Commentaires sur une mandibule de chat pléistocène (Carnivora : Felidae) du Réseau Ursus (Soyons, Ardèche, France) : apport pour la connaissance des petits Félidés pléistocènes

Comments on a mandible of a pleistocene cat (Carnivora: Felidae) from Réseau Ursus (Soyons, Ardèche, France): new insights on pleistocene small felids

Jean-Baptiste Fourvel et Nicolas Lateur

Édition électronique

URL : <http://journals.openedition.org/paleo/3890>

DOI : 10.4000/paleo.3890

ISSN : 2101-0420

Éditeur

SAMRA

Édition imprimée

Date de publication : 30 décembre 2018

Pagination : 121-136

ISSN : 1145-3370

Référence électronique

Jean-Baptiste Fourvel et Nicolas Lateur, « Commentaires sur une mandibule de chat pléistocène (Carnivora : Felidae) du Réseau Ursus (Soyons, Ardèche, France) : apport pour la connaissance des petits Félidés pléistocènes », *PALEO* [En ligne], 29 | 2018, mis en ligne le 15 janvier 2020, consulté le 07 juillet 2020. URL : <http://journals.openedition.org/paleo/3890> ; DOI : <https://doi.org/10.4000/paleo.3890>

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

Commentaires sur une mandibule de chat pléistocène (Carnivora : Felidae) du Réseau Ursus (Soyons, Ardèche, France) : apport pour la connaissance des petits Félidés pléistocènes

Jean-Baptiste FOURVEL^(a), Nicolas LATEUR^(b)

Résumé : Parmi les Félidés pléistocènes, les formes de petite taille, attribuées au genre *Felis* Linnaeus, 1758, font rarement l'objet d'analyses paléontologiques en vue de préciser leur caractérisation spécifique (morphologie et biométrie) et leur statut phylogénique. Si la rareté du matériel est une limite inhérente à ce type d'approche, il n'en reste pas moins vrai que plusieurs espèces pléistocènes ont été caractérisées à partir d'échantillons restreints. Ce faisant, les espèces décrites sont régulièrement considérées comme des chronoformes. La question de la variabilité morphométrique a rarement été abordée. Pourtant, cet aspect reste fondamental pour discuter de la validité d'une espèce ainsi que ses potentialités biochronologiques. Le Réseau Ursus (réseau secondaire du Trou du Renard), à Soyons (Ardèche), est un gisement paléontologique pléistocène composé quasi exclusivement de carnivores. Au sein de cet assemblage, une mandibule et un radius ont été attribués à un chat de petite taille. À partir de la description morphologique de ces pièces et de comparaisons morphométriques avec les chats sauvages du Pléistocène européen, nous discutons de la validité de certaines formes pléistocènes. À l'issue de cette étude il résulte, comme cela a pu être évoqué auparavant, que les diagnoses de « chronoformes » ne semblent en rien justifier une distinction spécifique.

Mots-clés : Pléistocène, Carnivore, Félidé, Chat, Paléontologie, Soyons, Ardèche.

Abstract: *Comments on a mandible of a pleistocene cat (Carnivora: Felidae) from Réseau Ursus (Soyons, Ardèche, France): new insights on pleistocene small felids.* The Pleistocene small-sized felids, mostly related to the genus *Felis* Linn. 1758, have been rarely studied. Their specific identification (based on morphology and metrics) as well as their phylogenetic position are not so well-known. Even though the scarcity of the wild cat samples limits significantly the palaeontological studies, several pleistocene species have been defined since a century. These species are generally considered as chronoforms. The morphological and metrical variability has not been questioned yet. The Réseau Ursus (a secondary gallery of the cave named Trou du Renard) located in Soyons (South-East France) is a paleontological site almost exclusively composed of carnivores. Within this palaeontological sample, a mandible and a radius belonging to a small-sized cat are presented here. Based on the morphological characterization of these specimens as well as the comparative analyse with other wild cats from the European Pleistocene, we discuss the validity of some fossil species. The present paper supports, as previously suggested, that the various 'chronoforms' of pleistocene wild cats are not justified as separated species.

Key-words: Pleistocene, Carnivore, Felid, Wild cat, Palaeontology, Soyons, Ardèche.

(a) UMR 5608 TRACES - GDR3591 TaphEnA - Université de Toulouse-Jean Jaurès, 5 Allée Antonio-Machado, FR-31058 Toulouse cedex 9 - jbfourvel@yahoo.com

(b) Aix Marseille Univ., CNRS, Minist. Culture, LAMPEA, UMR 7269, MMSH, FR-13090 Aix-en-Provence - nico.lateur@yahoo.fr

Introduction

Les Félidés constituent une famille de carnivores regroupant une importante diversité générique et spécifique intégrant à la fois des espèces de très grande taille (e.g., tigre *Panthera tigris* (Linnaeus, 1758) et lion *Panthera leo* (Linnaeus, 1758)) mais aussi des chats de très petite taille (e.g., chat du désert *Felis margarita* Loche, 1858).

Au cours du Quaternaire en Europe de l'Ouest, les Félidés sont parmi les carnivores les plus abondants et les plus diversifiés. Les machairodontes (dont les genres *Homotherium* Cope, 1893 et *Megantereon* Croizet et Jobert, 1828 présents par exemple à l'Aven Flahaut in Debard *et al.* 1999 et Saint-Vallier in Argant 2004) ainsi que les Félidés extrêmement spécialisés (dont le Guépard *Acinonyx pardinensis* Croizet et Jobert, 1828 identifié entre autres à Perrier-Les Etouaires in Croizet et Jobert 1828 et Saint-Vallier in Argant 2004) et de taille moyenne (comme le Puma *Puma pardoides* (Owen, 1846) reconnu au Vallonet in de Lumley *et al.* 1988 ainsi qu'à Saint-Vallier in Argant, 2004) sont des prédateurs emblématiques des phases anciennes du Quaternaire (transition Plio-Pléistocène et Pléistocène inférieur). Ils sont remplacés à la fin du Pléistocène inférieur et au début du Pléistocène moyen par les formes africaines du genre *Panthera*, parmi lesquelles le léopard *Panthera pardus* (Linnaeus, 1758) et les premiers lions *Panthera (leo) mosbachensis* (Reichenau 1906) (Argant et Ballésio 1996). D'autres félins perdurent en Europe depuis les phases anciennes jusqu'au cours du Pléistocène moyen (lignée du Jaguar européen *Panthera toscana* Schaub, 1949 – *Panthera gombaszoegensis* Kretzoi, 1938), voire du Pléistocène supérieur (lignée des lynx *Lynx issiodorensis* (Croizet et Jobert 1828) – *Lynx spelaea* (Boule 1906) – *Lynx lynx* (Linnaeus, 1758)).

Si nos connaissances des félins de petite (lynx), moyenne (puma et léopard) à grande (lion, machairodonte) taille sont régulièrement enrichies par des travaux récents précisant leur paléobiologie (e.g., Argant 2010 ; Hemmer, Kahlke, Vekua 2011 ; Barnett *et al.* 2016) et leur paléobiogéographie (e.g., Stuart et Lister 2011 ; Fosse *et al.* 2017) ou encore leurs relations avec les communautés humaines (e.g., Bémilli 2000 ; Blasco *et al.* 2010 ; Fosse *et al.* 2017), les Félidés de très petite taille n'ont pas fait l'objet du même soin.

Ceux-ci sont regroupés sous le genre *Felis* Linnaeus, 1758. On dénombre jusqu'à quatre (voire cinq) espèces distinctes qui auraient évolué au cours du Quaternaire en Europe de l'ouest (*Felis lunensis* Martelli, 1906 ; *Felis monspessulana* Bonifay, 1971, *Felis minuta* Schmerling, 1834 ; *Felis chaus* Schreber, 1775 ; *Felis silvestris* Schreber, 1777 ; voir Discussion).

La validité de ces différentes espèces de chat a été régulièrement discutée (e.g., Kurtén 1965 ; Bonifay 1971 ; Kurtén et Poulanos 1977 ; Ficarella et Torre 1975). Ces débats sont d'autant plus justifiés que certains taxons n'ont été identifiés qu'en de très rares occasions, dans un nombre très restreint de localités. Cependant, certains auteurs continuent d'accorder une valeur spécifique à certaines formes sans pour autant aborder ou discuter ces questions d'attribution spécifique ou sous-spécifique (e.g., Defleur *et al.* 2001 ; Argant 1991). Ceci semble d'autant

plus dommageable que l'on accorde une réelle valeur biochronologique ou paléoenvironnementale à ces « espèces ». Ni les notions de variabilité morphométrique ni les questions de dimorphisme sexuel ne sont discutées alors même que les caractères morphologiques ne semblent pas *a priori* discriminer une forme plutôt qu'une autre.

Les données génétiques, en particulier sur les formes modernes de chat sauvage, semblent d'ailleurs pleinement justifier une simplification de la phylogénie des chats et une distinction au niveau sous-spécifique (Driscoll *et al.* 2007). Ainsi actuellement six sous-espèces de chats sauvages sont reconnues. Ce constat touche aussi le chat domestique considéré comme une sous-espèce de *F. silvestris* avec la dénomination de *Felis silvestris catus*.

Il nous est donné l'opportunité de décrire deux pièces paléontologiques rapportées à un félin de très petite taille provenant du Réseau Ursus (Soyons, Ardèche). Sur la base de l'examen morphologique et de la comparaison ostéo-odontométrique, nous discutons les différents aspects justifiant ou invalidant une distinction spécifique des chats pléistocènes.

Les petits félins en Ardèche

Bien que peu abondant, le Chat a été reconnu dans plusieurs localités ardéchoises (tabl.1 ; fig.1). Bien qu'attesté dans peu de gisements archéo-paléontologiques (neuf gisements, 14 ensembles archéo-paléontologiques), le Chat est présent en Ardèche dès le Pléistocène moyen à Orgnac 3 (Orgnac-l'Aven) où A. Testu (2006) décrit 17 restes de chat, issus des couches 5 (NR=5, NMI=2), 6 (NR=9, NMI=3), 7 (NR=2, NMI=1) et 8 (NR=1, NMI=1) correspondant à sept individus. Plus fréquent au Pléistocène supérieur, le Chat est attesté dans une dizaine d'ensembles archéologiques essentiellement moustériens. On retrouve aussi le Chat dans les couches I et III du site azilien du Saut-du-Loup (Bidon) où il a aussi fait l'objet d'une exploitation par les groupes humains (Rillardon 2010).

Le chat du Réseau Ursus (Soyons)

Les grottes de Soyons constituent un ensemble de cavités qui se développe sur le flanc est du Serre de Guercy, un important massif karstique formé par des calcaires kimméridgiens (Jurassique supérieur) qui domine la vallée du Rhône à hauteur de Valence. Au sein de ce massif, plusieurs cavités (abri Moula, grotte Néron, Trou du Renard, Trou du Mouton) renfermant des dépôts paléontologiques et/ou archéologiques pléistocènes ont fait l'objet de recherches dès le XIX^e siècle.

Le Réseau Ursus (Soyons), qui tient son nom de l'abondance des restes d'ours qu'il contient, est un réseau secondaire de la cavité du Trou du Renard (fig.2), connu pour ses occupations du Paléolithique moyen (Lepic & de Lubac 1872). Il s'agit d'une galerie située entre 4 à 7 m sous le Trou du Renard et la Double-Borne (fig.2). Découvert le 7 janvier 1989 au cours d'une désobstruction, il se présente sous la forme de quatre salles successives se développant sur environ 50 m. Ce réseau est délimité à chacune de ses extrémités par un éboulis. Le premier, situé

Commune	Site	Couche / Ensemble	Chronologie	OIS	Topo.	Type	Fonction	NR Felis	NMI Felis	Référence
Ornac-L'Aven	Ornac 3		Pléistocène moyen	OIS 9	Grotte	Mixte		17		Testu, 2006
Ornac-L'Aven	Baume Flandin		Pléistocène supérieur	OIS 5	Grotte	Archéologie	Occupation humaine			Daujeard, 2008
Soyons	Réseau Ursus	Salle 2	Pléistocène supérieur	OIS 5	Grotte	Paléontologie	Repaire de Carnivore	2	1	Cette étude
Soyons	Abri Moula	couche XIII	Pléistocène supérieur	OIS 5	Grotte	Archéologie	Occupation humaine			Defleur et al., 2001
Soyons	Abri Moula	couche XIV	Pléistocène supérieur	OIS 5	Grotte	Archéologie	Occupation humaine			Defleur et al., 2001
Soyons	Abri Moula	couche XV	Pléistocène supérieur	OIS 5	Grotte	Archéologie	Occupation humaine			Defleur et al., 2012
Saint-Martin-d'Ardèche	Grotte du Figuier	Salle 2	Pléistocène supérieur	OIS 3 ?	Grotte	Archéologie	Occupation humaine			Moncel et al., 1993
Rompon	Payre	couches A/B	Pléistocène supérieur	OIS 5	Grotte	Archéologie	Occupation humaine	1	1	Moncel et al., 1993
Rompon	Payre	couche D	Pléistocène supérieur	OIS 5	Grotte	Archéologie	Occupation humaine	2	1	Moncel et al., 1993
Rompon	Payre	couche F	Pléistocène supérieur	OIS 5	Grotte	Archéologie	Occupation humaine	3	1	Daujeard, 2008
Castellau	L'Abri des Pêcheurs		Pléistocène supérieur	OIS 5	Grotte	Mixte	Mixte			Balme, 1984
Balazuc	Grotte des Barasses II		Pléistocène supérieur	OIS 5	Grotte	Archéologie	Occupation humaine	4	1	Daujeard, 2008
Bidon	Saut-du-Loup	couche III	Azilien	OIS 1	Grotte	Archéologie	Occupation humaine	2	1	Rillardon, 2010
Bidon	Saut-du-Loup	couche I	Azilien	OIS 1	Grotte	Archéologie	Occupation humaine	4	1	Rillardon, 2010

Tableau 1 - Inventaire des gisements ardéchois renfermant des vestiges de chat sauvage.

Table 1 - List of archaeological sites from Ardèche including wild cat remains.

entre le Trou du Renard et la Double-Borne, est formé d'éléments hétérogènes, probablement issus de l'extérieur (Dal-Pra 1991). Le second est formé de blocs calcaires de fortes dimensions ainsi que de fragments de spéléothèmes et oblitère partiellement la salle 4.

En 1991, un sondage de 2m² a été entrepris par Gérard Dal-Pra (travaillant alors pour le musée archéologique de Soyons) pour connaître l'importance du site en vue d'une fouille programmée ultérieure (Dal-Pra 1991). Celui-ci a été réalisé dans la salle 2, longue d'une vingtaine de mètres, qui possède un important remplissage détritique, l'ayant presque complètement comblé, scellé par un plancher stalagmitique qui constitue aujourd'hui le sol de circulation. Ce sondage a révélé un remplissage argileux qui conservait une importante faune pléistocène. La couche 1 est formée d'un sédiment argilo-sableux gris/brun assez aéré renfermant des fragments de spéléothèmes (stalactites, fistuleuses), du mobilier paléontologique ainsi que trois éclats de silex. La couche 2 montre des dépôts lenticulaires argileux gris intercalés. La couche 3, de couleur brun/rouge est plus compacte, moins argileuse et très riche en restes paléontologiques. Ceux-ci étaient disposés à plat ou accusaient un léger pendage. Quelques éléments étaient en connexion anatomique. Une strate d'un à deux centimètres d'épaisseur (couche 4), argileuse et très tassée, sépare la couche 3 de la couche 5, moins riche en faune. Le sondage s'est arrêté sur ce dernier niveau (Dal-Pra 1991). Le matériel archéo-paléontologique est principalement issu des couches 1 et 3 (faunes et industrie lithique).

La chronologie de ces dépôts a pu être précisée par la suite dans le cadre d'un travail de master portant sur la mise en évidence de variations chronoclimatiques à partir de l'analyse géochimique de portions de plancher stalagmitique (Vernoux, 2010). En effet, la base d'une stalagmite (SOY1) scellant le sommet des remplissages argileux (cf. *supra*) a pu être datée par U/Th à 97 000 ± 2 300 ans BP.

Il apparaît donc que les dépôts sédimentaires sous-jacents à ce spéléothème ainsi que la faune qu'ils contiennent sont contemporains ou antérieurs au OIS 5 b-c.

En dehors de ces rares mentions, aucune étude ou publication de ce matériel n'existe à ce jour. L'analyse paléontologique est limitée et aucun examen taphonomique n'a été réalisé. Le matériel faunique, composant donc la très large majorité des vestiges mis au jour, présente une faune de carnivores pléistocènes pour l'essentiel inédit.

Cet assemblage est particulièrement intéressant pour notre connaissance des relations inter- et intra-spécifiques en milieu souterrain profond, des modalités d'occupation des sites et des territoires et des interactions avec les communautés humaines du Paléolithique. En effet, le remplissage a aussi livré quelques éléments lithiques. Ces artefacts, apparemment en association avec le matériel faunique, sont présentés par le fouilleur comme des éclats de silex de « *facture [...] tout à fait Moustéro/levallois* » (Dal-Pra 1992). Ces éléments lithiques découverts dans la couche 1 pourraient témoigner de fréquentations de la cavité par l'Homme. Des études sont actuellement en cours pour préciser si le matériel faunique présente des traces d'impacts anthropiques.

Figure 1 - Carte de répartition des sites ardéchois renfermant des vestiges de chat sauvage.

Figure 1 - Map locating the archaeological sites from Ardèche including wild cat remains.

Figure 2 - Topographie en plan du complexe karstique Trou du Renard-Double Borne-Réseau Ursus. Modifié d'après Dal Pra, 1991. DAO N. Lateur.

Figure 2 - Topography of the karstic complex Trou du Renard-Double Borne-Réseau Ursus. Modified from Dal Pra, 1991 / digitalized by N. Lateur.

Alors qu'il est fait mention dans le mémoire de Vernoux (2010) d'une faune composée d'ours des cavernes, de lion, de loup, de renard, d'hyène et d'une dent de bouquetin, nous sommes en mesure, après un premier examen préliminaire de l'assemblage, de compléter le corpus avec le dhole (*Cuon* sp.), le lynx (*Lynx* sp.), un mustélidé (probablement une martre), le renard polaire (*Alopex lagopus*) et très vraisemblablement l'ours brun (*Ursus arctos*) (tabl. 2).

L'examen préliminaire des faunes de carnivores du Réseau Ursus apporte les premières clefs de caractérisation biochronologique :

- L'ours des cavernes est le taxon le plus abondant. Vernoux (2010) procède à une première approche de ce matériel et cherche à resituer la population du Réseau Ursus au sein des populations européennes via l'approche des indices morphodynamiques des p4 et P4. Si l'analyse semble rapporter les ours du Réseau Ursus à une phase ancienne (entre 130 et 110 Ka) soulignons la faiblesse des effectifs considérés (p4=5 et P4=7). Par conséquent, ces résultats doivent être considérés avec toute la prudence qui s'impose. Une analyse (en cours) des éléments post-céphaliques (dont les métapodes), bien plus abondants

que le matériel crânien et dentaire, précisera un peu mieux le cadre biochronologique des populations ursines.

- Bien que largement représenté par des éléments post-céphaliques, une carnassière inférieure (m1, DVL=11,81 ; DMD=29,14) atteste de la présence d'un loup de grande taille. En effet, cette dent s'intègre parfaitement dans le champ de variation de la sous-espèce *Canis lupus maximus* attestée à partir du stade isotopique 3 (Boudadi-Maligne 2012). Cependant, en aucun cas nous ne pouvons conclure à un quelconque cadre biochronologique sur la seule base de cette carnassière.

- Le dhole est représenté par de rares éléments post-céphaliques. En l'absence de matériel dentaire, il ne nous est pas possible de préciser l'espèce (*Cuon prisus* du Pléistocène moyen ou *Cuon alpinus* du Pléistocène supérieur).

- L'Hyène est présente mais peu abondante. Les quelques éléments dentaires reconnus attestent bien de la forme *Crocota crocuta spelaea* d'assez grande taille. Cependant, le polymorphisme tout à fait typique chez l'hyène des cavernes, et la faiblesse de l'échantillon du Réseau Ursus ne permettent pas de préciser la valeur biochronologique de ces spécimens.

Genre	Espèce	HS	Salle 2	Salle 3	Salle 4
Carnivore					
Ursidae					
<i>Ursus</i>	<i>U. spelaeus</i>	+	+	+	+
<i>Ursus</i>	<i>U. arctos</i>		+	+	
Hyaenidae					
<i>Crocota</i>	<i>C. c. spelaea</i>	+	+	+	+
Canidae					
<i>Vulpes</i>	<i>V. vulpes</i>		+	+	+
<i>Alopex</i>	<i>A. lagopus</i>	+			
<i>Canis</i>	<i>C. lupus</i>	+	+	+	
<i>Cuon</i>	<i>Cuon sp.</i>		+	+	+
Felidae					
<i>Panthera</i>	<i>P. (leo) spelaea</i>		+	+	+
<i>Lynx</i>	<i>L. cf. lynx</i>		+		
<i>Felis</i>	<i>Felis sp.</i>	+	+		
Mustelidae					
<i>Martes</i>	<i>Martes sp.</i>		+		
Ongulé					
<i>Capra</i>	<i>C. ibex</i>		+		
Autres taxons					
<i>Oryctolagus</i>	<i>O. cuniculus</i>	+			

Tableau 2 - Liste des faunes identifiées dans les différents loci du réseau Ursus.

Table 2 - Faunal spectrum identified in the various loci from the Réseau Ursus.

- Le lion des cavernes est attesté par de nombreux éléments, pour l'essentiel postcrâniens. Une mandibule sub-complète confirme la reconnaissance de la forme type *Panthera (Leo) spelaea*. En revanche, tout comme l'hyène, il est délicat d'inférer une valeur biochronologique à cette espèce sur la seule base d'une mandibule. Une étude plus fine de l'ensemble des faunes de carnivores du Réseau Ursus, actuellement en cours, permettra sûrement de préciser le cadre biochronologique des dépôts.

C'est donc au sein de cet ensemble que nous avons pu isoler les deux restes de chat (*Felis* sp.) présentés dans cette étude.

Matériel et méthodes

L'analyse paléontologique porte sur deux pièces issues du Réseau Ursus : une mandibule et un radius. Les valeurs odontométriques et ostéométriques enregistrées suivent les protocoles de A. von den Driesch (1976) et A. Argant (1991). L'ensemble des mesures est figuré en millimètres (mm).

La présente étude produit une analyse morphométrique comparée intégrant des échantillons de chats modernes et fossiles. Ces données concernent le chat sauvage *F. silvestris*, le petit chat des cavernes *F. minuta*, le chat

sauvage pléistocène moyen *F. monspessulana* et le chat domestique *F. catus*.

Les données de chats sauvages pléistocènes sont essentiellement issues de la littérature (Oetrange *in* Ferrand & Friand, 1936 ; Goyet *in* Friand, 1972 ; Gerde *in* Clot, 1980 ; Lunel-Viel I, l'Observatoire *in* Bonifay, 1971 ; la Caune de l'Arago, Grotte des Princes *in* Testu, 2006 ; Petralona *in* Kurtén & Poulanos 1977 ; Jaurens *in* Ballésio 1980 ; Malarnaud *in* Dufour 1989 ; Moula *in* Defleur *et al.* 2001). Ces séries de comparaison sont complétées par des pièces inédites de la grotte de l'Observatoire à Monaco (Fourvel, Brugal, Fosse, inédit).

Le chat domestique *F. catus* est représenté par les données publiées par R. Dufour (1989) et une collection personnelle (Fourvel, inédit).

Abréviations :

L – longueur
DT – Diamètre transverse
DAP – Diamètre antéro-postérieur
DVL – Diamètre vestibulo-lingual
DMD – Diamètre mésio-distal
p – Prémolaire inférieure
m – Molaire inférieure
c – Canine inférieure
p – Prémolaire supérieure
1, 3, 4 – Rang dentaire

Résultats

Échantillon : mandibule droite sub-complète portant c, p3, p4 et m1 (« sans num. ») ; radius distal gauche (« Salle 2, sans num. »)
NR=2 ; NMI=1

Parmi l'importante série paléontologique du Réseau Ursus qu'il nous a été donnée d'étudier (plus de 1500 vestiges), deux pièces indubitablement attribuables à un petit Félidé ont été observées. Il s'agit d'une portion de mandibule droite et d'un radius distal gauche. Aucun rapprochement direct entre les deux pièces ne peut être envisagé sur la base des informations disponibles. Il ne nous est pas possible de les rapporter à un même individu. Il n'existe actuellement aucun élément justifiant de leur appartenance à un même animal ni même aucun test statistique ou approche méthodologique autorisant un tel rapprochement. Cependant, l'hypothèse la plus parcimonieuse voudrait que l'on établisse un NMI de 1 considérant (par défaut) qu'il est hautement probable que ces pièces soient issues du même ensemble (voire de la même couche).

Le premier spécimen est une mandibule droite ne portant aucun marquage (et dont l'origine dans le réseau ne peut donc être précisée). Il s'agit plus spécifiquement d'une portion de branche horizontale portant la canine et l'ensemble de ses dents jugales (p3 à m1 ; fig. 3). Le niveau d'usure la rapporte à un individu adulte. Le corps mandibulaire est préservé jusque sous la m1 ; seule la partie postérieure (comprenant la fosse massétérique et la branche montante) n'est pas conservée. L'ensemble des données odontométriques est figuré dans le tableau 3.

D'une manière générale, les bords supérieur et inférieur de la branche horizontale sont sub-parallèles (on notera un léger épaississement à l'arrière de la p4 et sous le paraconide de la m1). En vue vestibulaire, on observe la présence de deux forams mentonniers : le premier, à la fois large et profond est situé à mi-hauteur du corps mandibulaire sous le diastème ; le second, plus petit, lui aussi localisé à mi-hauteur, se trouve sous la p3 et plus précisément dans l'axe du protoconide.

La canine est tout à fait typique des Félidés. Elle présente en face vestibulaire les deux sillons verticaux (orientés dans l'axe de la couronne) que l'on retrouve chez tous les Félidés eurasiatiques. La base de la couronne est de section ovale ce qui se traduit par une différence de près de 1,5 mm entre le DVL (3,1 mm) et le DMD (4,5 mm). Aucun cingulum net n'a été observé à la base de la couronne.

Un diastème important (environ 7 mm) sépare la canine de la p3. La série jugale est composée de deux prémolaires (p3 et p4) et d'une carnassière (m1). Les prémolaires (p3 + p4) occupent à peine plus de la moitié de la longueur de la série jugale (57 % de la longueur p+m).

La p3 est une dent courte, peu épaisse et à la couronne haute, lui conférant un aspect tranchant tout à fait caractéristique des spécificités écomorphologiques des Félidés. Le protoconide occupe près des deux tiers de la longueur totale de la dent. Il est bordé antérieurement par un bourrelet cingulaire formant presque un denticule accessoire. À l'arrière du protoconide on retrouve un net denticule postérieur. Ce dernier surmonte un bourrelet cingulaire bien marqué. Si le cingulum marque fortement les bords antérieur et postérieur de la p3, il n'est que faiblement marqué à la base de la couronne en vue linguale. La p3 de la mandibule du Réseau Ursus se distingue de la p3 du *Felis* d'Olivola telle que décrite par Kurtén (1965). À Olivola, la p3 ne présente pas de denticule postérieur ce qui, selon Kurtén (1965), est l'un des critères morphologiques autorisant une distinction spécifique de *F. silvestris* sous la forme de *F. lunensis*. Soulignons cependant que Ficarella et Torre (1975) enregistrent une certaine variabilité dans la présence ou l'absence de ce denticule chez *F. silvestris* moderne, les amenant à considérer ce critère comme non diagnostique.

La p4 est relativement comparable à la p3 avec des proportions plus importantes. Il s'agit une fois encore d'une dent au caractère sécant marqué (dent fine et proportionnellement courte relativement à sa hauteur). Tout comme pour la p3, près des deux tiers de la dent sont dévolus au protoconide. Il est bordé antérieurement d'un petit

Figure 3 - Mandibule de chat sauvage du Réseau Ursus.
a. Vue vestibulaire ; b. Vue linguale ; c. Vue occlusale.
Echelle : 3cm. Photo. N. Lateur.

Figure 3 - Wild cat mandible from the Réseau Ursus.
a. Outer view; b. Inner view; c. Occlusal view. Bar scale: 3 cm. Pictures N. Lateur.

Site	Chrono	Espèce	#	sans num.	Latéralité	L jugale	p3 DVL	p3 DMD	p4 DVL	p4 DMD	m1 DVL	m1 DMD	Référence
R. Ursus	Pl. moyen	<i>F. silvestris</i>			dext	19,3	2,5	5,1	3,0	6,1	3,5	8,0	Cette étude
Pleistocène inférieur – <i>Felis sp.</i> , <i>Felis lunensis</i>													
Olivola	Pl. inférieur	<i>Felis lunensis</i>				20,2	2,9	5,7	3,2	6,9	3,5	8,2	Kurtén & Poulianos, 1977
Montoussé 5	Pl. inférieur	<i>Felis sp.</i>	F.577		sin	19,6		5,2	2,9	6,4	3,2	7,7	Données personnelles
Montoussé 5	Pl. inférieur	<i>Felis sp.</i>	F.592		dext						3,5	7,8	Données personnelles
Pleistocène moyen – <i>F. monspessulana</i> , <i>F. silvestris</i>													
Lunel-Viel	Pl. moyen	<i>F. monspessulana</i>	256			21,5						7,5	Bonifay, 1971
Lunel-Viel	Pl. moyen	<i>F. monspessulana</i>	257			21,3						8,2	Bonifay, 1971
Arago	Pl. moyen	<i>F. silvestris</i>	C16 CHH7 3269		sin	23,7					3,8	9,3	Testu, 2006
Arago	Pl. moyen	<i>F. silvestris</i>	A12 ADJ14 47			23,2					4,1	9,0	Testu, 2006
Arago	Pl. moyen	<i>F. silvestris</i>	A12 ADJ14 62			23,9					4,1	9,1	Testu, 2006
Arago	Pl. moyen	<i>F. silvestris</i>	B14 Ind R11058		sin	22,6					3,8	8,5	Testu, 2006
Arago	Pl. moyen	<i>F. silvestris</i>	E20 ELG5 7088a		sin	21,7					3,6	8,3	Testu, 2006
Arago	Pl. moyen	<i>F. silvestris</i>	E20 ELG5 7088b		dext	21,6					3,6	8,3	Testu, 2006
Arago	Pl. moyen	<i>F. silvestris</i>	H2D HLD5 56820								4,1	9,3	Testu, 2006
Arago	Pl. moyen	<i>F. silvestris</i>	C14 C8 74 + D14 DM1 152								4,2	Testu, 2006	
Arago	Pl. moyen	<i>F. silvestris</i>	C14 C8 75b								4,2	9,4	Testu, 2006
Arago	Pl. moyen	<i>F. silvestris</i>	C15 CGH2 3300								4,2	Testu, 2006	
Orgnac 3	Pl. moyen	<i>F. silvestris</i>									4,1	8,9	Testu, 2006
Orgnac 3	Pl. moyen	<i>F. silvestris</i>	PEC 1604			23,0	3,2	6,6	3,6	7,8	4,5	9,4	Testu, 2006
Petralona	Pl. moyen	<i>F. silvestris</i>	PEC 1605			24,4					4,0	9,2	Baryshnikov & Tsoukala, 2010
Petralona	Pl. moyen	<i>F. silvestris</i>	KP 2	dext		24,3	3,3	6,3	3,9	8,7	4,6	9,7	Baryshnikov & Tsoukala, 2010
Petralona	Pl. moyen	<i>F. silvestris</i>	KP 137	dext		25,5	3,6	7,0	3,8	9,1	4,7	10,2	Kurtén & Poulianos, 1977
Petralona	Pl. moyen	<i>F. silvestris</i>	TB 1115	dext		24,3	3,2	7,1	3,8	8,4	4,3	10,1	Kurtén & Poulianos, 1981
Pleistocène supérieur – <i>F. minuta</i>													
Goyet	Pl. supérieur (OIS5 ?)	<i>F. minuta</i>				17,5						Friland, 1972	
Grasse	Pl. supérieur (OIS5 ?)	<i>F. minuta</i>				17,0						Ferrand & Friland, 1936	
Oetrange	Pl. supérieur (OIS5 ?)	<i>F. minuta</i>				17,5						Ferrand & Friland, 1936	
Moula	Pl. supérieur (OIS5?)	<i>F. cf. minuta</i>	G2 XV			18,0	2,6	5,1	3,1	6,8	3,2	7,3	Defleur et al., 2001
Pleistocène supérieur – <i>F. silvestris</i>													
Abri-Mège	Pl. supérieur	<i>F. silvestris</i>	coll. Harlé			17,7						6,7	Dufour, 1989
Abri-Mège	Pl. supérieur	<i>F. silvestris</i>	coll. Harlé			17,2						6,4	Dufour, 1989
Aurensan sup.	Pl. supérieur	<i>F. silvestris</i>				19,0	2,5	5,7	2,3	7,0	3,3	7,5	Ciot, 1980
Duruthy	Pl. supérieur	<i>F. silvestris</i>					3,5	7,3	3,5	8,9	4,2	9,0	Ciot, 1980
Grotte du Prince	Pl. supérieur	<i>F. silvestris</i>	FC 1344	sin		24,8					4,6	9,7	Testu, 2006
Grotte du Prince	Pl. supérieur	<i>F. silvestris</i>	FC 1344 bis	dext		22,9					4,2	9,4	Testu, 2006
Grotte du Prince	Pl. supérieur	<i>F. silvestris</i>	FC 56								4,1	9,4	Moussous, 2014
Grotte du Prince	Pl. supérieur	<i>F. silvestris</i>	FC 449				3,4	6,0	4,0	8,0	4,3	9,3	Moussous, 2014
Grotte du Prince	Pl. supérieur	<i>F. silvestris</i>	FC 639				3,2	6,3	4,5	8,7	4,5	9,7	Moussous, 2014
Grotte du Prince	Pl. supérieur	<i>F. silvestris</i>	FE 55							8,0		Moussous, 2014	
Grotte du Prince	Pl. supérieur	<i>F. silvestris</i>	FE 6183				3,3	6,4	7,8			9,5	Moussous, 2014
Grotte du Prince	Pl. supérieur	<i>F. silvestris</i>	FB 6184				3,3	6,5	3,8	8,0		9,5	Moussous, 2014
Montfort	Pl. supérieur	<i>F. silvestris</i>									3,4	8,2	Ciot, 1980
Périgaud	Pl. supérieur	<i>F. silvestris</i>				23,3	3,2	6,2	3,9	8,5	4,1	9,1	Defleur et al., 2001
Saut-du-Loup	Pl. supérieur	<i>F. silvestris</i>					3,5	6,7	3,7	8,3	4,4	9,4	Defleur et al., 2001
Tarté	Pl. supérieur	<i>F. silvestris</i>	coll. Harlé			21,4						8,6	Dufour, 1989
Gerde	Pl. supérieur (OIS3)	<i>F. silvestris</i>	2144			23,4	3,6	6,9	4,0	8,5	4,5	9,1	Ciot, 1980
Gerde	Pl. supérieur (OIS3)	<i>F. silvestris</i>	9005			23,3	3,5	7,0	3,8	8,3	4,4	9,2	Ciot, 1980
Gerde	Pl. supérieur (OIS3)	<i>F. silvestris</i>	7342				3,2	6,3				Ciot, 1980	
Haristoy	Pl. supérieur (OIS3)	<i>F. silvestris</i>	264			22,3	3,2	6,5	3,3	8,2	4,3	9,1	Ciot, 1980
Jaurens	Pl. supérieur (OIS3)	<i>F. silvestris</i>	301097			22,5	3,2	6,9	4,0	8,1	4,3	10,1	Bailésio, 1980
Jaurens	Pl. supérieur (OIS3)	<i>F. silvestris</i>	301131			24,0					4,2	8,9	Bailésio, 1980
Jaurens	Pl. supérieur (OIS3)	<i>F. silvestris</i>	301153			21,0	3,0	5,8	3,6	7,8	3,7	8,3	Bailésio, 1980
La Crouzade	Pl. supérieur (OIS3)	<i>F. silvestris</i>	Ind R10548	sin		22,4					4,1	8,9	Testu, 2006
Malarnaud	Pl. supérieur (OIS3)	<i>F. silvestris</i>	H227	dext		18,2	2,7	5,0	2,7	6,6	2,7	6,6	Dufour, 1989
Observatoire	Pl. supérieur (OIS3)	<i>F. silvestris</i>	1875			24,8						9,8	Bonifay, 1971
Observatoire	Pl. supérieur (OIS3)	<i>F. silvestris</i>	1799-F02199	sin		25,2	3,5	7,0	4,2	9,0	4,7	10,0	Données personnelles
Observatoire	Pl. supérieur (OIS3)	<i>F. silvestris</i>	1799-F02199	dext		25,0		7,0	4,5	8,5	4,2	9,9	Données personnelles
Observatoire	Pl. supérieur (OIS3)	<i>F. silvestris</i>	1809-F02424	sin		25,0	3,5	7,0	5,0	10,5	4,2	9,5	Données personnelles
Observatoire	Pl. supérieur (OIS3)	<i>F. silvestris</i>	1791-F02418	sin		24,3	4,0	7,0	4,2	8,0	5,0	9,7	Données personnelles
Observatoire	Pl. supérieur (OIS3)	<i>F. silvestris</i>	1810-F02425	sin		24,0			3,8	7,8	4,2	9,2	Données personnelles
Observatoire	Pl. supérieur (OIS3)	<i>F. silvestris</i>	1793-F02420	sin		23,0					4,0	9,0	Données personnelles

	Observatoire	Pl. supérieur (OIS3)	<i>F. silvestris</i>	1792-F02419	dext	24.0	3.5	7.0	4.0	8.5	5.0	9.2
	Portel-Ouest	Pl. supérieur (OIS3)	<i>F. silvestris</i>	AR456		23.3					4.1	Données personnelles
	Portel-Ouest	Pl. supérieur (OIS3)	<i>F. silvestris</i>	B1A 395							3.6	8.3 Testu, 2006
	Loc Traücat	Pl. supérieur (OIS3)	<i>F. silvestris</i>			23.4	3.3	6.9	3.3	8.3		8.3 Testu, 2006
Moderne – <i>F. silvestris silvestris</i>, <i>F. silvestris catus</i>												
Moderne			<i>F. silvestris silvestris</i>	Minimum		18.5	2.5	5.3	2.9	6.2	3.2	7.4 Ferrand & Friand, 1936 ; Kurlén, 1965 ; Friand, 9.3 1972 ; Clot, 1980 ; Dufour, 1989 ; Testu, 2006
				Maximum		22.4	3.1	6.2	3.5	8.2	3.9	8.3
				Moyenne		20.6	2.8	5.7	3.3	7.1	3.5	8.3
				Nombre	N=34		N=23	N=23	N=23	N=26	N=36	
				Minimum		17.3	2	4.5	2.6	5.8	2.8	6.3 Dufour, 1989 ; données personnelles
Moderne			<i>F. silvestris catus</i>	Maximum		21.4	2.7	5.6	3.3	7	3.9	8.3
				Moyenne		19.1	2.3	5	2.8	6.3	3.3	7.3
				Nombre	N=35		N=11	N=11	N=11	N=16	N=35	

Tableau 3 - Odontométrie comparée de la mandibule de chat du réseau Ursus (mesures en mm).

Table 3 - Dental metrics of the wild cat specimen from the Réseau Ursus and comparative data (measurements in mm).

denticule accessoire nettement dissocié du reste de la couronne. Le bord postérieur de la p4 est marqué par un bourrelet cingulaire surmonté d'un denticule accessoire. Tout comme pour la p3, le cingulum est très faiblement marqué en face linguale. La mandibule gauche de chat (F-577) de la fissure n° 5 de Montoussé (Hautes-Pyrénées), rapportée au Pléistocène inférieur, porte une p4 aux caractéristiques morphologiques tout à fait similaires. Le denticule antérieur est nettement dissocié de la couronne, tandis que le protoconide, flanqué postérieurement d'un fort denticule, occupe les deux tiers de la longueur totale de la dent (Fourvel, inédit, étude en cours). Ficarella et Torre (1975) observent les mêmes caractéristiques morphologiques chez *F. silvestris* moderne.

La carnassière m1 présente bien toutes les spécificités propres aux félins. Le trigonide (composé du paraconide et du protoconide) occupe toute la longueur de la couronne. Le paraconide et le protoconide sont de longueur sensiblement équivalente. Le protoconide est légèrement plus haut que le paraconide. Le talonide est totalement absent. Seul un léger bourrelet dentaire marque le bord postérieur de la m1. L'absence de partie broyeuse renforce le côté tranchant de la m1, trait typique des Félinidés. La littérature paléontologique ne fait pas état de caractère morphologique diagnostique sur la carnassière inférieure. Kurtén (1965) souligne d'ailleurs les nombreuses similitudes entre la m1 d'*Olivola* et les formes de Pléistocène supérieur de Grande-Bretagne ainsi que le chat sauvage actuel (couronne étroite et basse). L'analyse métrique qu'il produit confirme juste que la m1 de Lunel-Viel est légèrement plus robuste.

Le second spécimen correspond à une portion de diaphyse avec extrémité distale gauche de radius dont le marquage signale qu'il est issu de la « Salle 2 » du Réseau Ursus (fig. 4). La synostose complète de l'extrémité atteste d'un animal adulte. Les données ostéométriques de ce spécimen sont figurées dans le tableau 4. La pièce ne présente aucun trait morphologique particulier autre que les éléments typiques des félins. La diaphyse est fortement comprimée antéro-postérieurement. Le bord latéral de la diaphyse présente un replat bordé d'arêtes osseuses marquées. L'extrémité distale est nettement dissociée de la diaphyse. La surface articulaire pour le carpe se caractérise par une forte concavité et une forme globalement ovale.

Large sur son bord latéral, la surface articulaire tend à se comprimer antéro-postérieurement en direction du processus styloïde radial. Ce dernier est d'ailleurs très développé formant une forte saillie. Le bord latéral de l'extrémité distale présente une petite surface articulaire, de forme sub-circulaire, orientée vers le haut et destinée à recevoir le processus styloïde ulnaire.

Discussion

Les mensurations de la mandibule du Réseau Ursus attestent d'un animal aux faibles proportions, possiblement proche du petit chat des cavernes *F. minuta*. Cependant, la comparaison avec d'autres échantillons paléontologiques couvrant la diversité « spécifique » des chats pléistocènes incite à nuancer l'attribution de cette pièce à *F. minuta* et souligne la variabilité biométrique des chats pléistocènes (fig. 5, 6 et 7).

Site	Chrono	Espèce	#	Latéralité	DT médian	DAP médian	DT dital	DAP distal	Référence
R. Ursus	Pl. moyen	<i>F. silvestris</i>	sans num.	sin	6,7	5,4	12,1	7,6	Cette étude
Pléistocène moyen – <i>F. silvestris</i>									
Montoussé 3	Pl. moyen	<i>F. silvestris</i>	C.246a	sin	8,18	5,45	15,24	9,47	Données personnelles
Montoussé 3	Pl. moyen	<i>F. silvestris</i>		dext	8,36	5,67	14,6	9,67	Données personnelles
Pléistocène supérieur – <i>F. silvestris</i>									
Gerde	Pl. supérieur (OIS3)	<i>F. silvestris</i>	G.E., IF.4298	sin	7,5	4	4		Données personnelles
Obersvatoire	Pl. supérieur	<i>F. silvestris</i>	F02476	dext	8,2	5	17	10	Données personnelles
Obersvatoire	Pl. supérieur	<i>F. silvestris</i>	F02475	sin	8	4,5	15	9,8	Données personnelles
Moderne – <i>F. silvestris catus</i>									
Moderne	<i>F. silvestris catus</i>		Minimum		4,4	3,03	9,03	6,53	Données personnelles
			Maximum		6,6	4,4	13,12	7,93	
			Moyenne		5,31	3,58	10,81	7,28	
			Nombre	N=14	N=14	N=12	N=10		

Tableau 4 - Ostéométrie comparée du radius de chat du réseau Ursus (mesures en mm.).

Tableau 4 - Osteometry of the wild cat specimen from the Réseau Ursus and comparative data (measurements in mm.).

Figure 4 - Radius de chat sauvage du Réseau Ursus. De gauche à droite : vue postérieure et vue de l'extrémité distale, vue antérieure. Echelle : 3 cm. Photo. F. Derym / DAO N. Lateur.

Figure 4 - Wild cat radius from the Réseau Ursus. From left to right: posterior and distal view, anterior view. Bar scale: 3 cm. Pictures F. Derym / digitalized N. Lateur.

Figure 5 - Rapport bivariable des longueurs (DMD) et largeurs (DVL) des p3 de chat sauvage pléistocène. Ellipse de confiance à 95 %. Mesures en millimètres.

Figure 5 - Bivariate plot of the length (DMD) / width (DVL) ratio of the p3 in the pleistocene wild cats. Confidence ellipses 95 %. Measurements in millimeters.

Figure 6 - Rapport bivariable des longueurs (DMD) et largeurs (DVL) des p4 de chat sauvage pléistocène. Ellipse de confiance à 95 %. Mesures en millimètres.

Figure 6 - Bivariate plot of the length (DMD) / width (DVL) ratio of the p4 in the pleistocene wild cats. Confidence ellipses 95 %. Measurements in millimeters.

Figure 7 - Rapport bivariable des longueurs (DMD) et largeurs (DVL) des carnassières m1 de chat sauvage pléistocène. Ellipse de confiance à 95 %. Mesures en millimètres.

Figure 7 - Bivariate plot of the length (DMD) / width (DVL) ratio of the lower carnassial m1 in the pleistocene wild cats. Confidence ellipses 95 %. Measurements in millimeters.

Qu'il s'agisse des prémolaires (p3 et p4) ou de la carnassière (m1), la mandibule du Réseau Ursus semble systématiquement proche de *F. minuta*. Tenant compte du contexte paléontologique du Réseau Ursus et des données chronoclimatiques, cette attribution pourrait apparaître pertinente. Cependant, au vu des nombreuses réserves de certains auteurs quant à la validité des multiples formes fossiles de chat sauvage, nous avons pris le parti d'intégrer à notre approche comparative des données issues des formes du Pléistocène inférieur (*F. lunensis*), du chat sauvage typique du Pléistocène moyen et supérieur (*F. silvestris*), de la petite forme *F. minuta* mais aussi des formes modernes *F. silvestris silvestris* et *F. silvestris catus*. Dès lors, il nous est possible de remettre en perspective la valeur spécifique de chacun de ces chats.

Le premier constat porte sur les chats modernes. Si le chat domestique est significativement plus petit que le chat sauvage, il existe une part non-négligeable de recouvrement des valeurs biométriques.

Concernant les populations fossiles, on notera principalement l'extrême variabilité biométrique du chat sauvage typique, en particulier les individus du Pléistocène supérieur dont certains sont tout à fait comparables à des chats domestiques modernes ou à la forme du Pléistocène inférieur *F. lunensis*. Ce dernier justement, en plus d'être comparable à un chat domestique, est tout aussi proche de *F. minuta*.

Les chats sauvages du Pléistocène moyen accusent une variabilité moindre. Cependant la faiblesse de l'échantillon (comparativement aux formes du Pléistocène supérieur) ne permet probablement pas d'apprécier cette variabilité.

En ce qui concerne plus particulièrement le chat du Réseau Ursus, les valeurs enregistrées pour les prémolaires (p3 et p4) s'intègrent toujours dans les valeurs les plus basses des chats sauvages *F. silvestris* modernes et du Pléistocène (fig. 5 et 6). Cependant ces valeurs n'excluent pas pour autant un rapprochement avec *F. silvestris*. Si les prémolaires sont aussi proches de *F. minuta*, elles sont aussi comparables à *F. lunensis*. Le cas de la carnassière (m1) est encore plus éloquent :

la pièce du Réseau Ursus intègre le champ de variation de *F. silvestris* du Pléistocène moyen et du Pléistocène supérieur (fig. 7). Par ailleurs, on notera que la m1 du Réseau Ursus est, d'une part, plus importante que *F. minuta* et, d'autre part, comparable à *F. lunensis*. Dès lors, l'analyse comparée de cette mandibule permet de souligner l'importante variabilité biométrique qu'enregistrent les représentants du genre *Felis*. Il s'agit donc d'expliquer cette variabilité.

À la lumière de ces comparaisons (fig. 5, 6 et 7), les variables métriques ne semblent en rien significatives d'une valeur spécifique. En outre, la phylogénie des chats sauvages du Pléistocène européen n'est pas si évidente qu'il y paraît. En effet, si, à ce jour, on admet jusqu'à quatre formes de chat (*F. lunensis*, *F. monspessulana*, *F. minuta* et *F. silvestris*), la valeur spécifique de la plupart de ces taxons est discutée (voir introduction).

Revenons brièvement sur les premières descriptions des formes fossiles de chat sauvage et discutons de la pertinence de leur valeur spécifique.

B. Kurtén (1965) réexamine le spécimen type de *F. lunensis* d'Olivola (Italie) et confirme l'attribution de ce matériel à une espèce clairement distincte du chat sauvage typique (et très probablement selon l'auteur comme étant à l'origine de *F. silvestris*). En plus de proportions relativement modestes, Kurtén (1965) insiste sur les morphologies des p3 et p4 qui, selon lui, par leurs différences avec le chat sauvage (respectivement, absence de cuspide accessoire postérieure pour la p3 et réduction des denticules antérieur et postérieur de la p4), justifient la validité de l'espèce. *F. lunensis* est rare et n'a été identifié que dans le Pléistocène inférieur d'Olivola, Italie (spécimen type IGF 4298, mandibule droite portant c, p3 à m1), et possiblement dans le Pléistocène moyen de West Runton, Angleterre (Kurtén 1965). Ficarelli et Torre (1975) considèrent plutôt que les critères mis en avant par Kurtén sont essentiellement le fruit de problèmes de préservation et de restauration du spécimen. En outre, l'étude comparative avec des individus de chat forestier *F. silvestris* démontre qu'il n'existe aucune différence morphologique entre ces derniers et le matériel d'Olivola. Cependant, tenant compte de la petitesse du spécimen et du contexte biostratigraphique (faune du Villafranchien supérieur d'Olivola), ils accordent une valeur sous-spécifique (et donc une valeur de chronoforme) à ce chat : *F. silvestris lunensis*. Soulignons par ailleurs la rareté du matériel paléontologique attribué à ce chat villafranchien et l'attribution parfois hasardeuse de pièces à cette forme. Par exemple, si le chat de Montoussé 5 est rapporté à *F. lunensis* par A. Argant (Argant et Ballésio, 1996), il s'agit d'une attribution par défaut sur la seule base du contexte biochronologique (attribution de la poche ossifère au Pléistocène inférieur par Clot *et al.* 1976a et b). Le réexamen (en cours) du matériel crânien et post-céphalique de Montoussé 5 (conservé au Muséum d'Histoire Naturelle de Toulouse) va clairement dans le sens des conclusions de Ficarelli et Torre (1975) : aucune différence morphologique claire ne se dégage du matériel paléontologique du Pléistocène inférieur.

F. monspessulana est un chat sauvage identifié au sein de l'assemblage paléontologique de Lunel-Viel I (Bonifay 1971) et n'a d'ailleurs été reconnu qu'au sein de ce gisement. L'espèce est reconnue sur la base d'une portion de maxillaire (LVI-9-2448) et de deux hémi-mandibules issues des fouilles M. de Serres (Bonifay 1971). La diagnose se fonde essentiellement à partir du maxillaire, sur l'absence de la P2, à laquelle s'ajoute une P3 robuste et une P4 à talon développé. Ne reconnaissant pas la forme *F. minuta* à laquelle pourtant elle semble comparable en taille, M.-F. Bonifay (1971) préfère rapporter ce matériel à une nouvelle espèce. Cependant, cette forme, considérée par Bonifay (1971) comme typique du Quaternaire moyen, est communément mise en synonymie avec le chat sauvage typique *F. silvestris* (Argant et Ballésio 1996). Rappelons d'ailleurs que Kurtén (1965) considérait déjà le matériel de Lunel-Viel comme relevant du chat forestier typique *F. silvestris*, considérant que les éléments paléontologiques ne présentaient aucun caractère les distinguant de cette forme. Selon nous, l'absence de la P2 n'est pas un élément de diagnose. En effet, cette absence peut être le résultat soit d'une

pathologie, soit d'une variation intra-spécifique. De plus, le denticule antérieur de la P3, caractéristique selon M.-F. Bonifay (1971), a été observé sur un autre échantillon (Montoussé 5) dont le rapprochement avec *F. silvestris* ne fait pas de doute. Enfin, les éléments métriques avancés sur les mandibules de la collection M. de Serres ne semblent pas plus convaincants.

F. minuta se caractérise essentiellement, pour ne pas dire uniquement, par ses faibles proportions sortant significativement du champ de variation du chat sauvage typique (Argant et Ballésio 1996). Schmerling (1834) décrit les restes de félins fossiles de la région de Liège. Il rapporte du matériel paléontologique à des félins de petite taille et décrit ce qui lui semble être deux nouvelles espèces : *Cattus magna* (=syn. *F. silvestris*) et *Cattus minuta* (=syn. *F. minuta*). *F. minuta* est reconnu à partir de deux humérus, un adulte et un juvénile, de faibles proportions. Aucun matériel dentaire ni autres éléments osseux n'est associé à ces « spécimens types ». Par ailleurs, Schmerling ne fournit aucune description précise ni mensuration de ces pièces. En outre, M.-F. Bonifay (1971) nous rappelle que Stelhin remet en doute la validité de *F. minuta* pour qui « Schmerling a créé son espèce sur des éléments très disparates et probablement sur des éléments de Chats domestiques » (Bonifay 1971 : 292). Bourguignat (1879) considère lui aussi le *F. minuta* de Schmerling comme « peu caractérisé » (Bourguignat 1879 : 44) précisant par la même que « cet auteur se contente d'annoncer qu'il appelle *Cattus minuta*, le *Felis* qui possédait d'assez petits os » (op. cit. : 44). S'il considère aussi le matériel auvergnat (brèches de Coudes et d'Aubière) rapporté à *F. minuta* par Pomel comme peu caractérisé, Bourguignat (1879) identifie malgré tout comme *F. minuta* un maxillaire de *Felis* de très petite taille au lieu-dit « Les Clappiers » à proximité de Saint-Cézaire. À l'issue de la présentation de Bourguignat, la preuve de la validité spécifique du petit chat des cavernes reste malgré tout à démontrer. Reconnu dans divers gisements français (dont Germolles, Blanot 2 et Flavigny in Argant, 1991 ; Achenheim in Wernet, 1957), l'espèce est généralement associée à une phase tempérée du Pléistocène supérieur (OIS 5). Une mandibule complète mise au jour à l'Abri Moula (Soyons, Ardèche) est rapportée, avec les réserves qui s'imposent, à *Felis* cf. *minuta* en raison de ses proportions inférieures aux limites du chat sauvage (Defleur et al., 2001). Aussi, le statut spécifique de ce chat reste discuté en raison de la rareté du matériel disponible, des contextes de découvertes parfois inconnus et de la difficulté d'inférer une valeur spécifique à un critère de taille.

Signalons enfin que le chat des marais *F. chaus* est mentionné dans le Paléolithique du sud-ouest de la France par Koby (1960a) à Angles-sur-l'Anglin et dans les niveaux magdaléniens de La Vache. Ces rares mentions d'une espèce, dont les représentants actuels sont distribués entre le Moyen-Orient et l'Asie du sud-est (Hunter et Barrett 2011), peuvent paraître *a priori* surprenantes et ces déterminations restent selon nous à confirmer. En effet, la pièce d'Angles-sur-l'Anglin est une première phalange pour laquelle Koby précise lui-même que les différences avec le chat sauvage sont faibles. Aucune planche photographique ni description fine n'accompagne l'identification de cette phalange. Tandis que la planche photographique des 3^e et 4^e métatarsiens de La Vache présente selon nous des pièces dont les traits morphologiques ne sont pas félins

mais plus proche d'un Léporidé (Koby 1960a : fig.1, p.830). Si, néanmoins, les valeurs métriques pour les mêmes éléments osseux du genre *Lepus* n'atteignent que rarement une longueur de 60 mm (cf. Koby 1960b ; Donard 1982 ; De Marfa 2009) soit près de 15 mm de différence avec les pièces décrites par Koby, il n'en reste pas moins vrai que nous ne pouvons exclure une attribution sur la seule base d'une variable ostéométrique. Soulignons, par ailleurs, qu'aucune description morphologique n'est fournie par l'auteur. En outre, les caractères morphologiques observables sur la planche (valant démonstration et seul document nous permettant de discuter l'attribution) ne justifient pas un rapprochement avec un félin : comme l'atteste la planche, les pièces de la Vache ne présentent ni la courbure de la diaphyse ni l'extrémité distale globuleuse typiques des félins tel que l'on peut d'ailleurs l'observer sur le matériel de comparaison présenté par Koby. Bien sûr, un examen direct du matériel devrait permettre d'éclaircir ce point. Cependant, sur la base de la documentation disponible, l'existence du Chat des Marais à la Vache semble assez peu probable.

En somme, la diagnose des différentes espèces de chats se fonde essentiellement sur deux critères : le contexte chronostratigraphique et la taille globale du matériel paléontologique. Il semble assez délicat d'accorder une valeur spécifique à ces diagnoses en l'absence d'autres éléments, en particulier en l'absence de caractéristiques morphologiques discriminantes.

Sur la base des comparaisons biométriques et des descriptions (et discussions) morphologiques, il semble donc difficile de considérer ces « différents » chats comme des espèces à part entière. Il existe bel et bien une très forte variabilité métrique chez les chats sauvages pléistocènes. Plusieurs éléments peuvent être envisagés pour expliquer cette variabilité :

1) Il peut exister un dimorphisme sexuel chez les chats sauvages fossiles comme il a été reconnu chez les formes modernes (Petrov, Nikolov et Gerasinov 1992). Cependant, la rareté des restes de chats fossiles, d'une part, et la faiblesse des échantillons mis au jour dans chaque gisement, d'autre part, sont des limites inhérentes à l'évaluation du dimorphisme sexuel. Pourtant, certains ensembles paléontologiques semblent attester de ce dimorphisme. Dans les fissures de Montoussé 3 et 4 (Hautes-Pyrénées) du Pléistocène moyen, A. Clot identifie deux chats, l'un de petite taille et l'autre de très grande taille (intermédiaire entre *F. silvestris* et le lynx) (Clot, 1975 ; Clot et al. 1976 ; Clot et Duranthon 1990 ; Fourvel, en cours). À Blanot 2, la présence conjointe de *F. silvestris* et *F. minuta*, qui ne présentent *a priori* pas de différence écologique, semble peu justifiée. L'identification de *F. minuta* à Blanot 2 est essentiellement le résultat des faibles dimensions du matériel (Argant, 1991). Il n'est pas exclu que l'ensemble des chats de Blanot 2 fasse partie de la même espèce et que la variabilité métrique ne reflète pas une différence spécifique mais bien le dimorphisme sexuel.

2) En outre, le Chat peut accuser une évolution (ou des variations) de la taille (et de la masse) corporelle. En effet l'évolution du Chat, depuis des animaux de petite taille au Pléistocène inférieur suivis de félins (globalement) de plus forte stature au Pléistocène moyen puis supérieur, pour s'achever avec des animaux de taille et corpulence plus

modeste à l'Holocène, pourrait tout à fait correspondre à une adaptation aux conditions paléoenvironnementales (e.g., climat, environnement *stricto sensu*) et paléoécologiques (e.g., disponibilité en ressources, diversité des espèces compétitrices). En outre, ce phénomène est avéré chez de nombreux carnivores (e.g., le loup *in* Brugal et Boudadi-Maligne 2011 ; Boudadi-Maligne 2012 ; l'hyène *in* Kurtén et Poulanos 1977 ; Klein et Scott 1989). Dès lors, les variations enregistrées chez le Chat tout au long du Quaternaire pourraient être le reflet d'adaptations aux contraintes environnementales.

Conclusions

À l'issue de cette étude, il apparaît assez clairement que l'histoire évolutive des chats sauvages reste mal connue (en raison essentiellement de la rareté du matériel paléontologique).

En l'absence de données conséquentes, il ne nous est pas possible d'estimer le dimorphisme sexuel chez les chats fossiles. Cependant, certains éléments permettent de commencer à aborder cette question. Que ce soit dans les phases anciennes ou récentes, l'association entre des chats de très grande taille et des individus petits et graciles est peut-être le premier élément qui permettra à terme de préciser le dimorphisme sexuel du chat (e.g. Montoussé 3 et 4, inédit ; Blanot 2 *in* Argant 1991 ; Oetrange *in* Ferrand & Friand 1936 ; Goyet *in* Friand 1972).

La mandibule de chat du Réseau Ursus nous aura aussi offert l'opportunité de discuter la validité spécifique des chats pléistocènes ainsi que leur variabilité biométrique. Le chat sauvage semble bien accuser une importante variation tout au long de son histoire évolutive. Si la distinction spécifique ne nous semble pas justifiée, une attribution sous-spécifique pourrait apporter aux chats sauvages une valeur, non plus phylogénique, mais biochronologique. Nous proposons donc à titre d'hypothèse la re-classification des chats pléistocènes selon un rang sous-spécifique :

- *Felis silvestris lunensis* correspondrait à la chronoforme de petite taille de la première partie du Quaternaire.
- *Felis silvestris silvestris* est la forme typique ubiquiste apparaissant à partir du Pléistocène moyen (considérant *F. monspessulana* comme faisant partie des chats sauvages typiques) et qui se développe pleinement à partir du stade isotopique 4.
- *Felis silvestris minuta* représenterait alors une forme de petite taille présente dans les phases tempérées du début du Pléistocène supérieur (stade isotopique 5, e.g. Moula *in* Delfeur *et al.*, 2001 ; Les Pêcheurs *in* Balme, 1984 ; Moncel *et al.*, 2008 ; Les Auzières, inédit). Il s'agirait alors d'une parenthèse dans l'évolution des chats sauvages avec une diminution de la taille sur un temps relativement court et significative de l'adaptation au contexte paléoenvironnemental particulier du stade isotopique 5.

Bien sûr, seule l'étude d'échantillons plus importants pourrait nous permettre de préciser et soutenir cette hypothèse. Cependant, en l'absence d'échantillons conséquents et sur la base des diagnostics peu concluants, la valeur sous-spécifique des différents chats sauvages pléistocènes semblent être l'hypothèse la plus parcimonieuse.

Remerciements

L'étude du matériel du Réseau Ursus s'intègre dans le projet « Biodiversité et interactions Homme/Animal pendant la Préhistoire en Ardèche » dans le cadre d'un programme de soutien aux résidences scientifiques porté par le Département de l'Ardèche. Ce projet s'articule autour des collections de la Cité de la Préhistoire d'Ornac-l'Aven et le Musée archéologique de Soyons. Par l'intermédiaire de ces structures, ce projet reçoit aussi le soutien financier de la mairie d'Ornac-l'Aven, de la communauté de communes Rhône-Crussol et la DRAC Auvergne-Rhône-Alpes.

Nous tenons à remercier Fanny Derym, directrice du Musée archéologique de Soyons, ainsi que Patricia Guillermin, conservatrice de la Cité de la Préhistoire et Robin Furestier, chargé des collections et de la recherche dans cette même structure, pour la confiance qu'ils nous accordent dans ce projet et pour les moyens qu'ils mettent à notre disposition pour le mener à bien.

Enfin nous souhaitons vivement remercier F. Delpech, A. Argant et un rapporteur anonyme pour les commentaires constructifs ayant largement contribué à l'amélioration de la version initiale de ce manuscrit.

Références bibliographiques

- ARGANT A. 1991 – *Carnivores quaternaires de Bourgogne*. Lyon, Département des Sciences de la Terre. Université Claude-Bernard-Lyon 1, 309 p.
- ARGANT A. 2004 – Les Carnivores du gisement Pliocène final de Saint-Vallier (Drôme, France). *Geobios*, 37, 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., BALLÉSIO R. 1996 – VII. Famille des Felidae. *In* : GUÉRIN C., PATOU-MATHIS M. (eds). *Les Grands Mammifères Plio-Pléistocènes d'Europe*. Masson, p. 195-215.
- 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, p. 61-102.
- BALME F. 1984 – *Les carnivores du gisement pléistocène supérieur de l'abri des Pêcheurs (Ardèche)*. Université Claude Bernard-Lyon I. Mémoire de DEA, 29 p.
- BARNETT R., ZEPEDA MENDOZA M.L., RODRIGUES SOARES A.E., HO S.Y.W., ZAZULA G., YAMAGUCHI N., SHAPIRO B., KIRILLOVA I.V., LARSON G., GILBERT M.T.P. 2016 – Mitogenomics of the Extinct Cave Lion, *Panthera spelaea* (Goldfuss, 1810), Resolve its Position within the Panthera Cats. *Open Quaternary*, 2, 4p., DOI: <http://doi.org/10.5334/oq.24>
- BARYSHNIKOV G., TSOUKALA E. 2010 - New analysis of the Pleistocene carnivores from Petralona Cave (Macedonia, Greece) based on the Collection of the Thessaloniki Aristotle University. *Geobios*, 43(4), p. 389-402.

- BEMILLI C. 2000 - Nouvelles données sur les faunes aziliennes du Closeau, Rueil-Malmaison (Hauts-de-Seine). *Mémoires de la Société préhistorique française*, 28, p. 29-38.
- BLASCO R., ROSELL J., ARSUAGA J.L., BERMUDEZ DE CASTRO J.M., CARBONELL E. - 2010. The hunted hunter: the capture of a lion (*Panthera leo fossilis*) at the Gran Dolina site, Sierra de Atapuerca, Spain. *Journal of Archaeological Science*, 37, p. 2051-2060.
- BONIFAY M.-F. 1971 – *Carnivores Quaternaires du Sud-Est de la France*. Mémoire du Muséum National d'Histoire naturelle, 377 p.
- BOUDADI-MALIGNE M. 2012 – Une nouvelle sous-espèce de loup (*Canis lupus maximus* nov. subsp.) dans le Pléistocène supérieur d'Europe occidentale. *C.R. Palevol*, 11(7), p. 475-484.
- BOURGUIGNAT J. R. 1879 – *Histoire des Felidae fossiles constatés en France dans les dépôts de la période Quaternaire*. Paris, Jules Tremblay, Imprimeur-Libraire. 70 p.
- BRUGAL J.-P., BOUDADI-MALIGNE M. 2011 – Small and/to large Canids in South-Western Europe: taxonomic status and biochronological contribution. *Quaternary International*, 243(1), p. 171-182.
- CLOT A. 1975 – II. - Les dépôts ossifères de Montoussé (Hautes-Pyrénées). *Bulletin de l'Association française pour l'étude du Quaternaire*, vol. 12, n°3-4, p. 205-206.
- CLOT A. 1980 – *La grotte de la Carrière (Gerde, Haute-Pyrénées, France)*. *Stratigraphie et Paléontologie des Carnivores*. Université Paul Sabatier, 239 p.
- CLOT A., CHALINE J., JAMMOT D., MOURER-CHAUVIRÉ C., RAGE J.-C. 1976 (a) – Les poches ossifères du Pléistocène moyen et inférieur de Montoussé (Haute-Pyrénées). *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, 112, p. 146-161.
- CLOT A., CHALINE J., HEINTZ E., JAMMOT D., MOURER-CHAUVIRÉ C., RAGE J.-C. 1976 (b) – Montoussé 5 (Hautes-Pyrénées), un nouveau remplissage de fissure à faune de vertébrés du Pléistocène inférieur. *Géobios*, 9 (4), p. 511-514.
- CLOT A., DURANTHON F. 1990 – *Les mammifères fossiles du Quaternaire dans les Pyrénées*. Toulouse, 159 p.
- CROIZET J.-B., JOBERT A.-C.-G. 1828 – *Recherches sur les ossements fossiles du département du Puy-de-Dôme*. Chez les principaux libraires. Paris, 224 p.
- DAL-PRA G. 1991 - *Le Réseau Ursus. Soyons. Ardèche. Année 1991*. Rapport de fouilles, Service régional de l'Archéologie Rhône-Alpes, 27 p.
- DAL-PRA G. 1992 - Soyons, Notes préliminaires sur les fouilles de la Brégoule et le Réseau Ursus, *Activités archéologiques. Ardèche Archéologie* 9 : 73.
- DEAUJARD C. 2008 - *Exploitation du milieu animal par les Néanderthaliens dans le sud-est de la France*. Lyon, Université Lumière, Archéorient - Environnements et Sociétés de l'Orient ancien, Lyon 2, 510 p.
- DEBARD E., FAURE M., GUERIN C., ARGANT J., JEANNET M. 1999 – Le gisement pléistocène de l'aven Flahaut à Saint-Remèze (Ardèche). *Ardèche Archéologie*, 16, p. 1-6.
- DEFLEUR A., CREGUT-BONNOURE E., DESCLAUX E., THINON M. 2001 – Présentation paléo-environnementale du remplissage de la Baume Moula-Guercy à Soyons (Ardèche) : implications paléoclimatiques et chronologiques. *L'Anthropologie*, 105, p. 369-408.
- DE MARFA I TAILLEFER R. 2009 – *Els Lagomorfs (O. Lagomorpha, Cl. Mammalia) del Pliocè i el Pleistocè europeus*. Programa de Doctorat « Ciències de la Terra », Universitat de Barcelona, 206 p.
- DONARD E. 1982 – *Recherches sur les Léporinés Quaternaires (Pléistocène moyen et supérieur, Holocène)*. Thèse de Doctorat, Université de Bordeaux, 2 tomes, 309 p.
- DRIESCH (von den) A. 1976 – A guide to the Measurement of Animal Bones from Archaeological Sites. *Peabody Museum Bulletins*, Bulletin 1, Harvard University 137 p.
- DRISCOLL C.A., MENOTTI-RAYMOND M., ROCA A.L., HUPE K., JOHNSON W. E., GEFFEN E., HARLEY E., DELIBES M., PONTIER D., KITCHENER A.C., YAMAGUCHI N., O'BRIEN S.J., MACDONALD D. 2007 – The Near Eastern Origin of Cat Domestication. *Science*, 317, p. 519-523.
- DUFOUR R. 1989 – *Les carnivores pléistocènes de la caverne de Malarnaud (Ariège)*. Muséum d'histoire naturelle de Bordeaux, 456 p.
- FERRAND V., FRIAND M. 1936 - La Faune pléistocène d'Oetrange (Grand-Duché de Luxembourg). *Bulletins Mensuels, Société des Naturalistes Luxembourgeois – Gesellschaft Luxemburger Naturfreunde*, 46, 45 p.
- FICARELLI G., TORRE D. 1975 – Nuovi Reperti del Gatto villafranchiano di Olivola. *Atti della Società Toscana di Scienze Naturali*, Serie A. Vol. LXXXI, p. 312-317.
- FOSSE P., MADELAINE S., OBERLIN C., CRETIN C., BONNET-JACQUEMENT P. 2017 – Un lion des cavernes (*Panthera (Leo) spelaea*) exploité au Dryas récent : les données du gisement du Peyrat (Saint-Rabier, Dordogne, France). *Paleo*, 28, p. 91-115.
- FRIAND M. 1972 – The caves' little cat (*Felis minuta* Schm.). *Journal of the Palaeontological Society of India*, vol. 15, p. 71-75.
- HEMMER H., KAHLKE R.-D., VEKUA A.K. 2011 – The cheetah *Acinonyx pardinensis* (Croizet et Jobert, 1828) s.l. at the hominin site of Dmanisi (Georgia) – A potential prime meat supplier in Early Pleistocene ecosystems. *Quaternary Science Reviews*, 30, p. 2703-2714.
- HUNTER L., BARRETT P. 2011 – *A Field Guide to the Carnivores of the World*. Princetown University Press, 240 p.
- KLEIN R.G., SCOTT, K. 1989 – Glacial/Interglacial Size Variation in Fossil Spotted Hyenas (*Crocota crocuta*) from Britain. *Quaternary Research*, 32, p. 88-95.

KOBY F.-E. 1960 (a) – Découverte dans le paléolithique français de *Felis (Catolynx) chaus* Güld. *Eclogae Geologicae Helvetiae*, 53 (2), p. 829-831.

KOBY F.-E. 1960 (b) – Contribution à la connaissance des lièvres fossiles, principalement ceux de la dernière glaciation. *Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft in Basel*, 71, p. 149-173.

KURTÉN B. 1965 – On the Evolution of the European Wild Cat, *Felis silvestris* Schreber. *Acta Zoologica Fennica*, 111, p. 1-31.

KURTÉN B., POULIANOS A. N. 1977 – New stratigraphic and faunal material from Petralona cave, with special reference to the Carnivora. *Anthropos*, 4, p. 47-130.

KURTÉN B., POULIANOS A.N. 1981 – Fossil Carnivora of Petralona Cave: Status of 1980. *Anthropos*, 8, p. 9-56.

LEPIC L., LUBAC (de) J. 1872 – *Stations préhistoriques de la vallée du Rhône en Vivarais : Châteaubourg et Soyons*. Librairie Perrin, Chambéry, 43 p.

LUMLEY (de) H., KAHLKE H.-D., MOIGNE A.-M., MOULLÉ P.-E. 1988 – Les Faunes de grands mammifères de la Grotte du Vallonet, Roquebrune-Cap-Martin, Alpes-Maritimes. *L'Anthropologie*, 92(2), p. 465-496.

MONCEL M.-H., BAHAIN J.-J., FALGUÈRES C., MASAOUDI H., MJAHAD M., PATOU-MATHIS M., RENAULT-MISKOVSKY J., EL HAZZAZI N., KALAI C. 1993 – Le site de Payre (Commune de Rompon, Ardèche) : un site paléolithique moyen ancien dans un contexte d'abri effondré. *Quaternaire*, 4 (4), p. 159-173.

MONCEL M.-H., BRUGAL J.-P., PRUCCA A., LHOMME G. 2008 – Mixed occupation during the Middle Palaeolithic: Case study of a small pit-cave-site of Les Pêcheurs (Ardèche, south-eastern France). *Journal of Anthropological Archaeology* 27, p. 382-398.

MONCEL M.-H., PUAUD S., DAUJEARD C., LARTIGOT-CAMPIN A.-S., MILLET J.-J., THEODOROPOULOU A., CREGUT-BONNOURE E., GELY B., VERCOUTERE C., DESCLAUX E., ROGER T., BOURGES F. 2012 – La grotte du Figuier (Saint-Martin-d'Ardèche) : bilan des travaux récents sur un site du Paléolithique moyen et supérieur de la moyenne vallée du Rhône (Sud-Est de la France). *Bulletin de la Société Préhistorique française*, 109(1), p. 35-67.

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)*. Thèse de Doctorat, Université de Perpignan, 569 p.

PETROV I., NIKOLOV H., GERASIMOV S. 1992 – Craniometrical sex determination of wild cat *Felis silvestris* in Bulgaria. *Acta Theriologica*, 37 (4), p. 381-396.

RILLARDON M. 2010 – *Environnement et Subsistance des derniers chasseurs-cueilleurs dans la basse vallée du Rhône et ses marges du Pléniglaciaire supérieur (20 ka BP) à l'Optimum Climatique (8 ka BP)*. Thèse de doctorat. Université Aix-Marseille I, 1130 p.

SCHMERLING P.-C. 1834 – *Recherches sur les Ossements Fossiles découverts dans les cavernes de la province de Liège. Second Volume*. Liège. P.-J. Collardin, Libraire, Imprimeur de l'Université, 215 p.

STUART A.J., LISTER A.M. 2011 – Extinction chronology of the cave lion *Panthera spelaea*. *Quaternary Science Reviews*, 30, p. 2329-2340.

TESTU A. 2006 – *Étude 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)*. Thèse de Doctorat Faculté des Lettres et Sciences Humaines. Perpignan, Université de Perpignan, 359 p.

VERNOUX J. 2010 – *Mise en évidence d'un pic de réchauffement au cours du Pléistocène (sous-stade 5B) : étude de la grotte Trou du Renard (Soyons, Ardèche)*. Mémoire de Master 2, Université Claude Bernard Lyon 1, 47 p.

WERNET P. 1957 – *Stratigraphie paléontologique et préhistorique des sédiments quaternaires d'Alsace, Achenheim*. Mémoire du service de la carte géologique d'Alsace et de Lorraine, Strasbourg, 14, 254 p.