



**LA PANTHÈRE PANTHERA PARDUS DES
NIVEAUX INFÉRIEURS DE LA CAUNE DE
L'ARAGO À TAUTAVEL (PYRÉNÉES-ORIENTALES,
FRANCE) DANS LE CONTEXTE DES FELIDAE
(FELINAE, PANTHERINAE) DE TAILLE MOYENNE
DU PLÉISTOCÈNE EUROPÉEN**

Agnès Testu, Anne-Marie Moigne, Henry de Lumley

► **To cite this version:**

Agnès Testu, Anne-Marie Moigne, Henry de Lumley. LA PANTHÈRE PANTHERA PARDUS DES NIVEAUX INFÉRIEURS DE LA CAUNE DE L'ARAGO À TAUTAVEL (PYRÉNÉES-ORIENTALES, FRANCE) DANS LE CONTEXTE DES FELIDAE (FELINAE, PANTHERINAE) DE TAILLE MOYENNE DU PLÉISTOCÈNE EUROPÉEN. Quaternaire, 2011, Hors-série (4), pp.271-281. hal-04191810

HAL Id: hal-04191810

<https://hal.science/hal-04191810v1>

Submitted on 30 Aug 2023

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.

LA PANTHÈRE *PANTHERA PARDUS* DES NIVEAUX INFÉRIEURS DE LA CAUNE DE L'ARAGO À TAUTAVEL (PYRÉNÉES-ORIENTALES, FRANCE) DANS LE CONTEXTE DES FELIDAE (FELINAE, PANTHERINAE) DE TAILLE MOYENNE DU PLÉISTOCÈNE EUROPÉEN



Agnès TESTU¹, Anne-Marie MOIGNE² & Henry de LUMLEY³

RÉSUMÉ

Le registre fossile de *Panthera pardus* en Europe pour la période du Pléistocène inférieur et moyen est ténu, et son origine difficile à déterminer. Le réexamen de matériel provenant de gisements datant de la fin du Pliocène au Pléistocène inférieur, ayant antérieurement fait l'objet d'attributions diverses, associé à de nouvelles études, atteste désormais de façon récurrente la présence de *Puma pardoides* (Owen, 1846) durant cette période et permet une redéfinition des schémas évolutifs et biogéographiques des félins de taille moyenne. La présence de *Panthera pardus* est avérée en Europe au Pléistocène moyen ancien, espèce qui se substitue progressivement à *Puma pardoides*. Le félin des niveaux inférieurs de la Caune de l'Arago, dont le statut taxonomique est discuté dans cette étude, vient compléter le registre fossile des Felidae de taille moyenne pléistocènes et illustre, par sa morphologie particulière, la variabilité intraspécifique de *P. pardus*, constituant un représentant de ce qui pourrait en être la forme ancestrale. Il occupe une position clé (MIS 14) pour mieux définir le cadre biochronologique des félins pléistocènes.

Mots-clés : *Panthera pardus*, Caune de l'Arago, *Puma*, *Uncia*, Felidae, Pléistocène moyen, Europe, biochronologie.

ABSTRACT

THE LEOPARD *PANTHERA PARDUS* FROM THE CAUNE DE L'ARAGO – LOWER LEVELS (TAUTAVEL, PYRÉNÉES-ORIENTALES, FRANCE) IN THE CONTEXT OF EUROPEAN PLEISTOCENE MEDIUM-SIZED FELIDS (FELINAE, PANTHERINAE)

The fossil record of *Panthera pardus* in Europe in the Early and Middle Pleistocene is scarce and the origin of this species thus remains unclear. The re-examination of material from some late Pliocene to Early Pleistocene sites, formerly assigned to various species of pantherine cats, combined with new studies, shows the occurrence of *Puma pardoides* (Owen, 1846) during this period and leads to a reconsideration of medium-sized felids evolutionary and biogeographical patterns. *Panthera pardus* was present in Europe during the early Middle Pleistocene, replacing *Puma pardoides*. The taxonomic status of the feline from the Caune de l'Arago lower levels here discussed completes the fossil record of Pleistocene medium-sized felids. Its particular morphology reflects the intraspecific variability of *P. pardus*, and could be a representative of an ancestral form. Its chronological position (MIS 14) provides key material for a better definition of Pleistocene felids biochronological frame.

Key-words: *Panthera pardus*, Caune de l'Arago, *Puma*, *Uncia*, Felidae, Middle Pleistocene, Europe, biochronology.

1 - INTRODUCTION

Le registre fossile des Felidae de taille moyenne du Pléistocène européen, incluant la panthère *Panthera pardus* Linné, 1758, l'once *Uncia uncia* Schreber, 1775 (même si sa présence n'est pas clairement démontrée), le guépard *Acinonyx pardinensis* Croizet et Jobert, 1828 et le puma eurasiatique *Puma pardoides* Owen, 1846, n'est pas toujours bien documenté. L'attribution taxonomique de ce matériel est donc souvent délicate et les liens phylé-

tiques, comme les schémas biogéographiques, difficiles à préciser. L'arrivée de *Panthera pardus* en Europe pourrait remonter au Pléistocène inférieur, aux alentours de 1 Ma dans la grotte du Vallonnet (Moullé *et al.*, 2006; Turner, 2009). L'origine du léopard est mal établie et sa présence si précoce en Europe reste contestée. Depuis l'identification de *Puma pardoides*, initialement décrit dans les Red Craggs anglais (*Felis pardoides* - Owen, 1846), par Hemmer (2001) dans le gisement du Pléistocène inférieur d'Untermassfeld, et la révision de matériel prove-

¹ Centre Européen de Recherches Préhistoriques, UMR 7194 du CNRS - Av. Léon-Jean Grégory, 66720 Tautavel, France. Courriel : atestu@cerptautavel.com

² Muséum National d'Histoire Naturelle, Département de Préhistoire, UMR 7194 du CNRS - Centre Européen de Recherches Préhistoriques - Av. Léon-Jean Grégory, 66720 Tautavel, France. Courriel : moigne@mnhn.fr

³ Institut de Paléontologie Humaine - 1 rue René Panhard, 75013 Paris, France

nant de sites datant du Pliocène au Pléistocène inférieur antérieurement attribué à diverses espèces, en particulier *Panthera* (= *Viretailurus*) *schaubi* (Viret, 1954; Hemmer, 1965), la présence de ce félin est désormais attestée dans de nombreuses localités (Hemmer, 2001; Argant, 2004; Hemmer *et al.*, 2004). Il a récemment été reconnu dans la Péninsule ibérique sur les sites de la Puebla de Valverde, Cueva Victoria et Vallparadís (Madurell-Malapeira *et al.*, 2010), ou encore dans les Balkans à Kozarnika (Sirakov *et al.*, 2010; Kahlke *et al.*, 2011). Bien que parfois discuté (O'Regan & Turner, 2004; Turner, 2009), le puma devient ainsi un élément récurrent des guildes de félins européens villafranchiens, à l'instar du guépard *Acinonyx pardinensis* et du jaguar *Panthera onca gombaszoegensis*, également présents dans les gisements de cette période (p. ex. Vallonnet, Moullé *et al.*, 2006, Untermassfeld, Hemmer, 2001). *Panthera pardus* arriverait alors en Europe plutôt au début du Pléistocène moyen, remplaçant progressivement *Puma pardoides* qui disparaît à la transition Pléistocène inférieur / Pléistocène moyen (Hemmer, 2004; Palombo *et al.*, 2008). La première occurrence européenne avérée de *Panthera pardus* est enregistrée à Mauer (*Panthera pardus sickenbergi*, Schütt, 1969), au Pléistocène moyen ancien (MIS 15, Wagner *et al.*, 2011). Elle est mentionnée dans d'autres gisements de cette période, à Tarkö en Hongrie (Kahlke *et al.*, 2011) ou en Italie à Valdemino (Sardella *et al.*, 2006). On la rencontre ensuite au Pléistocène moyen médian à Lunel-Viel (Bonifay, 1971; Hemmer, 1972), en Italie à Prati Fiscali (Kotsakis & Palombo, 1979), contemporain du stade isotopique 7, en France à la fin du Pléistocène moyen (MIS 6) dans la grotte du Lazaret (Valensi, 1994). Au Pléistocène supérieur, l'aire de répartition de *Panthera pardus* s'étend même si les phases les plus froides de cette période ont restreint cette dispersion à l'Europe méridionale (Hemmer, 1971; Spassov & Raychev, 1997). Elle est fréquemment identifiée dans les sites de cette période, comme à l'Observatoire (Boule & Villeneuve, 1927), dans la grotte du Prince (Boule, 1906), de l'Hortus (Pillard, 1972; Testu, 2006), Bize-Tournal (Patou-Mathis, 1994),

à Jaurens (Ballesio, 1980), Zafarraya (Barroso-Ruiz *et al.*, 2003) ou encore au Portel-Ouest et à Karain E (Testu, 2006). Le spécimen de la Caune de l'Arago présenté ici in-extenso vient compléter l'inventaire des panthères du Pléistocène moyen européen et doit permettre ainsi d'en obtenir une meilleure caractérisation.

2 - PRÉSENTATION DU SITE

La Caune de l'Arago est située sur la commune de Tautavel (Pyrénées-Orientales) à l'extrémité méridionale du massif des Corbières (42° 50' 22" de latitude N et 2° 45' 18" de longitude E). La grotte se présente comme une vaste galerie karstique de 35 m de long sur 7 à 10 m de large, creusée dans un plateau de calcaires récifaux à faciès urgonien. Elle s'ouvre actuellement par un porche à flanc d'un abrupt qui surplombe de 88 m les gorges des Gouleyrous par lesquelles débouche le Verdoubert dans la plaine de Tautavel (fig. 1).

Le remplissage de quinze mètres d'épaisseur recouvre une séquence chronologique qui s'étend de 0,69 à 0,1 Ma (Lumley *et al.*, 1984). La stratigraphie se subdivise en quatre principaux complexes stratigraphiques (fig. 2). Le matériel faunique est très riche dans la plupart des niveaux et associé à de nombreux artefacts lithiques. Une centaine de restes attribués à *Homo heidelbergensis* ont été identifiés, majoritairement dans l'ensemble III. Seul l'ensemble stratigraphique I du Complexe moyen sera présenté ici.

L'ensemble stratigraphique I

L'ensemble stratigraphique I du complexe moyen (CMI), qui comprend les niveaux archéologiques K à S, est constitué des sables grossiers lités (Amharref, 2003). Il est corrélé au stade isotopique 14, pour un âge compris entre 0,53 et 0,57 Ma (Lumley *et al.*, 1984). L'association faunique montre une importante liste de Carnivores,

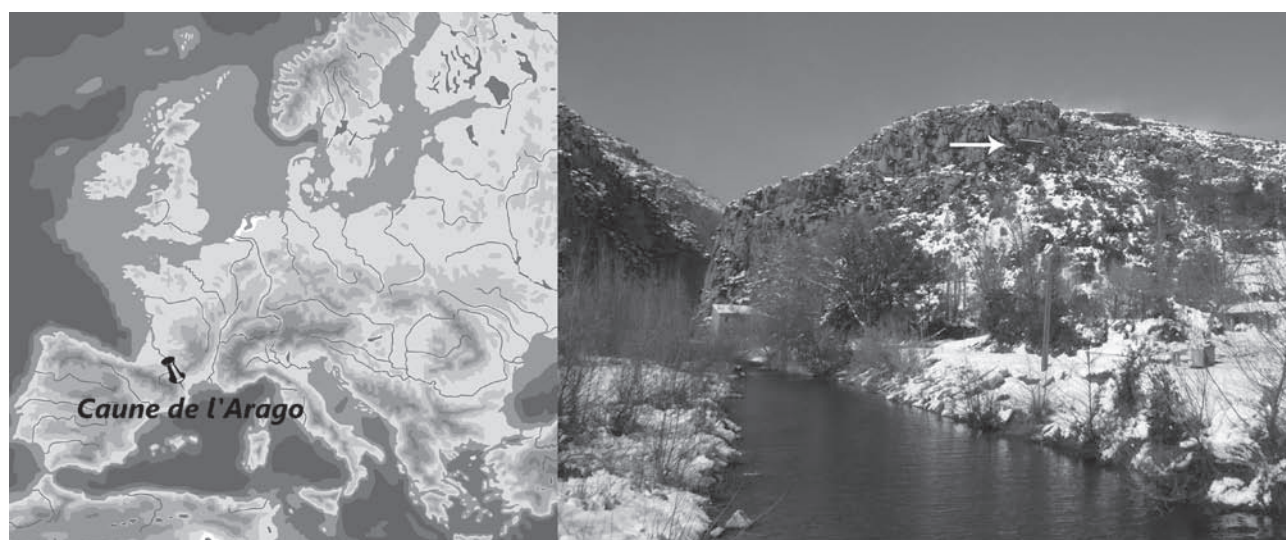


Fig. 1 : Localisation et vue du site (la flèche indique le porche actuel de la grotte).
Fig. 1: Location map and view of the site (the arrow indicates the cave porch).

Age radiométrique (B.P.)	MIS	Unités stratigraphiques		Niveaux archéologiques	Horizon biostratigraphique		Paléoclimat
35000	1	COMPLEXE SOMMITAL		RFB RFO	<i>Sus scrofa</i>		
	2				<i>Ursus spelaeus</i>		<i>Cervus elaphus</i>
	3				<i>Panthera pardus</i>		<i>Hemitragus cedrensis</i>
	4				<i>Crocota crocuta</i>		<i>Capra caucasica</i>
92000	5	COMPLEXE SUPERIEUR	CS IV	A	<i>Ursus arctos</i>	<i>Macaca sylvanus</i>	Tempéré humide
195000	6			R	<i>Canis lupus</i>	<i>Stephanorhinus hemitoechus</i>	
	7			C	<i>Vulpes vulpes</i>	<i>Equus ferus mosbachensis</i>	
250000	8				<i>Lynx spelaeus</i>	<i>Cervus elaphus</i>	
320000	9				<i>Panthera pardus</i>	<i>Bison priscus</i>	
370000 400000	11						
430000 450000	12	COMPLEXE MOYEN	CM III	D	<i>Ursus deningeri</i>	<i>Stephanorhinus hemitoechus</i>	Froid sec
				E	<i>Ursus arctos</i>	<i>Equus ferus mosbachensis</i>	
				F	<i>Cuon priscus</i>	<i>Rangifer tarandus</i>	
					<i>Canis mosbachensis</i>	<i>Cervus elaphus</i>	
				G	<i>Vulpes vulpes</i>	<i>Bison priscus</i>	
					<i>Panthera leo fossilis</i>	<i>Praeovibos priscus</i>	
				<i>Lynx spelaeus</i>	<i>Hemitragus bonali</i>		
				<i>Felis silvestris</i>	<i>Rupicapra sp.</i>		
	<i>Ovis ammon antiqua</i>						
	13		CM II	H I J	<i>Ursus deningeri</i>	<i>Stephanorhinus hemitoechus</i>	Tempéré humide
					<i>Cuon priscus</i>	<i>Cervus elaphus</i>	
					<i>Canis mosbachensis</i>	<i>Dama clactoniana</i>	
					<i>Vulpes vulpes</i>	<i>Hemitragus bonali</i>	
					<i>Lynx spelaeus</i>	<i>Ovis ammon antiqua</i>	
					<i>Felis silvestris</i>		
	14		CM I	K L M N O P Q	<i>Ursus deningeri</i>	<i>Stephanorhinus hemitoechus</i>	Froid sec
					<i>Ursus arctos</i>	<i>Equus ferus mosbachensis</i>	
					<i>Cuon priscus</i>	<i>Rangifer tarandus</i>	
					<i>Canis mosbachensis</i>	<i>Cervus elaphus</i>	
					<i>Vulpes praeglacialis</i>	<i>Bison priscus</i>	
					<i>Panthera leo fossilis</i>	<i>Hemitragus bonali</i>	
					<i>Panthera pardus</i>	<i>Ovis ammon antiqua</i>	
					<i>Lynx spelaeus</i>		
	15	COMPLEXE INFÉRIEUR	Non fouillé				Tempéré
	16						Frais humide
690000	17		Plancher stalagmitique inférieur				Tempéré

Fig. 2 : Log stratigraphique synthétique de la Caune de l'Arago (modifié d'après Lumley *et al.*, 1984 ; Falguères *et al.*, 2004 ; Moigne *et al.*, 2006).

Fig. 2: Synthetic stratigraphic log of the Caune de l'Arago (modified from Lumley *et al.*, 1984 ; Falguères *et al.*, 2004 ; Moigne *et al.*, 2006).

parmi lesquels *Lynx spelaeus*, *Panthera leo fossilis*, *Canis mosbachensis*, *Cuon priscus*, *Vulpes vulpes* ainsi qu'un petit renard très gracieux se rapprochant de *Vulpes praeglacialis*. *Ursus deningeri* est très bien représenté en nombre d'individus car la grotte a servi de tanière d'hivernation (Quilès *et al.*, 2004). L'ours brun *U. arctos* est également reconnu dans ces niveaux, ce qui constituerait l'une des plus anciennes occurrences en Europe occidentale. Les ongulés sont représentés par *Hemitragus bonali*, *Ovis ammon antiqua*, *Bison priscus*, *Cervus elaphus*, *Rangifer tarandus*, plus ancien représentant pour l'Europe méridionale,

Equus ferus mosbachensis et *Stephanorhinus hemitoechus*. L'association faunique de cet ensemble est corrélée à l'unité faunique d'Isernia (Moigne *et al.*, 2006) et correspond à la biozone MNQ 22. Elle traduit le cachet froid et sec du climat associé à un paysage ouvert, ce que confirme l'analyse palynologique qui indique une steppe à Poacées et Asteracées (Renault-Miskovsky, 1981). L'industrie lithique de l'ensemble stratigraphique I est de type Acheuléen ancien (Mode 2), dominée par du débitage discoïde, et ne se distingue pas des premiers ensembles lithiques à bifaces d'Europe (Lumley & Barsky, 2004).

3 - MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le matériel est représenté par une mandibule complète, Arago E14 EFN1 1000 (hémi-mandibule gauche) - 1001 (hémi-mandibule droite) (fig. 3), issue du Complexe moyen I.

L'analyse se déroule en deux temps : description morphologique détaillée puis analyse des données métriques. Pour cette dernière, nous utiliserons les abréviations suivantes : DMD diamètre mésio-distal, DVL diamètre vestibulo-lingual, DT diamètre transverse, H hauteur, Br. Md. branche mandibulaire. Les mesures sont prises selon les protocoles proposés par Driesch (1976) et Argant (1991).

Pour les comparaisons morphologiques et métriques réalisées dans ce travail, nous avons utilisé des spécimens représentant les espèces actuelles *Panthera pardus* (conservés au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, n°1883-1738, 1928-3, 1918-48, A1858, 1873-311, 1944-165, 001-1997, 1941-47, 1960-88, 1905-49, 1898-100, 1934-12, 1910-72, 1962-2885, 1993-714), *Uncia uncia* (M.N.H.N. n°A14527, 1970-102, 1998-1248, U.R.V. Tarragone - sans numéro) et *Puma concolor* (M.N.H.N. n°1938-102, A12275, 1951-262, A7925, A1848, A2838, A12260, M ind., A1863, A12266, 1993-4625), ainsi que des spécimens fossiles représentant

Puma pardoides, *Acinonyx pardinensis* et *Panthera pardus*, issus de divers gisements : Saint-Vallier, Pléistocène inférieur / Villafranchien moyen ; Vallonnet, Pléistocène inférieur / Epivillafranchien ; Zafarraya et Abric Romani -Espagne-, Pléistocène supérieur / Paléolithique moyen ; grottes de Grimaldi et de l'Observatoire, Pléistocène supérieur ; Karain E -Turquie-, Pléistocène supérieur / Paléolithique moyen ; grotte Tournal, Pléistocène supérieur / Paléolithique moyen.

De façon à intégrer l'ensemble des données obtenues sur la mandibule et la denture inférieure, notamment les proportions générales, les mensurations les plus significatives sont traitées en analyse en composantes principales. L'analyse est réalisée avec le logiciel PAST («PALaeontological Statistics»).

L'ACP prend en compte les mesures de la mandibule et des dents jugales inférieures, effectuées sur les demi-mandibules complètes de 31 individus représentant les trois espèces actuelles *Panthera pardus* (par), *Uncia uncia* (unc) et *Puma concolor* (pum), ainsi que le *Puma pardoides* de Saint-Vallier QSV138/161854 (SV) et le félin de la Caune de l'Arago E14 EFN1 1000 (Arago). Il s'agit d'observer comment se positionnent les spécimens fossiles de la Caune de l'Arago et de Saint-Vallier parmi les félins actuels de gabarit comparable. Pour pallier le problème lié à la redondance d'information



Fig. 3 : Caune de l'Arago *Panthera pardus* – Mandibule E14 EFN1 1000-1001.

Vue vestibulaire gauche (haut) et droite (bas).

Fig. 3: The Caune de l'Arago *Panthera pardus* – Mandible E14 EFN1 1000-1001.

Left vestibular view (up) and right (bottom).

(effet Guttman), l'analyse repose sur des indices, *i.e.* des rapports de mesures. Les sept variables ainsi retenues traduisent les proportions de la mandibule et de la denture inférieure :

- V1 : DMD protoconide P_4 / DMD total P_4
- V2 : DMD P_4 / DMD M_1
- V3 : Hauteur protoconide M_1 / DMD total M_1
- V4 : Longueur P_3 - M_1 / Longueur de la mandibule au niveau de l'apophyse coronoïde
- V5 : Longueur du diastème entre C et P_3 / Longueur P_3 - M_1
- V6 : DT branche horizontale derrière M_1 / Hauteur derrière M_1
- V7 : Hauteur au niveau de l'apophyse coronoïde / Hauteur derrière M_1

4 - ANALYSE MORPHOLOGIQUE ET COMPARAISONS MÉTRIQUES

4.1 - MORPHOLOGIE

4.1.1 - Le corps mandibulaire

La mandibule AR E14 EFN1 1000-1001 mise en comparaison avec des représentants actuels et fossiles de *Panthera pardus* présente immédiatement un aspect général singulier et une forte robustesse.

En *norma lateralis*, la mandibule présente trois forams mentonniers, le foramen postérieur se plaçant à l'aplomb de la P_3 . Leur agencement est différent sur les deux demi-mandibules. Ces forams sont le plus souvent au nombre de trois chez l'once (rarement deux) mais positionnés différemment. Il y en a également trois sur les formes actuelles de puma (*P. concolor*), caractère que l'on retrouve sur le *P. pardoides* de Saint-Vallier (QSV138/161854). Chez *Panthera pardus*, il n'y en a que deux dans la très grande majorité des cas, on peut néanmoins en relever trois parfois, notamment sur les fossiles de Mauer (Schütt, 1969), Lunel-Viel (Bonifay, 1971) ou Zafarraya (R2356). Au niveau de la symphyse, l'angle formé par le bord basal et le bord antérieur de la branche horizontale est quasiment droit comme chez tous les spécimens d'*Uncia uncia* de comparaison actuels observés. Chez *Panthera pardus*, cet angle est ouvert (obtus), *i.e.* la symphyse est fuyante. Cette «verticalité» de la symphyse n'a été retrouvée chez aucun spécimen de panthère utilisé en comparaison sauf, dans une moindre mesure, sur l'un des exemplaires de Zafarraya (R2356, de petite taille). Ce caractère s'observe également parfois chez le jaguar *Panthera onca*. Le profil basal de la branche horizontale ne dessine pas de convexité sous la M_1 , contrairement à ce que l'on observe sur les spécimens actuels et ceux du Pléistocène supérieur où la rupture de ligne est nette à ce niveau. La fosse massétérique est très creusée et arrive à l'aplomb du protoconide de la M_1 . La lèvre inférieure bordant cette fosse est très épaissie, comme chez l'once et les panthères les plus robustes, tandis que le segment qui rejoint le condyle

est plus gracile. L'apophyse coronoïde est verticalisée et peu déjetée vers l'arrière. Cette apophyse est bien plus dilatée dans le sens antéro-postérieur sur le spécimen de la Caune de l'Arago que sur l'once, et est arrondie au sommet. Chez l'once cette apophyse est de forme triangulaire, déjetée vers l'arrière, effilée et très anguleuse au sommet. Elle s'élève peu, contrairement à ce que l'on observe sur le félin de la Caune de l'Arago. Son bord postérieur est moins creusé, à hauteur du condyle en particulier : il est plus abrupt et en position plus reculée par rapport aux panthères de comparaison actuelles. Le condyle d'articulation se positionne en arrière du bord postérieur de l'apophyse coronoïde.

En *norma dorsalis*, un léger diastème existe entre la P_3 et la P_4 , ce qui a été observé dans de rares cas sur les spécimens de panthère actuels. L'épaisseur de la branche montante dans sa partie postérieure à la M_1 est plus importante, relativement à la longueur totale de la mandibule et comparativement à tous les spécimens observés, actuels ou fossiles, aussi bien chez la panthère que chez l'once. La branche horizontale montre une légère inflexion au niveau de la P_3 .

En *norma basilaris*, la base de la branche horizontale est très épaisse sur toute sa longueur, surtout dans sa partie postérieure. Elle est supérieure à celle des spécimens de comparaison, ce qui accentue l'aspect robuste de cette mandibule. Le condyle d'articulation est très développé, comparativement à la taille de la mandibule. L'apophyse angulaire, assez grêle, est très orientée vers le bas.

En *norma medialis* la branche horizontale présente une saillie très marquée, côté lingual, sous la rangée dentaire environ au tiers de sa hauteur. On observe également une dépression sous la P_3 .

Cette mandibule est donc remarquable par son aspect général robuste et compact, ce qui peut être apprécié par le rapport : (hauteur de la branche horizontale de la mandibule en arrière de M_1 / longueur de la M_1) x 100. Les indices ainsi obtenus sont les suivants : Arago 167,5 ; *P. pardus* Mauer 168,5 ; *U. uncia* 137,2 ; *P. pardoides* Untermassfeld 153,9. Le félin de la Caune de l'Arago et celui de Mauer montrent les plus forts indices, bien supérieurs à celui du *Puma pardoides* d'Untermassfeld, plus gracile. L'once affiche la plus faible valeur, probablement liée à l'allongement relatif important de sa carnassière. Il ne faut par ailleurs pas occulter que la robustesse puisse être en partie liée au dimorphisme sexuel, paramètre qui reste difficile à évaluer eu égard au nombre réduit de spécimens fossiles disponibles.

Sa morphologie atypique, particulièrement celle de la symphyse, rare chez les spécimens de panthère actuels, est similaire à ce que l'on observe chez l'once et chez certains *Panthera onca*. On peut la retrouver également sur des spécimens de *Panthera pardus* du Pléistocène supérieur (p. ex. Zafarraya ; Triagalnata, Spassov & Raychev, 1997). La verticalité de la symphyse observée chez l'once *Uncia uncia* et rarement chez la panthère, ainsi que la présence de trois forams mentonniers pourraient suggérer une affinité entre le félin de Tautavel et l'once, comme l'évoque Hemmer (2003). Néanmoins, ces caractères, en particulier le nombre de forams,

ne peuvent être retenus comme spécifiques de l'once puisqu'on les retrouve également chez *Puma*, ainsi que sur les spécimens du Pléistocène moyen de Mauer et Lunel-Viel, attribués à *Panthera pardus* (Schütt, 1969; Bonifay, 1971; Hemmer, 1972, 2004).

4.1.2 - Les dents jugales

– P_3 : le parastylide est quasiment inexistant, très émoussé, alors qu'il est nettement visible sur la P_3 des panthères du Pléistocène supérieur (Karain E et Zafaraya par exemple). L'arête antérieure est presque continue depuis le sommet du protoconide jusqu'à l'avant de la dent, marquant juste une légère inflexion. Ce trait est rarement observé sur les *P. pardus* actuels. Chez *U. uncia*, cette cuspid est nette le plus souvent, ou au moins bien délimitée par une petite incisure. De la même façon, la cuspid postérieure est peu différenciée alors que sur les spécimens actuels la dent est nettement trilobée, terminée par un cingulum postérieur côté lingual. En vue occlusale, la P_3 du spécimen de la Caune de l'Arago ne montre pas de rétrécissement médian et présente là sa largeur maximale. Cette P_3 se caractérise ainsi par son extrême réduction.

– P_4 : la dent est nettement trilobée. La cuspid antérieure est relativement peu développée mais reste bien détachée du protoconide, comme sur le spécimen de Mauer (Schütt, 1969). Cependant, Nagel (1999) fait remarquer que l'individualisation de la cuspid antérieure par rapport à la cuspid principale n'est pas significative si l'échantillon est trop réduit. En vue latérale, le protoconide est déjeté en arrière et dissymétrique, ce que l'on observe classiquement chez *P. pardus*, tandis qu'il est élané, plus étroit et symétrique sur le puma (*P. concolor*) conférant ainsi à la dent une forme en « fleur de lys ». La dent ne présente pas de constriction médiane nette, ni de bourrelet postéro-externe. Cet étranglement est fréquent chez les panthères actuelles mais pas systématique.

– M_1 : la morphologie de la carnassière inférieure de la mandibule E14 EFN1 1000-1001 (fig. 4a) est celle de *Panthera. Acinonyx* (fig. 4b) est écarté puisque aucun métaconide n'est différencié. Cette absence de métaconide permet également d'exclure *Uncia uncia* (fig. 4e) chez qui ce tubercule est toujours présent, même à l'état vestigial. Il se différencie nettement au dessus du talonide, à la base du protoconide, et constitue un caractère diagnostique (O'Regan & Turner, 2004). Sur le spécimen de Tautavel, on distingue uniquement un léger épaississe-

ment de l'arête postérieure du protoconide dans sa moitié inférieure, qui ne peut être confondu avec un métaconide, même à l'état d'ébauche. Cette morphologie est en revanche plus proche de *Puma* (fig. 4c), en particulier du *Puma pardoides* d'Untermassfeld ou de Saint-Vallier. Elle s'en distingue néanmoins par certains caractères, comme la hauteur de son protoconide qui domine très nettement le paraconide. Une morphologie similaire est observable sur la M_1 de la panthère du Vallonnet. Chez *Puma*, le paraconide est relativement plus élevé que le protoconide par rapport à ce que l'on observe chez *Panthera pardus* (Schmid, 1940). Le jaguar *Panthera onca gombaszoegensis* est également écarté par sa taille, nettement plus importante, et un paraconide bas au profil antérieur très oblique, bien incliné vers l'arrière et à la base très arrondie. En vue latérale, le paraconide et le protoconide sont peu convergents. Le premier est moins déjeté postérieurement, le second, très aigu, présente un bord postérieur bien vertical. Cette morphologie est celle de *Panthera pardus* sur laquelle le sommet du paraconide est positionné très en avant (Spassov & Raychev, 1997). Le sillon médian se prolonge bas. L'ensemble confère à la dent un aspect général élané, contrairement à ce que l'on observe chez *Uncia*, davantage ramassé et globuleux. Côté interne, le collet est quasiment rectiligne, la dent ne possède pas de proéminence intéro-médiane à la différence d'*U. uncia* où elle est très saillante. La morphologie de la carnassière du spécimen du CMI de la Caune de l'Arago correspond bien à celle de *Panthera pardus*.

Les dents jugales inférieures, notamment P_4 et M_1 , présentent donc bien une morphologie compatible avec *P. pardus*. La P_3 , par sa réduction, constitue en revanche un caractère particulier.

4.2 - ANALYSE DES DONNÉES - RÉSULTATS

Les dimensions brutes de la mandibule E14 EFN1 1000-1001 et des dents jugales inférieures sont données dans le tableau 1.

4.2.1 - Analyse en Composantes Principales

Le poids des différentes composantes sur la variance totale est assez bien réparti, avec un peu moins de 30 % de représentativité pour la première, et un peu plus de 20 % pour la seconde (tab. 2), l'ensemble des trois premières composantes représentant près de 70 % de la variance

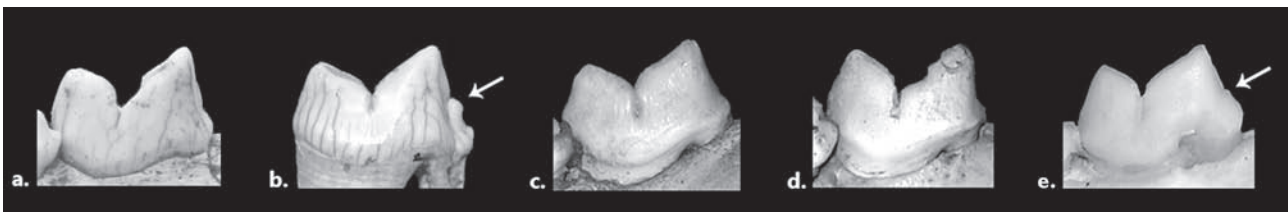


Fig. 4: Morphologie comparée de la carnassière inférieure de quelques Felidae - a. Arago E14-EFN1-1000, b. *Acinonyx pardinensis* (grotte du Vallonnet), c. *Puma concolor*, d. *Panthera pardus*, e. *Uncia uncia*, la flèche indique le métaconide.

Fig. 4: Compared morphology of selected felids lower carnassials - a. Arago E14-EFN1-1000, b. *Acinonyx pardinensis* (grotte du Vallonnet), c. *Puma concolor*, d. *Panthera pardus*, e. *Uncia uncia*, the arrow indicates the metaconid.

	Mandibule																		
	Longueur totale		L. apophyse infradentale	L. apoph. coro. infradentale	H proc. angul. coronion	L. P3-M1	L. P3-P4	L. diastème C-P3	H sous diastème	H br. md. derr. M1	H br. md. dev. P3	DT av. P3	DT br. md. M1	DT condyle	H br md P4-M1				
Arago E14 EFN1 1000	137,7		134,5	129,6	63,5	43,2	27,4	14,2	27,6	28,2	27,4	11,9	14,7	32,6	26,5				
Arago E14 EFN1 1001	137,2		134,8	129,8	62,5	42,9	27,1	16,4	27,4	28,3	26,9	11,8	15	33,6	26,5				
	P ₃						P ₄						M ₁						
	DMD total	DMD proto.	DVL post.	DVL ant.	DVL méd.	H proto.	DMD total	DMD proto.	DVL post.	DVL ant.	DVL méd.	H proto.	DMD total	DVL max	DMD proto.	DMD para.	H proto.	H para.	H sous sillon
Arago E14 EFN1 1000	9,9	5,4	5,5	4,7	5,6	6,8	15,2	8	7,5	6,4	7,6	10	17	8	10,6	8,4	10,8	9	4,9
Arago E14 EFN1 1001	10,7	5,3	5,8	4,9	5,7	7,2	15,4	7,9	7,8	6,6	7,6	9,6	16,9	7,6	10,5	8,4	10,8	9,6	4,5

Tab. 1 : Caune de l'Arago *P. pardus* - Dimensions (en mm) de la mandibule et des dents jugales inférieures.

Tab. 1: The Caune de l'Arago *P. pardus* - Measurements (in mm) of the mandible and lower cheek teeth.

CP	Eigenvalue	% variance
1	2,01092	28,727
2	1,57626	22,518
3	1,19457	17,065
4	0,927339	13,248
5	0,726918	10,385
6	0,372657	5,3237
7	0,191335	2,7334

Tab. 2 : ACP des dimensions de la mandibule et dents jugales inférieures - Valeurs propres des sept composantes principales.

Tab. 2: PCA of the mandible and lower cheek teeth measurements - Eigenvalues of the first seven principal components.

totale. Les individus et la contribution de chaque variable pour chacun des axes (CP) seront projetés sur les plans correspondants sur une seule figure.

La projection sur le plan 1/2 représente plus de 50 % de la variance totale (fig. 5a). La première composante (CP1) exprime fortement dans ses valeurs positives la variable 5 (longueur relative du diastème entre C et P₃) et la variable 4 (longueur relative de la série jugale par rapport à la longueur totale de la mandibule) dans ses valeurs négatives. La seconde composante (CP2) représente essentiellement dans ses valeurs négatives, la variable 7 (hauteur relative de la branche montante) et, dans une moindre mesure, la variable 2 (longueur de la P₄ relativement à la M₁).

Les individus se répartissent selon trois groupes bien délimités : le groupe des onces (*U. uncia*), le groupe des panthères (*P. pardus*) et le groupe des pumas (*P. concolor*), en position intermédiaire. Le groupe *Panthera pardus* est tiré sur la partie droite du graphique, principalement par la variable 5 qui traduit dans ses valeurs positives un diastème C-P₃ long, relativement à la longueur des dents jugales. Au contraire, les onces se trouvent regroupés dans les valeurs négatives de l'axe 1, exprimant la variable 4, c'est-à-dire un allongement important de la série jugale par rapport à la longueur de la mandibule.

Sur cette représentation, le spécimen de la Caune de l'Arago se place parfaitement dans le groupe *Panthera pardus*. Il se caractérise par un diastème relativement long et le raccourcissement relatif de la série des dents jugales. Il est en revanche peu affecté par les variables 2

et 7, qui étirent la distribution des panthères en exprimant respectivement l'allongement de P₄ par rapport à la M₁, et le développement en hauteur de l'apophyse coronoïde aux dépens de la branche horizontale.

La projection sur le plan 1/3 (fig. 5b) représente 45 % de la variance totale. L'axe 3 (CP3) exprime positivement les variables 3 et 6, soit la hauteur relative du protoconide de la M₁ et la robustesse de la branche horizontale de la mandibule (mesurée derrière la M₁), paramètre particulièrement influencé par le spécimen de l'Arago. Cet axe exprime dans ses valeurs négatives l'allongement relatif du protoconide de la P₄ (V1). On observe sur ce plan une distribution comparable au plan précédent, avec toujours le groupe des onces qui s'oppose à celui des panthères sur l'axe 1, traduisant un raccourcissement relatif de la mandibule (et l'allongement de P₃-M₁) chez *Uncia* par rapport à *Panthera pardus*. Sur ce point, le spécimen de la Caune de l'Arago est affilié aux panthères. En revanche, il se retrouve isolé sur les valeurs positives de l'axe 3, qui expriment les variables 6 et 3. Ceci dénote la très forte robustesse de la branche horizontale de ce spécimen (DT derrière M₁ important), ainsi que la hauteur importante du protoconide de la carnassière relativement à sa longueur, ce qui en traduit la forme plutôt très élancée.

L'analyse montre que le spécimen de la Caune de l'Arago, d'après les proportions de sa mandibule et de ses dents jugales inférieures, se rattache à *Panthera pardus*. Le spécimen de Saint-Vallier correspond bien à un *Puma* en se positionnant parfaitement dans ce groupe.

En complément de cette analyse, on peut noter que les panthères «anciennes» de Mauer et Lunel-Viel présentent également un long diastème. Il atteint respectivement 39,5 % et 41,2 % de la longueur P₃-M₁, ce qui est comparable à ce que l'on calcule sur le spécimen de l'Arago (38,2 %). Les *P. pardus* du Pléistocène supérieur ont des valeurs proches des panthères actuelles, qui affichent une moyenne de 32 % pour ce paramètre, valeurs supérieures à celles obtenues sur *U. uncia* (23,4 %).

La mandibule du félin de la Caune de l'Arago présente donc des caractères morphologiques et métriques qui permettent bien de l'attribuer à *Panthera pardus*, associés à des traits plus particuliers qui la distinguent des

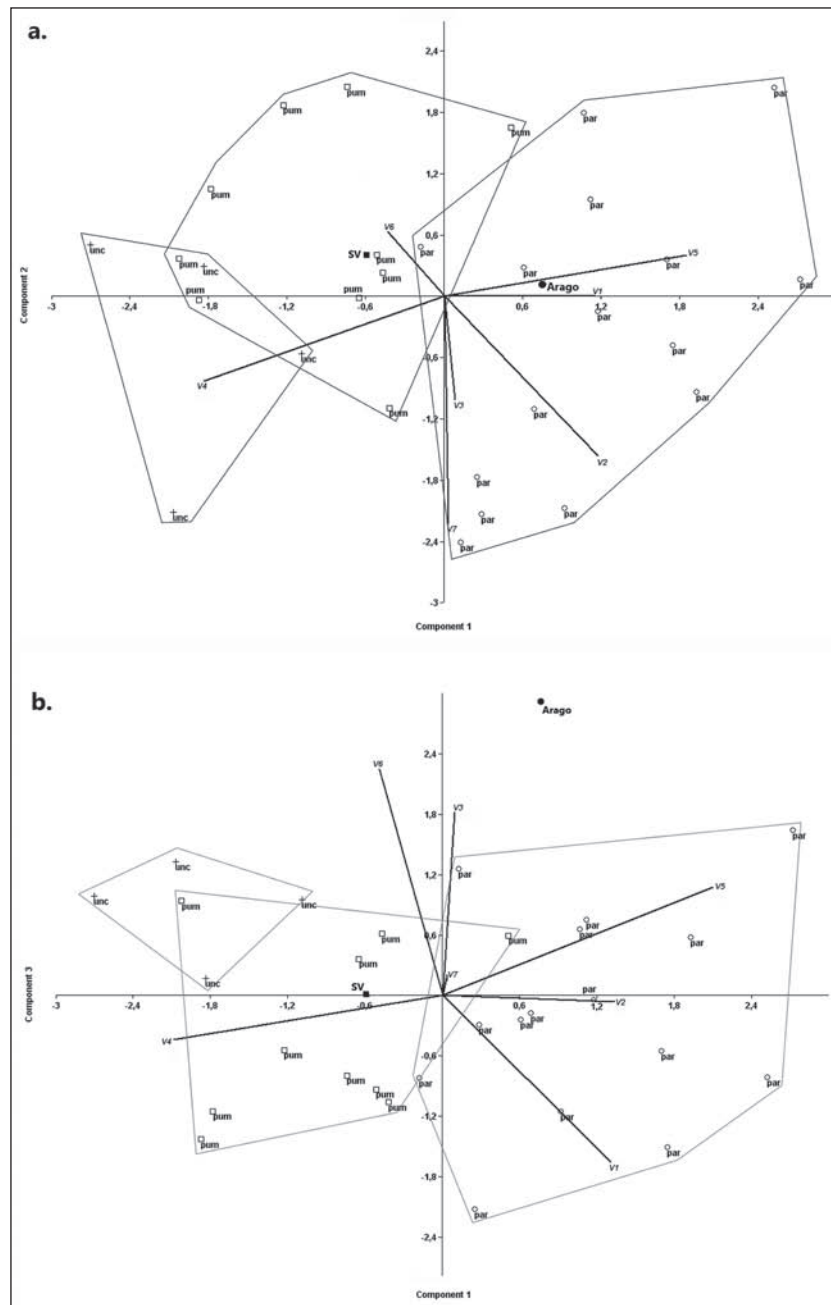


Fig. 5 : ACP des dimensions de la mandibule et dents jugales inférieures - a. Projection des variables et des individus sur le plan factoriel 1/2, b. Projection des variables et des individus sur le plan factoriel 1/3.

Fig. 5: PCA of the mandible and lower cheek teeth measurements - a. Projection of variables and objects on the plane defined by PC1 and PC2, b. Projection of variables and objects on the plane defined by PC1 and PC3.

formes typiques de *Panthera pardus* du Pléistocène supérieur et des panthères actuelles (diastème long, foraments mentonniers, robustesse, protoconide de la M_1 très élané, P_3 réduite), que l'on retrouve sur les formes anciennes.

5 - SYNTHÈSE ET DISCUSSION

Le problème posé par le félin du complexe moyen I de la Caune de l'Arago, au regard de l'aspect singulier de sa mandibule, réside dans sa position systématique. Ses affinités métriques avec le *Puma pardoides* d'Untermassfeld, qui le précède chronologiquement, sont assez remar-

quables, surtout concernant les rapports de longueur des dents jugales inférieures (Testu, 2006). Mais ces analogies métriques ne résistent pas lorsqu'on compare le spécimen de Tautavel à des pumas actuels. La morphologie des dents (rapport des hauteurs du paraconide et du protoconide de la carnassière inférieure, morphologie du protoconide de la P_4) permet également d'écarter l'hypothèse d'une parenté avec le puma actuel. D'autre part, les indices de robustesse mandibulaire les éloignent. Le félin du CM I de la Caune de l'Arago ne correspond donc pas à *Puma*.

Il montre en revanche des caractères qui évoquent l'once (*Uncia uncia*), principalement la morphologie de

la symphyse, ce qui avait conduit Hemmer (2003) à envisager cette attribution. Néanmoins, l'ACP réalisée sur les dimensions de la mandibule et des dents inférieures place clairement ce félin dans le groupe *Panthera pardus*, en particulier par l'allongement relatif du diastème et le raccourcissement de la série jugale. Les caractéristiques dentaires sont également celles de *Panthera pardus* comme la morphologie de la carnassière, sans métacoude, gracile, haute et comprimée dans le sens mésiodistal, alors que la couronne reste allongée et basse chez l'once.

Le spécimen de la Caune de l'Arago présente ainsi une combinaison de caractères que l'on peut retrouver chez l'once d'une part, et d'autre part des caractères typiques de *Panthera pardus*, associés à des caractères particuliers propres (forte hauteur du protoconide de la M_1 , longueur du diastème, robustesse de la mandibule, réduction de la P_3), observés aussi sur certaines panthères anciennes (p. ex. Vallonnet, Mauer, Lunel-Viel).

La phylogénie des félins de taille moyenne est mal établie et de nombreuses zones d'ombre demeurent. L'once (*U. uncia*), dont les traces sont extrêmement rares, est mentionnée en Asie, au Pakistan, au Pléistocène inférieur (Dennell *et al.*, 2008) puis au Pléistocène moyen (Hemmer, 2003). En Europe, aucun témoin ne permet de valider la présence de ce taxon. La panthère «uncioïde» du Pléistocène supérieur de Vraona en Grèce est, par exemple, bien attribuée à *P. pardus* (Nagel, 1999). Le classement de la panthère des neiges dans un genre à part «*Uncia*» est d'ailleurs discuté et reflète la difficulté à s'accorder sur le poids taxonomique de certains caractères (Olive, 2006). Le léopard des neiges est souvent inclus dans le genre *Panthera* et plusieurs études de phylogénie moléculaire indiquent que le clade constitué par *P. uncia* et *P. pardus* est le dernier à avoir divergé au sein de ce groupe (Yu *et al.*, 2004; Yu & Zhang, 2005), alors que les phylogénies réalisées sur les caractères morphologiques en font le taxon basal du groupe *Panthera* (Christiansen, 2008). Les adaptations morphofonctionnelles de l'once peuvent justifier son placement dans un genre particulier, principalement la morphologie des os crâniens. Olive (2006) évoque d'ailleurs que le félin de Saint-Vallier pourrait correspondre à l'once selon ces critères. Ces analogies morphologiques entre *Puma pardoides* et *Uncia uncia* sont également relevées sur le matériel mandibulaire et dentaire (Madurell-Malapeira *et al.*, 2010).

Les conditions de dépôt des niveaux MNO du CM I dans lesquels le spécimen de l'Arago a été retrouvé indiquent un climat très froid et sec (MIS 14), associé à un milieu ouvert (Renault-Miskovsky, 1981) avec des zones de relief escarpé et une faune dominée par l'argali (*Ovis ammon antiqua*) dont l'accumulation osseuse est principalement liée aux Carnivores (Rivals *et al.*, 2006). Des caractères comme la robustesse de la mandibule et particulièrement la verticalité de la symphyse, un diastème court et une rangée de dents jugales relativement longue avec une carnassière massive, que l'on observe chez l'once, constitueraient une adaptation à des conditions particulières. Il ne serait qu'un léopard vicariant

dont la spécialisation de l'appareil manducateur résulterait de son confinement en zone montagneuse où les proies sont difficilement accessibles et leur spectre plus restreint (Caprinae), ce qui conduit fréquemment à une consommation intégrale des carcasses (Spassov & Raychev, 1997). Évoluant dans un contexte similaire, il n'est alors pas surprenant d'observer certaines de ces adaptations sur le félin de la Caune de l'Arago. L'association faunique du Complexe Moyen I de la Caune de l'Arago comprend les Felidae *Panthera leo fossilis* et *Lynx spelaeus*. La présence d'un autre Pantherinae de plus petite taille est compatible, ces deux prédateurs ne s'excluant pas dans les écosystèmes actuels : la panthère focalise davantage sa chasse sur des ongulés de taille moyenne (Bailey, 1993), dont le rôle peut être endossé ici par des espèces comme *Ovis ammon antiqua* ou *Hemitragus bonali*, alors que le lion cible sa chasse sur des ongulés de plus grande taille (*Equus*, *Stephanorhinus*). La diversité taxonomique de l'assemblage de ces niveaux, avec des proies recouvrant toutes les classes de poids, depuis *Stephanorhinus* jusqu'à *Hemitragus*, permet une couverture suffisante des besoins de chacun, un chevauchement de niche limité et donc une compétition interspécifique moindre entre des taxons soit très bien adaptés à leur milieu et strictement inféodés à celui-ci (lion), soit plus ubiquistes et flexibles, avec de faibles exigences écologiques et un meilleur pouvoir d'adaptation (panthère) (Bertram, 1982; Croitor & Brugal, 2010). La compétition interspécifique peut expliquer, en Europe, l'absence de *Panthera pardus* au Villafranchien alors qu'elle est présente à cette période en Afrique (p. ex. Ahl al Oughlam, Geraads, 2008; Drimolen, O'Regan & Menter, 2009), et son arrivée relativement récente en Europe où sa plus ancienne occurrence certaine est *Panthera pardus sickenbergi* à Mauer, mais probablement avant cela au Vallonnet (Moullé *et al.*, 2006; Turner, 2009). *Puma pardoides* a pu constituer un concurrent direct, notamment par son spectre de proies cibles (cf. Hemmer, 2004). Sa disparition progressive à la transition Pléistocène inférieur / Pléistocène moyen (Palombo *et al.*, 2008), avec comme plus récentes mentions Kozarnika (Sirakov *et al.*, 2010; Kahlke *et al.*, 2011), Stránská Skála (Hemmer, 2001) et Vallparadís (Madurell-Malapeira *et al.*, 2010), précédant ou consécutive à l'arrivée de *P. pardus* en Europe, en a facilité la dispersion.

La panthère de la Caune de l'Arago, par sa position chronologique clé, vient donc compléter le registre tenu des panthères pléistocènes. Elle montre d'évidentes affinités morphologiques et métriques avec celle de Mauer qui la précède chronologiquement. La panthère de Lunel-Viel, que Bonifay (1971) avait jugée assez particulière pour la distinguer taxonomiquement, notamment par sa forte robustesse, pourrait y être associée (le paramètre robustesse reflétant potentiellement le dimorphisme sexuel, toujours prégnant chez les Carnivores). Ces panthères s'intègrent dans la variabilité morphologique et métrique de l'espèce. Et bien que le nombre réduit de spécimens ne permette pas d'apprécier la variabilité intraspécifique, ces panthères du Pléistocène moyen se distinguent de celles du Pléistocène supérieur par

certaines caractères. Sans qu'il soit possible de dégager une absolue unité morphologique, elles pourraient représenter un groupe ancestral de *P. pardus*, tout premiers immigrants et représentants de l'espèce en Europe, qui se substitue progressivement à *P. pardoides* dans les guildes de félins du Pléistocène européen.

6 - CONCLUSION

Le félin de taille moyenne identifié dans les niveaux inférieurs (stade isotopique 14) de la Caune de l'Arago est tout à fait singulier. Il ne s'agit pas de *Puma pardoides* car ni sa morphologie, ni ses proportions concernant les dents inférieures et la mandibule ne montrent d'affinité avec lui. Ce dernier ne semble pour l'instant pas se maintenir au-delà de la transition Pléistocène inférieur / Pléistocène moyen. Malgré des similitudes évoquées avec *Uncia uncia*, le félin de la Caune de l'Arago correspond bien à *Panthera pardus*. Ses caractéristiques morphologiques, appuyées par les données métriques, le confirment. Il semble par ailleurs proche de la panthère du Pléistocène moyen ancien de Mauer, *Panthera pardus sickenbergi*, avec laquelle il partage certains caractères particuliers. Ces spécimens (entre autres) pourraient constituer un groupe ancestral de *P. pardus*, qui aurait remplacé *Puma pardoides* dans les cohortes de Carnivores du Pléistocène européen.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier les organisateurs, en particulier Jacqueline et Alain Argant, pour leur invitation à participer à ce 16^e ICBLS. Nous sommes évidemment reconnaissants aux personnes ayant facilité l'accès aux collections et spécimens de comparaison utilisés dans ce travail : M^{me} Christine Lefèvre et M. Jacques Cuisin (Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris), M. Didier Berthet (Centre de Conservation et d'Etude des Collections - Musée des Confluences, Lyon, pour le matériel de Saint-Vallier notamment), M. Eudald Carbonell i Roura (IPHES - Université Rovira i Virgili, Tarragone), M^{me} Işin Yalçinkaya (Université d'Ankara, pour le matériel de Karain E), M^{me} Suzanne Simone (Musée d'Anthropologie Préhistorique de Monaco, pour le matériel des grottes de Grimaldi et de l'Observatoire), M. Pierre-Elie Moullé (Musée de Menton, pour le matériel du Vallonnet). Merci également à B. Deniaux et P. Magniez pour leurs commentaires sur une première version du manuscrit, ainsi qu'à A. Argant et R. Ballesio pour leur relecture constructive.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AMHARREF R., 2003 - Stratigraphie et paléoclimatologie du Pléistocène moyen en Roussillon, stades isotopiques 14 et 13, d'après l'étude des sédiments des ensembles stratigraphiques I et II du remplissage de la Caune de l'Arago (Tautavel, Pyrénées-Orientales). Thèse de Doctorat, Université de Perpignan, 392 p.
- ARGANT A., 1991 - *Carnivores quaternaires de Bourgogne*. Documents du Laboratoire de Géologie, Lyon, 115, 301 p.
- ARGANT A., 2004 - Les Carnivores du gisement Pliocène final de Saint-Vallier (Drôme, France). In M. Faure, C. Guérin (ed.), *Le gisement pliocène final de Saint-Vallier (Drôme, France)*. *Geobios*, 37, Mémoire spécial 26, S133-S182.
- BAILEY T. N., 1993 - *The African leopard: Ecology and behavior of a solitary felid*. Columbia University Press, New-York. I-XVIII, 1-429.
- BALLESIO R., 1980 - Le gisement pléistocène supérieur de la grotte de Jaurens à Nespouls, Corrèze, France : les Carnivores (Mammalia, Carnivora). II. Felidae. *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon*, 18, 61-102.
- BARROSO RUIZ C., RIQUELME CANTAL J.A., MOIGNE A.M., & BANES L., 2003 - Las faunas de grandes mamíferos del Pleistoceno superior de la cueva del Boquete de Zafarraya. Estudio paleontológico y paleoecológico. In C. Barroso Ruiz (coord.), *El Pleistoceno superior de la cueva del Boquete de Zafarraya*. *Arqueología Monografías*, 169-222.
- BERTRAM B.C.R., 1982 - Leopard ecology as studied by radio tracking. *Symposia of the Zoological Society of London*, 49, 341-352.
- BONIFAY M.-F., 1971 - *Carnivores quaternaires du Sud-Est de la France*. Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, série C, XXI, 377 p.
- BOULE M., 1906-1910 - Les Grottes de Grimaldi (Baoussé-Roussé). *Imprimerie Monaco*, 1 (2), 75-156.
- BOULE M., & VILLENEUVE L. de, 1927 - *La grotte de l'Observatoire à Monaco*. Archives de l'Institut de Paléontologie Humaine, 1, 113 p.
- CHRISTIANSEN P., 2008 - Phylogeny of the great cats (Felidae: Pantherinae), and the influence of fossil taxa and missing characters. *Cladistics*, 24, 977-992.
- CROITOR R., & BRUGAL J.P., 2010 - Ecological and evolutionary dynamics of the carnivore community in Europe during the last 3 million years. *Quaternary International*, 212, 98-108.
- DENNEL R.W., COARD R., & TURNER A., 2008 - Predators and scavengers in Early Pleistocene southern Asia. *Quaternary International*, 192, 78-88.
- DRIESCH A. von den, 1976 - A guide to the measurement of animal bones from archaeological sites. *Peabody Museum Bulletin*, 1, Peabody Museum of Archaeology and Ethnology, Harvard University, 1-137.
- FALGUÈRES C., YOKOYAMA Y., SHEN G., BISCHOFF J.L., KU T.L., & LUMLEY H. de, 2004 - New U-series dates at the Caune de l'Arago, France. *Journal of Archaeological Science*, 31, 941-952.
- GERAADS D., 2008 - Plio-Pleistocene Carnivora of northwestern Africa: a short review. *Comptes Rendus Palevol*, 7, 591-599.
- HEMMER H., 1965 - Studien an "Panthera" schaubi Viret, aus dem Villafranchien von Saint-Vallier (Drôme). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, 122 (3), 324-336.
- HEMMER H., 1971 - Zur Kenntnis pleistozäner mitteleuropäischer Leoparden (*Panthera pardus*). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, 138 (1), 15-36.
- HEMMER H., 1972 - Zur systematischen Stellung von "Jansofelis vaufreyi" Bonifay, 1971, und "Felis lunellensis" Bonifay, 1971, aus dem Pleistozän Südfankreichs (Carnivora, Felidae). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte*, 215-223.
- HEMMER H., 2001 - Die Feliden aus dem Epivillafranchium von Untermaßfeld. In R.D. Kahlke (ed.), *Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen)*. Monographien des Römisch-germanischen Zentralmuseums, Mainz, 40 (3), I - VI, 699-1030.
- HEMMER H., 2003 - Pleistozäne Katzen Europas - eine Übersicht. *Cranium*, 20 (2), 6-22.
- HEMMER H., 2004 - Notes on the ecological role of European cats (Mammalia: Felidae) of the last two million years. In E. Baquedano, S. Rubio Jara (ed.), *Miscelánea en homenaje a Emiliano Aguirre*, Vol. II, Paleontología, 214-232.
- HEMMER H., KAHLKE R.D., & VEKUA A.K., 2004 - The Old World puma - *Puma pardoides* (Owen, 1846) (Carnivora: Felidae) - in the Lower Villafranchian (Upper Pliocene) of Kvabebi (East Georgia, Transcaucasia) and its evolutionary and biogeographical significance. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, 233, 197-231.
- KAHLKE R.D., GARCÍA N., KOSTOPOULOS D.S., LACOMBAT F., LISTER A.M., MAZZA P.A., SPASSOV N., & TITOV V.V., 2011 - Western Palearctic palaeoenvironmental conditions during the Early and early Middle Pleistocene inferred from large mammal communities, and implications for hominin dispersal in Europe. *Quaternary Science Reviews*, 30 (11-12), 1368-1395.
- KOTSAKIS T., & PALOMBO M.R., 1979 - Un cranio di *Panthera pardus* (L.) del Pleistocene medio superiore di Monte Sacro (Roma). *Geologica Romana*, 18, 137-155.

- LUMLEY H. de, FOURNIER A., PARK Y.C., YOKOYAMA Y., & DEMOUY A., 1984 - Stratigraphie du remplissage pléistocène moyen de la Caune de l'Arago à Tautavel. Etude de huit carottages effectués de 1981 à 1983. *L'Anthropologie*, **88**, 5-18.
- LUMLEY H. de, & BARSKY D., 2004 - Evolution des caractères technologiques et typologiques des industries lithiques dans la stratigraphie de la Caune de l'Arago. *L'Anthropologie*, **108**, 185-237.
- MADURELL-MALAPEIRA J., ALBA D.M., MOYÀ-SOLÀ S., & AURELL-GARRIDO J., 2010 - The Iberian record of the puma-like cat *Puma pardoides* (Owen, 1846) (Carnivora, Felidae). *Comptes Rendus Palevol*, **9**, 55-62.
- MOIGNE A.M., PALOMBO M.R., BELDA V., HERIECH-BRIKI D., KACIMI S., LACOMBAT F., LUMLEY M.A. de, MOUTOUSSAMY J., RIVALS F., QUILÈS J., & TESTU A., 2006 - Les faunes de grands mammifères de la Caune de l'Arago (Tautavel) dans le cadre biochronologique des faunes du Pléistocène moyen italien. *L'Anthropologie*, **110**, 788-831.
- MOUILLÉ 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**, 837-849.
- NAGEL D., 1999 - *Panthera pardus vraonensis* n. ssp., a new leopard from the Pleistocene of Vraona/Greece. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte*, **3**, 129-150.
- OLIVE F., 2006 - Evolution des grands Carnivores au Plio-Pléistocène en Afrique et en Europe occidentale. *L'Anthropologie*, **110**, 850-869.
- O'REGAN H.J., & TURNER A., 2004 - Biostratigraphic and palaeoecological implications of new fossil felid material from the Plio-Pleistocene site of Tegelen, the Netherlands. *Palaeontology*, **47** (5), 1181-1193.
- O'REGAN H.J., & MENTER C.G., 2009 - Carnivora from the Plio-Pleistocene hominid site of Drimolen, Gauteng, South Africa. *Geobios*, **42**, 329-350.
- OWEN R., 1846 - *A history of British fossil Mammals, and Birds*. John Van Voorst, London, 560 p.
- PALOMBO M.R., SARDELLA R., & NOVELLI M., 2008 - Carnivora dispersal in Western Mediterranean during the last 2.6 Ma. *Quaternary International*, **179**, 176-189.
- PATOU-MATHIS M., 1994 - Archéologie des niveaux moustériens et aurignaciens de la grotte Tournal à Bize (Aude). *Gallia Préhistoire*, **36**, 1-64.
- PILLARD B., 1972 - La faune des grands Mammifères du Würm II de la grotte de l'Hortus (Valflaunès, Hérault). *Etudes Quaternaires*, Université de Provence, **1**, 163-205.
- QUILÈS J., MOIGNE A.-M., & POIS V., 2004 - Les couches à ossements d'Ursidae de la Caune de l'Arago. *Revue de Paléobiologie*, **23** (2), 821-843.
- RENAULT-MISKOVSKY J., 1981 - Etude palynologique du remplissage de la Caune de l'Arago, Tautavel. Signification chronologique, paléoclimatique et paléothnographique des flores. In H. de Lumley & J. Labeyrie (dir.), *Colloque international du C.N.R.S. Méthodes et limites. Datations absolues et analyses isotopiques en Préhistoire. Datation du remplissage de la Caune de l'Arago*. Tautavel, 22-28 Juin 1981, préirage. Editions du Laboratoire de Préhistoire du Musée de l'Homme, 253-258.
- RIVALS F., TESTU A., MOIGNE A.M., & LUMLEY H. de, 2006 - The Middle Pleistocene Argali (*Ovis ammon antiqua*) assemblages at the Caune de l'Arago (Tautavel, Pyrénées-Orientales, France): were prehistoric hunters or Carnivores responsible for their accumulation? *International Journal of Osteoarchaeology*, **16**, 249-268.
- SARDELLA R., PALOMBO M.R., PETRONIO C., BEDETTI C., & PAVIA M., 2006 - The early Middle Pleistocene large mammal faunas of Italy: an overview. *Quaternary International*, **149**, 104-109.
- SCHMID E., 1940 - Variationsstatistische Untersuchungen am Gebiss pleistozäner und rezenter Leoparden und anderer Feliden. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, **15** (1), 1-179.
- SCHÜTT G., 1969 - *Panthera pardus sickenbergi* n. subsp. aus den Mauer Sanden. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte*, **5**, 299-310.
- SIRAKOV N., GUADELLI J.-L., IVANOVA S., SIRAKOVA S., BOUDADI-MALIGNE M., DIMITROVA I., FERNANDEZ PH., FERRIER C., GUADELLI A., IORDANOVA D., IORDANOVA N., KOVATCHEVA M., KRUMOV I., LEBLANC J.-CL., MITEVA V., POPOV V., SPASSOV R., TANEVA S., & TSANOVA T., 2010 - An ancient continuous human presence in the Balkans and the beginnings of human settlement in western Eurasia: a Lower Pleistocene example of the Lower Palaeolithic levels in Kozarnika cave (North-western Bulgaria). *Quaternary International*, **223-224**, 94-106.
- SPASSOV N., & RAYCHEV D., 1997 - Late Würm *Panthera pardus* remains from Bulgaria: the European fossil leopards and the question of the probable species survival until the Holocene on the Balkans. *Historia naturalis bulgarica*, **7**, 71-96.
- TESTU A., 2006 - *Étude paléontologique et biostratigraphique des Felidae et Hyaeinidae pléistocènes de l'Europe méditerranéenne*. Thèse de Doctorat, Université de Perpignan, 359 p.
- TURNER A., 2009 - The evolution of the guild of large Carnivora of the British Isles during the Middle and Late Pleistocene. *Journal of Quaternary Science*, **24** (8), 991-1005.
- VALENSI P., 1994 - *Les grands mammifères de la grotte du Lazaret (Nice, Alpes-Maritimes). Etude paléontologique et biostratigraphique des Carnivores. Archéozoologie des grandes faunes*. Thèse de Doctorat, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, 2 tomes, 479 p.
- VIRET J., 1954 - Le lœss à bancs durcis de Saint-Vallier (Drôme) et sa faune de Mammifères villafranchiens. *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire Naturelle*, Lyon, fasc. IV, 1-200.
- WAGNER G.A., MAUL L.C., LÖSCHER M., & SCHREIBER H.D., 2011 - Mauer – the type site of *Homo heidelbergensis*: palaeo-environment and age. *Quaternary Science Reviews*, **30** (11-12), 1464-1473.
- YU L., LI Q.W., RYDER O.A., & ZHANG Y.P., 2004 - Phylogenetic relationships within mammalian order Carnivora indicated by sequences of two nuclear DNA genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **33**, 694-705.
- YU L., & ZHANG Y.P., 2005 - Phylogenetic studies of pantherine cats (Felidae) based on multiple genes, with novel application of nuclear β -fibrinogen intron 7 to carnivores. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **35** (2), 483-495.