

RECHTER MANDIBULAFRAGMENT VAN DE EUROPESE LYNX, *LYNX* *LYNX* (LINNAEUS, 1758) VAN HET NOORDZEESTRAND VAN TEXEL

HIDDE BAKKER, HIDDECBAKKER@HOTMAIL.COM

Samenvatting

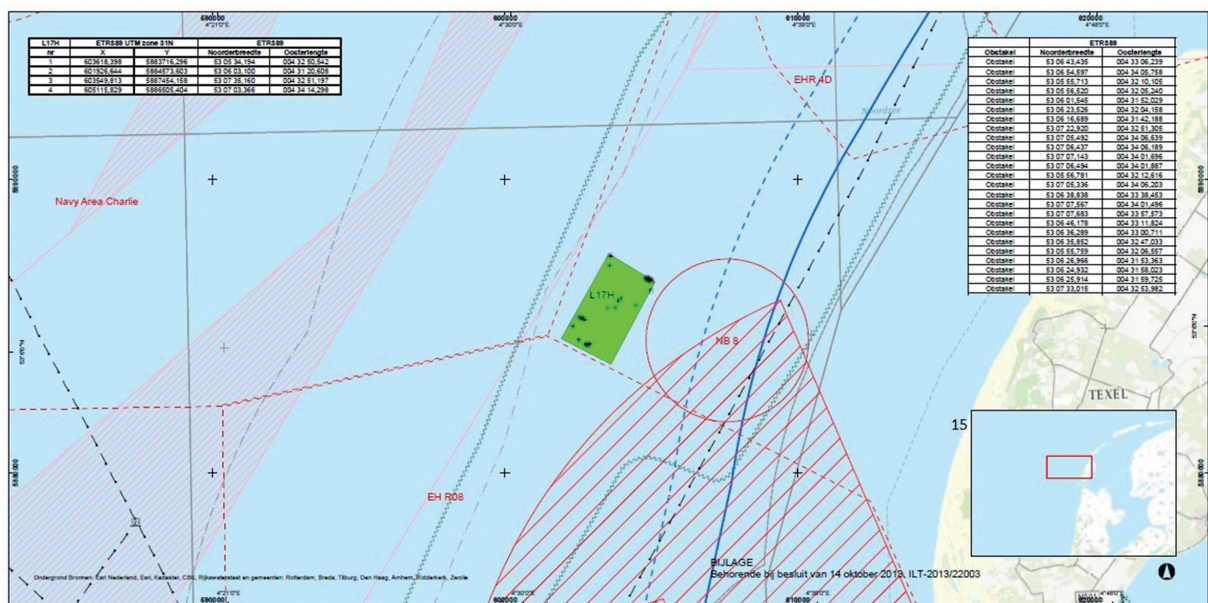
In het voorjaar van 2017 spoelde de rechter mandibula van een middelgrote katachtige aan op het Noordzeestrand van Texel, Nederland. Dit onderkaakfragment, dat in dit artikel beschreven wordt, lijkt op basis van morfologische kenmerken en afmetingen het beste te passen bij *Lynx lynx*. Het fragment is de eerste vondst van een lynx van het Texelse strand en mogelijk het eerste kaakfragment van een lynx in Nederland. Vondsten van fossiele lynxen zijn schaars in Noordwest-Europa en met name Nederland. Dit komt waarschijnlijk doordat lynxen een grote habitat hebben, solitair leven en er veel migratie heeft plaatsgevonden tijdens het Pliocene en Pleistoceen. Daarbij behoorde *Lynx lynx* slechts een relatief korte tijd tot de faunagroep die ook in Nederland voorkwam. In dit artikel wordt tevens de taxonomie en het huidig voorkomen van lynxen beschreven.

Abstract

In the spring of 2017, a right mandibula of a medium-sized felid was found on the North Sea beach of Texel, The Netherlands. Based on its morphology and size, the mandibula fragment, described in this article, is attributed to *Lynx lynx*. The fragment is the first discovery of a lynx from the Texel beach and possibly the first jaw fragment of a lynx from the Netherlands. Fossil lynx finds from northwestern Europe are rare, specifically the Netherlands. This is probably because lynxes live a solitary life in large habitats and because they migrated frequently during the Pliocene and Pleistocene. Besides that, *Lynx lynx* occurrences in The Netherlands were limited to a relatively short period. This article also describes the taxonomy and occurrence of current living species of lynxes.

Op het Texelse strand wordt met enige regelmaat botmateriaal uit het Laat-Pleistoceen aangetroffen (Missiaen, 2012). Daar wordt wel aanzienlijk minder gevonden dan op de Eerste en Tweede Maasvlakte, Rotterdam of de Zandmotor, Ter Heijde. Zeer

veel water van onze planeet lag opgeslagen in gletsjers tijdens de koudste periode van het Laat-Pleistoceen. De zeespiegel lag daardoor ruim honderd meter lager. Uitgestrekte grasvlakten, rivieren en grote harige grazers kwamen voor op de plaats die wij nu de Noordzee noemen (Missiaen, 2012).



Figuur 1. Het herkomstgebied van de meest recente zandsuppletie (L17H) van strandpaal 15 (15).

The source area of the most recent sand replenishment (L17H) at beach pole 15 (15).



Figuur 2. Mandibula *Lynx lynx* gevonden nabij strandpaal 15, Texel, vanaf de buccale, linguale en occlusale zijde.
Mandibula from beach pole 15, Texel, from the buccal, lingual and occlusal side.

Op deze mammoetsteppe leefden ook roofdieren waaronder katachtigen. Langs de kust van Texel is ook skeletmateriaal van pleistocene katachtigen gevonden. Een schouderblad van een grottenleeuw, *Panthera leo spelaea* (Goldfuss, 1810), werd door Jan Jaap Waverijn aangetroffen en bevindt zich nu in de collectie van Ecomare. Een humerus van dezelfde diersoort werd in 2012 gevonden en bevond zich in de privé collectie van Edward Soldaat (†). Deze humerus is helaas niet meer te traceren. Ook door Texelse kotters worden resten van katachtigen opgevist uit de Noordzee.

Onderwerp van dit artikel is een rechter mandibulafragment (onderkaak) van een lynx die werd gevonden nabij strandpaal 15 van Texel; coördinaten 53.067645, 4.724091.

Twee jaar geleden vond voor de kust van dit strand een zogeheten ‘vooroeversuppletie’ plaats. Zand werd in zee voor de kust gespoten waardoor dit zand door de stroming naar het strand wordt gedragen. Dit zand is afkomstig van een locatie 10 km vanaf de kust van Texel (Fig. 1). Het is goed mogelijk dat deze kaak met dat zand of het zand van eerdere suppleties mee naar de kust gekomen is.

De soort *Lynx lynx* verscheen rond het Eemien in Europa. Het herkomstgebied van de zandsuppletie lag ook toen in zee. Tijdens het koudere Weichselien lag de Noordzee droog waardoor een weichseliene ouderdom meer voor de hand ligt als de vondst afkomstig is uit de zandsuppletie. De vondst kan natuurlijk ook door de zee verplaatst zijn of uit een ande-

AUTEUR
HIDDE BAKKER

re zandsuppletie afkomstig zijn. Een holocene ouderdom kan niet worden uitgesloten aangezien *Lynx lynx* toen nog voorkwam in Groot-Brittannië (Coard & Chamberlain, 1999; Hetherington *et al.*, 2005). Ook waren er in het Holocene waarschijnlijk meer geschikte habitats voor lynxen binnen Europa vanwege het mildere klimaat (Sommer & Benecke, 2006). Op de vondst is geen ¹⁴C-datering uitgevoerd.

MATERIAALBESCHRIJVING

De morfologische kenmerken, afmetingen van de mandibula en de aanwezige gebitselementen zijn vergeleken met andere beschikbare mandibulae van katachtigen van vergelijkbare grootte in vergelijkingscollecties en literatuur. Op deze wijze is geprobeerd vast te stellen aan welke katachtige deze onderkaak toebehoorde. De afmetingen zijn opgenomen met een digitale schuifmaat met een nauwkeurigheid van 0,2 mm.

De vondst die hier beschreven wordt (coll. no. HB 40 TX, collectie Bakker) betreft een rechter mandibulafragment van een middelgrote katachtige (Fig. 2). De hoektand is niet aangetroffen en laat een licht ovale alveole zien. De p3 is ook afwezig, maar de met bot gevulde tandkas doet vermoeden dat het dier dit gebitselement bij leven heeft verloren waarna het kaakbot zich hersteld heeft. Het botmateriaal in de tandkas van de p3 is onregelmatig waardoor het silhouet van de alveole nog te zien is. Taxidermist Mickel van Leeuwen wees op botafwijkingen rond de gebitselementen. De nog aanwezige gebitselementen zitten sterk verankerd in de kaakhouten en rond deze elementen zijn wat onregelmatigheden zichtbaar (Fig. 3). Hier lijkt sprake te zijn van een reactie van het botweefsel, deze treedt op bij tandvleesontsteking. Dit kan veroorzaakt zijn door slechte voeding. Het is mogelijk dat door de ontsteking de p3 verloren is gegaan (Beebe & Hulland, 1988; Harington, 2003). De kaak van Texel is vergeleken met een afgietsel van een leeuwschedel (vermoedelijk van een dierentuin dier) die deze problemen aan de bovenkaak had. De abnormaliteiten in het bot lijken sterk op elkaar.

De p4 en m1 zijn beschadigd en het email ontbreekt deels. De protocone van de p4 is afgebrokkeld en de kroon is op

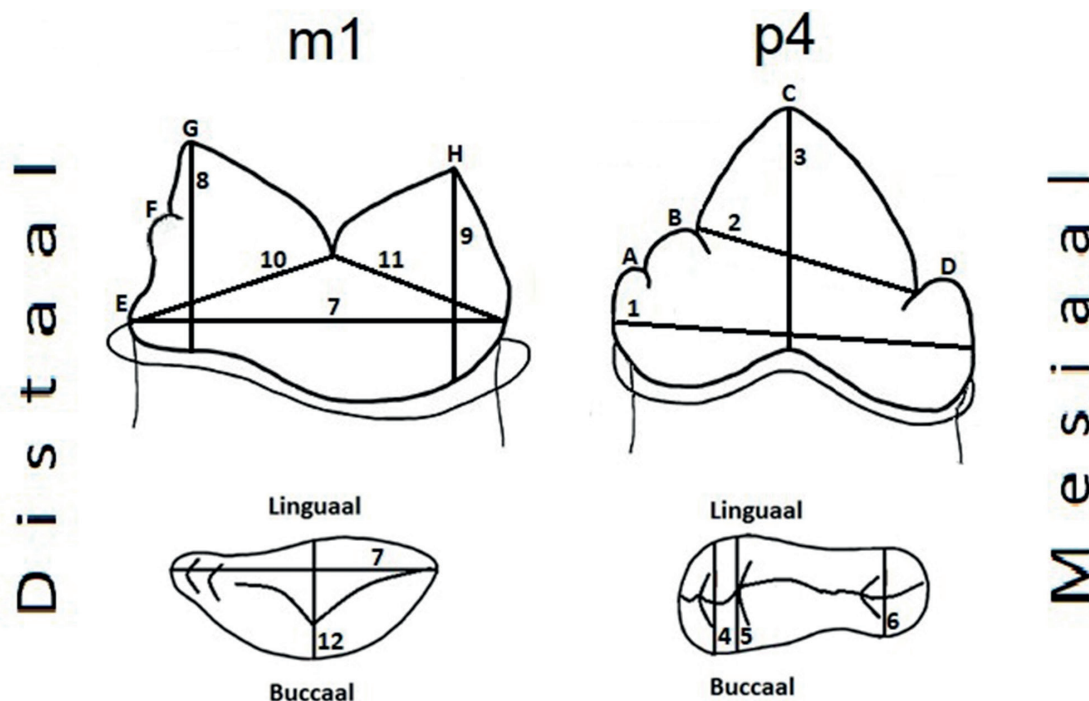
dat punt in de lengterichting doorgebroken. De paracone en hypocone zijn wat afgeplat, wat lijkt te passen bij slijtage door gebruik. Het cingulum is wat afgesleten. De m1 heeft tevens schade op het snijvlak. Alhoewel de paracone compleet is, vertoont de protocone veel schade. Hij is wat gehavend en aan de linguale zijde is er een schilfer afgeslagen. De distale zijde van de m1, achter de protocone, is beschadigd en in de lengterichting doorgebroken. Bij *Lynx lynx* zou op deze plek het metaconid-talonid complex moeten zitten. Deze schade bemoeilijkt de determinatie. Ondanks de schade lijkt een kleine gesleten knobbel op het uiterste distale deel van de m1 wel aanwezig te zijn. Dit lijkt een talonid. De aanwezigheid van deze knobbel kan een aanwijzing zijn dat het metaconid ook aanwezig is geweest. Van de p4 en de m1 zijn de belangrijkste wetenschappelijke maten (Schmid, 1940) genomen (Fig. 4 en Tabel 1).

Wat opvalt is dat de kaak vrij recht is en nauwelijks een kromming laat zien in de basis van de mandibula. Aan de voorzijde van de kaak zijn aan de buccale zijde drie foramina aanwezig: twee onder elkaar bij de hoektand en één recht onder de plek waar de p3 had moeten zitten. Aan de linguale zijde bevindt zich één foramen vlak bij het processus condylaris. Dit processus heeft zich naar de buccale zijde ontwikkeld, maar is zwaar beschadigd. Er zijn duidelijk scheuren en sporen van slijtage door zand en zee te zien. Het processus coronoideus mandibulae mist distaal een hoekje, maar neemt hierdoor nauwelijks in hoogte af. Het processus angularis heeft zich linguaal ontwikkeld en vooral aan deze zijde schade geleden. Ook het processus condylaris is afgebroken. De inkepingen (superior notch en inferior notch) zijn niet zo diep, waardoor alle processen niet prominent aanwezig lijken. Dit is voornamelijk toe te schrijven aan schade. De masseterische fossa is diep en reikt tot onder de m1 en het processus coronoideus mandibulae is sterk ontwikkeld. Dit duidt op een krachtige aanhechtingsplaats van beide kauwspieren en is typisch voor lynx. De mandibula is opgemeten en de belangrijkste wetenschappelijke maten zijn opgemeten volgens Von den Driesch (1976) (Tabel 2).

De morfologische verschillen tussen de gebitselementen in de onderkaak van katachtigen zijn gering. De onderkaaksmo-

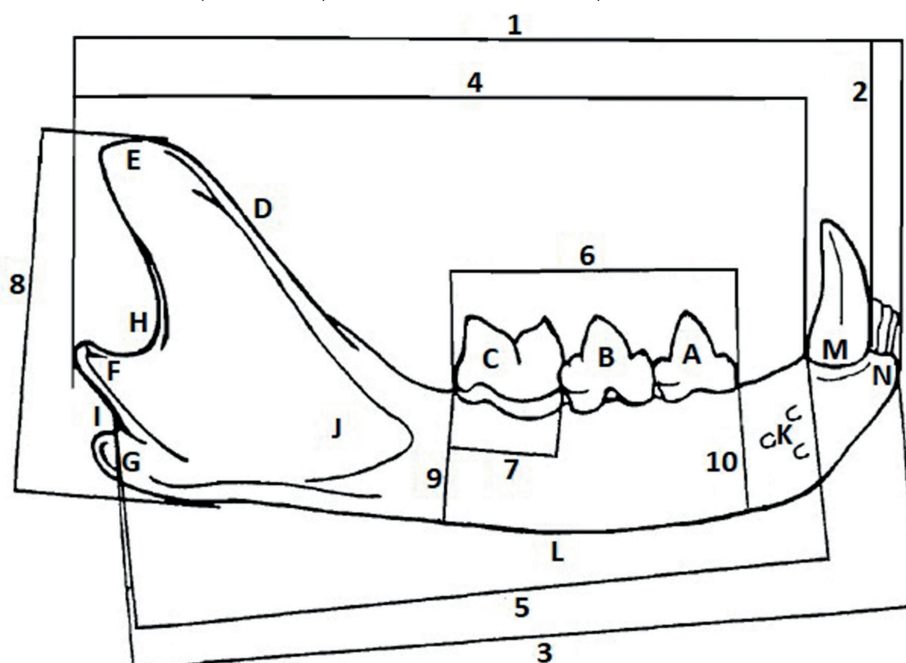


Figuur 3. Mandibula gevonden nabij strandpaal 15 met pathologische botafwijkingen bij de p3 alveole, p4 en m1.
Mandibula from Texel beach with pathological abnormalities of the bone near the p3 alveolus, p4 and m1.



Figuur 4. Metingen (Schmid, 1940) aan de m1 en p4. A: cingulum, B: hypocone, C: p4 protocone, D: p4 paracone, E: talonid, F: metacone, G: m1 protocone, H: m1 paracone. 1) Breedte p4, 2) Afstand inkeping hypocone - protocone tot inkeping protocone - paracone, 3) Hoogte p4 protocone, 4) Dikte p4 bij cingulum, 5) Dikte p4 bij hypocone, 6) Dikte p4 bij paracone, 7) Breedte m1, 8) Hoogte m1 protocone, 9) Hoogte m1 paracone, 10) Afstand talonid tot inkeping protocone - paracone linguale zijde, 11) Afstand inkeping protocone - paracone tot de meest mesiale paracone linguale zijde, 12) Dikte m1.

Measurements (Schmid, 1940) taken from m1 and p4. A: cingulum, B: hypoconid, C: p4 protoconid, D: p4 paraconid, E: talonid, F: metaconid, G: m1 protoconid, H: m1 paraconid. 1) Width p4, 2) Distance dent hypoconid - protoconid to dent protoconid - paraconid, 3) Height p4 protoconid, 4) Thickness p4 near cingulum, 5) Thickness p4 near hypoconid, 6) Thickness p4 near paraconid, 7) Width m1, 8) Height m1 protoconid, 9) Height m1 paraconid, 10) Distance talonid to dent protoconid - paraconid lingual side, 11) Distance of dent protoconid - paraconid to the most mesial part of the tooth, 12) Width m1.



Figuur 5. Metingen (Von den Driesch, 1976) aan de kaak van Texel. A: p3, B: p4, C: m1, D: ramus, E: processus coronoideus mandibulae, F: processus condylaris, G: processus angularis, H: bovenste uitholling, I: onderste uitholling, J: aanhechting masseter spier, K: foramina, L: mandibula basis, N: symphysis mandibulae, M: hoektand/hoektandalveole. 1) Processus condylaris tot symphysis mandibulae, 2) Processus condylaris tot hoektandalveole, 3) Onderste uitholling tot symphysis mandibulae, 4) Processus condylaris tot hoektandalveole, 5) Onderste uitholling tot hoektandalveole, 6) Lengte tandenrij, 7) Lengte m1 alveole buccale zijde, 8) Basis processus angularis tot processus coronoideus mandibulae, 9) Mandibulahoogte achter m1, 10) Mandibulahoogte voor p3.

Measurements (Von den Driesch, 1976) taken from the Texel specimen. A: p3, B: p4, C: m1, D: ramus, E: coronoid process, F: condyloid process, G: angular process, H: superior notch, I: inferior notch, J: masseteric fossa, K: foramina, L: mandibula basis, N: mandibular symphysis, M: canine/alveolus of canine. 1) Condylod process to mandibular symphysis, 2) Condylod process to canine alveolus, 3) Inferior notch to mandibular symphysis, 4) Condylod process to canine alveolus, 5) Inferior notch to canine alveolus, 6) Length of tooth row, 7) Length of m1 alveolus buccal side, 8) Base of angular process to coronoid process, 9) Mandibula height behind m1, 10) Mandibula height before p3.

Meting	Meetpunt	Maat (mm)
1	Breedte p4	12
2	Inkeping hypocone - protocone tot inkeping protocone - paracone	3,2
3	Hoogte p4 protocone	3*
4	Dikte p4 bij cingulum	3
5	Dikte p4 bij hypocone	4
6	Dikte p4 bij paracone	2
7	Breedte m1	14,2
8	Hoogte protocone m1	5
9	Hoogte paracone m1	5,8
10	Afstand talonid tot inkeping protocone - paracone, linguale zijde	5
11	Afstand inkeping protocone - paracone tot meest mesiale paracone, linguale zijde	4
12	Dikte m1	5,2

Tabel 1. Maatvoering van gebitselementen conform de schematische tekening (Fig. 4) van de *Lynx lynx* mandibula van Texel. *) Niet representatief door schade.

Measurements taken from the p4 and m1 conform the schematic drawing (Fig. 4) from the *Lynx lynx* mandibula from Texel. *) Not representative due to damage.

laar van *Lynx lynx* heeft een specifiek kenmerk dat ook sporadisch bij luipaarden voorkomt. Posterieur van de protocone van de m1 is een goed ontwikkeld metaconid-talonid complex aanwezig; twee extra kartels achterop de tand. Dit is bij de kaak van Texel juist op de meest cruciale plek beschadigd. Determinatie is mogelijk door de afmetingen van de kaak en de morfologie te vergelijken. Hierbij moet rekening worden gehouden met het feit dat er een ruime variatie is in grootte van de gebitselementen door seksueel dimorfisme. Katten zijn seksueel dimorf, wat betekent dat verschillen in grootte tussen individuen te maken kunnen hebben met het geslacht. Daarnaast beïnvloedden de verschillende klimaat-typen van de geologische periode ook de afmetingen van de skeletelementen (Aaris-Sørensen, 2009).

Volgens Sommer en Benecke (2006) zijn er vijf kattensoorten bekend uit het Laat-Pleistoceen en het Vroeg-Holoceen van Europa. Van groot naar klein gaat het om: De grottenleeuw *Panthera leo spelaea*, het luipaard *Panthera pardus*, de Euraziatische lynx *Lynx lynx*, de Iberische lynx *Lynx pardinus* en de wilde kat *Felis silvestris*. Daaraan moet tevens *Homotherium latidens* toegevoegd worden (Logchem & Mol, 2008; Reumer *et al.*, 2003). Van deze uitgestorven sabeltandkat werd in 2000 een laat-pleistoceen bot opgevest uit de Noordzee. Het betrof een rechter mandibula met p3 en p4 met een 14C-datering van 28.000 BP (Reumer *et al.*, 2003). Deze soort is uit te sluiten op basis van vele morfologische kenmerken, met name de zeer lage processus coronoideus mandibulae en een enorme m1. De gelijkenis met de mandibula van een grottenleeuw is op het eerste gezicht treffender dan de vergelijking met de sabeltandkat, maar de onderkaken van *Panthera leo spelaea* zijn wel vele malen groter. Bij de Bruine Bank zijn relatief veel skeletelementen van *Panthera leo spelaea* gevonden. In 2005 is daar een vrij complete onderkaak van dit dier opgevest. Dit exemplaar bevindt zich in de collectie van Ecomare en is 15 cm lang. Alhoewel deze een stuk langer is dan de kaakvondst van Texel

Meting	Meetpunt	Maat (mm)
1	Processus condylaris tot symphysis mandibulae	*
2	Processus condylaris tot voorste rand alveole hoektand	97
3	Onderste uitholling tot symphysis mandibulae	*
4	Processus condylaris tot rand alveole hoektand	87
5	Onderste uitholling tot rand alveole hoektand	85
6	Lengte van de tandenrij (premolen en molaar)	37
7	Lengte van m1 alveole, buccale zijde	15
8	Basis van processus angularis tot processus coronoideus mandibulae	47
9	Mandibulahoogte achter m1	22,4
10	Mandibulahoogte voor p3	22,8

Tabel 2. Maatvoering conform de schematische tekening (Fig. 5) van de *Lynx lynx* mandibula van Texel. *) Niet meetbaar door ontbreken symphysis mandibulae.

Measurements conform the schematic drawing (Fig. 5) from the *Lynx lynx* mandibula from Texel. *) Not measurable due to missing symphysis mandibulae.

(maximaal 97 mm), lijkt het bij de leeuw om een jong dier te gaan. Baryshnikov & Boeskorov (2001) en Kirillova *et al.* (2015) beschrijven in hun vergelijking van een Russische ondersoort van *Panthera leo spelaea* met vondsten van de laat-pleistocene grottenleeuw uit Europa dat de totale lengte van de mandibula van volwassen Europese dieren langer is dan 20 cm. Ook Diedrich (2011) beschrijft dergelijke afmetingen. Kurtén (1985) maakt onderscheid in de afmetingen van de Europese grottenleeuw uit het Eemien en Weichselien op basis van het geslacht. Mannelijke dieren zouden een onderkaaklengte van 24 tot 27 cm bereiken en vrouwtjes 21,2 tot 23,9 cm. De kaak van het kleinste vrouwtje is tweemaal zo lang als de vondst die hier wordt beschreven.

In het Natuurhistorisch Museum Rotterdam (NMR) is de kaak door Dick Mol en Bram Langeveld vergeleken met verschillende grote en kleine katachtigen uit de collectie. *Puma concolor* was het niet: de puma mandibula laat aan de basis een duidelijke kromming zien en ook lijkt de *masseterische fossa* niet zo ver door te lopen als bij de kaak van Texel. Dit is een belangrijke bevinding omdat de kaak en schedel van deze soort volgens Madurell-Malapeira *et al.* (2010) zeer sterk lijken op *Panthera schaubi* (Virer, 1954), een soort die later gelijk is gesteld met *Puma pardoides* (Owen, 1846) (Van den Hoek Ostende & de Vos, 2006). Deze soort kwam ook voor in Europa, maar er zijn geen vondsten uit het Laat-Pleistoceen bekend.

Van *Panthera pardus* zijn wel laat-pleistocene vondsten bekend en deze soort had juist toen de grootste verspreiding (Sauqué *et al.*, 2014; Sauqué & Cuenca-Bescós, 2013; Sommer & Benecke, 2006). Hoewel de basis van de kaak rechter lijkt en er drie foramina aanwezig zijn voor op de kaak is ook deze geen match. De *Panthera pardus* mandibula is een stuk groter en robuuster. De lengte van de tandenrij (premolen en de molaar) van de recente soort ligt tussen

de 44,3 tot 52,4 mm (Baryshnikov, 2011). Bij de vondst van Texel is dit 37 mm. Bij de laat-pleistocene *Panthera pardus* die in Spanje is aangetroffen, is deze tandenrij 52,2 mm tot 55,4 mm lang. Hemmer (1971) beschrijft zelfs maten tot 56 mm voor de tandenrij van *Panthera pardus*. Sauqué en Cuenca-Bescós (2013) beschrijven tevens dat de aanwezigheid van twee foramina gebruikelijker is dan drie. Daarnaast benoemt Hemmer (1971) de maten van de p4 (16,1 tot 18,7 mm hoog en 7,5 tot 9,1 mm breed) en Baryshnikov (2011) de maten van de m1 (8,4 tot 9,4 mm breed, protocone hoogte van 19,1 tot 21 mm, paracone hoogte van 10,4 tot 11,1 mm). Ook de hoogte van het corpus van de mandibula achter de m1 ligt bij de laat-pleistocene *Panthera pardus* rond de 30 mm (Baryshnikov, 2011) en dat is 7,6 mm hoger dan de mandibula van Texel.

Ook is vergeleken met de wilde kat, *Felis silvestris*. Deze mandibulae zijn kleiner, smaller en hebben een meer gepro- nonceerd processus condylaris en angularis. Het bijzonder onopvallende processus angularis is juist een belangrijk ken- merk van lynxen (Haltenorth, 1953; Sicuro & Oliveira, 2011; Stefen & Dietrich, 2012). De kaak is voor de p3 bijzonder smal en de vondst van Texel is op deze plek juist breder. Stefen en Heidecke (2011) rapporteren in hun onderzoek van recente wilde katten uit Duitsland dat de mandibula een maximale lengte van 74,5 mm kan bereiken. Dat is 22,5 mm kleiner dan de vondst van Texel. Kurtén (1965) heeft veel fossiel en recent materiaal van wilde katten vergeleken. De mandibula lengte van *Felis silvestris* uit het Laat-Pleistoceen ligt volgens hem tussen de 49 en 68 mm; voor recente exem- plaren is dit 52 en 64 mm.

Vergelijking met fossiele lynxvondsten is lastig, omdat deze in zeer beperkte mate aanwezig zijn in verschillende collecties. Na zorgvuldig onderzoek lijkt in Nederland fossiel vergelijkingsmateriaal uit het Laat-Pleistoceen en Holoceen schaars te zijn. Er is één holocene *Lynx lynx* schedel gevon- den in de restanten van een Romeinse nederzetting nabij Valkenburg (Van Bree en Clason, 1971). Van *Lynx lynx* bleek helaas de schedel niet aanwezig in het NMR. In de verge- lijkingscollectie van Naturalis bevindt zich wel een *Lynx lynx* schedel. Deze was helaas niet beschikbaar vanwege de verbouwing van het complex.

VERGELIJKING MET VERSCHILLENDE ONDERSOORTEN VAN HET GENUS *LYNX*

De ondersoorten *Lynx rufus* en *Lynx canadensis* leven beide uitsluitend op het Noord-Amerikaanse continent. De voorouders van *Lynx rufus* hebben in het Pliocene Europa al verruild voor Amerika en door die lange isolatie lijkt deze soort het minst op de andere lynxen (Kurtén & Rausch, 1959). Toch is er wel vergeleken met deze lynx vanwege het schaarse vergelijkingsmateriaal van andere soorten lynxen. Zowel qua grootte als morfologisch lijkt de mandibula van *Lynx rufus* sterk op de mandibula van een wilde kat. Een meer ontwikkeld processus condylaris en een lichtelijk krom lopende mandibulabasis met voorop twee foramina zijn de belangrijkste kenmerken die niet passen bij de vondst van Texel. Ruim 300 schedels van verschillende ondersoorten

van *Lynx rufus* zijn onderzocht door Sikes en Kennedy (1992) en in hun publicatie werd een gemiddelde mandibula- lengte van 83,8 mm en een gemiddelde mandibulahoogte van 38,2 mm (afstand tussen processus angularis en het processus coronoideus mandibulae) bij mannelijke exempla- ren gemeten - veel kleiner dan de kaak van Texel. *Lynx rufus* is uit te sluiten op basis van zijn morfologie en afmetingen. Ook zijn er geen meldingen van pleistocene vondsten van *Lynx rufus* in Europa.

Lynx canadensis lijkt morfologisch meer op *Lynx lynx* dan *Lynx rufus*. In het Eemien maakte *Lynx lynx* de oversteek naar het Noord-Amerikaanse continent waar een lichte re- gressie van lichaamsgrootte plaatsvond en hij evolueert naar *Lynx canadensis* (Werdelin, 1981). De onderkaak van *Lynx canadensis* lijkt morfologisch sterk op de kaak van Texel en op de kaak van *Lynx lynx*, maar heeft kleinere afmetingen. Khidas *et al.* (2013) hebben 171 schedels afkomstig van Canada en het noorden van de Verenigde Staten onderzocht en opgemeten. De gemiddelde mandibulalengte van manne- lijke *Lynx canadensis* is 83 mm, gemeten van het processus condylaris tot het voorste deel van de hoektandalveole. Deze is 14 mm korter dan de kaak van Texel. Voor de vrouwelijke dieren is een lengte van 81 mm gemiddeld. Morfologisch lijkt de mandibula van deze lynx vrijwel identiek aan de kaak van Texel. De afmetingen in de literatuur sluiten echter niet aan bij de vondst.

Dat het hier om een mandibulafragment van *Lynx pardinus* zou gaan lijkt onwaarschijnlijk. Deze komt tegenwoordig alleen nog voor op het Iberisch schiereiland, maar had in het Laat-Pleistoceen en het Holoceen een grotere verspreiding. Er zijn echter geen vondsten noordelijker dan Midden-Frank- rijk bekend (Sommer & Benecke, 2006). Beltran en Delibes (1993) hebben de craniale afmetingen van 33 *Lynx pardinus* schedels afkomstig van Nationaal Park Doñana in Spanje in kaart gebracht. De maximale mandibulahoogte van een mannelijk dier is 2,8 mm lager dan de mandibulahoogte van de kaak van Texel. De maximale lengte van de mandibula van *Lynx pardinus* is 3 mm korter. Ook is de afstand van het meest mesiaal gelegen deel van de hoektandalveole tot het meest distaal gelegen deel van de m1-alveole gemeten; bij mannelijke *Lynx pardinus* bedraagt deze maximaal 48,1 mm. 56 mm is de afmeting bij de vondst van Texel. De afmetin- gen van de m1 komen overeen.

In de literatuur worden meerdere ondersoorten beschreven van *Lynx lynx*. Er is discussie over de validiteit van deze ondersoorten, maar het feit blijft dat er binnen de Europese *Lynx lynx* populaties wel degelijk een variatie in grootte bestaat. Vorming van ondersoorten is wel te verwachten vanwege de enorme verspreiding over het Euraziatische continent en de isolatie van verschillende populaties (Von Arx *et al.*, 2004). De lynxen worden hieronder op basis van hun afkomst vergeleken. Dayan *et al.* (2017) beschrijven vier schedels met onderkaken van mannelijke lynxen uit Turkije. De onderkaken zijn kleiner dan de vondst van Texel. De hoogte van de kaak achter de m1 is 1 mm lager en voor de p3 is de kaak 2,5 mm lager. De tandenrij is 1,5 mm korter. De afstand van het processus angularis tot het processus coronoideus mandibulae is 4 mm kleiner. De kaak van Texel is 4,5 mm langer dan de grootste Turkse kaak. De m1 breedte

van de Turkse lynx is 13 mm wat 1,2 mm korter is dan de kaak van Texel. 58 schedels met onderkaken van lynxen uit Kroatië zijn beschreven door Gomerčić *et al.* (2010). De tandenrij van de kaak van Texel is 2 mm langer en de kaak hoogte voor de p3 is 1,3 mm hoger. Overige maten vallen net binnen de marge.

Andersen en Wiig (1984) hebben 156 mannelijke en 125 vrouwelijke schedels onderzocht van Noorse jachtsslachtoffers. Zij gebruikten minder metingen per kaak dan Dayan *et al.* (2017) en Gomerčić *et al.* (2010), maar alle maten van de kaakvondst van Texel vallen wel ruim binnen de minimale en maximale afmetingen. De lengte van het processus angularis tot het meest mesiaal gelegen deel van de hoektandalveole (93,4 mm tot 110,4 mm; Texel: 97 mm); de processus angularis tot processus coronoideus mandibulae (42,7 mm tot 52,3 mm; Texel: 47); van achter m1 tot het meest mesiaal gelegen deel van de hoektandalveole (54,3 mm tot 60,3 mm; Texel: 56 mm); de breedte van de m1 basis aan de buccale zijde (14,4 mm tot 16,4 mm; Texel: 15 mm).

Tot slot is de kaak één op één vergeleken met een *Lynx lynx* onderkaak afkomstig uit een dierentuin, die in afmetingen en morfologische kenmerken nagenoeg identiek is (Fig. 6 en Tabel 3), meetpunten volgens figuren 4 en 5.

TAXONOMIE VAN HET GENUS LYNX

De vroegst traceerbare voorouder van de Felidae is het genus *Proailurus*. Dit genus verscheen 30 miljoen jaar geleden in het Oligoceen van Eurazië (Johnson *et al.*, 2006). Het was een klein, in bomen levend beest dat met zijn 9 kilo net

Tabel 3. Maatvoering conform de schematische tekeningen (Fig. 4 en 5) van een recente *Lynx lynx* mandibula vergeleken met die van Texel.
Measurements according to the schematic drawings (Fig. 4 and 5) from a recent *Lynx lynx* mandibula compared with the one from Texel.

Meting	Meetpunt	Recent (mm)	Texel (mm)
1	Breedte p4	9	12
2	Inkeping hypocone - protocone tot inkeping protocone - paracone	3	3,2
3	Hoogte p4 protocone	5	-
4	Dikte p4 bij cingulum	2,8	3
5	Dikte p4 bij hypocone	4	4
6	Dikte p4 bij paracone	2	2
7	Breedte m1	12	14,2
8	Hoogte protocone m1	6	5
9	Hoogte paracone m1	7	5,8
10	Afstand talonid tot inkeping protocone - paracone, linguale zijde	5	5
11	Afstand inkeping protocone - paracone tot meest mesiale paracone, linguale zijde	4	4
12	Dikte m1	4,8	5,2
1	Processus condylaris tot symphysis mandibulae	95	-
2	Processus condylaris tot voorste rand alveole hoektand	93	97
3	Onderste uitholling tot symphysis mandibulae	90	-
4	Processus condylaris tot rand alveole hoektand	84	87
5	Onderste uitholling tot rand alveole hoektand	79	85
6	Lengte van de tandenrij (premolaren en molaar)	34	37
7	Lengte van m1 alveole, buccale zijde	12,6	15
8	Basis van processus angularis tot processus coronoideus mandibulae	39	47
9	Mandibulahoogte achter m1	17	22,4
10	Mandibulahoogte voor p3	16	22,8



Figuur 6. Buccale zijde van de mandibula van een recente *Lynx lynx*, gestorven in gevangenschap.
Buccal side of the mandibula of a recent *Lynx lynx* that died in captivity.

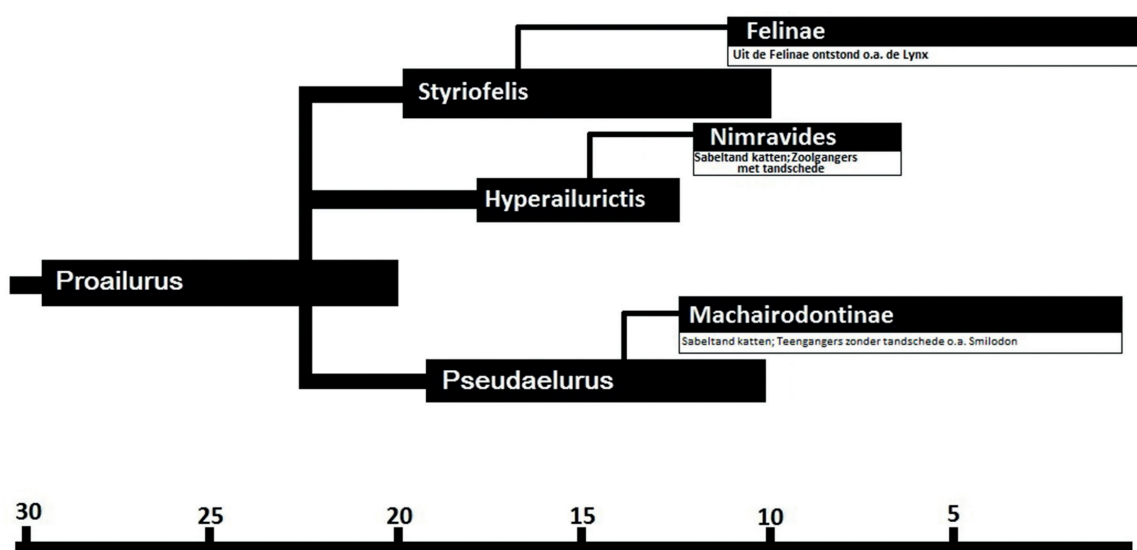
iets groter was dan de moderne huiskat (Turner, 1997). Toch zullen uit het nageslacht van dit dier nog vele indrukwekkende roofdieren ontstaan. Het genus *Pseudaelurus* is zijn afstammeling; dit geslacht ontstond vroeg in het Mioceen en migreerde zo'n 18,5 miljoen jaar geleden over de Bering landbrug (tussen Alaska en Siberië) naar Noord-Amerika (Bradshaw, 2013; Johnson *et al.*, 2006; Rothwell, 2003; Tedford *et al.*, 1987). *Pseudaelurus* lijkt een grotere soortendiversiteit en verspreiding te kennen dan zijn voorouder (Seymour, 1999). *Pseudaelurus intrepidus* uit Noord-Amerika en *Pseudaelurus quadridentatus* uit Europa worden door Rothwell (2003) beschreven als vrij grote panterachtige katten terwijl *Pseudaelurus stouti* een slanker en meer op een kleine lynx lijkend dier was. Schultz en Martin (1972) noemden dit dier dan ook *Lynx stouti*. Deze werd door Rothwell (2003) bij *Pseudaelurus* ingedeeld. Werdelin *et al.* (2010) brengen een aantal fossielen die voorheen *Pseudaelurus* werden genoemd onder bij *Hyperailurictis*. Werdelin *et al.* (2010) delen de afstammelingen van de *Proailurus* (die in veel literatuur allemaal *Pseudaelurus* genoemd worden) in drie groepen in, die elk voorvader zijn van een taxonomische groep katten. Uit de Noord-Amerikaanse *Hyperailurictis* ontstaan de *Nimravides*, een groep Noord-Amerikaanse sabeltand katten uit het Laat-Mioceen (Fig. 7). Een groep Euraziatische soorten blijft *Pseudaelurus* heten en hieruit ontstonden de ware sabeltandkatten, *Machairodontinae*. Deze succesvolle groep verspreidde zich over het gehele Amerikaanse continent, Eurazië en Afrika en leefde van het Mioceen tot in het Pleistoceen. De Europese *Pseudaelurus turnauensis*, *Pseudaelurus loreti*, *Pseudaelurus romieviensis* horen volgens Werdelin *et al.* (2010) in het genus *Styriofelis* thuis in plaats van het genus *Pseudaelurus*. Uit *Proailurus* is de familie *Felidae* ontstaan. Deze heeft twee subfamilies, de *Felinae* en *Pantherinae*. De lynxen behoren tot die eerste subfamilie en hadden volgens Werdelin *et al.* (2010) (net als alle andere *Felinae*) *Styriofelis* als voorvader.

Van *Styriofelis* moeten we een sprong in de tijd maken die ongeveer 11,5 miljoen jaar beslaat, van ongeveer 15 miljoen jaar geleden naar 3,5 miljoen jaar geleden, omdat de ontwikkeling van *Styriofelis* naar het genus *Lynx* nog niet

volledig in kaart is gebracht. Deze sprong brengt ons naar het vroege Villafranchiaan van het Zuid-Franse Etouaires en Perrier. Hier is de eerste echte voorouder van de huidige lynxen gevonden (Kurtén, 1978). De gemeente heet Issoire en deze lynx wordt daarom de Issoire lynx genoemd. Ook zijn wetenschappelijke naam verwijst naar de vindplaats: *Lynx issiodorensis* (Croizet & Jobert, 1828). In de literatuur wordt soms gesproken over de lynx van Etouaires of de Issoire lynx. Hiermee wordt dan de *Lynx issiodorensis* uit het Vroeg-Villafranchiaan bedoeld. *Lynx issiodorensis issiodorensis* komt voor in het Midden-Villafranchiaan en *Lynx issiodorensis valdarensis* komt voor in het Laat-Villafranchiaan.

In Afrika zijn ongeveer 4 miljoen jaar oude roofdierresten gevonden die sterk lijken op de botten van *Lynx issiodorensis* uit Etouaires en Perrier en daarom door Hendey (1974) *Felis aff. issiodorensis* worden genoemd. De wat oudere artikelen beschrijven dan ook dat de lynx zijn oorsprong vindt in Afrika (Hemmer, 2003; Tumlison, 1987; Werdelin, 1981). Werdelin (2015) komt hier zelf op terug en beschrijft dat het mogelijk om een voorouder van de woestijn-lynx gaat (Morales *et al.*, 2003; Werdelin *et al.*, 2010). Dit is een wat misleidende naam omdat het geen lynx betreft. Dat is ook duidelijk te zien aan zijn wetenschappelijke naam *Caracal*. Ondanks dat zijn skelet- en gebitselementen enige gelijkheid met de lynxen vertonen en hij zelfs de karakteristieke pluimpjes op de oren heeft, hoort hij niet in het genus *Lynx* thuis.

Werdelin (2015) benadrukt dat de lynx niet in Afrika is ontstaan en benoemt dat er nieuwe fossiele resten in Noord-Amerika zijn gevonden waardoor de oorsprong daar gezocht moet worden. Dr. Kevin Seymour, conservator van het Royal Ontario Museum, zou deze resten bestuderen, maar in de literatuur was over de nieuwe vondsten geen informatie beschikbaar. Dr. Seymour (pers. comm.) benadrukt dat het om te fragmentarische materiaal gaat om dergelijke conclusies aan te verbinden en stelt dat de oorsprong zowel in Noord-Amerika als in Eurazië kan liggen (Hemmer, 1993; Werdelin, 1981).



Figuur 7. Afstammelingen van *Proailurus* conform Werdelin *et al.* (2010) en Piras *et al.* (2013).

Descendants of *Proailurus* according to Werdelin *et al.* (2010) en Piras *et al.* (2013).

Voorlopig blijven de vondsten van *Lynx issiodorensis* uit Etouaires en Perrier de oudste uit het genus *Lynx*, al leek deze nog weinig op de lynxen die we nu kennen. Hij had in verhouding tot zijn lichaam een grotere kop, langere snuit, langere nek, maar juist kortere poten waardoor zijn uiterlijk meer dat van een panter weerspiegelde (Hemmer, 2003; Kurtén, 1978; Kurtén, 1968; Naish, 2008). Waarschijnlijk had hij vanwege het relatief warme klimaat tijdens het Pliocene een korte vacht (Van Hooijdonk, 2005; Kurtén, 1978). *Lynx issiodorensis* was in lichaamsbouw iets groter en robuuster dan *Lynx lynx* en was ook een stuk zwaarder gebouwd (Hemmer, 2003). Hij had een groter bovengebit en een ondergebit dat vergelijkbaar is met dat van de recente lynx (Kurtén, 1978). In tegenstelling tot de recente lynx zat er ruimte tussen de premolaren en de molaar (Kurtén, 1978; Werdelin, 1981). Zijn onderkaakse m1 wordt gekenmerkt door de afwezigheid van het metaconid-talonid complex (Kurtén, 1978; Werdelin, 1981). Wat hij wel gemeen heeft met de recente lynxen is de korte staart (Kurtén, 1968).

Zowel binnen als buiten Europa zijn resten van lynxen gevonden in sedimenten van Midden-Villafranchiaan ouderdom wat betekent dat deze lynx zich al vrij snel verspreid heeft over Europa en Azië (Hemmer, 2003; Kurtén & Werdelin, 1984; Sablin, 2001; Werdelin, 1981).

EUROPA

Uit Zuid-Europa zijn naast de eerste lynx uit het Vroeg-Villafranchiaan ook vondsten uit het Midden-Villafranchiaan tot het Vroeg-Pleistoceen bekend. Het gaat hier dan om *Lynx issiodorensis valdarensis* (Cherin *et al.*, 2013; Hemmer, 2003; Werdelin, 1981). Deze evolueerde tijdens het Midden-Pleistoceen in de grottenlynx, *Lynx spelaea pardinus*, en later in de Iberische lynx, *Lynx pardinus* (Cherin *et al.*, 2013; Hemmer, 2003; Ghezzo *et al.*, 2014; Kurtén & Granqvist, 1987). De eerste resten van *Lynx spelaea pardinus* werden gevonden in grotten van Valdemino, Italië en L'Escale, Frankrijk, in lagen die iets meer dan een half miljoen jaar oud zijn (Bonifay, 1971; Palombo, 2016). Later zijn ook resten in de Franse grotten van La Sartanette en Le Vallonnet gevonden die gedateerd worden op 1 miljoen jaar oud (Palombo, 2016). Dit betekent dat *Lynx pardinus spelaea* in het Vroeg-Pleistoceen is ontstaan. De overgang naar *Lynx pardinus* zal vroeg in het Laat-Pleistoceen hebben plaatsgevonden (Boscaini, 2014; Cherin *et al.*, 2013; Kurtén, 1968).

De regressie in lichaamsgrootte van *Lynx issiodorensis* van 25 tot 40 kg naar *Lynx pardinus* van 9,5 tot 13 kg tussen het Pliocene en Holoceen is een erg duidelijk voorbeeld van de afname van grootte die typisch is voor vele diersoorten die het Pleistoceen hebben overleefd (Hemmer, 2003; Werdelin, 1981). *Lynx lynx* kwam pas later vanuit Azië naar Europa. In het Laat-Pleistoceen worden *Lynx lynx* en *Lynx pardinus* ook door elkaar aangetroffen in Frankrijk wat betekent dat hun jachtgebieden elkaar overlapt hebben (Cipullo, 2010; Kurtén & Granqvist, 1987).

AZIË

Lynx issiodorensis evolueerde in Oost-Azië tot *Lynx issiodorensis shansius* (Kurtén & Werdelin, 1984; Sablin, 2001).

Ook deze vondsten stammen uit het Midden-Villafranchiaan. *Lynx teilhardi* lijkt qua vorm en ouderdom het meest overeen te komen met *Lynx spelaea pardinus* en zou dus de tegenhanger uit Azië kunnen zijn die zich daar tot *Lynx lynx* ontwikkeld heeft (Kurtén & Werdelin, 1984). In het Eemien verspreidde *Lynx lynx* zich westwaarts naar Europa (Aaris-Sørensen, 2009; Ghezzo *et al.*, 2014; Kurtén, 1968).

NOORD-AMERIKA

Halverwege het Pliocene stak *Lynx issiodorensis* de landbrug over tussen Siberië en Alaska. De pliocene lynx die in Noord-Amerika wordt gevonden is *Lynx issiodorensis kurteni*, een relatief groot dier dat al snel uitstierf (Kurtén, 1978; Werdelin, 1981). Vanaf het Laat-Pliocene worden ook resten van *Lynx rufus* gevonden. Vermoed wordt dat deze soort ontstaan is uit *Lynx issiodorensis*, net als *Lynx issiodorensis kurteni*. De toen ook al veel kleinere *Lynx rufus* heeft het tot nu toe overleefd, waarschijnlijk omdat deze, mede door zijn snelle reductie van omvang, beter aangepast was op de concurrentie van andere katachtigen (Hemmer, 1979).

In het Eemien heeft *Lynx lynx* zich, net als zijn voorouder, over de landbrug tussen Alaska en Siberië verplaatst naar Noord-Amerika (Ghezzo *et al.*, 2014; Kurtén, 1968). In de gebieden die hij als eerste bevolkte, waren waarschijnlijk geen herten aanwezig die geschikt waren als hoofdprooi van de lynx (Van Hooijdonk, 2005; Meaney & Beauvais, 2004). De afwezigheid van deze voorkeursprooi maakte dat hij op andere dieren moest gaan jagen. De steppewijze was in grote getale aanwezig, maar was te groot om door de lynx bejaagd te worden. De Amerikaanse haas (*Lepus americanus*) was ook in grote aantallen aanwezig en waarschijnlijk het grootste prooidier voor de lynx (Meaney & Beauvais, 2004). De *Lynx lynx* heeft zich hier ontwikkeld tot *Lynx canadensis* (Tumilson, 1987). Het meest prominente verschil tussen de twee soorten is de grootte. *Lynx canadensis* is kleiner dan *Lynx lynx* en heeft een grootte die enigszins vergelijkbaar is met *Lynx pardinus*, die eveneens op knaagdieren jaagt (Kurtén, 1968). Het skelet van de huidige *Lynx canadensis* lijkt zeer sterk op laat-pleistoceen botmateriaal, waardoor wordt vermoed dat hij nauwelijks veranderd is. De oudste resten van *Lynx canadensis* stammen uit het Wisconsinan. Dit is een periode van 85.000 tot 11.000 jaar geleden die overeenkomt met het Midden en Laat-Pleistoceen.

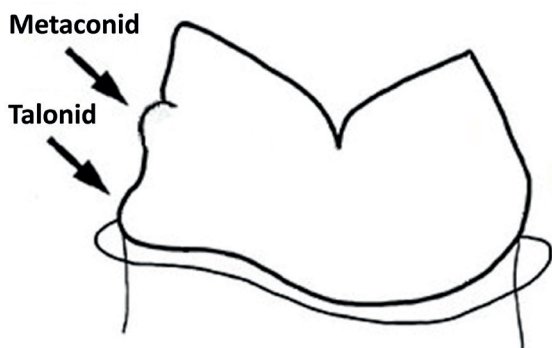
AFRIKA

Zoals al eerder in dit artikel werd genoemd, komt de lynx waarschijnlijk niet uit Afrika. Enkele auteurs stellen dat Afrika één van de weinig continenten is waar de lynx in het Pleistoceen niet geweest is (Morales *et al.*, 2003). Australië en Antarctica zijn tevens nooit gekoloniseerd geweest. Deze gebieden waren dan ook onmogelijk over land te bereiken in de periode dat de lynx zich ontwikkelde (Hemmer, 1979). *Lynx thomasi*, gevonden in de Thomas quarry III nabij Casa blanca, Marokko, lijkt de enige lynx die van dit continent bekend is (Geraads, 1980). Deze lynx van midden-pleistocene ouderdom zou ontstaan zijn uit een voorouder van *Lynx pardinus* die zich zuidwaarts heeft verspreid (Geraads, 1980). Dat *Lynx thomasi* meer verwant is aan *Lynx lynx* is onwaarschijnlijk omdat deze pas in het Eemien terug naar

Europa kwam (Kurtén, 1968). Werdelin en Sanders (2010) noemen de relatie tussen *Lynx thomasi* en het genus *Lynx* onduidelijk. Ook het artikel zelf is gebaseerd op één enkele onderkaak (rechter mandibula met hoektand, p3, p4 en m1). Hierin zijn de tanden wel significant anders dan die van de Caracal, maar de vraag is of dit voldoende onderscheidend is om een nieuwe soort te rechtvaardigen.

OMGEKEERDE EVOLUTIE IN HET GEBIT

Er zit een discrepantie in de evolutie van de lynxen en wel op de m1 waar met name Kurtén (1957) destijds aandacht aan schonk. Dieren die bij het genus *Styriofelis* horen hebben namelijk een metaconid-talonid-complex op deze tand. Dit zijn twee extra punten achterop de m1. Dit complex ontbreekt bij *Lynx issiodorensis* uit het vroege Villafranchiaan (Kurtén, 1957; Werdelin, 1987). Bij *Lynx lynx* uit Scandinavië is dit door evolutie verloren hulpmiddel teruggekeerd (Fig. 8; Kurtén, 1963; Werdelin, 1987). Dit druist tegen de Wet van Dollo in (Kurtén, 1957), die stelt dat een organisme niet volledig of gedeeltelijk terug kan keren naar een stadium wat door zijn voorouders werd bereikt (Dollo, 1893). Deze 'wet' lijkt inmiddels door de huidige genetische wetenschap ontkracht te zijn omdat genen van voorouders wel degelijk aanwezig kunnen blijven zonder dat deze tot uiting komen (Collin *et al.*, 2008; Goldberg *et al.*, 2008). Het zou natuurlijk ook om een vorm van convergente evolutie kunnen gaan (Werdelin, 1987).



Figuur 8. De m1 met achterop twee kartels die samen het metaconid-talonid-complex genoemd worden, zoals we dat zien bij *Lynx lynx*.

The m1 with two crenations on the back that are called the metaconid-talonid complex, as seen in *Lynx lynx*.

De reden van het terugkeren van dit complex wordt uitgebreid in de literatuur uitgelegd (Kurtén, 1963; Kurtén, 1957; Werdelin, 1987). Net zoals bij vele andere diersoorten die zowel in het Pleistoceen als het Holoceen leefden, onderging ook de lynx een regressie in lichaamsgrootte. De schedel van de huidige *Lynx lynx* is kleiner dan die van *Lynx issiodorensis*. De aanhechtingspunten van de kaakspieren zijn bij *Lynx lynx* ook kleiner, wat tot een afname van bijtkracht heeft geleid (Van Hooijdonk, 2005; Werdelin, 1981). Werdelin (1981) beschrijft dat de huidige *Lynx lynx* en de pleistocene *Lynx lynx* het ree (*Capreolus capreolus*) als hoofdprooi prefereren (Hetherington *et al.*, 2005). *Lynx issiodorensis* joeg op prooi van vergelijkbare grootte (Meloro, 2011; Werdelin, 1981). Dit betekent dat de huidige *Lynx lynx*, ondanks de

afname in grootte en bijtkracht, nog steeds op vergelijkbare prooidieren jaagt. De knipkiezen van het boven- (P4) en ondergebit (m1) hebben een schaarfunctie waardoor het vlees als het ware geknipt wordt. Het terugkeren van het metaconid-talonid-complex draagt bij aan een efficiëntere vleesconsumptie die minder kracht kost (Christiansen, 2008; Werdelin, 1981). Werdelin (1987) heeft 150 schedels met onderkaken van de Scandinavische *Lynx lynx* onderzocht en beschrijft dat 7 tot 10% van de dieren een kleine m2 heeft in de onderkaak. Hier zijn meerdere studies aan gewijd die percentages variërend van 7 tot 30 % geven (Gomerčić *et al.*, 2009; Kurtén, 1978; Kurtén, 1968; Tumilson, 1987). De studie van Werdelin (1987) heeft echter de meeste schedels onderzocht. Werdelin (1981) beschrijft dat de m2, net als het metaconid-talonid-complex, de snijrand van de tanden verlengt en bijdraagt aan een betere schaarfunctie van de knipkiezen waardoor met minder bijtkracht vlees geconsumeerd kan worden. Mogelijk is dit een nieuwe evolutionaire trend en wordt de noordelijke lynx over duizenden jaren gedefinieerd door een extra molaar. De m2 komt niet voor in andere lynxen en ook het metaconid-talonid-complex is zwak ontwikkeld in *Lynx pardinus* en *Lynx canadensis* en afwezig in *Lynx rufus* (Kurtén, 1957; Tumilson, 1987; Werdelin, 1987; Werdelin, 1981).

Lynx lynx kan erg veel van zijn prooi eten. Werdelin (1981) beschrijft dat de vrouwtjes op hyena-achtige wijze de lange pijpbeenderen openbreken om bij het beenmerg te kunnen komen en zo beter aan de voedingsbehoefte van hun jongen te kunnen voldoen. Dit, en een mogelijke verandering van de porties die *Lynx lynx* consumeert, zou een rol gespeeld kunnen hebben in het verbreden van de kiezen en de afname van de ruimte tussen de tanden in de ontwikkeling van *Lynx issiodorensis* naar de huidige lynxen (Van Hooijdonk, 2005; Werdelin, 1981). Dhr. van Logchem (pers. comm.) echter benadrukt dat de kiezen waarschijnlijk te fragiel zijn om botten te kraken. De onderkaakse premolaren en molaar van *Lynx lynx* lijken een veel delicatesere bouw te hebben dan de onderkaakse gebitselementen van hyena, wat de opmerking van Dhr. van Logchem aannemelijk maakt.

HUIDIG VOORKOMEN EN KENMERKEN VAN LYNXEN

Van Gelder (1977) rekende alle lynxen tot het genus *Felis*, en daardoor zouden alle soorten lynxen de naam *Felis lynx* dragen. *Lynx pardinus*, *Lynx canadensis* en *Lynx rufus* zouden dan geen soorten meer zijn, maar worden erkend als ondersoorten van *Lynx lynx* (Tumilson, 1987). Latere literatuur draaide die taxonomie terug, de genusnaam '*Lynx*' zou dan weer gebruikt mogen worden en de vier soorten lynxen erkend als aparte soorten van het genus (Tabel 4; Werdelin, 1981; Wozencraft, 1993). Deze latere benadering lijkt het meest gevolgd te worden in de literatuur (Baker *et al.*, 2003; Wozencraft, 1993) en wordt daarom ook gebruikt in dit artikel.

De lynx is een middelgrote katachtige en bezit een aantal typische kenmerken. Zo wijkt het gebit af van andere katachtigen door het ontbreken van de bovenkaakse P2 (Russell *et al.*, 1995; Tumilson, 1987; Werdelin, 1981). Een andere ei-

Wetenschappelijke naam	Synoniemen	Leefgebied	Voorkeursprooi
<i>Lynx lynx</i>	Europese lynx, noordelijke lynx	Europa en Azië	<i>Capreolus capreolus</i> (Ree)
<i>Lynx pardinus</i>	Iberische lynx, Spaanse lynx, Pardel lynx, zuidelijke lynx	Iberisch schiereiland (Spanje en Portugal)	<i>Oryctolagus cuniculus</i> (Europees konijn)
<i>Lynx canadensis</i>	Canadese lynx	Canada en Alaska	<i>Lepus americanus</i> (Amerikaanse haas)
<i>Lynx rufus</i>	Bobcat, rode lynx, lynx kat	Noord-Amerika	Divers (knaagdieren, vogels, reptielen en insecten)

Tabel 4. Overzicht huidige soorten lynxen, hun leefgebied en voorkeursprooi.

Overview of current living lynxes, their habitat and preferred prey.

genschap zijn de lange poten. Met name de achterpoten zijn langer en deze gebruikt de lynx dan ook om zijn prooi mee te bespringen of een korte snelle sprint in te zetten (Nowell & Jackson, 1996). *Lynx issiodorensis* heeft juist kortere poten en in verhouding een langere rug, wat meer vergelijkbaar is met panthers en minder effectief bij de sprint (Kurtén, 1978; Kurtén, 1957). De grote harige poten van *Lynx lynx* moeten ervoor zorgen dat het dier niet te diep weg zakt in de sneeuw en de pluimen op de oren spelen een belangrijke rol bij de lokalisatie van prooien die het dier vooral in de schemering en bij nacht vangt (Werdelin, 1981). Lynxen die één of beide pluimen missen blijken een veel lager percentage succesvolle jachten te hebben (Von Arx *et al.*, 2004). De lynx heeft een korte snuit en duidelijke bakkenbaarden die typische verschillen laten zien per soort. Verder heeft de lynx een zeer korte staart. In tegenstelling tot Afrikaanse katachtigen brullen lynxen niet. Geluiden maken de lynxen vooral in de paartijd en deze lijken dan op de geluiden van huiskatten (Von Arx *et al.*, 2004).

Tussen de leeftijd van 10 tot 23 maanden hebben de vrouwtjes vaak hun eerste nestje (Nowell & Jackson, 1996). Mannetjes planten zich pas voort na hun derde levensjaar (Von Arx *et al.*, 2004). Het paarseizoen begint, afhankelijk van het klimaat, bij de meeste lynxen tussen maart en mei. Bij *Lynx pardinus* begint het echter al in januari. Meestal worden er twee tot vier jongen geboren; in het Pleistoceen zouden dit er twee tot drie zijn geweest (Garcia-Perea, 1996; Tumlison, 1987). De jongen worden met gesloten ogen en omgevouwen oren geboren, maar hebben al wel een goed ontwikkelde vacht. Na ongeveer 10 tot 17 dagen gaan de ogen open. Wanneer de jongen twee maanden oud zijn begint het melkgebit uit te vallen, wat start met de incisieven (Garcia-Perea, 1996; Tumlison, 1987). In het melkgebit zit ook een bovenkaakse DP2 die niet terugkomt bij de volwassen dieren. Vanaf een leeftijd van vijf tot zes maanden heeft de lynx een volwassen gebit (Garcia-Perea, 1996). Jongen eten vanaf 30 dagen vlees dat de moeder voor hen vangt, want ze beginnen zelf pas vanaf 40 dagen speelt te oefenen met prooien besluiten. Normaal blijven de jongen één tot twee jaar bij de moeder, maar dit kan langer worden als de moeder niet opnieuw paart als reactie op te weinig voedsel (Meaney & Beauvais, 2004; Tumlison, 1987). Normaliter zijn lynxen solitaire roofdieren, maar er worden wel eens groepjes lynxen gezien die samen jagen. Het gaat in dit soort uitzonderlijke gevallen dan om een groep met familiebanden, vaak moeder en dochter(s) (Meaney & Beauvais, 2004). In gevangenschap kunnen lynxen ouder dan 20 jaar worden en in het wild rond de 15. De lynxen markeren hun territorium door middel van urine. Vrouwtjes kiezen een gebied dat rijk is aan prooi en verstopplekken voor jongen. Het gebied van een mannelijke lynx is meestal groter en de locatie is afhan-

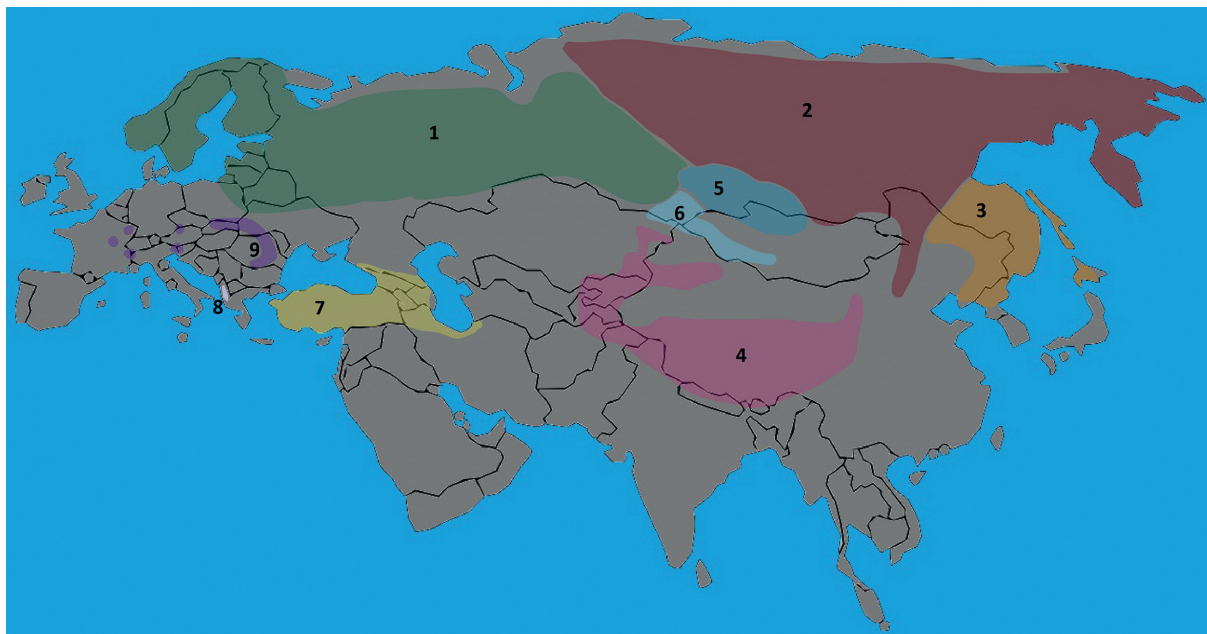
kkelijk van de territoria van vrouwtjes. Het gebied van een mannetje overlapt meestal dat van één of twee vrouwelijke dieren. Gebieden van vrouwtjes overlappen zelden, maar er wordt wel grote overlap gezien met de gebieden van dochters (Von Arx *et al.*, 2004; Tumlison, 1987).

Veel lynxpopulaties van verschillende soorten zijn in het verleden sterk terug gelopen. De oorzaak ligt bij menselijke activiteiten zoals het uitbreiden van infrastructuur en landbouw, dat ten koste gaat van het leefgebied (Kaczensky *et al.*, 2012). Daarnaast werden er in veel gebieden lynxen geschoten omdat deze gezien werden als een bedreiging voor het vee. Ook werd er door jagers veel gejaagd op de prooidieren van de lynx waardoor vele populaties het zwaar hadden. Inmiddels is dit in veel landen beter gereguleerd en wordt een vergoeding betaald door de overheid indien vee ten prooi valt aan lynxen. Op een aantal plaatsen is de lynx succesvol geherintroduceerd en wordt de ontwikkeling van de juiste leefomstandigheden voor het dier gestimuleerd door onder andere het aanplanten van bos, creëren van drinkplaatsen en acties om de populaties van prooidieren te laten groeien (Kaczensky *et al.*, 2012).

Lynx lynx Linnaeus, 1758

De Euraziatische lynx is een van de grootste roofdieren in Europa. Hij komt op de derde plek na de bruine beer en de wolf (Von Arx *et al.*, 2004). De Euraziatische lynx is met een schouderhoogte van 60 tot 70 cm en een gewicht van 20 tot 37 kg de grootste soort lynx (Von Arx *et al.*, 2004, Kaczensky *et al.*, 2012). Hij geeft de voorkeur aan een omgeving met veel beschutting, zodat hij zijn prooi kan bespringen (Schmidt *et al.*, 2011). Dit zijn meestal bosrijke gebieden, al zijn er ook populaties in Centraal-Azië die zich in meer rotsachtige omgevingen weten te handhaven (Breitenmoser & Breitenmoser-Würsten, 2008; Von Arx *et al.*, 2004, Nowell & Jackson, 1996). De lynx heeft een groot verspreidingsgebied over het Euraziatische continent en komt voor vanaf de zeespiegel tot aan de boomgrens die zo'n 2000 meter boven de zeespiegel ligt (Fig. 9; Breitenmoser & Breitenmoser-Würsten, 2008). De lynxen die voorkwamen in Groot-Brittannië en Schotland zijn rond de middeleeuwen verdwenen door ontbossing (Hetherington, 2005; Naish, 2008). Hetherington (2005) beschrijft skeletelementen die gedateerd zijn op 1550 tot 1842 jaar oud.

De vacht is vaak roestbruin, grijs tot geelachtig van kleur en de buik, kin en hals zijn wit. Flink bakkenbaarden en baard zijn typisch voor *Lynx lynx*. Daarnaast heeft de vacht in meer of mindere mate stippen. De vacht past zich aan het seizoen aan (Nowell & Jackson, 1996). In de winter is de lynx vaak egalier van kleur om minder op te vallen in het eentonige besneeuwde landschap. In warmere perioden zal



Figuur 9. Verspreiding *Lynx lynx* ondersoorten uit Tabel 5 conform Von Arx et al. (2004).

Distribution of *Lynx lynx* subspecies from Table 5 according to Von Arx et al. (2004).

de lynx duidelijker stippen hebben zodat hij meer opgaat in een bosrijke omgeving (Kaczensky et al., 2012). De vacht neemt nauwelijks warmte van zonlicht op waardoor gedacht wordt dat zon niet bijdraagt aan de lichaamstemperatuur. De vacht isoleert zeer goed in vergelijking met die van andere dieren die aangepast zijn op het leven in de sneeuw (Tumlison, 1987). Bij lage temperaturen hebben de meeste dieren die in een sneeuwrijke omgeving leven een hoger metabolisme, wat betekent dat meer zuurstof nodig is en dus de ademfrequentie en hartslag verhoogd is (Oritsland, 1978). De lynx heeft dit totaal niet en blijft metabool hetzelfde bij lage temperaturen (Tumlison, 1987).

De noordelijke lynxen jagen bij voorkeur op kleine tot middelgrote herbivoren (reeën, gemzen, edelherten en rendieren) en zijn groter dan de zuidelijke populaties, die voornamelijk van knaagdieren leven (Breitenmoser et al., 2008; Kaczensky et al., 2012). De prooi is afhankelijk van het leefgebied en seizoen (Von Arx et al., 2004). De lynx besluipt zijn prooi en bespringt deze vanuit een hinderlaag, wat in 75% van de aanvallen resulteert in een gedode prooi (Van Hooijdonk, 2005). Een achtervolging beslaat over het algemeen niet meer dan 50 meter (Tumlison, 1987). Door een beet in de nek doodt de lynx zijn prooi (Von Arx et al., 2004). De scherpe, gekromde klauwen aan de voorpoten worden gebruikt om de prooi vast te pakken. Wanneer de klauwen geen prooi vast hebben bevinden ze zich ingetrokken in de poot, veilig voor slijtage door het voortbewegen, waardoor ze scherp blijven. Er zijn dan ook geen klauwafdrukken te zien in de voetsporen (Tumlison, 1987).

Er is nog geen consensus over alle ondersoorten. Desondanks zijn er verschillende werken gewijd aan het beschrijven van kenmerken van *Lynx lynx* in specifieke gebieden die mogelijk voor een onderverdeling in ondersoorten kunnen spreken (Tabel 5; Breitenmoser & Breitenmoser-Würsten, 2008; Von Arx et al., 2004). Het ontstaan van ondersoorten is echter wel te verwachten gezien de afzonderlijke levende populaties in verschillende typen habitat leven (Von Arx et al., 2004).

De meeste *Lynx lynx* populaties zijn stabiel. Alleen *Lynx lynx balcanicus* wordt ernstig met uitsterven bedreigd (Kaczensky et al., 2012). De Balkanlynx werd als eerste in 1941 beschreven als aparte ondersoort door de Bulgaarse zoöloog Ivan Buresh (Buresh, 1941). Later heeft de Siberische zoogdierexpert Dorde Mirić meer onderzoek gedaan naar de Balkanlynx. In 1978 publiceerde hij zijn werk waarin hij op basis van schedelafmetingen van 29 schedels de ondersoort rechtvaardigt vanwege de afwijkende afmetingen ten opzichte van *Lynx lynx carpathicus* en de lynxen van Scandinavië en de Kaukasus (Mirić, 1978). De zoogdierexpert gaf de naam *Lynx lynx martinoi* aan deze lynxen groep uit de Balkan zonder erkenning te geven aan het werk van Buresh. Recenter genetisch onderzoek bevestigt dat de Balkanlynx anders is dan de andere lynxen en als ondersoort gezien kan worden (Breitenmoser et al., 2008). Conform de internationale code voor zoölogische nomenclatuur dient de eerst gegeven naam gebruikt te worden voor wetenschappelijke doeleinden. Toch komt de naam '*Lynx lynx martinoi*' regelmatig voor in de literatuur.

Ondersoorten	Leefgebied (nr. in Fig. 9)
<i>Lynx lynx lynx</i>	Noord-Europa en West-Siberië (1)
<i>Lynx lynx wrangeli</i>	Oost-Siberië (2)
<i>Lynx lynx stroganovi</i>	Oost-Rusland (3)
<i>Lynx lynx isabellinus</i>	Centraal-Azië (4)
<i>Lynx lynx kozlovi</i>	Sajan; gebergte tussen Zuid-Rusland en Mongolië (5)
<i>Lynx lynx wardi</i>	Altai, Zuid-Rusland (6)
<i>Lynx lynx dinniki</i>	Kaukasus (7)
<i>Lynx lynx balcanicus</i> (<i>Lynx lynx martinoi</i>)	Balkan (8)
<i>Lynx lynx carpathicus</i>	Karpaten; gebergte verspreid over Oostenrijk, Polen, Tsjechië, Slowakije, Roemenië, Oekraïne en Siberië (9)

Tabel 5. Ondersoorten van *Lynx lynx* conform Von Arx et al. (2004).

Subspecies of *Lynx lynx* according to Von Arx et al. (2004).

De ondersoort staat op de rode lijst van bedreigde diersoorten van het IUCN als sterk bedreigd. In 2015 waren er nog maar twee populaties bekend en de totale populatie grootte wordt geschat op 27 tot 52 individuen (Melovski *et al.*, 2015). De populatie zou sinds 2008 stabiel zijn (Melovski *et al.*, 2013), maar de lage aantallen komen natuurlijk de genetische diversiteit niet ten goede, wat een extra bedreiging vormt voor het voortbestaan van deze dieren (Schmidt *et al.*, 2011).

Lynx canadensis Kerr, 1792

Lynx canadensis is met zijn schouderhoogte van 48 tot 55 cm en een gewicht van tussen de 8 en 11 kg een stuk kleiner dan *Lynx lynx*, wat waarschijnlijk het gevolg is van het jagen op kleinere dieren. Het dieet bestaat vrijwel uitsluitend uit de Amerikaanse haas, die hij net als *Lynx lynx* bespringt in een hinderlaag (Fig. 10; Meaney & Beauvais, 2004). Eekhoorns zijn de eerste prooi als de haas afwezig blijkt, maar ook kleine hoefdieren vallen soms ten prooi aan *Lynx canadensis* (Nowell & Jackson, 1996). Deze lynx leeft uitsluitend in bos- en sneeuwrijke gebieden gelegen in het noorden van de Verenigde Staten, Canada en Alaska (Meaney & Beauvais, 2004).

De lynx heeft een bruinigrijze vacht die op de buik, nek en kin grijs-wit is. Deze heeft dezelfde thermische eigenschappen als *Lynx lynx*. (Nowell & Jackson, 1996). Net als *Lynx lynx* heeft hij een zwarte staartpunt (Meaney & Beauvais, 2004). De lynx word al ruim 200 jaar legaal bejaagd vanwege zijn vacht. Dit heeft volgens Mowat *et al.* (2000) niet gezorgd voor een significante afname van de totale wereldpopulatie. Het paarseizoen is in maart en april en brengt één tot vijf jongen voort.

Lynx canadensis is verdeeld in drie ondersoorten: *Lynx canadensis canadensis*, *Lynx canadensis mollipilosus* en *Lynx canadensis subsolanus* die alleen in Newfoundland voorkomt (Meaney & Beauvais, 2004).



Figuur 10. Verspreiding van *Lynx canadensis* (Nowell & Jackson, 1996).

Distribution of *Lynx canadensis* (Nowell & Jackson, 1996).

Lynx pardinus Temminck, 1824

Met een schouderhoogte van 60 tot 70 cm en een gemiddeld gewicht van 13 kilo is deze lynx beduidend kleiner dan *Lynx lynx*, maar toch iets groter dan *Lynx canadensis* (Beltran & Delibes, 1993).

De vacht is kort en geelbruin van kleur en heeft het hele jaar door een duidelijk stippenpatroon. Ook deze lynx heeft een zwarte staartpunt. De poten zijn minder groot en harig, omdat dit dier zich door zijn mediterrane leefgebied geen zorgen hoeft te maken over het wegzakken in sneeuw (Beltran & Delibes, 1993).

De lynx komt voor in Spanje en sinds 2014 ook weer in Portugal (herintroductie door Iberlince LIFE project 2014). Het leefgebied is sterk ingedamd door menselijke activiteiten, waardoor het dier alleen nog in enkele bergachtige bosgebieden kan bestaan. De Rode Lijst van de IUCN beschouwt de soort inmiddels weer als bedreigd. De populaties zijn klein en versnipperd, en maar enkele zijn levensvatbaar. Guzmán *et al.* (2004) deden onderzoek naar de populatie van deze lynx in 2001. Op basis van het leefgebied en mogelijke voortplantingsplekken werd de totale populatie volwassen dieren geschat op een maximum van 62 individuen. Dankzij vele projecten om de lynx te ondersteunen steeg de populatie tussen 2001 en 2012 naar 156 dieren (Simón *et al.*, 2012). Het IUCN verlaagde hierop hun status van “kritiek” naar “bedreigd”. Het totale aantal wordt in februari 2017 door het Wereld Natuur Fonds geschat op 475 individuen.

Lynx pardinus jaagt bij voorkeur op *Oryctolagus cuniculus* (Europees konijn) en soms ook op andere knaagdieren en vogels (Ferrerías *et al.*, 2010). Die laatste volstaan echter niet als alternatieve prooi, omdat bij een ziekte-uitbraak onder de konijnen ook een sterke afname van de lynxen wordt gezien (Beltran & Delibes, 1993). De ondersteunende projecten zijn dan ook grotendeels gericht op het vergroten van de konijnenpopulaties (Simón *et al.*, 2012).

Lynx rufus Schreber, 1776

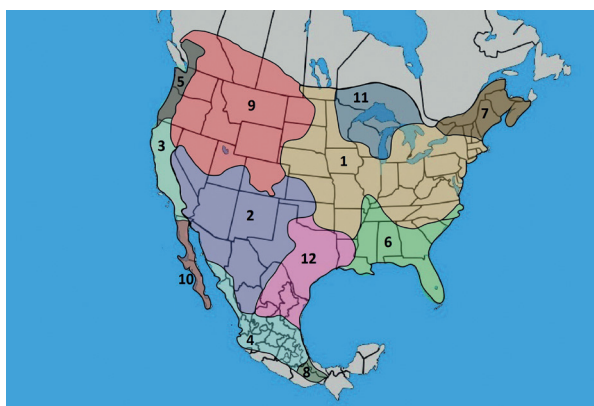
Lynx rufus heeft een schouderhoogte van 48 tot 56 cm, weegt tussen de 4 en 13 kg en is daarmee de kleinste lynx. Het dier heeft kortere achterpoten dan de andere lynxen en een wat langere staart die alleen boven op een zwarte streep laat zien (Ciszek, 2002; Larivière & Walton, 1997). De pluimen op de oren zijn een stuk kleiner (Ciszek, 2002).

In tegenstelling tot de andere lynxen is *Lynx rufus* niet gespecialiseerd in één prooi (Baker *et al.*, 2001). Toch is de aanwezigheid van knaagdieren wel belangrijk voor het constant houden van de *Lynx rufus* populaties (Baker *et al.*, 2001). Ook vogels tot de grootte van een zwaan worden bejaagd. Daarnaast horen insecten, reptielen, vissen en eieren tot het dieet (Baker *et al.*, 2001). In totaal zouden zo’n vijftien verschillende diersoorten bejaagd worden (Montague, 2014).

Concurrenten in de jacht zijn de coyote en andere katten zoals bijvoorbeeld de puma en in het noorden *Lynx canadensis* (Baker *et al.*, 2001). *Lynx rufus* is het roofdier met de grootste verspreiding van het Amerikaanse continent; de soort is verspreid over het zuiden van Canada, de Verenigde

Ondersoorten	Leefgebied (nr. in Fig. 11)
<i>Lynx rufus rufus</i>	Midwesten en Noordoosten VS (1)
<i>Lynx rufus baileyi</i>	Zuidwesten VS en Noordwesten Mexico (2)
<i>Lynx rufus californicus</i>	Californië (3)
<i>Lynx rufus escuinapae</i>	Mexico (4)
<i>Lynx rufus fasciatus</i>	Noordwesten VS en Canada (5)
<i>Lynx rufus floridanus</i>	Zuidoosten VS (6)
<i>Lynx rufus gigas</i>	Noordoosten VS en Canada (7)
<i>Lynx rufus oaxacensis</i>	Zuiden van Mexico (8)
<i>Lynx rufus pallescens</i>	Noordwesten VS en Canada (9)
<i>Lynx rufus peninsularis</i>	Neder-Californië (10)
<i>Lynx rufus superiorenensis</i>	Noorden van de Great Lakes (11)
<i>Lynx rufus texensis</i>	Texas en Noordwesten Mexico (12)

Tabel 6. Overzicht van ondersoorten van *Lynx rufus*.
Subspecies of *Lynx rufus*.



Figuur 11. Verspreiding van *Lynx rufus* ondersoorten uit Tabel 6 conform Reding et al. (2012).

Distribution of *Lynx rufus* subspecies from Table 6 according to Reding et al. (2012).

Staten en Mexico (Tabel 6; Fig. 11; Reding et al., 2012). De populatie is behoorlijk groot en wordt geschat op twee tot drie miljoen dieren (Reding et al., 2012). Het dier lijkt weinig eisen te stellen aan zijn omgeving, want anders dan de andere lynxen lijkt bosgebied geen voorwaarde te zijn. *Lynx rufus* komt ook voor in moerassen en woestijngebieden (Sunquist et al., 2002). Wel moeten er schuilplaatsen zijn en voldoende prooi in de vorm van grote knaagdierpopulaties. Bevolkte gebieden en autowegen worden gemedend (Sunquist et al., 2002).

CONCLUSIE

Op basis van de morfologische kenmerken en afmetingen kan worden vastgesteld dat de mandibula van Texel zeer waarschijnlijk toebehoort aan de Euraziatische lynx, *Lynx lynx* (Linnaeus, 1758). Het betreft een rechter kaakfragment met de bijzonderheid dat de tandkas van de p3 is dichtgegroeid en het bot rond de p4 en m1 tekenen vertoont van tandvleesontsteking. Het is de eerste beschreven vondst van een kaakfragment van een lynx in Nederland. De locatie van de vondst en de soort lynx doet vermoeden dat de kaak op zijn oudst uit het Eemien stamt. Een weichseliene ouderdom lijkt meer te passen bij het herkomstgebied van de meest recente zandsuppletie, maar er kan niet met zekerheid worden vastgesteld dat de mandibula uit deze suppletie afkomstig is.

Een holocene ouderdom kan niet worden uitgesloten omdat het dier in die periode in Groot-Brittannië en in grotere delen van Europa voorkwam.

DANKWOORD

Mijn dankwoord gaat vooral uit naar Wilrie van Logchem en Charlie Schouwenburg die met veel geduld mijn vragen hebben beantwoord en voor het kritisch doornemen van eerdere versies van dit artikel. Dhr. Schouwenburg wil ik daarnaast danken voor zijn bijdrage en samenstelling van de tabel met vergelijkingsinformatie. Speciale dank gaat uit naar Ivo Verheijen voor de literatuuraanvullingen en het geduld bij de begeleiding bij het schrijven van dit artikel. Ook wil ik Dick Mol en Bram Langeveld bedanken voor de door hen geboden mogelijkheid een bezoek te brengen aan de collectie van het Natuurhistorisch Museum Rotterdam en hun expertise bij de vergelijking van materiaal. Daarnaast wil ik Dr. Kevin Seymour van het Royal Ontario Museum hartelijk danken voor het verduidelijken van het Noord-Amerikaanse botmateriaal in relatie tot de herkomst van het genus *Lynx*. Taxidermist Mickel van Leeuwen wil ik danken voor het beschikbaar stellen van vergelijkingsmateriaal en zijn pathofysiologische uitleg over de kaak. Tot slot wil ik Mark van Smaalen en Karlijn Hallers danken voor het digitaal bewerken en verbeteren van de foto's.

LITERATUUR

- Aaris-Sørensen, K. (2009) Diversity and dynamics of the mammalian fauna in Denmark throughout the last glacial-interglacial cycle. *Fossil Strata* 54, 14-22.
- Andersen, T., O. Wiig (1984) Growth of the skull of Norwegian lynx. *Acta Theriologica* 29-8, 89-100.
- Arx, M. von, C. Breitenmoser-Würsten, F. Zimmermann, U. Breitenmoser (2004) *Status and conservation of the Eurasian lynx (Lynx lynx) in Europe in 2001*. KORA. Muri, Zwitserland.
- Baker, R.J., L.C. Bradley, R.D. Bradley, J.W. Dragoo, M.D. Engstrom, R.S. Hoffmann, C.A. Jones, F. Reid, D.W. Rice and C. Jones (2003) Revised checklist of North American mammals north of Mexico. *Museum of Texas Tech University Occasional Paper* 229, 1-23.
- Baker, L.A., R.J. Warren, D.R. Diefenbach, W.E. James, M.J. Conroy (2001) Prey Selection by Reintroduced Bobcats (*Lynx rufus*) on Cumberland Island, Georgia. *The American Midland Naturalist* 145-1, 80-93.
- Baryshnikov, G.F. (2011) Pleistocene Felidae (Mammalia, Carnivora) from Kudaro paleolithic cave sites in the Caucasus. *Proceedings of the Zoological Institute RA* 315-3, 197-226.
- Baryshnikov, B., G. Boeskorov (2001) The pleistocene cave lion, *Panthera spelaea* (Carnivora, Felidae) from Yukatka, Russia. *Cranium* 18, 7-24.
- Beebe, B.F., T.J. Hullah (1988) Mandibular and dental abnormalities of two Pleistocene American lions (*Panthera leo atrox*) from Yukon Territory. *Canadian Journal of Veterinary Research* 52, 468-472.
- Beltran, J.F., M. Delibes (1993) Physical characteristics of Iberian lynxes (*Lynx pardinus*) from Doñana, Southwestern Spain. *Journal of mammalogy* 74-4, 852-862.
- Boscaini, A. (2014) *Plio-Pleistocene lynxes from the Iberian Peninsula. Taxonomy and phylogenetic relationships with the extant and fossil species*. Masterscriptie, Universitat de Barcelona.

- Bonifay, M.F. (1971) Carnivores quaternaires du Sud-Est de la France. *Mémoire du Muséum national d'Histoire Naturelle Paris* 21, 43-377.
- Bradshaw, J. (2013) *Cat sense*. Allen Lane, Bristol (VS).
- Van Bree, P.J.H., A.T. Clason, (1971) On the skull of a lynx, *Lynx lynx* (Linnaeus, 1758), found in the Roman castellum at Valkenburg, province of Zuid-Holland, The Netherlands. *Bijdragen tot de Dierkunde* 41-2, 130-135.
- Breitenmoser, U., M. von Arx, F. Bego, G.J. Ivanov, E. Keci, D. Melovski, G. Schwaderer, A. Stojanov, A. Spangenberg, A. Trajce, J. Linnell (2008) *Strategic planning for the conservation of the Balkan lynx*. III Congress of Ecologists of Macedonia with International Participation, Struga, Republic of Macedonia.
- Breitenmoser, U., C. Breitenmoser-Würsten (2008) *Der Luchs: Ein Grossraubtier in der Kulturlandschaft*. Salm Verlag, Wohlen, Bern.
- Buresh, I. (1941) Risove v Makedonija (Lynx in Macedonia). *Priroda* 42-3, 51-52.
- Cherin, M., D.A. Iurino, R. Sardella (2013). New well-preserved material of *Lynx issiodorensis valdarensis* (Felidae, Mammalia) from the Early Pleistocene of Pantalla (central Italy). *Bellettino della Societa Paleontologica Italiana* 52-2, 103-111.
- Christiansen, P. (2008) Evolution of skull and mandible shape in cats (Carnivora: Felidae). *PLoS ONE* 3-7, e2807.
- Cipullo, A. (2010) *L'evoluzione del genere Lynx dal Pliocene al Pleistocene Medio nell'area mediterranea*. PhD thesis, Università di Modena-Bologna-Roma, Italy.
- Coard, R., A.T. Chamberlain (1999) The nature and timing of faunal change in the British Isles across the Pleistocene/Holocene transition. *The Holocene* 9-3, 372-376.
- Collin, R., M.P. Miglietta (2008) Reversing opinions on Dollo's Law. *Trends in Ecology & Evolution* 23-11, 602-609.
- Croizet, J.B., A.C.G. Jobert (1828) *Recherches sur les ossements fossiles du Département du Puy-de-Dôme*. Parijs.
- Dayan, M.O., I. Gürbrüz, Y. Demiraslan, O. Özgel (2017) Craniometric measurements of the male Eurasian lynx from Turkey. *Animal and Veterinary Sciences* 5-1, 15-20.
- Diedrich, C.G. (2011) Pleistocene *Panthera leo spelaea* (Goldfuss 1810) remains from the Balve cave (NW Germany) – a cave bear, hyena den and middle palaeolithic human cave -and review of the Sauerland Karst lion cave sites. *Quaternaire* 22-2, 105-127.
- Dollo, L. (1893) Les lois de l'évolution. *Bulletin de la Société Belge de Géologie, de Paléontologie et d'Hydrologie* 7, 164-166.
- Driesch, A. von den (1976) *A guide to the measurement of animal bones from archaeological sites*. Harvard University, Peabody Museum of Archaeology and Ethnology, Cambridge.
- Ferreras, P., Rodríguez, A., Palomares, F. and Delibes, M. (2010) Iberian lynx: the difficult recovery of a critically endangered cat. in: D.W. Macdonald, A.J. Loveridge (red.) *Biology and conservation of wild felids*, Oxford University Press, Oxford, 507-520.
- Garcia-Perea, R. (1996) Patterns of postnatal development in skulls of lynxes, genus *Lynx* (Mammalia: Carnivora). *Journal of Morphology* 229, 241-254.
- Garrido, G. (2008) Lince y guepardos (Felidae, Carnivora, Mammalia) en el Plioceno Superior terminal del Fonelas P-1 (Cuenca de Guadix, Granada). *Cuad Mus Geomin* 10, 231-249
- Gelder, R.G. van (1977) Mammalian hybrids and generic limits. *American Museum Novitates* 2645,1-25.
- Geraads, D. (1980) Un nouveau felide (Fissipeda, mammalia) du pleistocene moyen du Maroc: *Lynx thomasi*. *Géobios* 13, 441-444.
- Ghezzi, E., A. Boscanini, J. Madurell-Malapeira, L. Rook (2014) Lynx remains from the Pleistocene of Valdemino cave (Savona, Northwestern Italy), and the oldest occurrence of *Lynx spelaeus* (Carnivora, Felidae). *Rendiconti Lincei* 26-2, 87-95.
- Goldberg, E.E., B. Igić (2008) On phylogenetic tests of irreversible evolution. *Evolution* 62-11, 2727-2741.
- Gomerčič, T., G. Guzvić, M.D. Gomerčič, A. Frković, D. Pavlović, J. Kusak, M. Sindičić, D. Huber (2009) Variation in teeth number, teeth and skull disorders in Eurasian lynx, *Lynx lynx* from Croatia. *Folia Zoologica* 58, 157-65.
- Gomerčič, T., M. Sindičić, M.D. Gomerčič, G. Gužvić, A. Frković, D. Pavlović, J. Kusak, A. Galov, D. Huber (2010) Cranial morphometry of the Eurasian lynx (*Lynx lynx* L.) from Croatia. *Veterinarski arhiv* 80-3, 393-410.
- Guzmán, J.N., F.J. García, G. Garrote, R. Pérez de Ayala and C. Iglesias (2004) *El lince ibérico (Lynx pardinus) en España y Portugal. Censo-diagnóstico de sus poblaciones*. Grupo Tragsa, Madrid.
- Haltenorth, T. (1953) *Die Wildkatzen der Alten Welt. Eine Übersicht über die untergattung Felis*. Akademische Verlagsgesellschaft Geest & Portig, Leipzig.
- Harington, C.R. (2003) *Annotated bibliography of quaternary vertebrates of northern North America with radiocarbon dates*. University Toronto Press, Toronto.
- Hendey, Q.B. (1974) The late Cenozoic Carnivora of the South-Western Cape Province. *Annales of the South African Museum* 63, 1- 369.
- Hemmer, H. (2003) Pleistozäne Katzen Europas- Eine Übersicht. *Cranium* 20-2, 6-22.
- Hemmer, H. (1993) *Felis (Lynx) lynx* (Linnaeus, 1758) – Nordluchs. *Handbuch der Säugetiere Europas* 5-2, 1119-1167.
- Hemmer H. (1971) Zur Kenntnis pleistozäner mitteleuropäischer Leoparden (*Panthera pardus*). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 138, 15-36.
- Hemmer, H. (1979) Fossil history of living Felidae. in: R.L. Eaton (red.) *The worlds cats* 3-2, University of Washington, Seattle.
- Hetherington, D.A., T.C. Lord, R.M. Jacobi (2005) New evidence for the occurrence of Eurasian lynx (*Lynx lynx*) in medieval Britain. *Journal of Quaternary Science* 21, 3-8.
- Hooijdonk, K. van (2005) Een fossiele lynx van de Noordzeebodem. *Grondboor & Hamer* 2, 35-41.
- Hooijer, D.A. (1960) The fossil vertebrates of Ksâr'akil, a palaeolithic rock shelter in the Libanon. *Zoologische Verhandlungen* 49, 3-67.
- Iberlince LIFE Project (2014) *Life+Iberlince*. www.iberlince.eu. (01-11-2017).
- Johnson, W.E., E. Eizirik, J. Pecon-Slattery, W.J. Murphy, A. Antunes, E. Teeling, S.J. O'Brian (2006) The late Miocene radiation of modern felidae: a genetic assessment. *Science* 311, 73-76.
- Kaczensky, P., G. Chapron, M. von Arx, D. Huber, H. Andrén, J. Linnell (2012) *Status, management and distribution of large carnivores - bear, lynx, wolf & wolverine - in Europe*. Istituto di Ecologia Applicata en IUCN/SSC Large Carnivore Initiative for Europe, Oostenrijk.
- Khidas, K., J. Duhaime, H.M. Huynh (2013) Morphological divergence of continental and island populations of Canada Lynx. *Northeastern Naturalist* 20, 587-608.
- Kirillova, I.V., A.V. Tiunov, V.A. Levchenko, O.F. Chernova, V.G. Yudin, F. Bertuch, F.K. Shidlovskiy (2015) On the discovery of a cave lion from the Malyy Anyui River (Chukotka, Russia). *Quaternary Science Reviews* 117, 135-151.
- Kurtén B. (1957) A note on the systematic and evolutionary relationships of *Felis teilhardi* Pei. *Vertebrata Palasiatica* 1-2, 123-128.
- Kurtén, B., R. Rausch (1959) *Biometric comparisons between North American and European Mammals II. A comparison between*

the northern Lynxes of Fennoscandia and Alaska. University of Nebraska, Nebraska.

Kurtén B. (1963) Return of a lost structure in the evolution of the felid dentition. *Commentationes Biologicae Societas Scientiarum Fennica* 26- 4, 1-12.

Kurtén, B. (1965) On the evolution of the European wildcat, *Felis silvestris* Schreber. *Acta Zoologica Fennica* 111, 3–29.

Kurtén B. (1968) *Pleistocene mammals of Europe*. AdlineTransaction, A Division of Transaction Publishers, London.

Kurtén, B., L. Werdelin (1984) The relationships of *Lynx shansius* Teilhard. *Annales Zoologici Fennici* 21, 129-133.

Kurtén, B. (1985) The Pleistocene lion of Beringia. *Annales Zoologici Fennici* 22, 117-121.

Kurtén, B. (1978) The lynx from Etouaires, *Lynx issiodorensis* (Croizet & Jobert), late Pliocene. *Annales zoologici Fennici* 15, 314-322.

Kurtén, B., E. Gräqvist (1987) Fossil pardel lynx (*Lynx pardina spelaea* Boule) from a cave in southern France. *Annales Zoologici Fennici* 24, 39-43.

Logchem, W. van, D. Mol, (2008) De vroeg-pleistocene sabeltandkat, *Homotherium crenatidens* (Weithofer, 1889), voor het eerst opgevestigd van de bodem van de Noordzee. *Cranium* 25-2, 3-16.

Madurell-Malapeira, J., D.M. Alba, S. Moyá-Solá, J. Aurell-Garrido (2010) The Iberian record of the puma-like cat *Puma pardoides* (Owen, 1846) (Carnivora, Felidae). *Comptes Rendus Palevol* 9-1/2, 55-62.

Meaney, C., Beauvais, G.P., (2004) *Species assessment for Canada lynx (Lynx canadensis) in Wyoming*. United States Department of the Interior Bureau of Land Management, Wyoming.

Meloro, C. (2011) Feeding habits of Plio-Pleistocene large carnivores as revealed by the mandibular geometry. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31-2, 428-446.

Melovski, D., U. Breitenmoser, M. von Arx, C. Breitenmoser-Würsten, T. Lanz (2015) *Lynx lynx ssp. balcanicus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2013.

Melovski, D., G. Ivanov, A. Stojanov, A. Avukatov, A. Trajçe., K. Mersini, B. Hoxha, M. von Arx, C. Breitenmoser-Würsten, T. Lanz, S. Hristovski, M. Đurović, A. Perović, A. Ramadani, R. Elezi, P. Sanaja, B. Sanaja, U. Breitenmoser (2013) Distribution and conservation status of the Balkan lynx. *Proceedings of the 4th Congress of Ecologists of Macedonia with International Participation, Ohrid, 12-15 October 2012, Macedonian Ecological Society*, 50-60.

Mirić, D. (1978) *Lynx lynx martinovi* ssp. nova (Carnivora, Mammalia) – neue Luchsunterart von der Balkanhalbinsel. *Bulletin of Natural History Museum Belgrade* 33, 29-36.

Missiaen, T. (2012) De Noordzeebodem ooit een dichtbevolkte rivierenlandschap. *VLIZ, De grote rede* 32, 16-21.

Montoya, P., M.T. Alberdi, A.M. Blázquez, L.J. Barbadillo, M.P. Fumanal, J. van der Made, J.M. Marin, A. Molina, J. Morales, X. Murelaga, E. Penalver, F. Robles, A. Ruiz Bustos, A. Sánchez, B. Sanchiz, D. Soria, Z. Szyndlar (1999) La fauna del Pleistoceno inferior de la Sierra de Quibas (Abanilla, Murcia). *Estudios Geológicos* 55 (3-4), 127-161.

Morales, J., D. Soria, P. Montoya, B. Pérez, M.J. Salesa (2003) *Caracal deperti* nov. sp. y *Felis* aff. *silvestris* (Felidae Mammalia). Del Plioceno inferior de Layna (Soria España). *Estudios Geológicos* 59, 239-247.

Mowat, G., K.G. Poole, M. O'Donoghue, L.F. Ruggiero, K.B. Aubry, S.W. Buskirk, G.M. Koehler, C.J. Krebs, K.S. McKelvey, J.R. Squires (2000) Ecology of lynx in northern Canada and Alaska. in: L.F. Ruggiero, K.B. Aubry, S.W. Buskirk, G.M. Koehler, C.J. Krebs, K.S. McKelvey and J.R. Squires (red.) *Ecology and conservation of*

lynx in the United States, University Press of Colorado, 265-306.

Naish, D. (2008) *Britain's lost lynxes and wildcats*, <http://scienceblogs.com/tetrapodzoology/2008/04/21/european-cats-part-iii/> (04-08-2017).

Nowell, K., P. Jackson (1996) *Wild Cats. Status survey and conservation action plan*. IUCN, Gland, Switzerland.

Palombo, M.R. (2016) Large mammals faunal dynamics in southwestern Europe during the late early pleistocene: Implications for the biochronological assessment and correlation of mammalian faunas. *Alpine and Mediterranean Quaternary* 29-2, 143-168.

Pertoldi, C., García-Perea, R., Godoy, J.A., Dibles, M., V. Loeschcke (2006) Morphological consequences of range fragmentation and population decline on the endangered Iberian lynx (*Lynx pardinus*). *Journal of Zoology* 268-1, 73-86.

Piras, P., L. Maiorino, L. Teresi, C. Meloro, F. Lucci, T. Kotsakis, P. Raia (2013) Bite of the cats: Relationships between functional integration and mechanical performance as revealed by mandible geometry. *Systematic Biology* 62-6, 878-900.

Reding, D.M., A.M. Bronikowski, W.E. Johnson, W.R. Clark (2012) Pleistocene and ecological effects on continental scale genetic differentiation in the bobcat (*Lynx rufus*). *Molecular ecology* 21-12, 3078–3093.

Reumer, J. W.F., L. Rook, K. Borg, K. Post, D. Mol, J. de Vos (2003) Late Pleistocene survival of the saber-toothed cat *Homotherium* in Northwestern Europe. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23, 260-262.

Rothwell, T. (2003) Phylogenetic systematics of North American Pseudaelurus (Carnivora: Felidae). *American Museum Novitates* 2403, 1-64.

Russell, A.P., H.N. Bryant, G.L. Powell, R. Laroia (1995) Scaling relationships within the maxillary tooth row of Felidae, and the absence of the second upper premolar in *Lynx*. *Journal of Zoology* 236, 161-182.

Sablin, M. (2001) Late Pleistocene lynx from Kostenki 21 (Voronezh Region, Russia). *Deinsea* 8, 27-31.

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

Sauqué, V., R. Rabal-Garce, C. Sola-Almagro, G. Cuenca-Bescós (2014) Bone accumulation by leopards in the Late Pleistocene in the Moncayo Massif (Zaragoza, NE Spain). *PloS ONE* 9-3, e92144.

Schmid, E. (1940) Variationsstatistische Untersuchungen am Gebiß pleistozäner und rezenter Leoparden und anderer Feliden. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 15-1, 1-179.

Schultz, C.B., L.D. Martin (1972) Two lynx like cats from the Pliocene and Pleistocene. *Bulletin of the University of Nebraska State Museum* 9, 197-203.

Seymour, K.L. (1999) *Taxonomy, morphology, paleontology and phylogeny of the South American Small Cats*. PhD thesis, Department of Zoology, University of Toronto.

Sicuro, F.L., L.F.B. Oliveira (2011) Skull morphology and functionality of extant Felidae (Mammalia: Carnivora): a phylogenetic and evolutionary perspective. *Zoological Journal of the Linnean Society* 161-2, 414-462.

Sikes R.S., M.L. Kennedy (1992) Morphologic variation of the bobcat (*Felis rufus*) in the eastern United States and its association with environmental variables. *The American Midland Naturalist* 128, 313-324.

Sommer, R.S., N. Benecke (2006) Late Pleistocene and Holocene development of the felid fauna (Felidae) of Europe: a review. *Journal of Zoology* 269, 7-19.

Stefen, C., H. Dietrich (2012) Ontogenetic changes in the skull

Eigenaar / Publicatie	Nr	Herkomst	Opmerking	L max p4	Dikte max p4	L max m1	Dikte max m1
Lynx sp.							
Hidde Bakker		Texel	Eigen metingen	12,0	6,2	14,2	7,4
Lynx lynx							
Björn Kurtén; Werdelin, L. (1984)		Zweden		11,6-14,3 (12,6)	5,5-6,8 (6,1)	14,0-17,3 (15,8)	6,3-7,7 (6,9)
Björn Kurtén; Werdelin, L. (1984)		Finland		11,4-13,6 (12,6)	5,2-6,4 (6,0)	14,0-17,0 (16,0)	6,1-7,4 (6,9)
Gomerčić, T. et al. (2010)		Kroatië		11,8-13,4 (12,4)	5,5-6,4 (5,9)		6,0-7,5 (6,8)
Sablin, M. (2001)		Rusland, Kostenki		13,0	5,8	15,7	6,9
Van Bree & Clason (1977)		Nederland, Valkenburg				15,6	
Lynx isiodorensis							
Björn Kurtén; Werdelin, L. (1984)		Etouaires		12,4-14,3 (13,4)	5,7-6,8 (6,3)	14,0-16,3 (15,4)	6,3-8,2 (6,8)
Garrido, G. (2008)		Fonelas P1		11,4	5,3	14,1	5,8
Lynx pardina (pardinus)							
Björn Kurtén; Werdelin, L. (1984)			Man gemiddeld	9,4-11,2 (10,3)	4,3-5,2 (4,9)	12,0-13,9 (12,9)	5,1-6,6 (5,7)
Pertoldi, C. et al. (2006)			Vrouw gemiddeld	10,3	4,9	12,8	5,7
Pertoldi, C. et al. (2006)			Vroeg-Pleistocene	9,9	4,8	12,4	5,5
Montoya, P. et al. (1999)		Quibas	Recent			12,8	5,3
Montoya, P. et al. (1999)						11,3-14,3 (12,8)	4,8-6,0 (5,6)
Lynx (pardinus) spelæus							
Ghezzo, E. et al. (2014)				10,5	5,1	13,1	5,4
Montoya, P. et al. (1999)		L'escale				14,0-16,3 (15,1)	6,4-6,9 (6,7)
Lynx rufus							
Charles Schouwenburg	2200		Recent	9,8	4,1	11,1	4,6
Charles Schouwenburg	2201		Recent	9,4	4,5	10,4	4,9
Lynx canadensis							
Khidas, K. et al. (2013)		Canada, Newfoundland		gem. 10,0	gem. 4,6	gem. 12,6	gem. 5,3
Khidas, K. et al. (2013)		Canada, Cape Breton Island		gem. 9,5	gem. 4,6	gem. 12,6	gem. 5,1
Khidas, K. et al. (2013)		Canada		gem. 9,6	gem. 4,5	gem. 12,2	gem. 5,1
Hidde Bakker			Eigen metingen	9,0	4,5	12,1	5,1

Eigenaar / Publicatie	Nr	Herkomst	Opmerking	L max p4	Dikte max p4	L max m1	Dikte max m1
			<i>Felis silvestris</i>				
Hooijer, D. (1960)	VIII, 6.74	Libanon, Ksâr'akil		9,2	3,8		
Hooijer, D. (1960)	12.40, F3	Libanon, Ksâr'akil				10,2	4,6
			<i>Panthera pardus</i>				
Sauqué (2013)	Ri10.C1.1	Spanje, Los Rincones		15,5	8,9	19,7	8,7
			<i>Panthera spelaea</i>				
Baryshnikov (2011)	ISAK 6809	Wierzschowska Górna, Polen		24,5	13,0	27,1	12,8

Tabel 6. Metingen katachtigen.
Measurements of felids.

of the European wildcat (*Felis silvestris* Schreber, 1777). *Vertebrate Zoology* 62-2, 281-294.

Stefen, C., D. Heidecke (2011). Kraniometrische Variabilität der Wildkatze (*Felis silvestris* Schreber, 1777) im Harzgebiet im Vergleich zu anderen Populationen. *Hercynia N.F.* 44, 253-285.

Tedford, R.H., T. Galusha, M.F. Skinner, B.E. Taylor, R.W. Fields, J.R. Macdonald, J.M. Rensberger, S.D. Webb, D.P. Whistler, (1987) Faunal succession and biochronology of the Arikareean through Hemphillian interval (late Oligocene through earliest Pliocene epochs) in North America. in: M.O. Woudburne (red.) *Cenozoic mammals of North America: Geochronology and biostratigraphy*. University of California Press, 153-210.

Tumison, R. (1987) *Felis lynx*. *Mammalian Species* 269, 1-8.

Turner, A. (1997) *The big cats and their fossil relatives*. Columbia University Press, New York.

Werdelin, L. (1981) Evolution of lynxes. *Annales Zoologici Fennici* 18, 37-71.

Werdelin, L. (1987) Supernumerary teeth in *Lynx lynx* and the irreversibility of evolution. *Journal of Zoology* 211-2, 259-266.

Werdelin, L. (2015) *Reactie op artikel 'The Lynx effect' van de organisatie TwilightBeasts*. <https://twilightbeasts.wordpress.com/2015/09/19/the-lynx-effect/> (05-08-2017).

Werdelin, L., W.J. Sanders (2010) *Cenozoic mammals of Africa*. University of California Press, Londen.

Werdelin, L., N. Yamaguchi, W.E. Johnson, S.J. O'Brien (2010) Phylogeny and evolution of cats (Felidae). in: D. M. Macdonald, A. Loveridge (red.) *Biology and conservation of wild felids*. Oxford University Press, Oxford, 59-82.

Wereld Natuur Fonds (2017) *Iberische lynx*, www.wnf.nl/dieren/dierenbieb-zoogdieren/iberische-lynx.htm (01-11-2017).

Wozencraft, W.C. (1993) Order Carnivora. in: D.E. Wilson, D.M. Reeder (red.) *Mammal species of the world, Second Edition: a taxonomic and geographic reference*. Smithsonian Institution Press, Washington en London, 279-348.