiph ; **CD 66 B-283**, **CD 66 B3-8935***, **CD 66 H-2534**, **CD 66 H-2608**, **CD 66 Remanié-6449**, **nn** : radius sin, dist epiph ; **CD 66 C-D-5629**, **CD 66 Hbase-16187** : radius dext, complete ; **CD 66 B-3xx?**, **CD 66 B-9337**, **CD 66 B4-8521**, **CD 66 C-2873**, **CD 66 H-7286**, **CD 66 H-9401** : radius dext, prox epiph ; **CD 66 B-283**, **CD 66 Hb-15306** (dist epiph unfused) : radius dext, dist epiph ; **CD 66 H1-15086**, **CD 66 H1-15669**, **CD 66 H2-16292** : ulna sin, complete ; **CD 66 B3-7338**, **CD 66 B4-8476**, **CD 66 H-3288**, **CD 66 H-15220**, **CD 66 H-15224**, **CD 66 H1-15097** : ulna sin, prox epiph ; **CD 66 B-283** : ulna sin, dist epiph ; **CD 66 C-D-5629**, **CD 66 Hbase-15733** : ulna dext, complete ; **CD 66 B-3097**, **CD 66 B-9336**, **CD 66 B3-7932**, **CD 66 H-986**, **CD 66 H-7284**, **CD 66 H-15224**, **CD 66 H1-15087**, **CD 66 H1-15097** : ulna dext, prox epiph ; **CD 66 H-9985** : ulna dext, dist epiph ; **CD 66 Binf-3024**, **CD 66 H2-16186** : magnum sin ; **CD 66 B3-8935***, **CD 66 B-B4-5240**, **CD 66 Hbase-16144** : scapholunar sin ; **CD 66 B3-8935**, **CD 66 B4-8477** : scapholunar dext ; **CD 66 B3-8935***, **CD 66 Hbase-16178** : pisiform sin ; **CD 66 Hb-16157** : pisiform dext ; **CD 66 Hb-16153** : hamatum sin ; **CD 66 H2-16287** : hamatum dext ; **CD 66 B3-8935***, **CD 66 B4-8478*** : metacarpal I sin ; **CD 66 B-283**, **CD 66 B-1659**, **CD 66 B4-8478**, **CD 66 Hb-15305** : metacarpal I dext ; **CD 66 H1-15128**, **CD 66 B-282**, **CD 66 H-16194**, **CD 66 Hbase-?5730** : metacarpal II sin ; **CD 66 B-283**, **CD 66 B-1655** : metacarpal II dext ; **CD 66 H-16191** : metacarpal III sin ; **CD 66 B-1654**, **CD 66 B4-8478**, **CD 66 H-16192** : metacarpal III dext ; **CD 66 H-7519**, **CD 66 H-9879**, **CD 66 H-16193** : metacarpal IV sin ; **CD 66 B-283**, **CD 66 B-1656**, **CD 66 C-D 651**, **CD 66 H-8772**, **CD 66 Hbase-16143**, **CD 66 H.C.M-7780** : metacarpal IV dext ; **CD 66 B-3004**, **CD 66 H-16195**, **CD 66 H1-15125** : metacarpal V sin ; **CD 66 B-1657**, **CD 66 B4-8478** : metacarpal V dext ; **CD 66 Hbase-15204** : innominate sin, acetabular cavity + ilium ; **CD 66 B4-8342**, **CD 66 D-1241**, **CD 66 D-9661**, **CD 66 H-6669**, **CD 66 Hbase-15204** : innominate dext, acetabular cavity + ilium ; **CD 66 H-7271** : femur sin, complete ; **CD 66 C-5469**, **CD 66 H-6980** : femur sin, prox epiph ; **CD 66 B-297**, **CD 66 B4-8346**, **CD 66 G(?) -2940**, **CD 66 Hb-15203** : femur sin, dist epiph ; **CD 66 H1-15173** : femur dext, complete ; **CD 66 C-5474**, **CD 66 H-7002** : femur dext, prox epiph ; **CD 66 B-296**, **CD 66 B-2955**, **CD 66 B-3841**, **CD 66 B-5515**, **CD 66 B-9342**, **CD 66 H-6991**, **CD 66 H-9395**, **CD 66 Hb-15210**, **CD 66 Hsup-10890**, **CD 66 H1-15680** : femur dext, dist epiph ; **CD 66 H1-15095**, **CD 66 H2-16277** : patella sin ; **CD 66 H1-15094**, **CD 66 H2-16278** : patella dext ; **CD 66 B4-8466**, **CD 66 H-15209**, **CD 66 H1-15099** : tibia sin, complete ; **CD 66 B-2754**, **CD 66 B-5338**, **CD 66 B-6185**, **CD 66 H-1037** (3 punctures caudal side), **nn** (**CD 66 H-689 ?**) : tibia sin, prox epiph ; **CD 66 B-2962**, **CD 66 C-D-5631**, **CD 66 H-1032**, **CD 66 H-6989**, **CD 66 Remanié-5074** : tibia sin, dist epiph ; **CD 66 H-7208**, **CD 66 H-15212**, **CD 66 H1-15060** (epiph

unfused), CD 66 H1-15098, CD 66 C-D-5640 (broken) : tibia dext, complete ; CD 66 H-3229, CD 66 H-7088 : tibia dext, prox epiph ; CD 66 B-2950, CD 66 B-9458, CD 66 B4-8515, CD 66 B4-8522, CD 66 ?-1668, CD 66 C-5494 : tibia dext, dist epiph ; CD 66 B-284, CD 66 B-9373, CD 66 B2-7706, CD 66 B4-8345, CD 66 C-5467, CD 66 H-7287 : calcaneus sin ; CD 66 B-284, CD 66 B-1667, CD 66 B-2815, CD 66 B-9384 (broken), CD 66 B-2956, CD 66 B-2959 (broken), CD 66 Bsup-8802, CD 66 B4-8344, CD 66 B5-8505 ?, CD 66 C-D-653, CD 66 H-3221, CD 66 H-7283, CD 66 H-7328 (broken), CD 66 Hbase-15333, CD 66 Hbase-16134, CD 66 H1-15089, CD 66 Remanié (broken) : calcaneus dext ; CD 66 B-284, CD 66 B ou G-9728, CD 66 B2-8014, CD C?-541?, CD 66 C-3468, CD 66 H-3301, CD 66 H-7329, CD 66 Hbase-16135 : astragalus sin ; CD 66 B-284 (with cuboid, metatarsal II), CD 66 B-1670, CD B4-8293*, CD 66 B4-8350, CD 66 C-5476, CD 66 H-3298, CD 66 Hbase-16136 : astragalus dext ; CD 66 Hbase-15751, CD 66 Hbase-16152 : cuboid sin ; CD 66 H-1097, CD 66 H-2595, CD 66 Hbase-16150 : cuboid dext ; CD 66 B-2808, CD 66 H-7289, CD 66 H-9830, CD 66 Hbase-16146 : navicular sin ; CD 66 B-346, CD 66 B4-8341, CD 66 Hbase-16142 : navicular dext ; CD 66 B4-8341, CD 66 C-5498, CD 66 Hb-16148 : ectocuneiform sin ; CD 66 C-5900, CD 66 Hbase-16149 : ectocuneiform dext ; CD 66 B-2958, CD 66 H-7308, CD 66 H-10845, CD 66 Hbase-15218, CD 66 Hbase-15750 : metatarsal II sin ; CD 66 B-284 (anatomical connection with astragalus & cuboid), CD 66 B-284, CD 66 C-D 844, CD 66 H1-15122 : metatarsal II dext ; CD 66 B ou G-9727, CD 66 H-7321, CD 66 Hbase-15749, CD 66 Hbase-16294, CD 66 H1-15103 : metatarsal III sin ; CD 66 Binf-8914, CD 66 Hbase-15751 (anatomical connection with other metatarsals, fgts), CD 66 Hbase 16167, CD 66 H1-15114 : metatarsal III dext ; CD 66 Hbase-15215, CD 66 Hbase-16402, CD 66 H1-15104 : metatarsal IV sin ; CD 66 Hbase-16189 : metatarsal IV dext ; CD 66 B-284, CD 66 Hbase-16221 : metatarsal V sin ; CD 66 Hbase-16190, CD 66 H-7310 : metatarsal V dext ; CD 66 Hbase-16158 : phalanx I front digit 1, sin ; CD 66 B-283, CD 66 B-283, CD 66 B-283, CD 66 B-283, CD 66 B-284, CD 66 B-284, CD 66 B-284, CD 66 B-284(+), CD 66 B-284*, CD 66 B-2790, CD 66 B-2976, CD 66 B-3122, CD 66 B-3123, CD 66 B-5669, CD B-6650, CD B-6650*, CD 66 Binf-8778, CD 66 Binf-8989, CD 66 B3-8935*, CD 66 B3-8935*, CD 66 B3-8935*, CD 66 B3-8935*, CD 66 B3-8935*, CD 66 B4-8477, CD 66 B4-8477, CD 66 B4-8477, CD 66 B4-8478, CD 66 B4-8478, CD 66 B4-8478, CD 66 B4-8478, CD 66 B4-8494, CD 66 B4-8525, CD 66 B4-8525, CD 66 B4-8525, CD 66 B4-8525, CD 66 B4-8525, CD 66 B4-8525, CD 66 C-5479, CD 66 C-D-706, CD 66 C-D-5720, CD 66 H-3239, CD 66 H-3247, CD 66 H-3277, CD 66 H-7298, CD 66 H-7312, CD 66 H-7314, CD 66 H-7324, CD 66 Hb-15296, CD 66 Hbase-15297, CD 66 Hbase-15298, CD 66 Hbase-15751, CD 66 Hbase-15751, CD 66 Hbase-15751, CD 66 Hbase-16137, CD 66 Hbase-16138, CD 66 Hbase-16139, CD 66 Hbase-16145, CD 66 Hbase-16146, CD 66 Hb-16163, CD 66 Hbase-16169, CD 66 Hbase-16170, CD 66 Hbase-16171, CD 66 Hbase-16172, CD 66 Hbase-16173, CD 66 Hbase-16182 : phalanx I ; CD 66 B4-8138, CD 66 B-283, CD 66 B-283, CD 66 B-283, CD 66 B-283, CD 66 B-283 (fgt), CD 66 B-2978, CD 66 B-8236, CD 66 B4-8477, CD 66 B4-8477, CD 66 B-9707, CD 66 B-9708, CD 66 B4-8478, CD 66 B4-8525, CD 66 B4-8525, CD 66 B4-8525, CD 66 Binf-9025, CD 66 H-2594, CD 66 Hbase-15299, CD 66 Hb-15300, CD 66 Hb-15301, CD 66 Hb-15301 (dist broken), CD 66 Hbase-16140, CD 66 Hbase-16147, CD 66 Hb-16174, CD 66 Hb-16175, CD 66 Hb-16176, CD 66 Hb-16177, CD 66 Hb-16179, CD 66 Hb-16180, CD 66 H2-16279, CD 66 H2-16280, CD 66 Remanié-3402 : phalanx II ; CD 66 B-2980, CD 66 B3-8200, CD 66 B3-8935*, CD 66 B3-8935*, CD 66 B3-8935*, CD 66 B4-8478, CD 66 Hb-15303, CD 66 Hb-15304, CD 66 Hb-16162, CD 66 Hb-16183, CD 66 Hb-16185, CD 66 H1-15100, CD 66 H2-16281, CD 66 H2-16282*, CD 66 H2-16283, CD 66 H2-16284 : phalanx III.