



**HAL**  
open science

# Étude archéozoologique de l'assemblage osseux de grands mammifères de Cooper's D, (Bloubank Valley, Afrique du Sud), site à *Paranthropus robustus*

Raphaël Hanon

► **To cite this version:**

Raphaël Hanon. Étude archéozoologique de l'assemblage osseux de grands mammifères de Cooper's D, (Bloubank Valley, Afrique du Sud), site à *Paranthropus robustus*. Archéologie et Préhistoire. 2016. dumas-01551805

**HAL Id: dumas-01551805**

**<https://dumas.ccsd.cnrs.fr/dumas-01551805>**

Submitted on 30 Jun 2017

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

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



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

Muséum national d'histoire naturelle

Master « Évolution, Patrimoine Naturel et Sociétés »

Spécialité Quaternaire et Préhistoire

Année 2015 / 2016



**Muséum  
national  
d'histoire  
naturelle**

Étude archéozoologique de l'assemblage osseux de grands mammifères de Cooper's D  
(Bloubank Valley, Afrique du Sud), site à *Paranthropus robustus*

HANON Raphaël

Mémoire de Master 2

Dirigé par

Stéphane Péan – MNHN / CNRS, UMR 7194

Sandrine Prat – MNHN / CNRS, UMR 7194

## Table des matières

Remerciements .....	5
1) Introduction .....	6
2) Etat de l'art et problématique .....	6
3) Contexte géologique, chronologique et archéologique .....	10
3.1. Historique des travaux menés à Cooper's .....	10
3.2. Contexte géologique et datation .....	11
3.3. Contexte archéologique .....	16
3.4. Les hominines contemporains du gisement de Cooper's D en Afrique du Sud.....	16
4) Matériel et méthodes .....	18
4.1. Matériel .....	18
4.2. Méthodes .....	18
5) Résultats .....	21
5.1. Spectre faunique .....	21
5.2. Paléoécologie .....	27
Diversité taxinomique .....	28
Masse corporelle .....	29
Mode de locomotion.....	29
Régime alimentaire .....	30
Bilan .....	30
5.3. Ages individuels des suidés.....	30
5.4. Représentation squelettique.....	31
5.5. Modifications taphonomiques .....	37
Etat général de conservation .....	37
Agents climato-édaphiques .....	39
Agents biologiques non-humains .....	40
Agent anthropique .....	48
Discussion .....	59
6) Distribution spatiale .....	61
7) Discussions, conclusions et perspectives .....	62
7.1. Agents taphonomiques impliqués dans l'accumulation de l'assemblage osseux de Cooper's D .....	62
7.2. Comportements de subsistance des hominines du Pléistocène inférieur en Afrique du Sud .....	63
7.3. Conclusion générale et perspectives.....	67

Bibliographie.....	70
Annexes.....	82
Résumé.....	95
Abstract.....	95

FIGURE 1 : LOCALISATION DE LA GROTTE DE COOPER'S ET DES SITES DE LA REGION DU <i>CRADLE OF HUMANKIND</i> .....	11
FIGURE 2 : PLAN SCHEMATIQUE DU SITE DE COOPER'S D.....	12
FIGURE 3 : SCENARIO DE FORMATION DU SITE DE COOPER'S D, VOIR DETAILS DANS LE TEXTE .....	15
FIGURE 4 : DIVERSITE TAXINOMIQUE ET REPRESENTATION DES MAMMIFERES DE L'ASSEMBLAGE DE COOPER'S D.....	21
FIGURE 5 : DIVERSITE TAXINOMIQUE DE L'ORDRE DES CARNIVORES DU GISEMENT DE COOPER'S D .....	23
FIGURE 6 : REPRESENTATION DES DIFFERENTES TAILLES DE BOVIDES A COOPER'S D .....	25
FIGURE 7 : REPRESENTATION ET DIVERSITE TAXINOMIQUE DES BOVIDES AU SEIN DE L'ASSEMBLAGE DE COOPER'S D.....	26
FIGURE 8 : REPRESENTATION SQUELETTIQUE DES SUIDES DE COOPER'S D EN FONCTION DE LEUR STADE DE DEVELOPPEMENT .....	31
FIGURE 9 : REPRESENTATION SQUELETTIQUE DES DIFFERENTES CLASSES DE TAILLE DE BOVIDES DE COOPER'S D, EN NR .....	32
FIGURE 10 : REPRESENTATION SQUELETTIQUE DES DIFFERENTES CLASSES DE TAILLE DE BOVIDES DE COOPER'S D, EN NME.....	33
FIGURE 11 : REPRESENTATION SQUELETTIQUE DES SUIDES, EN NOMBRE DE RESTES, NOMBRE MINIMAL D'ELEMENTS ET EN UAM% ..	34
FIGURE 12 : REPRESENTATION SQUELETTIQUE DES RESTES DE SUIDES DE COOPER'S D, EN UAM% ET %SURVIE.....	35
FIGURE 13 : REPRESENTATION SQUELETTIQUE DES EQUIDES DE COOPER'S D, EN NOMBRE DE RESTES, NOMBRE MINIMAL D'ELEMENTS ET EN UAM%.....	35
FIGURE 14 : DISTRIBUTION DU NOMBRE D'ESQUILLES OSSEUSES INDETERMINEES DE COOPER'S D SELON LEUR LONGUEUR .....	38
FIGURE 15 : EXEMPLES D'OS LONGS DE COOPER'S D MODIFIES PAR L'ACTION DES CARNIVORES.....	41
FIGURE 16 : EXEMPLES D'OS INDETERMINEES DE COOPER'S D REGURGITES PAR LA HYENE .....	44
FIGURE 17 : MARQUE ATTRIBUEE A L'ACTION D'UN PETIT RONGEUR (CD.3533) DE COOPER'S D. ....	44
FIGURE 18 : SURFACE ARTICULAIRE DISTALE D'UN METAPODIEN DE SUIDES (CD.5338) DE COOPER'S D, MONTRANT DES MARQUES ATTRIBUEES A DES GALERIES DE DERMESTES ( <i>DERMESTES</i> ).....	45
FIGURE 19 : MODIFICATIONS ISSUES DE L'ACTION DES INSECTES AU SEIN DE L'ASSEMBLAGE OSSEUX ETUDIE DE COOPER'S D.....	46
FIGURE 20 : VERMICULATIONS OBSERVEES A LA SURFACE D'UNE MANDIBULE D'EQUIDES (CD.9375) DE COOPER'S D.....	47
FIGURE 21 : EXEMPLES DE MARQUES INTERPRETEES COMME RESULTANT D'UN PROCESSUS DE PIETINEMENT AU SEIN DE L'ASSEMBLAGE DE COOPER'S D.....	48
FIGURE 22 : TRACES DE DECOUPE VISIBLES SUR UNE PHALANGE PROXIMALE DE BOVIDE DE TAILLE II (CF. <i>REDUNCA ARUNDINUM</i> ) CD.16947 DE COOPER'S D .....	49
FIGURE 23 : DETAIL DES MARQUES (SET 1) VISIBLES SUR LA SURFACE CRANIALE D'UNE PHALANGE DE BOVIDE DE TAILLE II (CF. <i>REDUNCA ARUNDINUM</i> ) CD.16947 DE COOPER'S D .....	50
FIGURE 24 : DETAIL DES MARQUES (SET 2) VISIBLES SUR LA SURFACE MEDIALE D'UNE PHALANGE DE BOVIDE DE TAILLE II (CF. <i>REDUNCA ARUNDINUM</i> ) CD.16947 DE COOPER'S D .....	50
FIGURE 25 : DETAIL DES MARQUES (SET 3) VISIBLES SUR LA SURFACE LATERALE D'UNE PHALANGE DE BOVIDE DE TAILLE II (CF. <i>REDUNCA ARUNDINUM</i> ) CD.16947 DE COOPER'S D .....	51
FIGURE 26 : DETAIL DES MARQUES (SET 4) VISIBLES SUR LA SURFACE CAUDALE D'UNE PHALANGE DE BOVIDE DE TAILLE II (CF. <i>REDUNCA ARUNDINUM</i> ) CD.16947 DE COOPER'S D .....	51
FIGURE 27 : PIED D'AGNEAU ( <i>OVIS ARIES</i> ) SUJET A LA DECOUPE EXPERIMENTALE .....	53
FIGURE 28 : MARQUES EXPERIMENTALES DE DECOUPE SUR PHALANGE PROXIMALE DE MOUTON PRODUITES A L'AIDE D'ECLATS DE CHERT ET MARQUE PRESENTE SUR UN FRAGMENT DIAPHYSAIRE DE TIBIA DE GRAND BOVIDE (CD.1643) DE COOPER'S D .....	54
FIGURE 29 : MARQUES EXPERIMENTALES DE DECOUPE SUR PHALANGE PROXIMALE DE MOUTON PRODUITES A L'AIDE D'ECLATS DE CHERT ET MARQUES VISIBLES SUR LA FACE MEDIALE (SET 2) D'UNE PHALANGE DE BOVIDE DE TAILLE MOYENNE (CD.16947, PROBABLEMENT <i>REDUNCA ARUNDINUM</i> ) DE COOPER'S D.....	55
FIGURE 30 : COMPARAISON DES MARQUES EXPERIMENTALES DE DECOUPE VISIBLE SUR LA SURFACE CRANIALE D'UNE PHALANGE PROXIMALE DE MOUTON PRODUITES A L'AIDE D'ECLATS DE CHERT (A DROITE) AVEC LES MARQUES VISIBLES SUR LA FACE CRANIALE (SET 1) D'UNE PHALANGE DE BOVIDE DE TAILLE MOYENNE (CD.16947, PROBABLEMENT <i>REDUNCA ARUNDINUM</i> ) DE COOPER'S D .....	55
FIGURE 31 : PHENOGRAMME DES MARQUES LINEAIRES PRESENTEES SUR LES RESTES OSSEUX ANALYSES DE COOPER'S D ET DES PIECES DE REFERENCE .....	56
FIGURE 32 : PIECES INTERPRETEES COMME OUTILS EN OS DE COOPER'S D .....	58
FIGURE 33 : PHOTOS DES MARQUES D'UTILISATION VISIBLES AUX EXTREMITES DES PIECES INTERPRETEES COMME OUTILS EN OS DE COOPER'S D .....	58

TABLEAU 1 : INVENTAIRE DES RESTES D'HOMININES RETROUVES A COOPER'S D (D'APRES DE RUITER <i>ET AL.</i> , 2009).....	11
TABLEAU 2 : DIAGRAMMES PALEOECOLOGIQUE DE LA FAUNE DE COOPER'S D, EN % DU DE NOMBRE D'ESPECES.....	28
TABLEAU 3 : DENOMBREMENT DES PIECES ETUDIEES DE COOPER'S D PRESENTANT DES MODIFICATIONS TAPHONOMIQUES, EN NOMBRE DE RESTES. ....	37
TABLEAU 4 : TAUX DE FRAGMENTATION DES RESTES DE SUIDES ET DE BOVIDES (NR/NME) DE COOPER'S D.....	39
TABLEAU 5 : DISTRIBUTION DES RESTES SELON LEUR STADE D'INTEMPERISATION.....	39
TABLEAU 6 : DISTRIBUTION DES RESTES SELON LES MODIFICATIONS TAPHONOMIQUES ATTRIBUEES A L'ACTION DES CARNIVORES AU SEIN DE L'ASSEMBLAGE ETUDIE DE COOPER'S D.....	41
TABLEAU 7 : DISTRIBUTION DES TRACES DE MACHONNEMENT SELON LES ELEMENTS SQUELETTIQUES DE L'ASSEMBLAGE ETUDIE DE COOPER'S D.....	42
TABLEAU 8 : NATURE ANATOMIQUE DES OS PORTANT DES MARQUES DE DIGESTION AU SEIN DE L'ASSEMBLAGE ETUDIE DE COOPER'S D.....	43
TABLEAU 9 : DIMENSIONS DES OUTILS EN OS DE COOPER'S D.....	57

## Remerciements

Mes premiers remerciements vont à Stéphane Péan et Sandrine Prat pour le temps qu'ils m'ont consacré, pour les conseils qu'ils m'ont prodigués et qui ont co-encadrés ce travail de recherche. Je remercie Christine Steininger de m'avoir permis d'étudier ce riche site qu'est Cooper's et de participer ainsi à une large collaboration internationale au sein de l'*Evolutionary Studies Institute* de l'Université de Witwatersrand à Johannesburg, Afrique du Sud. Je remercie également Sylvain Pont et le service Microscopie électronique à balayage de la direction des collections du Muséum National d'Histoire Naturelle pour m'avoir autorisé l'accès au MEB.

Merci à Tandi Scott-Turner d'avoir organisé mon séjour à Johannesburg. Je remercie Job Kibii et Katie Joseph de m'avoir accueilli sur le site de Gondolin pendant deux semaines. Un grand remerciement revient à Tea Jashashvili pour avoir eu la gentillesse de m'héberger et de m'encourager. Merci à tous les collègues avec qui j'ai discuté et partagé, Lucinda Backwell, Aurore Val, Jessica et Ignacio. Merci à Dominic Stratford et Travis Pickering de m'avoir permis de visiter respectivement les sites de Sterkfontein et Swartkrans. Et merci à la société Chpolansky et à Jean-Paul Moreau d'avoir cofinancé cette mission en Afrique du Sud avec la participation de l'Université du Witwatersrand.

De plus, je tiens à remercier ma famille, mes parents et mon frère pour leur soutien indéfectible. Quelques remerciements en particulier sont nécessaires. Merci à Lilian et Loïc pour cette longue discussion nocturne qui aura, de près ou de loin, influencé ce travail de recherche. Merci à Alexandre pour son soutien quotidien depuis plus d'une décennie. A Raphaël, Audrey ainsi qu'à Yacine pour leur discussion et leurs questions enjouées. A Laura pour son soutien moral. Merci à Véronique pour les corrections apportées à ce mémoire. Un dernier merci à Louise, qui a su écouter, comprendre mais également enrichir ce travail. Merci à tous.

## 1) Introduction

L'histoire des gisements fossilifères est toujours complexe, correspondant pour la majorité des cas à un palimpseste taphonomique, c'est-à-dire à l'accumulation des processus pré- et/ou post-dépositionnels au sein l'assemblage osseux. En Afrique du Sud, le contexte géologique des sites plio-pléistocènes complique la lecture des processus taphonomiques. La plupart correspondent à des remplissages de grottes en substrat calcaire dolomitique. Ce type de formation géologique favorise les accumulations de sédiments fossilifères par l'existence de pièges naturels mais également par leur capacité à servir d'abri ou de tanière à de nombreux agents taphonomiques biologiques (Brain, 1981 ; Bountalis & Kuhn, 2014). Différents agents accumulateurs (pièges naturels, carnivores, porc-épic, rapaces et hominines<sup>1</sup> notamment) et modificateurs (agents climato-édaphiques, carnivores, porc-épic, insectes, végétaux et hominines notamment) de l'assemblage osseux masquent une partie des informations nécessaires à la reconstitution des comportements des hominines. De plus, la contemporanéité de certaines espèces d'hominines telles que les premiers représentants du genre *Homo* ainsi que *Paranthropus robustus*, vont rendre difficile l'attribution des comportements techniques et/ou de subsistance. L'évaluation et la caractérisation de l'impact de chaque agent accumulateur sur l'assemblage s'avèrent alors nécessaires avant toute interprétation comportementale ou paléoécologique.

## 2) Etat de l'art et problématique

C'est en étudiant l'assemblage osseux du site de Makapansgat que Raymond Dart débuta ses recherches sur l'origine et l'histoire de ce gisement plio-pléistocène, où il trouva des restes d'hominines qu'il nomma *Australopithecus prometheus* (Dart, 1957a, b, 1960, 1962). C'est à partir de cet assemblage qu'il développa la théorie du « singe tueur » et de la « culture ostéodontokératique » attribuée aux australopithèques, en se basant principalement sur la lecture des modifications de surface des fossiles ainsi que la représentation squelettique des différents taxons.

C. K. Brain (1958, 1981) entreprit un travail pionnier de révision des assemblages osseux sud-africains et remit en question les hypothèses de Dart. Pour cela, il mena une importante démarche expérimentale en reproduisant les processus taphonomiques afin de comparer les

---

<sup>1</sup> Nous entendons par « hominines » les espèces de la sous-tribu *Hominina*, qui comprend les hominines anciens depuis *Sahelanthropus tchadensis*, les australopithèques, paranthropes et les espèces du genre *Homo* (Lecointre & Le Guyader, 2001).

résultats aux données archéologiques (Brain, 1981). En effet, ce chercheur désigna les grands carnivores comme les principaux agents accumulateurs de fossiles dans les cavités sud-africaines. La mise en évidence de l'existence de nombreux filtres taphonomiques, pouvant altérer les interprétations concernant les comportements des premiers hominines, sera son principal axe de recherche. Il définira lui-même sa problématique comme :

« *To analyse the fossil assemblages [...] in order to decide how these bones may have found their way into the caves and to draw conclusions about the behavior of the hominids and other animals that interacted with them* » (Brain, 1981, p.7).

Cette problématique taphonomique est maintenant au cœur de toute étude archéozoologique d'un assemblage osseux afin de comprendre au mieux la paléoécologie et les comportements des hominines. L'étude des comportements de subsistance est particulièrement difficile lorsque plusieurs espèces sont synchroniques et sympatriques dans les dépôts géologiques. Les différents indices sur les comportements sont difficilement associables à l'une ou l'autre espèce. En Afrique du Sud, la contemporanéité de *Paranthropus robustus* avec les premiers représentants du genre *Homo* complexifient les interprétations comportementales ou alimentaires (cf. partie III).

Depuis le milieu des années 1950, c'est l'hypothèse de J. T. Robinson (1954, 1963) qui prédomine, selon laquelle *Paranthropus* et *Telanthropus capensis* (aujourd'hui assimilé à *Homo* sp.) ne présentent pas la même adaptation alimentaire, par leurs différences morphologiques notamment au niveau de la denture. L'hyper développement de l'appareil masticateur des paranthropes indique qu'il serait un végétarien spécialisé dans la consommation d'aliments durs hautement abrasifs (racines, tubercules, noix), tandis qu'*Homo* serait plus omnivore et généraliste, intégrant parfois de la viande dans son alimentation (Robinson, 1954, 1963 ; Brain, 1981 ; Pickering, 2006).

Cependant, les analyses isotopiques (Sponheimer, *et al.* 2005, 2006 ; Lee-Thorp *et al.*, 2010 ; Ungar & Sponheimer, 2011 ; Balter *et al.*, 2012 ; Henry *et al.*, 2012) livrent des résultats contraires à une spécialisation alimentaire et correspondent plutôt à un élargissement des ressources alimentaires exploitables, permettant alors la consommation de la ressource la plus abondante dans l'environnement en cas de besoin, c'est-à-dire les aliments durs (Ungar & Deagling, 2013). L'analyse des micro-usures dentaires des paranthropes montre une importante variation et correspondent plutôt à la consommation d'aliments durs seulement en cas de besoin,



lorsque la nourriture préférentielle, plus souple, n'est pas disponible (Grine, 1986 ; Ungar & Grine, 1991 ; Ungar & Sponheimer, 2011 ; Balter *et al.*, 2012).

Bien que l'appareil masticateur de *Paranthropus robustus* soit morphologiquement adapté à la consommation d'aliments durs, il lui permet également de se nourrir d'aliments moins durs (Ungar & Deagling, 2013). L'ensemble de ces données correspondent bien au paradoxe de Liem (1980), qui fut d'abord observé chez les populations de Cichlidés des grands lacs africains, selon lequel la morphologie de l'appareil masticateur peut ne pas correspondre au régime alimentaire (Robinson & Wilson, 1998). Le paradoxe de Liem met donc en évidence la différence entre adaptation morphologique et capacité réelle.

L'ajout de nouvelles données sur le contexte archéologique permet également la révision des comportements de subsistance des différents hominines du Pléistocène inférieur. La découverte d'outils datés à 3,33 millions d'années sur le site de Lomekwi 3 au Kenya (Harmand *et al.*, 2015) nécessite de réévaluer l'interprétation des comportements de subsistance des premiers hominines. Ces outils sont plus vieux que les premiers représentants du genre *Homo* (Villmoare *et al.*, 2015) et les paranthropes sont fréquemment retrouvés en association avec des outils lithiques et/ou en os (Leakey *et al.*, 1964 ; Brain, 1981, 2004 ; Pickering, 1999 ; Kuman, 2007 ; Backwell & d'Errico, 2003, 2008). Susman (1988a, 1988b, 1991) évoque trois phénomènes dans l'histoire de la paléanthropologie, qui ont écarté à tort l'hypothèse selon laquelle *Paranthropus* était capable d'utiliser des outils. Tout d'abord, *Paranthropus* a une capacité crânienne (500 – 550 cm<sup>3</sup>) en dessous du « rubicon cérébral » d'appartenance au genre *Homo* fixé à un minimum de 750 cm<sup>3</sup> par Arthur Keith (1948). Selon Robinson (1972), le régime alimentaire végétarien, ainsi que cette capacité crânienne relativement faible, l'amène à penser que *Paranthropus* n'avaient pas les facultés pour utiliser ou fabriquer des outils (Susman, 1991). Le deuxième phénomène est la description originelle de ce que Broom (1942) pensait être les os de la main de *Paranthropus robustus* (TM 1517) provenant du site de Kromdraai B, mais qui se sont révélés appartenir à un genre éteint de babouin (Day & Thornton, 1986 ; Susman, 1991, 1998). Cette description a alors appuyé pendant longtemps l'hypothèse d'une incapacité à utiliser ou produire des outils de la part de *Paranthropus robustus* étant donné les caractères morphologiques primitifs de « sa » main. Les fouilles menées sur le gisement de Swartkrans ont depuis livré plusieurs os de la main attribués à *Paranthropus robustus* (SKX 5016, 5018, 5019, 5020, 5021, 5022, 8963, 9449, 22741), dont la morphologie indique une capacité à utiliser des outils (Susman 1988a, 1988b, 2004) et sans pouvoir écarter la possibilité d'en produire (Susman, 2004). La description des os de la main de *Paranthropus robustus* a

également permis de démontrer une faible adaptation à l'arboricole comparé à *Australopithecus afarensis* et *Australopithecus africanus* (Susman, 2004). Il semble donc qu'il ait évolué dans un environnement plus ouvert que ce qui était admis jusqu'à présent (Brain, 1981), un milieu également côtoyé par les premiers représentants du genre *Homo*. Le troisième phénomène est la description d'*Homo habilis*, espèce contemporaine des paranthropes, qui présente des caractères anatomiques plus modernes. Les outils découverts dans les couches contemporaines à *Homo* et *Paranthropus boisei* (*Zinjanthropus*) à Olduvai (Tanzanie) ont donc été associés avant tout à *Homo* qui est, de par sa modernité anatomique, l'artisan le plus probable selon les auteurs (Leakey *et al.*, 1964 ; Susman, 1988a) :

« *While it is possible that Zinjanthropus and Homo habilis both made stone tools, it is probable that the latter was the more advanced tool maker and that the Zinjanthropus skull represents an intruder (or a victim) on a Homo habilis living site.* » (Leakey *et al.*, 1964).

Ces trois phénomènes historiques ont influencé la lecture des résultats archéologiques, paléoécologiques ainsi que l'appréciation des comportements de subsistance de *Paranthropus robustus* (Susman, 1988a, 1991). Il est nécessaire à l'heure actuelle de réévaluer ces éléments de réflexion induits par des paradigmes discutables, afin d'appréhender au mieux les comportements de subsistance de *Paranthropus robustus*. Pour cela, nous avons entrepris d'étudier l'assemblage osseux mammalien du site Cooper's D, gisement peu connu, dont les fouilles ont livré des restes attribués à *Paranthropus robustus* (Berger *et al.*, 2003 ; De Ruiter *et al.*, 2009 ; Val *et al.*, 2014). Par une approche archéozoologique, il s'agit d'apporter ici de nouveaux éléments sur les comportements de subsistance des hominines du Pléistocène inférieur d'Afrique du Sud.

L'assemblage fossile du site de Cooper's D a fait l'objet de deux précédentes études taphonomiques, l'une sur les primates (Val *et al.*, 2014) et l'autre sur un plus large échantillon de grands mammifères (Berger *et al.*, 2003 ; De Ruiter *et al.*, 2009). Des questions demeurent sur l'origine et l'histoire de l'accumulation osseuse : il semble que le principal agent accumulateur de l'assemblage soit la hyène brune (*Parahyaena brunnea*), bien que le léopard soit également évoqué comme agent probablement responsable de l'accumulation (Berger *et al.* 2003 ; De Ruiter *et al.*, 2009 ; Val *et al.*, 2014).

La présente étude a consisté en l'analyse paléontologique, taphonomique, paléoécologique et palethnographique d'un échantillon de l'assemblage osseux des suidés, des équidés ainsi que d'un échantillon sélectionné sur les modifications taphonomiques provenant du site de

Cooper's D, tout en mettant également en place un cadre méthodologique à l'analyse taphonomique des modifications de surface osseuse des fossiles issus des sites archéologiques et paléontologiques. Ce travail concerne principalement l'assemblage de suidés, qui est exceptionnellement abondant par rapport aux autres sites de la région du *Cradle of Humankind* (Berger *et al.*, 2003). Par ailleurs, les méthodes des diagrammes paléoécologiques (Flemming, 1973) et de l'indice de Simpson (1949), méthodes inédites pour les sites Pléistocène inférieur d'Afrique du Sud, ont été appliquées afin de reconstituer l'environnement dans lequel était présent *Paranthropus*.

Notre interrogation porte sur les différents agents responsables de l'accumulation des fossiles de grands mammifères du gisement de Cooper's D et les interprétations que nous pouvons en déduire concernant la paléoécologie et les comportements de subsistance de *Paranthropus robustus*.

### 3) Contexte géologique, chronologique et archéologique

#### 3.1. Historique des travaux menés à Cooper's

La découverte d'une dent attribuée à *Plesianthropus transvaalensis* (aujourd'hui synonyme d'*Australopithecus africanus*) en décembre 1939 par Julius Staz, et décrite par J. C. Middleton Shaw sur le terrain de la ferme de Mr. Cooper (Middleton Shaw, 1939 ; Berger *et al.*, 1995) a ouvert la voie à de nombreuses recherches de terrain mais également de laboratoire, qui se poursuivent encore aujourd'hui. Au sein de cette région nommée aujourd'hui le *Cradle of Humankind*, la recherche était fortement marquée par les multiples découvertes de gisements plio-pléistocène ayant livré des fossiles d'hominines exceptionnels, comme le gisement de Sterkfontein en 1936 ou celui de Kromdraai en 1938 par R. Broom (1936, 1938). Les travaux menés à Cooper's en 1954, dans une ancienne cavité minière (Brain, 1958), sont alors passés relativement inaperçus. Ces fouilles n'ayant pas livré de restes d'hominines, le site a été fermé après deux mois de terrain (*ibid*).

Ce n'est qu'en 1995, lors de l'étude de restes provenant d'une boîte étiquetée au nom du site Cooper's A au sein du Transvaal Museum de Pretoria, provenant des prélèvements effectués soit par Middleton Shaw soit lors des fouilles de C. K. Brain, que Martin Pickford et Francis Thackeray ont découvert une incisive attribuée au genre *Australopithecus* ou aux premiers représentants du genre *Homo* (Berger *et al.*, 1995). La difficulté rencontrée par ces auteurs pour

localiser et différencier les localités de Cooper's A et B les conduit à conclure qu'il s'agissait du même site (*ibid*).

En 2001, de nouvelles recherches de terrain ont été entreprises au sein d'un nouveau gisement nommé Cooper's D, distinct des localités Cooper's A et B, constitué de remplissages décalcifiés de brèche dolomitique (Berger *et al.*, 2003). Ces fouilles ont permis de mettre au jour de nouveaux restes d'hominines attribués à *Paranthropus robustus* (Tab. 1), dont trois dents isolées, un fragment de mandibule et une vertèbre lombaire mais également un matériel faunique abondant et des outils lithiques (Berger *et al.*, 2003 ; Kuman, 2003, 2007 ; De Ruiter *et al.*, 2009).

Spécimen	Element	Latéralisation	Attribution taxinomique
CD.1634	Deuxième molaire déciduale supérieure	Gauche	<i>P. robustus</i>
CD.1638	Première molaire déciduale inférieure	Gauche	<i>P. robustus</i>
CD.5773	Vertèbre thoracique	-	Hominidae indet.
CD.5774	M <sup>1</sup>	Gauche	<i>P. robustus</i>
CD.6807	Mandibule	Gauche	<i>cf. P. robustus</i>
CD.17796	Mandibule	Droit	<i>cf. P. robustus</i>
CD.22619	Première molaire déciduale supérieures	Gauche	<i>P. robustus</i>

Tableau 1 : Inventaire des restes d'hominines retrouvés à Cooper's D (d'après De Ruiter *et al.*, 2009)

### 3.2. Contexte géologique et datation

La grotte de Cooper's est située dans le *Cradle of Humankind* (Afrique du Sud) à 1,5 km au nord-est de Sterkfontein, 1 km au sud-ouest de Kromdraai et à environ 45 km au nord-ouest de Johannesburg (Fig. 1 ; Berger *et al.*, 2003 ; De Ruiter *et al.*, 2009 ; Val *et al.*, 2014).

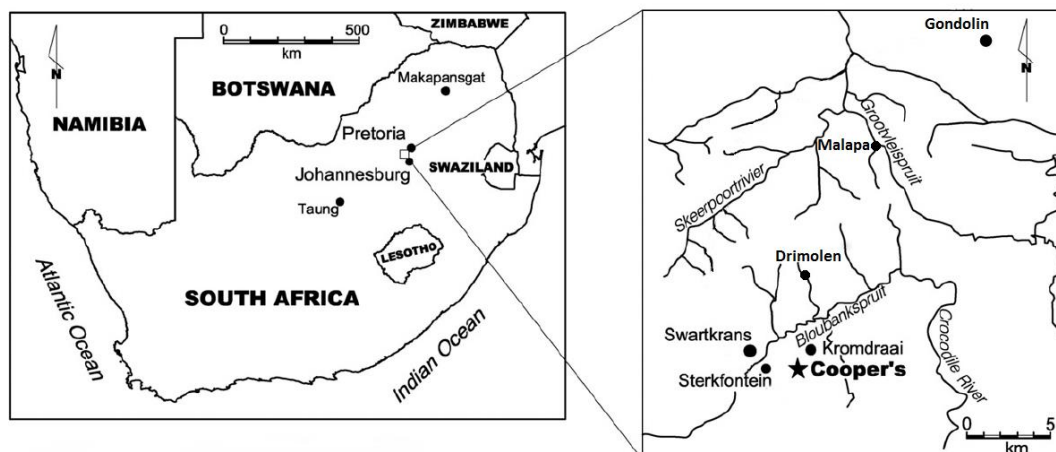


Figure 1 : Localisation de la grotte de Cooper's et des sites de la région du *Cradle of Humankind* (modifié d'après Val *et al.* 2014)

Cette région correspond géologiquement à la Formation de Monte Cristo (Sous-groupe de Malmani, Super groupe stratigraphique du Transvaal) qui est un dépôt de type karstique (Berger *et al.*, 2003) composé majoritairement de dolomite et de chert. Les remplissages de la grotte de Cooper's se présentent aujourd'hui sous la forme de brèches dolomitiques (De Ruiter *et al.*, 2009). Une brèche est une roche composée d'éléments anguleux, appelés clastes, supérieurs à deux millimètres, pris dans un ciment nommé matrice sédimentaire. Elle se forme par calcification des dépôts sédimentaires en contexte de grotte. L'eau qui traverse la roche calcaire, que ce soit par infiltration ou par montée de la nappe phréatique, se charge en carbonates de calcium ( $\text{CaCO}_3$ ). Ces carbonates présents dans l'eau peuvent reprecipiter si les mouvements d'air sont suffisants pour permettre l'évaporation de l'eau. Les dépôts sédimentaires, qui peuvent contenir des ossements, se calcifient alors pour former une brèche. Sous l'érosion de l'eau, du climat mais aussi de la végétation (Brain, 1958 ; De Ruiter *et al.*, 2009), les brèches se creusent et se décalcifient ; elles forment alors une série de monticules de brèche clastique ainsi que des chenaux irréguliers (Brain, 1981, 2004 ; De Ruiter *et al.*, 2009). Les sédiments décalcifiés, issus de l'érosion de la brèche, se déposent alors au sein de ces chenaux, dans lesquels on peut observer de nombreux fossiles mais aussi des outils lithiques (*ibid.*).

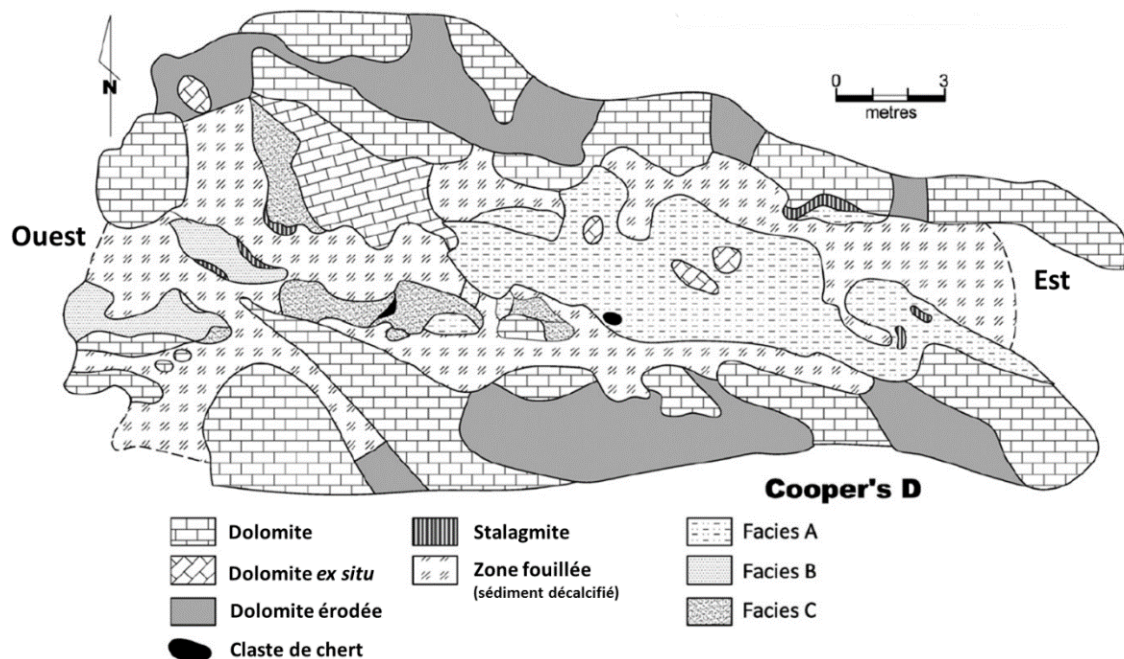


Figure 2 : Plan schématique du site de Cooper's D (modifié d'après Val et al. 2014)

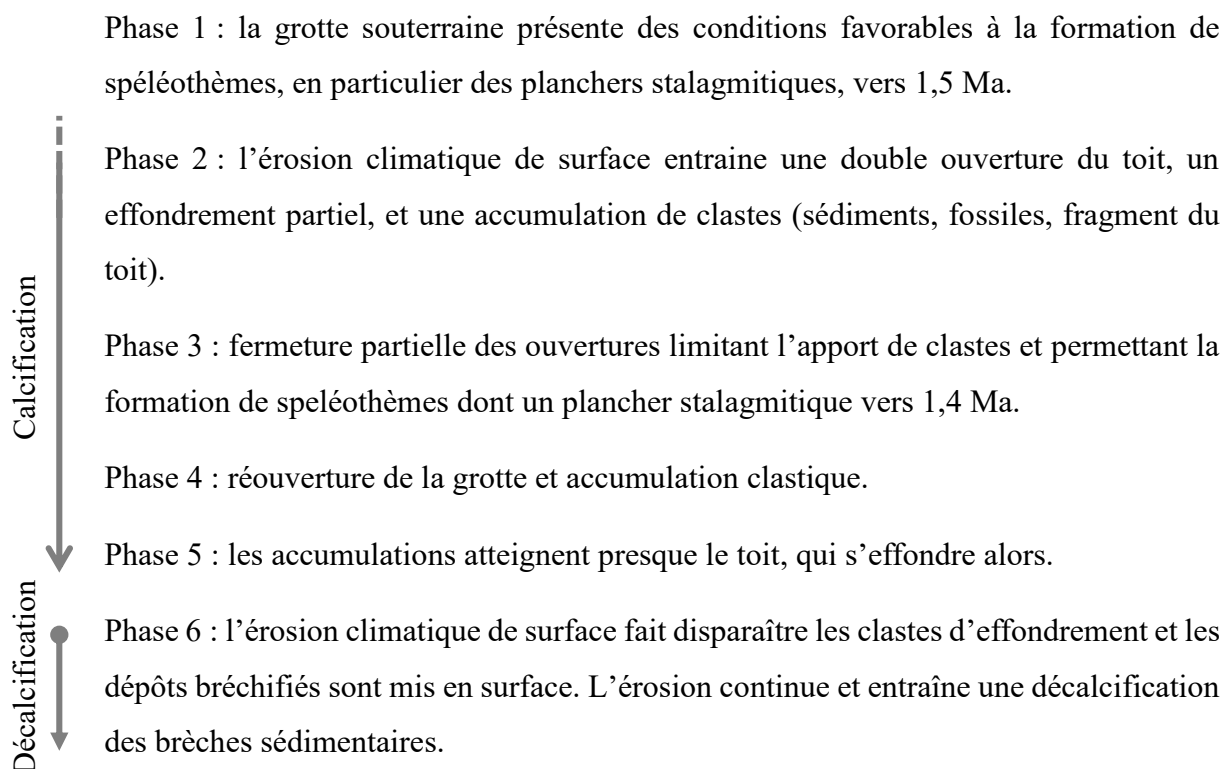
Le processus de décalcification est complexe et encore mal connu. Il peut produire un dépôt sédimentaire constitué de fossiles issus de l'érosion de différentes brèches qui ne sont pas toujours contemporaines. Il est parfois difficile d'identifier la provenance des fossiles issus des sédiments décalcifiés et de les attribuer à une brèche en particulier. Le remaniement provoque quantité de processus taphonomiques différents comme la compaction, la bioturbation et/ou l'hydroturbation (De Ruiter *et al.*, 2009). Dans la majorité des cas, lorsque l'analyse du dépôt ne montre aucun diachronisme, un dépôt décalcifié est considéré comme un ensemble homogène (Kuman & Clarke, 2000).

En ce qui concerne le site de Cooper's D, deux zones de dépôts ont été identifiées (Fig. 2) : Cooper's D Est et Ouest, qui correspondent à deux parties distinctes de la grotte comprenant des dépôts calcifiés et décalcifiés (Berger *et al.*, 2003 ; De Ruiter *et al.*, 2009). Les relations stratigraphiques entre les deux dépôts indiquent que Cooper's D Ouest est plus ancien que Cooper's D Est. L'ensemble repose sur un sol dolomitique sur lequel plusieurs formes de spéléothèmes ont été formées avant l'ouverture de la grotte. Le dépôt Ouest correspond à la majeure partie inférieure de la séquence, composée de sable fin et comporte une abondance de restes de micromammifères. La brèche forme un cône d'accumulation caractéristique des dépôts de grotte issus d'une ouverture verticale ou subverticale. Le dépôt est séparé en deux par un mince plancher stalagmitique. La présence de différents spéléothèmes au sein de ce dépôt comme les stalagmites, les coulées ou les planchers stalagmitiques, ainsi que la faible proportion de clastes dolomitiques provenant de l'effondrement du toit, indiquent que ce dépôt a été formé au sein d'une grotte relativement bien fermée. Le dépôt de Cooper's D Est est plus grossier, avec la présence de claste supérieur à 50 cm, mais présente également une forme en cône. Le dépôt est recouvert par de nombreux clastes issus de l'effondrement du toit, dont de la dolomite et des spéléothèmes. Une fine couche de plancher stalagmitique, qui est la même que celle du dépôt ouest, sépare également la brèche en deux (De Ruiter *et al.*, 2009). Le matériel osseux est plus ou moins aligné horizontalement avec le sédiment, mais aucune orientation préférentielle n'est observée pour les clastes dolomitiques ou de chert.

L'existence de deux entrées contemporaines au sein de la grotte, l'une au nord-est, l'autre au sud-ouest a été mise en évidence par l'existence de différents faciès sédimentaires (Berger *et al.*, 2003). A Cooper's D, trois faciès sédimentaires (A, B et C) ont pu être identifiés au sein des brèches calcifiées (De Ruiter *et al.*, 2009). Le faciès A est concentré dans la section Cooper's D Est ; il correspond à un sédiment sablonneux brun-rougeâtre comportant des clastes dolomitiques grossiers, des restes de macromammifères et des artefacts lithiques. Le faciès B

est situé dans la section Cooper's D Ouest et correspond à plusieurs unités de sédiment sablonneux brun-rougeâtre séparées par des formations stalagmitiques, et comportant des clastes de petite taille, de nombreux fossiles mais moins d'outils lithiques que le faciès A (De Ruiter *et al.*, 2009 ; Val *et al.*, 2014). Enfin, le faciès C est situé dans la partie nord-ouest, entre A et B, et présente un sédiment sablonneux brun-rouge, avec très peu de clastes dolomitiques, extrêmement riche en restes de micromammifères (De Ruiter *et al.*, 2009). Les faciès A et B se distinguent principalement par la richesse en fossiles et la taille des clastes. Le faciès B, présent dans la section Ouest, présente alors un sédiment plus fin et plus riche en fossiles que le faciès A.

De Ruiter *et al.* (2009) proposent un scénario de formation de la grotte de Cooper's D en croisant les données stratigraphiques et les datations (Fig. 3). Les étapes évolutives sont les suivantes :



A Cooper's D, les planchers stalagmitiques interstratifiés avec les dépôts calcifiés ont été datés par la méthode U-Pb (De Ruiter *et al.*, 2009). Ainsi, les dépôts compris entre ces deux planchers stalagmitiques se sont accumulés approximativement entre 1,413 et 1,526 millions d'années. Les sédiments présents au-dessus du plancher supérieur sont donc plus jeunes que 1,4 Ma. Nous



pouvons cependant donner un âge approximatif à la brèche fossilifère calcifiée compris entre 1,5 et 1,4 millions d'années, avec une partie supérieure plus jeune.

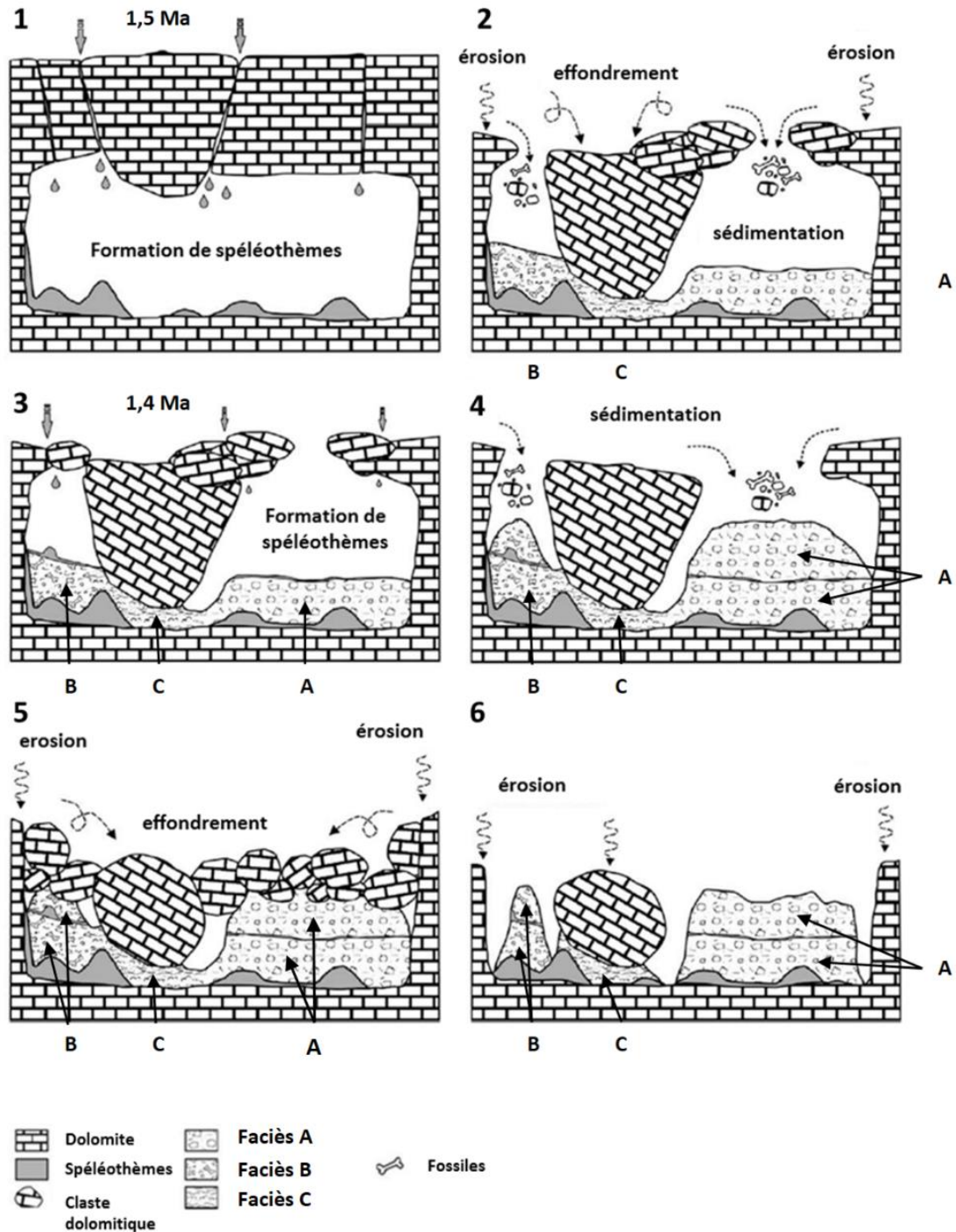


Figure 3 : Scénario de formation du site de Cooper's D, voir détails dans le texte (modifié d'après De Ruiter *et al.* 2009)



### 3.3. Contexte archéologique

D'après les études disponibles du matériel archéologique de Cooper's D, une cinquantaine d'outils lithiques sont répertoriés sans être assignés à une industrie en particulier (Hall, 2004 *in* Kuman, 2007). Toutefois, on note l'absence totale de biface au sein de l'assemblage lithique (Kuman, 2007). Jusqu'à présent, aucune autre trace d'activités anthropiques (outils en os, marques de découpe ou de percussion) n'a été décrite au sein de l'assemblage de Cooper's D (De Ruiter *et al.*, 2009).

### 3.4. Les hominines contemporains du gisement de Cooper's D en Afrique du Sud

Durant la période 1,5 – 1,4 Ma d'accumulation de la majeure partie du dépôt de Cooper's D, deux genres d'hominines sont présents en Afrique du Sud. On distingue alors l'espèce *Paranthropus robustus* de celles du genre *Homo*, qui regroupe des fossiles dont l'attribution diffère selon les auteurs entre *Homo habilis* et *Homo ergaster*.

*Homo sp.* (2,0 Ma – 1,0 Ma)<sup>1</sup> – En Afrique du Sud, des fossiles attribués aux premiers représentants du genre *Homo* sont retrouvés dans le membre 5 (*West et Stw53 breccia*) de Sterkfontein (Brain, 1981 ; Pickering, 1999 ; Kuman & Clarke, 2000 ; Pickering *et al.*, 2000), à Drimolen (Keyser, 2000 ; Keyser *et al.*, 2000), ainsi que dans les membres 1 à 3 de Swartkrans (Brain, 1981, 2004 ; Gibbon *et al.*, 2014 ; Wood & Boyle, 2016). Les premiers représentants du genre *Homo* montrent une importante variabilité morphologique, tant au niveau de la denture que du volume endocrânien, compris entre 500 et 800 cm<sup>3</sup> (Wood & Boyle, 2016). Les analyses du ratio Sr/Ca et Ba/Ca indiquent un régime alimentaire moins varié que chez *Australopithecus africanus* mais une consommation de viande relativement importante (Balter *et al.*, 2012). Les analyses des micro-usures dentaires indiquent, quant à elles, une certaine variabilité dans le régime alimentaire des premiers *Homo* (Ungar *et al.*, 2006). En effet, les auteurs ont mis en évidence l'existence de « deux groupes », l'un (*Homo ergaster* et *Homo sp.* de Swartkrans) se nourrissant d'aliments plus durs que l'autre (*Homo habilis* de Sterkfontein).

*Paranthropus robustus* (2,0 – 1,0 Ma) – Espèce endémique et seule représentante du genre *Paranthropus* en Afrique du Sud, *P. robustus* a été mis au jour dans 6 sites au total : Kromdraai B (Broom, 1938 ; Brain, 1981), le membre 5 (*Oldowan Infill*) de Sterkfontein (Pickering, 1999 ; Kuman & Clarke, 2000 ; Pickering & Dominguez-Rodrigo, 2006), Drimolen (Keyser, 2000 ; Keyser *et al.*, 2000), les membres 1 à 3 de Swartkrans (Brain, 1981, 2004), Gondolin (Grine *et*

---

<sup>1</sup> Les dates sont valables pour le territoire sud-africain et correspondent ici aux dates maximales (FAD) et minimales (LAD) d'occurrence de l'espèce au sein du registre fossile en Afrique du Sud.

al., 2012 ; Herries & Adams, 2013) et Cooper's (Berger *et al.*, 2003 ; Steininger *et al.*, 2008 ; De Ruiter *et al.*, 2009). La première apparition de *P. robustus* dans le registre fossile provient du membre 1 de Swartkrans, daté aux alentours de 2,19 Ma, et sa dernière apparition provient du membre 3 de Swartkrans, daté aux alentours de 1,0 Ma (Gibbon *et al.*, 2014). *P. robustus* possède un volume endocrânien compris entre 500 et 550 cm<sup>3</sup>, avec des dents jugales massives, des canines et incisives plus petites que *A. africanus* (Brain, 1981 ; Wood & Boyle, 2016). Les restes postcrâniens indiquent une locomotion essentiellement bipède ainsi qu'une faible adaptation à l'arboricole (Susman, 2004). Les os de la main indiquent également une capacité à fabriquer et utiliser des outils<sup>1</sup> (Susman, 1991), bien que la majorité des auteurs s'accordent sur le fait que *P. robustus* était probablement plus un utilisateur d'outils qu'un artisan (Susman, 2004 ; Pickering, 2006 ; Pickering & Dominguez-Rodrigo, 2006). Il faut également mentionner que des pièces d'industrie lithique (oldowayenne et acheuléenne), des outils en os ainsi que des restes osseux présentant des marques de découpe ont été retrouvés dans les mêmes niveaux que *P. robustus* (Kuman & Clarke, 2000 ; Backwell & d'Errico, 2001a, 2001b, 2003, 2004, 2014 ; Brain, 2004 ; Susman, 2004 ; Pickering, 2006 ; Pickering & Dominguez-Rodrigo, 2006 ; Kuman, 2007 ; Caruana *et al.*, 2013). Le croisement des données sur le paléorégime alimentaire de *P. robustus* montre une importante variabilité, bien que ce taxon ait été fréquemment décrit comme un végétarien spécialisé (Robinson, 1954). L'analyse du ratio Sr/Ca et Ba/Ca n'indique pas de régime omnivore (Sponheimer *et al.*, 2005a) et tend à indiquer une alimentation basée sur des plantes d'environnement boisé (Balter *et al.*, 2012), tandis que les données des isotopes du carbone (C<sup>13</sup>/C<sup>12</sup>) indiquent un régime alimentaire varié, basé sur la consommation de plantes en C4 ou d'animaux les consommant eux-mêmes (Sponheimer *et al.*, 2006). Il a également été fait mention de l'importance de la consommation d'insectes dans le régime alimentaire de *P. robustus*, dont la part aurait pu largement influencer les données obtenues pour les isotopes du carbone (Sponheimer *et al.*, 2005b). L'analyse des micro-usures dentaires sur les dents jugales indique la consommation d'aliments durs (Grine, 1986) tandis que les micro-usures présentes sur les canines indiquent la consommation d'aliments plus tendres (Ungar & Grine, 1991). *P. robustus* montre une très grande variation des micro-usures dentaires et cela pourrait indiquer une capacité à consommer des aliments durs en cas de besoin, lorsque la nourriture préférentielle n'est plus disponible (Ungar & Sponheimer, 2011).

---

<sup>1</sup>« *Paranthropus may have fabricated stone (and other) tools prior to the advent of, or acquisition of tool behavior, by Homo. [...] Different lines of evidence suggest that both Paranthropus robustus (at least in South Africa) and Homo habilis were toolmakers.* » (Susman, 1991)

## 4) Matériel et méthodes

### 4.1. Matériel

L'étude paléontologique et taphonomique a été effectuée sur tous les restes d'équidés et de suidés ainsi qu'un échantillon de pièces d'autres taxons sélectionnées selon leurs modifications de surface, s'élevant à un total de 588 restes provenant de Cooper's D Est. L'analyse de la diversité taxinomique du spectre faunique et de la représentation squelettique des autres espèces a été réalisée à partir d'une base de données comportant au total 7828 restes de grands mammifères provenant de Cooper's D Est et Ouest. Le matériel faunique a été étudié dans le cadre d'une mission CNRS d'un mois à l'*Evolutionary Studies Institute* de l'Université du Witwatersrand à Johannesburg (Afrique du Sud). Les déterminations anatomiques et taxinomiques ont été réalisées à l'aide de la collection ostéologique de référence du laboratoire *Evolutionary Studies Institute*.

L'ensemble des restes est issu des fouilles effectuées en 2001 et provient exclusivement des sédiments décalcifiés. A l'instar des précédentes études (Berger *et al.*, 2003 ; De Ruiter *et al.*, 2009) et des travaux effectués sur sédiments décalcifiés (Kuman & Clarke, 2000), nous considérons les dépôts Est et Ouest comme une seule et même entité, étant donné la similitude de la composition taxinomique (De Ruiter *et al.*, 2009).

Par ailleurs, des expérimentations de découpe ont été menées sur des métapodiens et des phalanges de mouton (*Ovis aries*) à l'Institut de Paléontologie Humaine.

### 4.2. Méthodes

Les principales méthodes de quantification archéozoologique ont été appliquées (d'après Poplin, 1976 ; Lyman, 1994) : Nombre de Restes (NR), Nombre Minimum d'Eléments (NME), Unité Animale Minimale (UAM), Pourcentage de Survie (%survie). Le Nombre Minimal d'Individus (NMI) a été calculé pour les taxons non publiés par De Ruiter *et al.* (2009), en croisant les paramètres de latéralisation, d'âge et de sexe. L'UAM a été calculé en divisant le NME de chaque élément par son coefficient spécifique (Qsp), c'est-à-dire par le nombre de cet élément dans un squelette complet. L'UAM% est obtenu en assignant la valeur de 100 % à l'élément qui possède la plus haute valeur d'UAM et en y rapportant ensuite l'UAM de chaque partie squelettique. Le Pourcentage de Survie (%survie) est obtenu en divisant le NME de chaque élément par le coefficient spécifique en fonction du NMI.

Les études paléo-synécologiques ont été effectuées grâce à la méthode des histogrammes de Fleming (1973) ainsi qu'à l'aide de l'indice de Simpson (1949). La méthode des histogrammes écologiques, inédites dans le cadre des faunes pléistocènes d'Afrique du sud, a été développée par Andrews *et al.* (1979) et Guérin (1998) sur les assemblages fossiles. Les espèces sont réparties dans des classes reflétant leurs affinités écologiques représentées par quatre paramètres distincts : ordre taxinomique, masse corporelle, mode de locomotion et alimentation. La caractéristique de cette méthode est qu'elle prend en compte l'occurrence des espèces et non leur abondance. Ainsi, même si une espèce n'est représentée que par un reste, sa présence au sein de l'assemblage est autant considérée que l'espèce la plus abondante. L'indice de Simpson (1949) a également été appliqué pour la première fois sur un assemblage du Pléistocène inférieur d'Afrique du Sud, afin de mesurer la diversité du spectre faunique d'un assemblage fossile et d'évaluer le rôle d'éventuels agents taphonomiques dans la constitution ou la modification de l'assemblage. L'indice se calcule à partir du Nombre Minimal d'Individus de chaque espèce grâce à la formule suivante, où D est la diversité taxinomique et P<sub>i</sub> le nombre d'individus par espèce divisée par le nombre total d'individus (Gaudzinsky & Street, 2003) :

$$D = \sum (P_i^2)$$

Le résultat obtenu à l'aide de l'indice de Simpson donne une valeur comprise entre 0 et 1, qui représente la probabilité pour deux individus sélectionnés au hasard d'appartenir à la même espèce. Cela signifie que plus la valeur est proche de 0 plus l'assemblage est diversifié. A l'inverse, plus la valeur obtenue est proche de 1 plus l'assemblage est monospécifique.

Les classes de taille des bovidés ont été reprises à partir de C. K. Brain (1981), afin d'aborder la représentation et la diversité écologique de cette famille très abondante au sein de l'assemblage faunique de Cooper's D.

L'estimation de l'âge des suidés a été faite d'après le stade d'épiphyse des os longs, étant donné l'état très fragmentaire des restes dentaires qui se limitent souvent à des racines.

Tous les fossiles de suidés, d'équidés ainsi que de l'échantillon sélectionné ont été observés à la loupe binoculaire Olympus SZ2-ILST (grossissement 10x à 40x) et au microscope numérique Dino-Lite AD7013MTL (grossissement 20x à 100x), afin d'identifier les différents stigmates taphonomiques. Les marques linéaires présentes à la surface des os ont été décrites à l'aide de la liste de critères établie précédemment (Hanon, 2015). Les stades d'intempérisation (*weathering*) utilisés sont ceux décrits par Behrensmeyer (1978). L'identification des modifications de surfaces issues de l'action des insectes suit les critères établis par Backwell *et*

*al.* (2012). Les différentes catégories de fractures utilisées sont celles décrites par Villa et Mahieu (1991).

Trois pièces interprétées comme des outils en os (CD.7895 ; CD.1293 ; CD.1649) et deux restes présentant des marques linéaires (diaphyse de tibia de bovidé de taille III, CD.1643 ; phalange proximale de bovidé de taille II, CD.16947) ont fait l'objet d'une observation et de photographies au microscope Olympus SZX2-ILLT, au focus motorisé, avec l'aide de Lucinda Backwell, permettant d'obtenir une image optimale pour la description. De plus, les marques présentes à la surface des fossiles CD.1643 et CD.16947 ont été moulées à la pâte silicone (President light body), afin d'être observées au Microscope Electronique à Balayage (MEB), Tescan Vega 2 LSU, du Service de microscopie électronique à balayage de la direction des collections du Muséum national d'histoire naturelle, avec l'aide de Sylvain Pont.

Des marques expérimentales de découpe ont été effectuées. Un pied de mouton a été découpé à l'aide d'éclats lithiques non retouchés en chert provenant de la région de Sterkfontein (Bloubank Valley, Afrique du Sud), afin de se rapprocher au mieux du contexte archéologique, tant en termes d'élément squelettique que de matière première. L'analyse comparative avec les pièces fossiles s'appuie sur l'observation des marques expérimentales au MEB, par l'application d'une liste de critères morphologiques et de la méthode phénétique UPGMA selon un protocole précédemment défini (Hanon, 2015). Les méthodes phénétiques sont utilisées en systématique afin de quantifier la ressemblance entre les échantillons (Lecointre & Le Guyader, 2001). Le principe de la méthode UPGMA est de reconstituer un arbre à partir d'une matrice de distance par agglomération des échantillons qui exprime leur ressemblance. On peut ainsi, à partir de la matrice des critères morphologiques des marques, construire un arbre qui traduit la ressemblance entre ces marques.

## 5) Résultats

### 5.1. Spectre faunique

Le gisement de Cooper's D a livré un assemblage osseux mammalien diversifié et très abondant (Fig. 4 ; Annexe 1), comportant actuellement plus de 50 000 fossiles (Berger *et al.*, 2003 ; De Ruiter *et al.*, 2009). Les données disponibles portent sur 7 828 restes, dont 3 955 déterminés taxinomiquement et anatomiquement (NRdt), attribués à un total d'au moins 210 individus de grands mammifères (NMI<sub>t</sub>).

Il est dominé par les bovidés qui représentent plus de 50 % des restes de l'assemblage. On remarque également une abondance relative des primates non-humains, représentés par les cercopithécidés ainsi que des carnivores, notamment des félidés mais aussi, fait plus rare, des mésocarnivores représentés par les canidés. Cette faune montre aussi une abondance relative de suidés, qui, avec les canidés, sont des taxons souvent considérés comme rares dans les sites de la région (Berger *et al.*, 2003).

Les hominines sont représentés sur le site par six restes attribués à *Paranthropus robustus* (Berger *et al.*, 2003 ; Steininger *et al.*, 2008 ; De Ruiter *et al.*, 2009 ; Val *et al.*, 2014), qui correspondent à au moins six individus, provenant des deux dépôts décalcifiés Est et Ouest (Berger *et al.*, 2003 ; De Ruiter *et al.*, 2009), ainsi qu'un reste indéterminé au niveau du genre et de l'espèce.

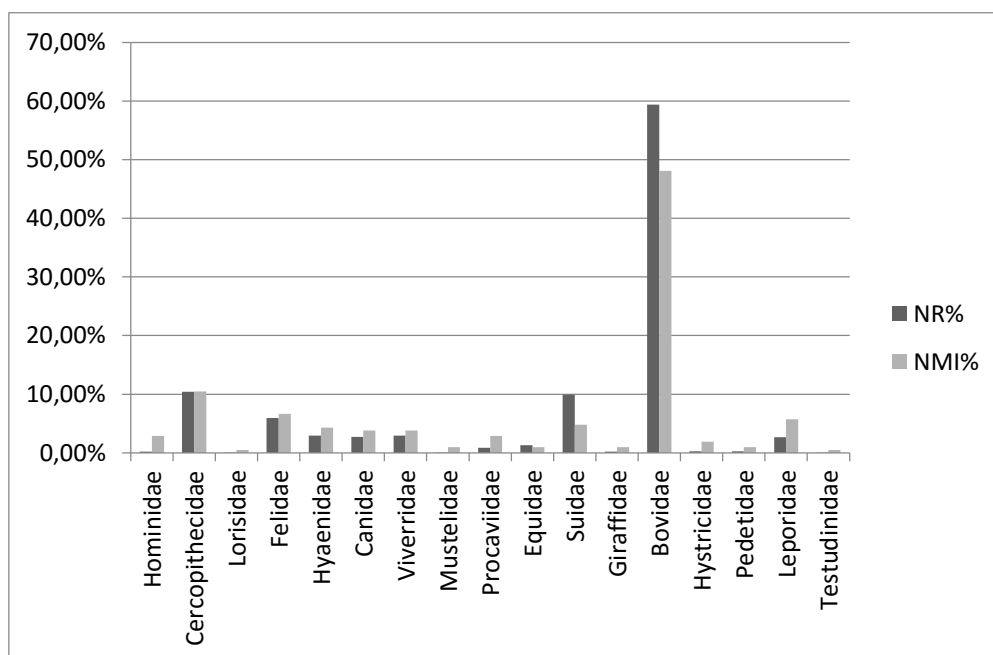


Figure 4 : Diversité taxinomique et représentation des mammifères de l'assemblage de Cooper's D (NRdt = 3955 ; données à partir de l'annexe 1)

Les cercopithécidés sont représentés par trois espèces éteintes, *Papio hamadrys robinsoni*, *Theropithecus oswaldi* et *Gorgopithecus major*, qui représentent un peu plus de 10 % de l'assemblage en nombre de restes (NR) et nombre minimal d'individus (NMI). Ces espèces sont communes dans les assemblages fossiles du Pléistocène inférieur d'Afrique du Sud et représentées par de nombreux restes dans les différents gisements de Sterkfontein, Swartkrans et Kromdraai (Brain, 1981, 2004).

L'identification d'un reste de primate strepsirrhinien est un fait rare parmi les sites du Pléistocène inférieur du *Cradle of Humankind* : Sterkfontein, Swartkrans, Kromdraai A et B n'en ont pas livré (Brain, 1981, 2004).

Les carnivores sont bien représentés dans l'assemblage de Cooper's D puisqu'il s'agit du deuxième ordre taxinomique le plus abondant, que ce soit en termes de NR (= 576) ou de NMI (= 41), après celui des artiodactyles. L'assemblage des carnivores est dominé par les félidés, qui sont particulièrement diversifiés au sein du gisement (Fig. 5), et dont la majeure partie des taxons fossiles connus du Pléistocène inférieur d'Afrique du Sud sont présents (*Megantereon*, *Dinofelis*). Le léopard (*Panthera pardus*) domine l'assemblage des félidés avec près de 30 % en termes de NMI. Il est étonnant de remarquer que l'espèce dominante de l'assemblage des carnivores, en termes de pourcentage de NR (> 19 % du NRdt des carnivores) mais aussi de NMI ( $\approx$  13 % du NMI des carnivores) est un canidé, le chacal (*Canis mesomelas*), qui est un taxon habituellement peu courant dans les gisements de la région. On peut également souligner la part non négligeable du léopard (*Panthera pardus*) dans l'assemblage total des carnivores, ainsi que celle de la hyène tachetée (*Crocuta crocuta*) et de la hyène brune (*Parahyaena brunnea*). La hyène rayée, absente des précédentes listes fauniques (Berger *et al.*, 2003 ; De Ruiter *et al.*, 2009) est représentée par au moins deux individus, soit presque 5 % du NMI des carnivores. Deux familles de petits carnivores ont été identifiées : les viverridés, qui représentent presque 20 % de l'assemblage de carnivores en termes de NRdt et de NMI, et les mustélidés, qui sont représentés par 2 restes (NRdt = 0,35 % ; NMI = 4,88 %).

Les équidés sont représentés par un nombre de restes modéré au sein de l'assemblage (NR = 51, soit moins de 1 % du NRdt et environ 1 % du NMI). On note toutefois la présence de deux espèces, celle du zèbre fossile du Cap (*Equus capensis*) et du zèbre des plaines (*E. burchellii*) au sein de ce petit assemblage.

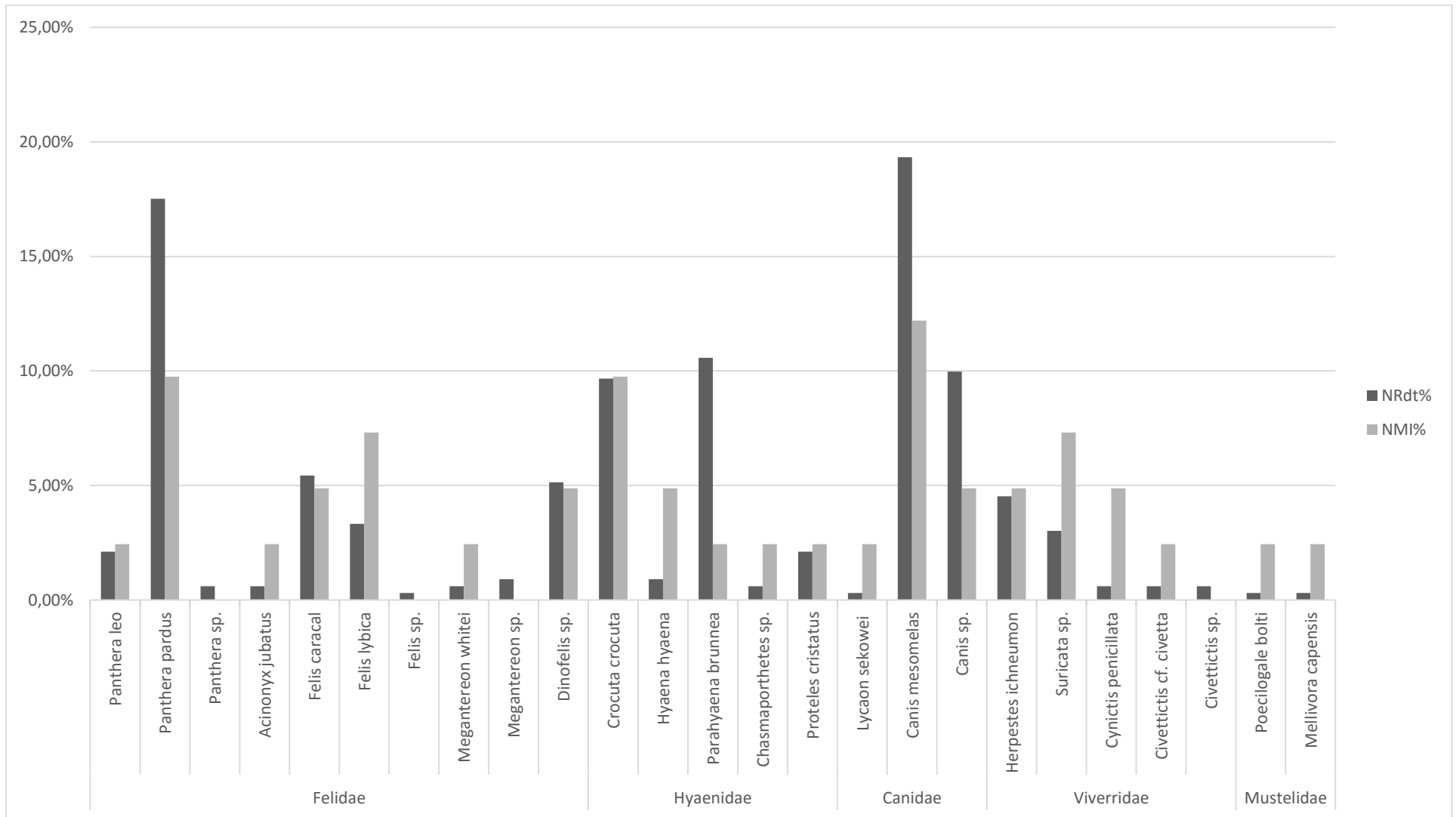


Figure 5 : Diversité taxinomique et représentation des différentes familles de l'ordre des carnivores du gisement de Cooper's D (NRdt = 331)



Les suidés représentent presque 5 % de l'assemblage en termes de NMI et presque 10 % du NRdt. La famille des suidés est la troisième plus importante à Cooper's D, en termes de NR (393), derrière les bovidés (2349) et les cercopithécidés (411), ce qui est un cas exceptionnel pour un site du Pléistocène inférieur d'Afrique du Sud. En comparaison, l'assemblage de suidés issus des différents membres du site de Swartkrans n'atteint jamais plus de 2,3 % du NMI pour un maximum de 41 restes pour le membre 3 (Brain, 2004), et pas plus de 2 restes pour au moins 2 individus dans les membres 4 et 5 de Sterkfontein, ainsi qu'à Kromdraai A et B (Brain, 1981 ; Pickering, 1999). A Cooper's D, les suidés sont représentés par le genre *Metridiochoerus*, par 37 restes d'au moins 10 individus. Notons que ce genre éteint (anciennement nommé *Tapinochoerus*) de grands phacochères, aux canines comparables aux défenses d'un jeune éléphant, ainsi que *Phacochoerus modestus*, une espèce éteinte proche du phacochère actuel, sont présents à Sterkfontein, Swartkrans, Kromdraai A et B (Brain, 1981).

Les giraffidés sont très largement minoritaires au sein de l'assemblage puisqu'ils ne sont représentés que par 7 dents, identifiées comme appartenant à au moins 2 individus du genre éteint *Sivatherium maurusium*.

Comme dans la plupart des sites pléistocènes d'Afrique du Sud, l'assemblage faunique est largement dominé par les bovidés, qui atteignent presque 60 % de représentation en NRdt et environ 50 % du NMI (Fig. 4). L'assemblage de bovidés est dominé avant tout par les tribus des Alcelaphini et Antilopini, ce qui correspond à des animaux de taille moyenne à grande, attribués aux classes II et III (23 – 296 kg) (Fig. 6 et 7). On observe également une abondance relative de ces classes de taille parmi les restes indéterminés (Annexes 2 et 3). Cette distribution en cloche des restes de bovidés selon les classes de taille est un point commun à la plupart des gisements en grotte du Pléistocène inférieur d'Afrique de Sud. On retrouve une surreprésentation des bovidés de classe II et III parmi tous les membres du site de Swartkrans (Brain, 2004, Tab. 3, p. 40). A Sterkfontein, ce sont les bovidés de la classe III qui dominent l'assemblage du membre 4 en termes de NR, et ceux de la classe II qui dominent dans le membre 5 (Brain, 1981, Tab. 77 et 86). Au sein de l'assemblage des bovidés, on observe une abondance relative de la gazelle dans sa forme moderne (*Antidorcas marsupialis*) et dans une forme fossile plus gracile (*Antidorcas recki*), du gnou (*Connochaetes* sp.), des damalisques (*Damaliscus* sp.) ainsi que de l'antilope koudou (*Tragelaphus strepsiceros*).

Quelques restes attestent de la présence des rongeurs au sein de la cavité. Deux familles ont été identifiées, les pédétidés ainsi que les hystricidés. La première est représentée par dix restes (< 1% du NRdt) attribués à au moins deux individus ( $\approx$  1% du NMI ; Annexe 1) appartenant au

seul genre existant encore actuellement (*Pedetes* sp.) ; celui-ci comprend deux espèces dont une seule présente en Afrique du Sud (Happold, 2013), le lièvre sauteur d'Afrique du Sud (*Pedetes capensis*). Les hystricidés sont représentés dans le dépôt de Cooper's D Est par une seule espèce, le porc-épic du Cap (*Hystrix africaeaustralis*), dont onze restes (< 1% du NRdt) proviennent d'au moins quatre individus ( $\approx$  2% du NMI).

La famille des léporidés est relativement importante au sein du dépôt. Au total, cent cinq restes (> 2% du NRdt) appartenant à au moins douze individus (> 5% NMI) ont été identifiés (Annexe 1) comme appartenant au lièvre, sans identification au niveau spécifique (*Lepus* sp.).

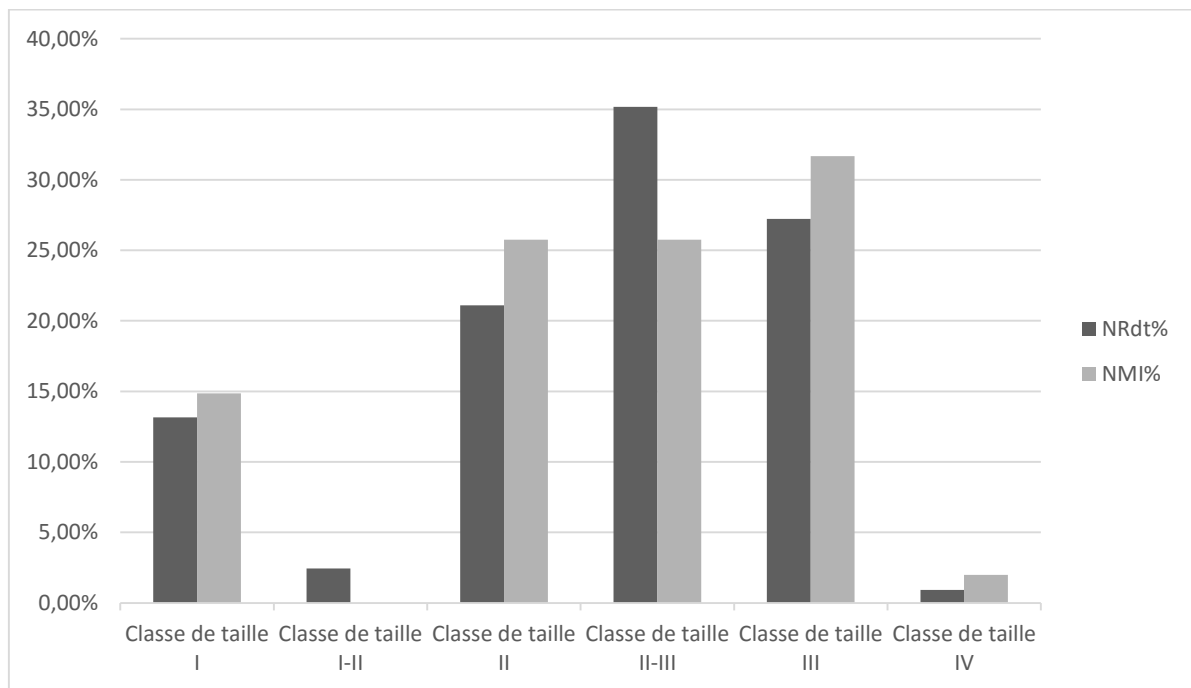


Figure 6 : Représentation des différentes tailles de bovidés à Cooper's D (NRdt = 327 ; NMI = 101)

La famille des procaviidés est représentée dans l'assemblage par deux espèces fossiles du genre *Procavia* (Annexe 1), dont seule l'espèce du Daman du Cap (*Procavia capensis*) subsiste encore à l'heure actuelle. L'espèce *Procavia antiqua*, semblable au Daman du Cap mais avec une denture brachyodonte plus marquée (Brain, 1981), a été identifiée : 24 restes (< 1% du NRdt) appartenant à au moins cinq individus (> 2% du NMI). L'espèce fossile *Procavia transvaalensis*, beaucoup plus imposante que l'espèce actuelle du daman du Cap (Brain, 1981), est représentée par sept restes (< 1% du NRdt) d'au moins un individu (< 1% du NMI). Enfin, sept restes ont été identifiés comme appartenant à la famille des procaviidés sans pouvoir identifier le genre et l'espèce.

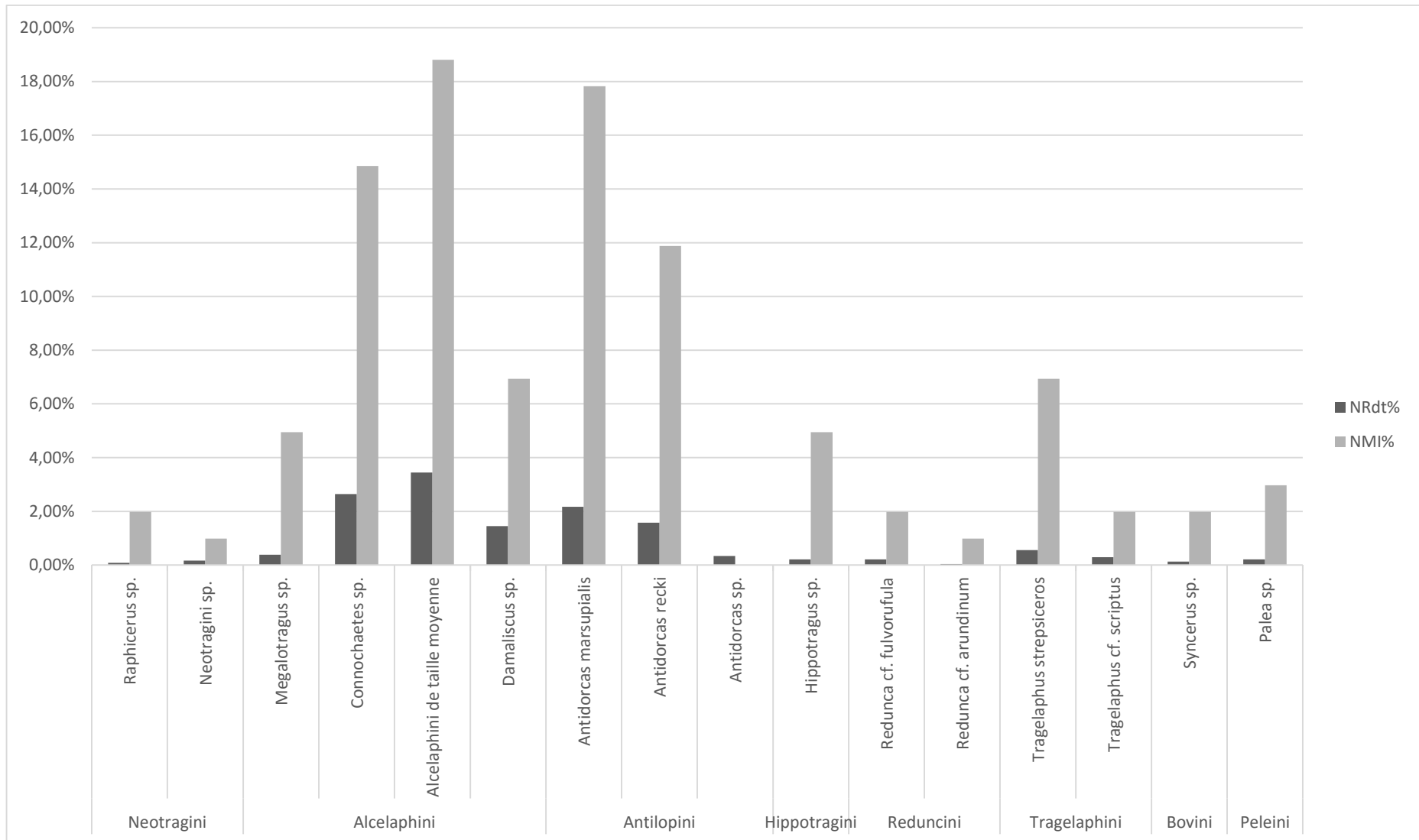


Figure 7 : Représentation et diversité taxinomique des bovidés au sein de l'assemblage de Cooper's D (NRdt = 327 ; NMI = 101).

## Discussion

Certaines caractéristiques de la liste taxinomique permettent d'émettre une première hypothèse taphonomique à propos de l'accumulation osseuse de Cooper's D. D'une part, on observe l'abondance de suidés et de canidés, taxons habituellement considérés comme rares dans les gisements de la région comme les suidés et les canidés (Berger *et al.*, 2003) ; ce sont des proies rarement observées au sein des tanières de félidés, mais plus souvent retrouvées au sein des tanières de hyènes, particulièrement la hyène brune (*Parahyaena brunnea*) pour les canidés (Kuhn *et al.*, 2010). D'autre part, on note que l'abondance relative du springbok (*Antidorcas marsupialis*), des gnous (*Connochaetes*), des canidés (*Canis mesomelas*), des cercopithécidés (*Theropithecus*, *Papio* et *Gorgopithecus*), des suidés (*Metridiochoerus*), puis la diversité relative des carnivores avec la présence de petits taxons (viverridés et mustélidés) au sein de l'assemblage, correspondent aux proies préférentielles de la hyène brune (*Parahyaena brunnea*), d'après les observations de tanières actuelles (Brain, 1981, Tab. 40 et 41) et fossiles comme dans le Membre 5 du site de Sterkfontein (Pickering, 2002). Le ratio calculé du NMI des carnivores (41) par rapport au NMI des ongulés + carnivores (156) est supérieur à 20 % (26,28 %) ; cette valeur, en adéquation avec celle publiée auparavant (De Ruiter *et al.*, 2009), correspond à celle d'une accumulation par la hyène brune (selon Kuhn *et al.*, 2010).

Cette hypothèse peut être nuancée par la présence plus importante du léopard (*Panthera pardus*) et de la hyène tachetée (*Crocuta crocuta*) en termes de NMI, qui ont pu participer à l'accumulation de l'assemblage par une succession d'occupations alternées, ce qui rejoint les précédentes observations faites sur l'assemblage des primates (Val *et al.*, 2014). Le ou les agents accumulateurs possibles de l'assemblage de Cooper's D seront détaillés par la suite, à l'aide de l'analyse de la représentation squelettique et des modifications taphonomiques.

## 5.2. Paléoécologie

Les précédentes études effectuées sur un échantillon de l'assemblage faunique de Cooper's D (8 488 restes sur un total d'environ 50 000 restes) ont permis d'émettre des hypothèses sur l'environnement de *Paranthropus robustus* vers 1,5 – 1,4 Ma par comparaison avec des gisements contemporains (De Ruiter *et al.*, 2009). L'ensemble des spécimens étudiés semblent indiquer un environnement sec (Hernandez *et al.*, 2016 ; Rector *et al.*, 2016) de type savane avec la présence de zones boisées relativement denses localement (De Ruiter *et al.*, 2009). Ce paysage de savane boisée correspond à celui interprété à partir des faunes des sites contemporains de Kromdraai A et Swartkrans (Berger *et al.*, 2003 ; De Ruiter *et al.*, 2008, 2009).

A l'aide de la liste taxinomique mise à jour de l'assemblage de Cooper's D (Annexe 1), nous avons appliqué la méthode des histogrammes écologiques (Tab. 2 et Annexe 4), qui paraît inédite dans le cadre des faunes pléistocènes d'Afrique du Sud, définie par Fleming (1973) et développée par Andrews *et al.*, (1979) et Guérin (1998) sur les assemblages fossiles.

### Diversité taxinomique

On observe l'importance des carnivores (> 40 % du nombre d'espèces) et des artiodactyles (> 30 %) dans l'assemblage. L'abondance relative de ces deux catégories indique généralement un milieu ouvert de type savane boisée. Toutes les autres classes sont présentes de manière équivalente (< 10 %), excepté l'absence totale d'insectivores. Cela semble indiquer la présence relative de quelques zones boisées, bien que les primates retrouvés sur le site de Cooper's soient inféodés aux milieux ouverts (cercopithécidés). La faible représentativité des rongeurs dans un assemblage de type savane boisée peut s'expliquer par un biais taphonomique important, soit par conservation différentielle, soit par lessivage.

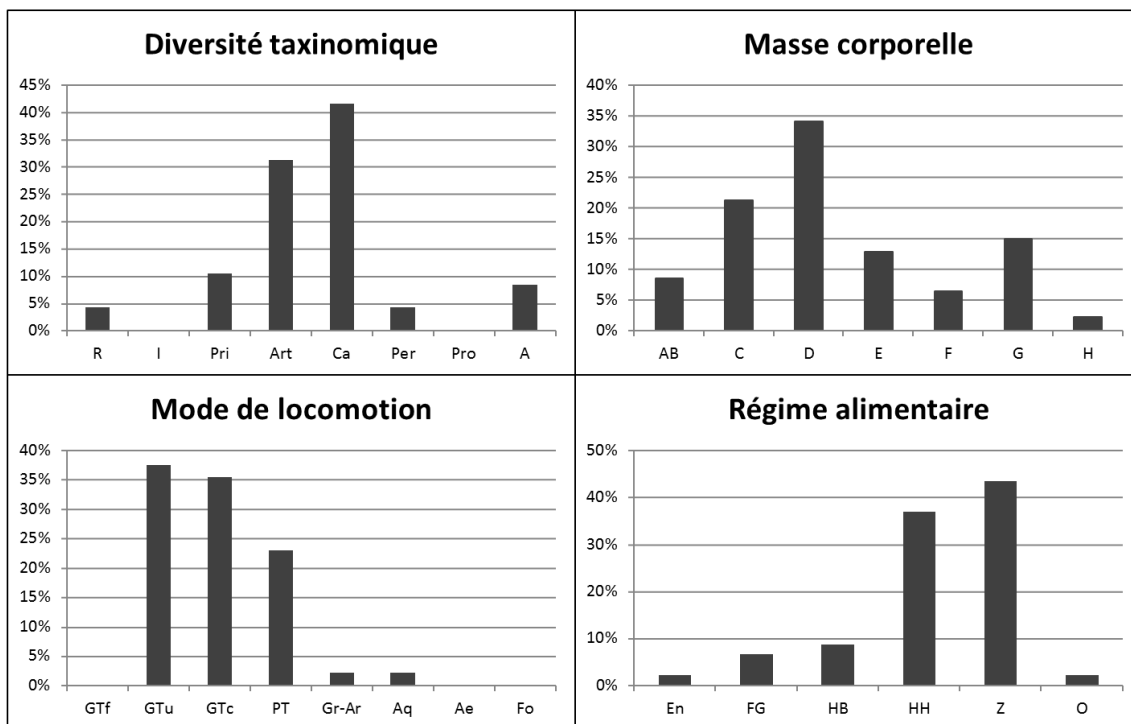


Tableau 2 : Diagrammes paléoécologiques de la faune de Cooper's D, en % du de nombre d'espèces (d'après les données de l'annexe 4)

L'indice de Simpson a été appliqué à la liste taxinomique du site de Cooper's D (Annexe 5). La valeur obtenue est très faible ( $D = 0,04231293$ ), ce qui indique une diversité spécifique statistiquement significative. Cela ne signifie toutefois pas qu'aucun agent n'ait été impliqué dans la formation ou la modification de l'assemblage. La valeur obtenue à l'aide de l'indice de Simpson traduit probablement le phénomène de remaniement important que les fossiles ont subi lors des différentes phases de décalcification. On peut également évoquer l'implication de plusieurs agents taphonomiques au cours du temps, qui ont pu apporter une diversité taxinomique dans l'assemblage faunique.

Ce résultat nous amène à considérer que l'assemblage osseux du site de Cooper's D ne correspond pas à une sélection de la part d'un seul agent taphonomique. Cela signifie donc que si l'accumulation n'est pas d'origine naturelle (aven-piège), alors elle correspond à l'action de multiples agents.

### **Masse corporelle**

L'histogramme des masses corporelles montre une relative prédominance des classes de taille moyenne ( $\approx 54\%$  entre 1 et 50 Kg). Ce phénomène indique un paysage assez ouvert. Les populations de savane boisée actuelles présentent un profil décroissant marqué par une abondance de petites espèces et une faible représentation des grandes espèces. Ce profil, dans le cas d'un assemblage fossile, a pu être estompé par la conservation différentielle qui tend à minimiser les classes de petite taille et à maximiser celle de grande taille. La présence d'animaux de grande taille ( $\approx 15\%$  entre 200 et 1000 Kg) semble indiquer un milieu assez ouvert.

### **Mode de locomotion**

Les différentes classes de l'histogramme du mode locomoteur sont très inégalement représentées. On observe une surreprésentation des grands mammifères terrestres ubiquistes ( $\approx 40\%$ ) et coureurs ( $> 35\%$ ) ainsi que des petits mammifères ( $\approx 25\%$ ). L'absence totale des autres classes peut s'expliquer en partie par un biais taphonomique du moins pour les petites espèces aériennes, aquatiques et fouisseuses. La présence d'un taxon grimpeur-arboricole et d'un autre aquatique, représentés chacun par un seul reste, est difficile à prendre en compte, étant donné le contexte de décalcification et le remaniement post-dépositionnel ; il est possible que ces deux restes soient intrusifs. Le profil général de distribution des classes de l'histogramme de locomotion correspond assez bien aux profils observés actuellement dans les grandes plaines de savanes.

## Régime alimentaire

L'histogramme des régimes alimentaires est marqué par l'abondance des zoophages ( $\approx 45\%$ ) ainsi que des herbivores hypsodontes ( $> 35\%$ ). On observe également la présence d'herbivores brachyodontes ( $< 10\%$ ), de quelques frugivores ( $> 5\%$ ), d'omnivores ( $< 5\%$ ) et d'entomophages ( $< 5\%$ ), qui semblent indiquer l'existence de quelques zones boisées probablement parsemées. Ce profil de distribution correspond aux environnements ouverts de savanes sèches observés dans le Serengeti au nord de la Tanzanie.

## Bilan

L'abondance relative des artiodactyles et des carnivores associés à une présence importante de grands mammifères terrestres ubiquistes et coureurs, de zoophages et d'herbivores hypsodontes, indique un environnement ouvert de vastes plaines. Ce paysage semble cependant légèrement pondéré par la présence d'espèces de taille moyenne, d'herbivores brachyodontes, de frugivores-granivores et de quelques omnivores. La présence d'un seul grimpeur-arboricole et d'un seul taxon aquatique, représentés par deux restes probablement intrusifs, doit être considérée avec précaution quant à leur implication dans la reconstitution de l'environnement. Néanmoins, nous pouvons reconstituer un paysage relativement sec et ouvert, avec la présence de quelques zones boisées, semblable au Serengeti actuel. Ces résultats sont corroborés par de récentes études paléoécologiques (Hernandez *et al.*, 2016 ; Rector *et al.*, 2016), avec cependant la nuance de l'existence de zones boisées parsemées. Cette appréciation préliminaire du paléoenvironnement du site de Cooper's pourra être précisée par une analyse ultérieure de tout l'assemblage osseux mammalien et des études de la microfaune.

### 5.3. Ages individuels des suidés

Le profil d'âge d'un taxon est important en termes d'interprétations taphonomiques, car il permet d'indiquer s'il s'agit d'une population naturelle (c'est-à-dire présentant une distribution en U avec surreprésentation des juvéniles et des plus âgés) ou d'une population sélectionnée par un prédateur (carnivore ou homme).

Le matériel étudié concerne les suidés, dont une évaluation du profil d'âge a été menée à partir des stades d'épiphyssation des os longs. Il en ressort que les juvéniles et sub-adultes représentent plus de 11 % du nombre de restes de suidés (Fig. 8). Le matériel cranio-dentaire correspondant majoritairement à des fragments dentaires, principalement de la racine, n'a pas permis d'effectuer une étude des stades de développement dentaire.

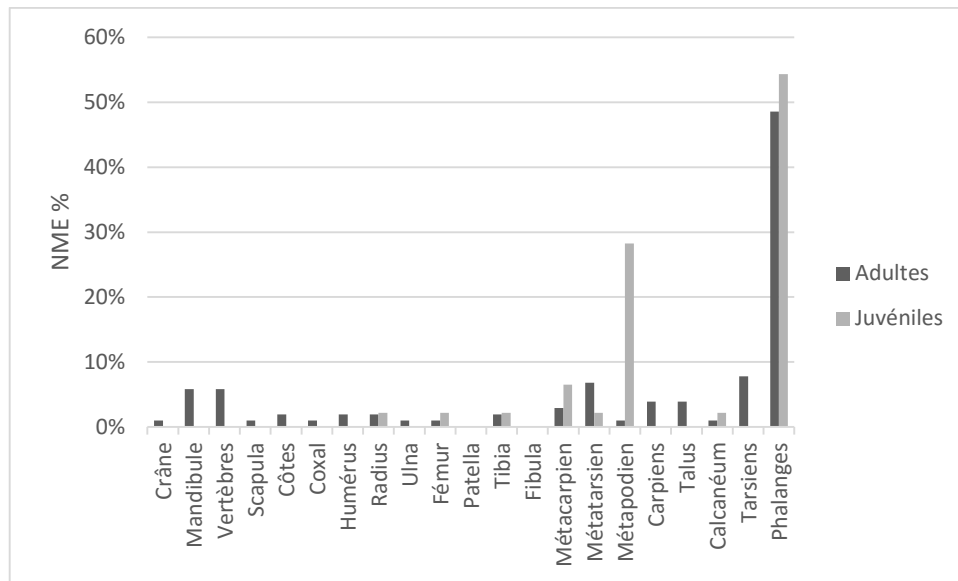


Figure 8 : Représentation squelettique des suidés de Cooper's D en fonction de leur stade de développement, en % de NME

Bien que le profil d'âge d'un taxon soit considéré comme reflétant la sélection par un prédateur (Cruz-Uribe, 1991), certains auteurs préfèrent prendre des précautions sur son interprétation, car la conservation différentielle des restes a tendance à sous-représenter les juvéniles au sein des assemblages (Pickering, 2002). Les juvéniles, minoritaires parmi les suidés de Cooper's D, sont principalement représentés par des os denses et compacts (métapodiens et phalanges, excepté le matériel dentaire), ce qui pourrait être expliqué par un phénomène de conservation différentielle, dû au processus taphonomique post-dépositionnel de décalcification.

#### 5.4. Représentation squelettique

Seule la représentation squelettique des primates a été précédemment étudiée dans l'assemblage de Cooper's D (Berger *et al.*, 2003 ; De Ruiter *et al.*, 2009 ; Val *et al.*, 2014). La présente étude a permis d'évaluer celle des suidés, des équidés et des bovidés, afin d'identifier l'implication d'un ou plusieurs agents accumulateurs. Les restes crâniens n'ont pas été utilisés dans l'estimation du NME des bovidés (car basée sur le traitement de la base de données, sans observation directe des pièces).

Les bovidés ont été regroupés par classes de taille (selon Brain, 1981) pour analyser leur représentation squelettique. Ce sont les bovidés de taille moyenne, des classes II et III (23 – 296 kg), qui sont majoritaires en termes de NR, NME et NMI (voir chapitre 5.1). On remarque que la représentation squelettique, selon les différentes classes de taille, montre une distribution similaire en termes de NR (Fig. 9). Les os du crâne sont majoritaires, suivi des os coxaux et des os longs (humérus, fémur, tibia et métapodiens).



L'abondance des restes crâniens peut s'expliquer par la relative fragilité des os du crâne, qui sont particulièrement exposés aux processus de fragmentation. En termes de NME, la distribution est différente selon les classes de taille (Fig. 10).

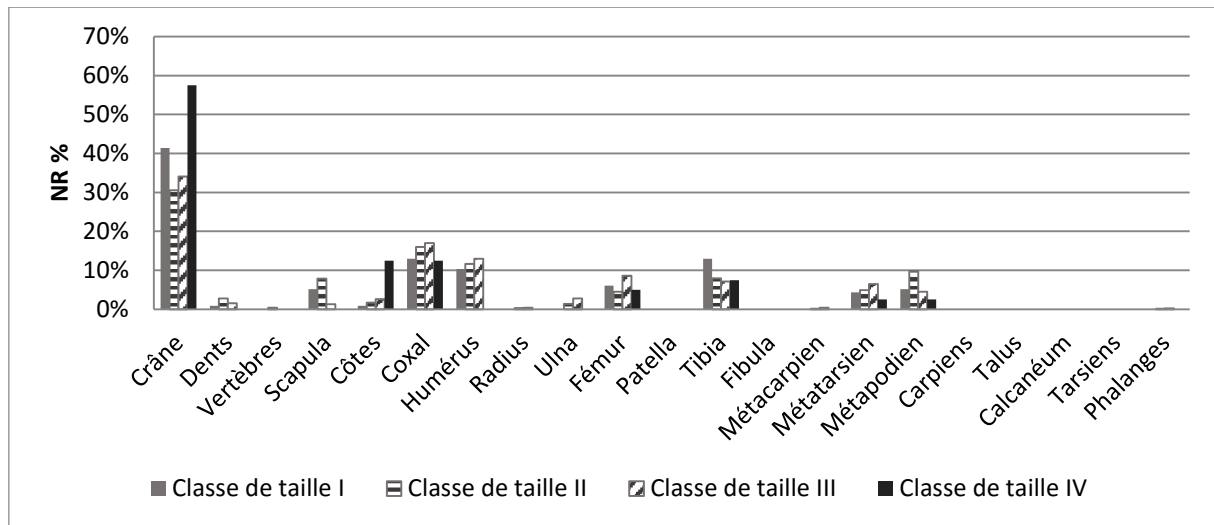


Figure 9 : Représentation squelettique des différentes classes de taille de bovidés de Cooper's D, en nombre de restes

Les petits bovidés de classe de taille I sont majoritairement représentés par la scapula (> 23 % NME), le tibia ( $\approx$  21 %) et les métapodiens ( $\approx$  14 %) puis représentés en proportions équivalentes par l'os coxal (> 11 %), l'humérus (> 11 %), le fémur (> 11 %) puis par les métatarses ( $\approx$  7 %). Si l'on pondère à l'aide de l'UAM, l'os coxal, la scapula, suivis du tibia, dominant la représentation squelettique des bovidés de classe de taille I.

Les bovidés de taille II sont les plus abondants en termes de NR mais aussi de NME. Ils sont majoritairement représentés par les métapodiens (> 30 % NME), la scapula ( $\approx$  22 %) et l'humérus ( $\approx$  16 %) puis minoritairement par les métatarsiens ( $\approx$  11 %), le fémur ( $\approx$  9 %), le tibia (< 9 %), tandis que les phalanges, les métacarpiens, le radius et l'ulna représentent moins de 1 % du NME.

Les bovidés de classe de taille III sont les deuxièmes plus abondant en termes de NR mais aussi de NME. Ils sont majoritairement représentés par le fémur (> 26 % NME), les métatarsiens ( $\approx$  19 %), les métapodiens (> 17 %) et l'humérus ( $\approx$  16 %) et minoritairement par le tibia (> 11 %), la scapula (> 3 %), le radius (> 1 %), l'ulna (> 1 %), les métacarpiens (> 1 %) et les phalanges (< 1 %).

Les bovidés de taille IV sont très peu représentés, par seulement 55 restes dont seulement 3 éléments sont identifiables. Ils correspondent à un fémur, un tibia et un métatarsien.

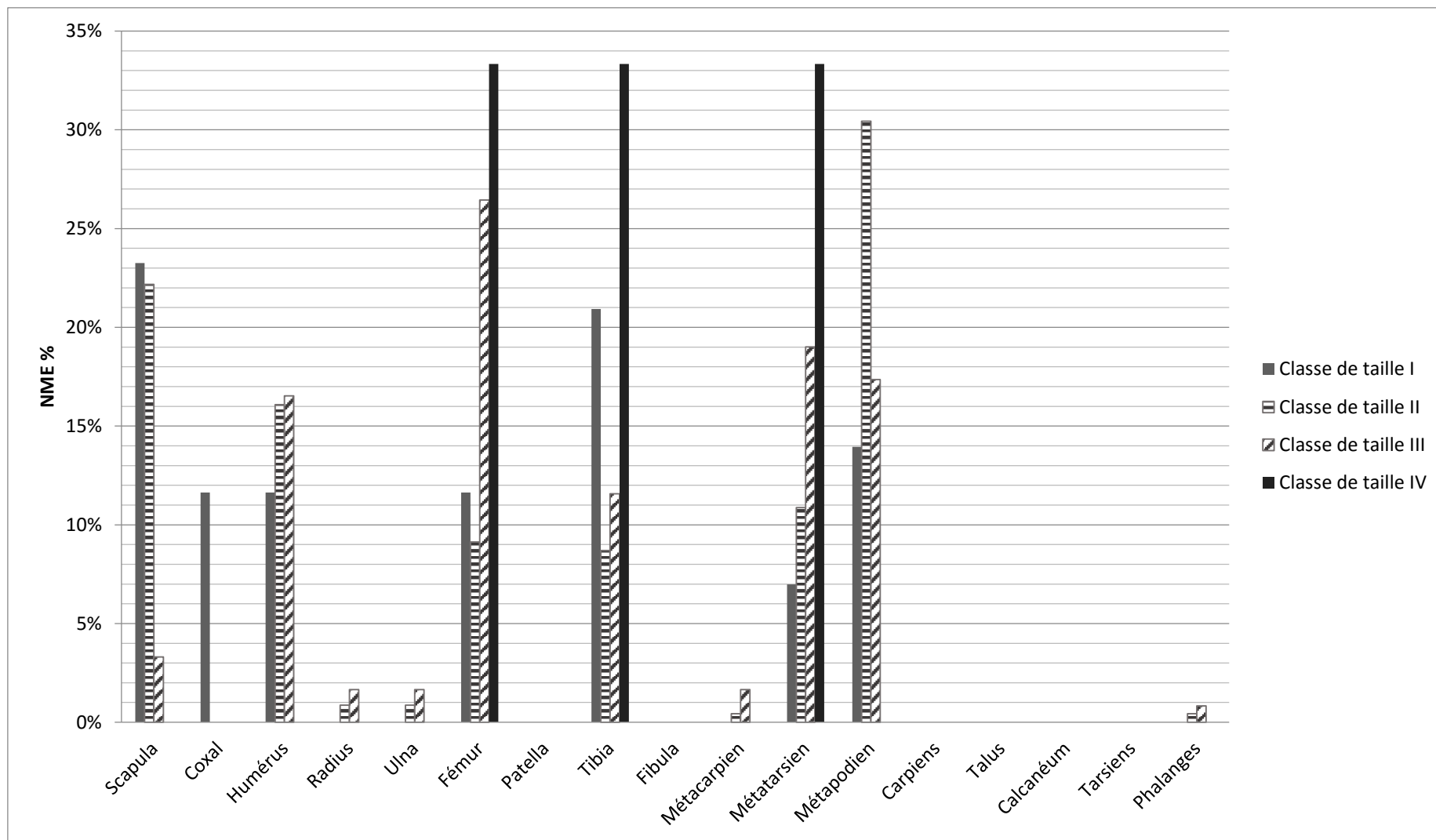


Figure 10 : Représentation squelettique des différentes classes de taille de bovidés de Cooper's D, en nombre minimal d'éléments anatomiques (%)

La représentation squelettique des suidés (Fig. 11) n'a pas du tout la même distribution que celle des bovidés. Alors que ces derniers présentent une majorité d'os long et de scapulas, ce sont les phalanges, presque absentes chez les bovidés, qui représentent majoritairement les suidés avec plus de 50 % du NME. L'UAM permet de pondérer cette surreprésentation mais confirme cependant leur prédominance dans l'assemblage. Bien que présentant un faible NME, le talus est majoritaire en termes d'UAM, ce qui peut s'expliquer par le coefficient squelettique de cet élément, tout comme celui des os longs, qui sont mieux représentés en termes d'UAM que de NME. Lorsque l'on considère le pourcentage de survie des restes de suidés (Fig. 12), cela pondère à nouveau l'abondance relative des phalanges ainsi que des mandibules dans l'assemblage en fonction du nombre d'individus.

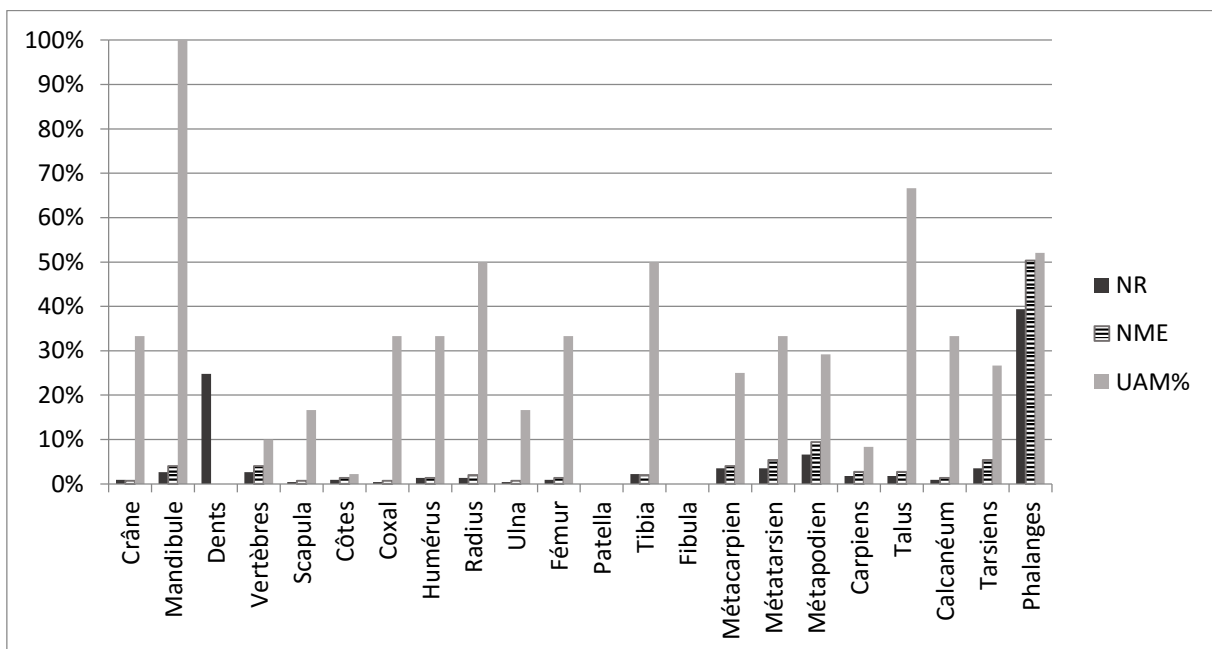


Figure 11 : Représentation squelettique des suidés, en nombre de restes, nombre minimal d'éléments et en UAM%

Les équidés ne sont représentés que par vingt-deux éléments, qui correspondent à 51 restes, attribués à au moins deux individus (Fig. 13). On remarque la relative abondance, en termes de pourcentage de survie, des héli-mandibules, des dents, de l'os coxal, de l'humérus, du tibia, des métatarsiens et du talus ; des éléments qui montrent un fort potentiel de survie (Brain, 1981) dû à leur densité (Lyman, 1994).

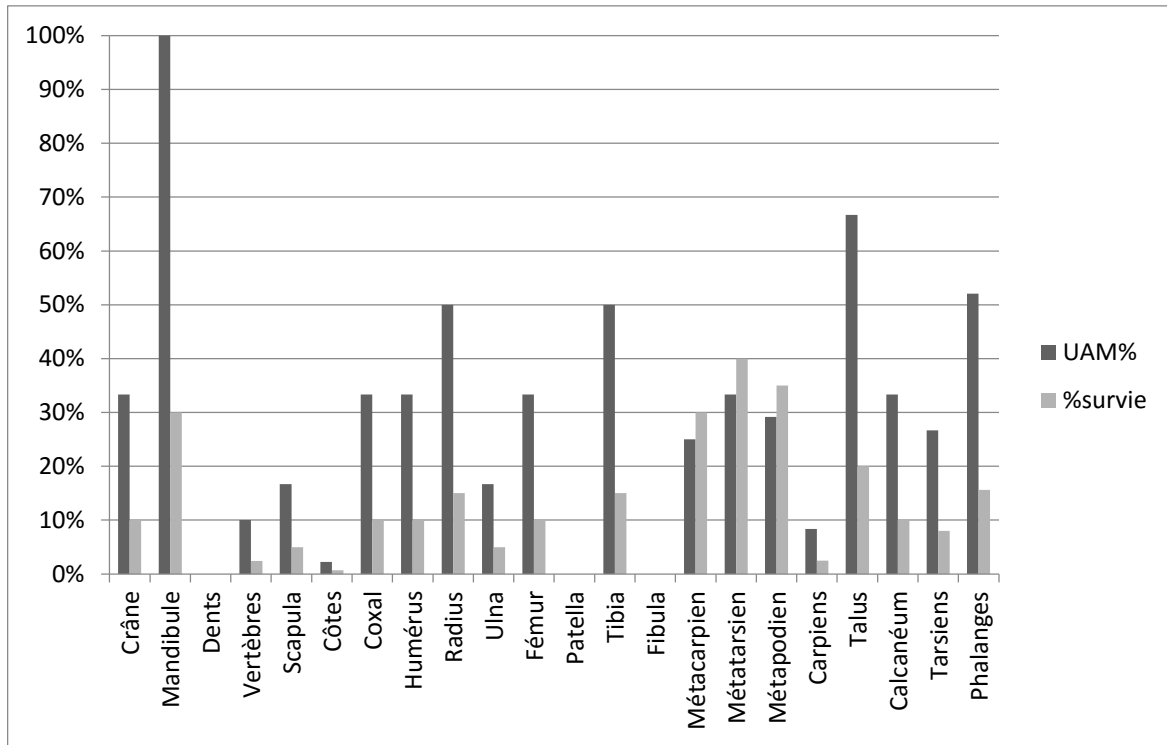


Figure 12 : Représentation squelettique des restes de suidés de Cooper's D, en UAM% et %survie

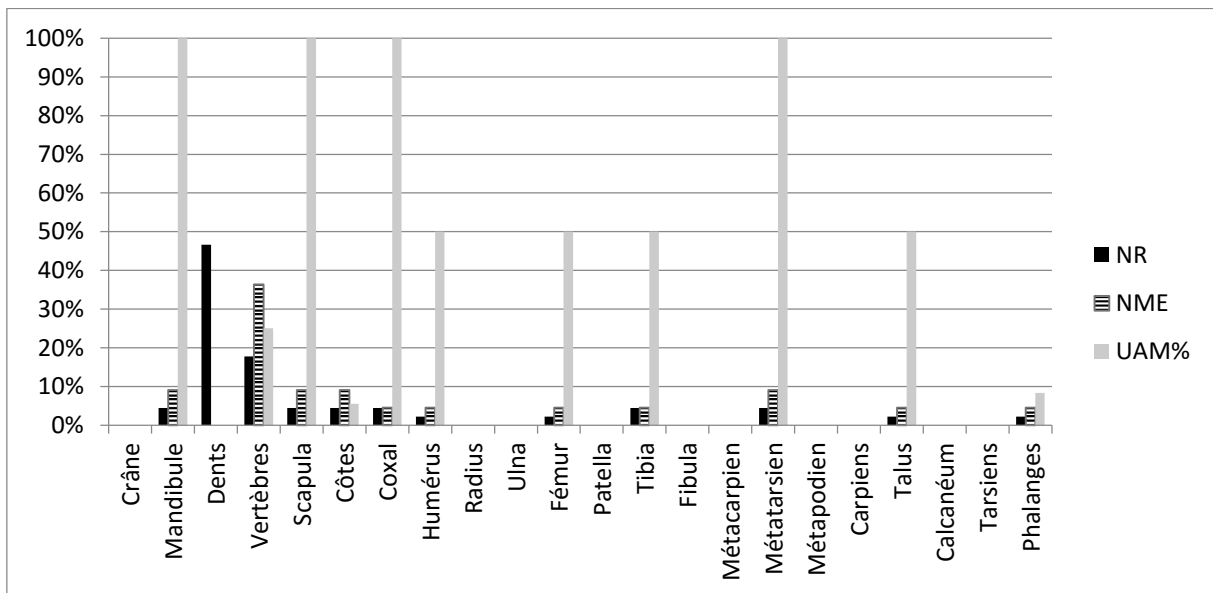


Figure 13 : Représentation squelettique des équidés de Cooper's D, en nombre de restes, nombre minimal d'éléments et en UAM%

## Discussion

L'absence des os denses et compacts (carpiens, tarsiens et phalanges) de bovidés pourrait être interprétée comme résultant d'une accumulation par la hyène (Cruz-Uribe, 1991 ; Lyman, 1994). Cependant, la représentation squelettique ne peut caractériser à elle seule l'origine d'un assemblage, d'autant que ce critère est à l'heure actuelle remis en question.

En effet, des études actualistes faites sur des repaires de hyènes ont pu montrer que les os denses et compacts pouvaient très bien résister à la digestion des hyènes et parfois même dominer l'assemblage postcrânien (Pickering, 2002 ; Kuhn *et al.*, 2010). D'après l'étude de repaires de hyènes modernes et fossiles (Fourvel, 2013), l'importante variabilité de la représentation squelettique des ongulés au sein des repaires de grands carnivores (hyénidés, félidés, canidés) ne permet pas la distinction spécifique.

L'absence de restes retrouvés en connexion ou de squelettes partiellement complets à Cooper's D permet notamment d'écarter en partie le rôle accumulateur éventuel du léopard ou le contexte d'un aven-piège (De Ruiter & Berger, 2000 ; Dominguez-Rodrigo & Pickering, 2010 ; Val *et al.*, 2014). De plus, l'absence d'os longs complets ne correspond pas à la signature taphonomique de l'action du léopard (Dominguez-Rodrigo & Pickering, 2010).

Le ratio décroissant des restes crâniens/postcrâniens par rapport à la taille des ongulés est cependant un critère fréquemment invoqué pour caractériser les accumulations de hyènes (Cruz-Uribe, 1991 ; Kuhn *et al.* 2010). Cependant, qu'il soit vérifié ou non (Pickering, 2002 ; Fourvel, 2013) ce caractère ne s'applique pas aux restes de bovidés de Cooper's D, puisque l'on observe bien que chaque classe de taille est majoritairement représentée par des restes crâniens (Fig. 11).

Il semble donc difficile de pouvoir attribuer l'origine de l'accumulation des restes de bovidés de Cooper's D à un seul agent spécifique sur le seul argument de la représentation squelettique.

En ce qui concerne les suidés, on observe une tendance à la surreprésentation des os les plus denses et compacts comme les phalanges, le talus, la mandibule, le tibia et les métapodiens, qui sont des parties squelettiques considérées comme traduisant une forte « estimation du potentiel de survie » (Brain, 1981). Cette distribution peut être due à un phénomène naturel de conservation différentielle ou à l'action d'un agent modificateur tel qu'un carnivore. La différence entre le spectre de représentation squelettique des suidés et celui des bovidés nous amène à minorer l'action de conservation différentielle. La conservation des os les plus denses et compacts serait alors due à l'action d'un ou plusieurs prédateurs, qui auraient fait disparaître

les os les plus fragiles (suivant Brain, 1981 ; Pickering, 2002). Les os longs fragmentés sont majoritaires (> 82 % du NRdt), ce qui peut signaler une action possible de la hyène, tandis que la surreprésentation des petits os denses et compacts peut se rapporter à l'action du léopard (Dominguez-Rodrigo & Pickering, 2010). Pour mieux identifier le ou les agents à l'origine de l'assemblage, il est nécessaire d'observer les modifications taphonomiques.

### 5.5. Modifications taphonomiques

Les observations des modifications taphonomiques ont été conduites sur 588 restes, dont les 393 restes de suidés, les 51 restes d'équidés ainsi qu'un échantillon sélectionné d'après la présence de modifications taphonomiques (Tab. 3 et Annexe 6). Toutes modifications confondues, 272 restes (soit 46 %) montrent des modifications taphonomiques.

Agent taphonomique	Modifications	NR	NR%
Climato-édaphique	<i>Weathering</i>	36	13,2%
	Modifications par l'eau	4	1,5%
Biologique non-humain	Marques de carnivores	117	43,0%
	Marques de rongeurs	4	1,5%
	Marques d'insectes	58	21,3%
	Vermiculations	3	1,1%
	Piétinement	12	4,4%
Biologique humain	Outils en os	3	1,1%
	Marques de découpe	4	1,5%
Indéterminé		31	11,4%

Tableau 3 : Dénombrement des pièces étudiées de Cooper's D présentant des modifications taphonomiques, en nombre de restes.

### Etat général de conservation

L'analyse du niveau de fragmentation d'un assemblage osseux permet d'évaluer l'importance des processus post-dépositionnels dans la modification de l'assemblage et ainsi permettre la comparaison intersite à niveaux de conservation équivalents (Marean, 1991).

Une précédente étude a permis d'estimer « l'indice d'état complet<sup>1</sup> » de l'assemblage de Cooper's D (De Ruiter *et al.*, 2008), qui permet de mesurer l'impact des processus post-dépositionnels sur la conservation des os denses et compacts (Marean, 1991). Le ratio de Cooper's D, estimé à 0,71, ne diffère pas statistiquement des ratios des autres assemblages retrouvés en contexte de dépôt décalcifié (De Ruiter *et al.*, 2008). Ces auteurs ont en revanche pu montrer une différence statistiquement significative entre la conservation des assemblages issus de dépôts calcifiés et décalcifiés. Les comparaisons entre assemblages doivent donc se

<sup>1</sup> *Completeness Index* (Marean, 1991)

faire en conséquence et les propos doivent être nuancés en fonction de ce biais taphonomique important.

Sur l'ensemble des éléments observés (n = 588), les restes retrouvés complets représentent plus de 18 % de l'assemblage (n = 109). Au sein de l'assemblage de suidés (n = 393), les restes complets représentent plus de 21 % de l'assemblage (n = 86). Ces taux relativement élevés permettent de minimiser le rôle des processus post-dépositionnels dans la fragmentation de l'assemblage. Les mesures de la longueur des esquilles osseuses indéterminées montrent une absence de fragment de très petite taille et une distribution majoritairement concentrée entre 2 et 8 cm (Fig. 14).

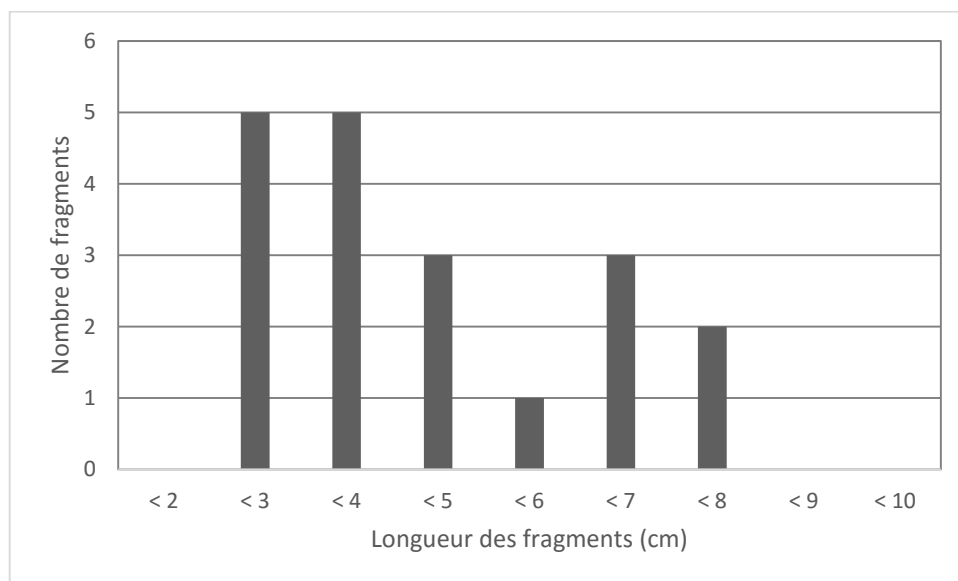


Figure 14 : Distribution du nombre d'esquilles osseuses indéterminées de Cooper's D selon leur longueur

Le taux de fragmentation d'un assemblage est également utilisé afin de distinguer le rôle de la hyène, du léopard et l'action anthropique (Richardson, 1980 ; Pickering, 2001 ; Pickering *et al.*, 2004 ; Val *et al.*, 2014). Il peut être évalué en calculant le ratio NR/NME, qui est de 2,91 pour l'assemblage de suidés de Cooper's D (Tab. 4). Cette valeur est supérieure à celle attendue pour un assemblage accumulé par le léopard, compris entre 1,00 et 1,04 selon Richardson (1980) et de 1,06 selon Pickering (2001). Elle est également supérieure au taux de fragmentation des assemblages anthropiques, qui est de 1,26 pour le membre 4 de Sterkfontein (Pickering *et al.*, 2004). Toutefois, elle est bien inférieure au ratio de 5,90 observé au sein des assemblages accumulés par la hyène (Richardson, 1980). Ce constat est également valable pour les petits bovidés de classe I et II (Tab. 4). Il apparaît difficile d'attribuer l'accumulation à un même agent taphonomique, d'après l'observation du taux de fragmentation entre l'assemblage des suidés et celui des petits bovidés (classe de taille I et II). Cependant, on observe que le ratio obtenu pour

les bovidés de taille moyenne (classe de taille III), d'une valeur de 5,88, est très proche de celui observé pour les assemblages issus de l'action de la hyène (Richardson, 1980). Pour les grands bovidés de taille IV, le taux de fragmentation est exceptionnellement élevé, avec une valeur de 18,33. Ce phénomène peut être dû à une fragmentation post-dépositionnelle importante puisque les bovidés de taille IV sont majoritairement représentés par des éléments crâniens, qui sont sujets à un taux de fragmentation important. La comparaison de ces ratios aurait nécessité l'application d'un test du Chi2 mais il aurait alors fallu connaître les données en NR et NME utilisées pour le calcul de ces ratios.

	Suidés	Bovidés de taille I	Bovidés de taille II	Bovidés de taille III	Bovidés de taille IV
NR	393	131	993	712	55
NME	135	43	230	121	3
Taux de fragmentation	2,91	3,05	4,32	5,88	18,33

Tableau 4 : Taux de fragmentation des restes de suidés et de bovidés (NR/NME) de Cooper's D

### Agents climato-édaphiques

L'intempérisation (*weathering*) est le principal phénomène climato-édaphique à avoir été identifié comme modificateur de la surface des fossiles au sein de l'assemblage de Cooper's D. Sur les 588 restes observés et les 272 restes modifiés taphonomiquement, seulement 36 pièces montrent des modifications liées à une exposition plus ou moins prolongée à l'air libre ou en sub-surface.

Intempérisation	NR	NR%
Stade 1	34	94%
Stade 2	2	6%
Stade 3	0	0%
Stade 4	0	0%
Stade 5	0	0%
Total	36	100%

Tableau 5 : Distribution des restes selon leur stade d'intempérisation

En reprenant la classification faite par Behrensmeyer (1978), on observe que 34 restes ont des modifications attribuables au stade 1 d'intempérisation (soit 94 % des restes montrant une modification par intempérisation, Tab. 5) et que seulement 2 restes ont des marques attribuables au stade 2. Cette distribution révèle alors un enfouissement relativement rapide de l'assemblage osseux étudié de Cooper's D.

Quelques restes semblent avoir été modifiés par l'action de l'eau, sous la forme de « galets osseux » caractéristiques. Etant donné leur faible représentation (n = 6), il ne semble pas que l'eau ait affecté de manière importante l'assemblage. Ces restes ont pu être apportés de l'extérieur par un lessivage ponctuel.



## Processus physico-chimiques

Quelques modifications taphonomiques dues à des processus physico-chimiques ont été observées. Il s'agit principalement de résidus de manganèse observables à la surface des os. Le dioxyde de manganèse colore fréquemment les fossiles issus des dépôts décalcifiés des gisements sud-africains (Cucrowska *et al.*, 2005 ; Val & Stratford, 2015 ; Val *et al.*, 2014). Le substrat dolomitique de la région du *Cradle of Humankind* est riche en manganèse, et c'est lors du processus de décalcification que le manganèse s'accumule préférentiellement à la surface des roches mais également des os (Cukrowska *et al.*, 2005). L'observation de résidus de manganèse à la surface de la plupart des fossiles de Cooper's D confirme le remaniement post-dépositionnel due à la décalcification de la brèche.

## Agents biologiques non-humains

### Carnivores

Les carnivores jouent un rôle majeur dans l'accumulation, mais également la modification des assemblages osseux des sites préhistoriques, en particulier dans le contexte des grottes pléistocènes d'Afrique du Sud (Brain, 1981, 2004 ; Cruz-Uribe, 1991 ; Pickering, 2002 ; Pickering *et al.*, 2004 ; De Ruiter & Berger, 2010 ; Dominguez-Rodrigo & Pickering, 2010 ; Kuhn *et al.*, 2010 ; Fourvel, 2013 ; Bountalis & Kuhn, 2014). L'analyse des modifications taphonomiques et leur caractérisation permettent d'identifier le taxon responsable. Plusieurs espèces de carnivores sont fréquemment évoquées comme accumulatrices et modifiatrices des assemblages pléistocènes d'Afrique du Sud : le léopard (*Panthera pardus*), la hyène tachetée (*Crocuta crocuta*), la hyène brune (*Parahyaena brunnea*) et la hyène rayée (*Hyaena hyaena*). On peut également citer le rôle qu'ont pu jouer les espèces de grands carnivores éteintes représentantes du genre *Dinofelis*, *Megantereon* ou *Homotherium*, dans l'accumulation et la modification des assemblages du Pléistocène inférieur (Brain, 1981 ; De Ruiter & Berger 2000).

A Cooper's D, plus de 43 % des modifications observées sont attribuées à l'action des carnivores (n = 117), avec une relative uniformité des types de marques (Tab. 6). Les traces les plus fréquemment observées sont les *punctures* (> 19 %), qui sont des trous dans l'os compact et qui résultent de l'action des prémolaires lors de la consommation (Bourdillat, 2014). Les marques de mâchonnement (Fig. 15), qui consistent en des bords crénelés irréguliers résultant d'une action de rongement, sont observées sur plus de 18 % des restes, tout comme les traces de digestion. La présence de *tooth pits*, empreintes de dents qui sont issues de la même action de consommation formant les *punctures* mais sur des surfaces plus denses et compactes, sont observées sur plus de 17 % des restes. Les *grooves*, sillons laissés par le raclage des dents, sont

observées sur plus de 15 % des restes. Les *notches*, qui sont des négatifs d'enlèvement induits par la pression de la mâchoire, et les fractures sont plus minoritaires (respectivement représentées par 9 % et 4 % des restes).

Modifications	NR	NR%
Mâchonnement	37	18%
<i>Punctures</i>	39	19%
Empreintes de dents ( <i>tooth pits</i> )	35	17%
Négatifs d'enlèvement ( <i>notches</i> )	19	9%
Sillons ( <i>grooves</i> )	30	15%
Digestion	36	18%
Fracture sur os frais	8	4%
Total	204	100%

Tableau 6 : Distribution des restes selon les modifications taphonomiques attribuées à l'action des carnivores au sein de l'assemblage étudié de Cooper's D



Figure 15 : Exemples d'os longs de Cooper's D modifiés par l'action des carnivores. A gauche : radius droit (vue crâniale) de suidés indéterminé dont les extrémités ont été consommées, lui donnant une forme caractéristique de cylindre (CD.6703) ; A droite : radius gauche (vue crâniale) de bovidés de taille III qui montre des négatifs d'enlèvement à son extrémité distale, des *punctures* ainsi qu'une surface émoussée (CD.17304). Photos : R. Hanon

Plusieurs critères ont été évoqués afin d'identifier l'action spécifique d'un carnivore à partir des modifications de surfaces observées (Brain, 1981 ; Haynes, 1983 ; Cruz-Uribe, 1991 ; Blumenschine *et al.* 1996 ; Selvaggio & Wilder, 2001 ; Pickering, 2002 ; Pickering *et al.* 2004 ; Dominguez-Rodrigo & Piqueras, 2003 ; Delaney-Rivera *et al.* 2009 ; De Ruiter & Berger, 2010 ; Dominguez-Rodrigo & Pickering, 2010 ; Kuhn *et al.*, 2010 ; Fourvel, 2013 ; Bourdillat, 2014). Leur application à l'assemblage osseux étudié de Cooper's D est présentée ici.

Eléments squelettiques modifiés – Toutes les marques de dents (*punctures + tooth pits + grooves*) sont présentes sur l'os cortical et la majorité des éléments squelettiques portant ces marques correspondent à des os longs (> 46 %). Ceci est considéré comme caractéristique de l'action de la hyène (Haynes, 1983 ; Dominguez-Rodrigo & Pickering, 2010). De plus, les traces de mâchonnement, rares sur les ossements consommés par les félidés (De Ruiter & Berger 2000), sont retrouvés sur plus de 18 % des restes de Cooper's D et principalement sur des os longs (Tab. 6 et 7) ; ils évoquent également le rôle de la hyène dans la modification de l'assemblage (selon Haynes, 1983 ; Dominguez-Rodrigo & Pickering, 2010). Cependant, quelques marques de dents isolées, retrouvées à la surface de l'os cortical de certains fossiles, peuvent indiquer l'action du léopard dans une moindre mesure (selon Dominguez-Rodrigo & Pickering, 2010).

Eléments	NR	NR%
Os crâniens	0	0%
Vertèbres	1	3%
Côtes	1	3%
Os coxal	1	3%
Scapula	1	3%
Os longs	14	38%
Carpéens	0	0%
Tarsiens	2	5%
Phalanges	5	14%
Indéterminés	12	32%
<b>Total</b>	<b>37</b>	<b>100%</b>

Tableau 7 : Distribution des traces de mâchonnement selon les éléments squelettiques de l'assemblage étudié de Cooper's D

Mesures des marques de dents – La taille des empreintes de dents à la surface de l’os cortical (*tooth pits*) peuvent permettre dans certains cas d’identifier le carnivore responsable (Selvaggio & Wilder, 2001 ; Dominguez-Rodrigo & Piqueras, 2003). Il a notamment été possible de distinguer deux classes de taille correspondant à l’action du léopard ou des félins de taille moyenne (diamètre de la dépression < 2 mm) et à l’action de la hyène, du lion ou des canidés (diamètre > 4 mm), tandis que les empreintes de diamètres intermédiaires entre 2 et 4 mm peuvent être produites par la plupart des taxons (Dominguez-Rodrigo & Piqueras, 2003). A Cooper’s D, la moyenne des diamètres des dépressions est supérieure à 8 mm. Elles correspondent alors à l’action de grands carnivores de type hyène ou lion (Dominguez-Rodrigo & Piqueras, 2003).

Présence d’os régurgités – Les os digérés représentent plus de 18 % des marques attribuées à l’action des carnivores (Tab. 8 et Fig. 16). La présence importante d’os digérés ainsi que l’intensité des marques de digestion sont des critères de l’action de la hyène ou des canidés (Cruz-Uribe, 1991 ; Pickering, 2002 ; Kuhn *et al.*, 2010 ; Fourvel, 2013).

Éléments	NR	Colonne1
Os crâniens	1	3%
Vertèbres	2	6%
Côtes	2	6%
Os coxal	0	0%
Scapula	0	0%
Os longs	9	25%
Carpies	2	6%
Tarsiens	3	8%
Phalanges	5	14%
Indéterminés	12	33%
<b>Total</b>	<b>36</b>	<b>100%</b>

Tableau 8 : Nature anatomique des os portant des marques de digestion au sein de l’assemblage étudié de Cooper’s D

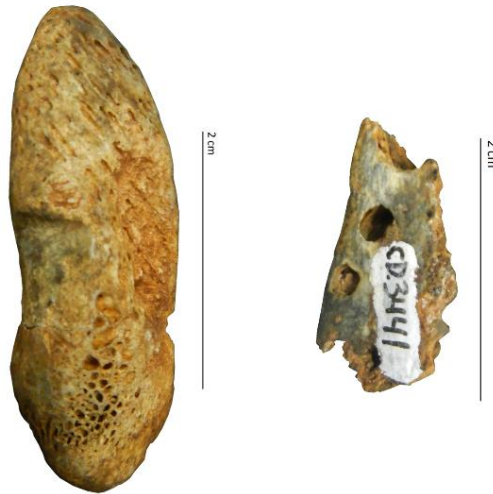


Figure 16 : Exemples d'os indéterminés de Cooper's D régurgités par la hyène

### Rongeurs

Quatre restes sur l'ensemble de l'assemblage observé de Cooper's D (> 1 % des restes montrant des modifications taphonomiques) portent des sillons attribués à l'action de petit rongeurs (Fig. 17), qui n'avaient pas été décrites dans les précédentes études (De Ruiter *et al.*, 2009 ; Val *et al.*, 2014). La présence de ces quelques marques indique que des rongeurs ont brièvement visité ou occupé la grotte à un moment donné de son histoire.

L'impact des rongeurs, et plus particulièrement celui du porc-épic (*Hystrix africaeaustralis*), est fréquemment observé au sein des assemblages pléistocènes sud-africains (Brain, 1980, 1981, 2004).



Figure 17 : Marque attribuée à l'action d'un petit rongeur à la surface du corps d'un fragment de côte indéterminé taxonomiquement (CD.3533) de Cooper's D.

## Insectes

Les modifications taphonomiques issues de l'action des insectes sont de plus en plus fréquemment observées dans les registres fossiles (Hill, 1987 ; Kaiser, 2000 ; Huchet, 2014) notamment au sein des gisements pléistocènes sud-africains (Newman, 2004 ; Backwell *et al.*, 2012), sans doute par l'apport d'études récentes en termes de référentiels actuels, qui en facilitent l'identification.

La part des modifications attribuées à l'action des insectes au sein de l'assemblage de Cooper's D est étonnamment très importante (> 22 % NR).

La variabilité des formes des modifications est extrêmement importante (Backwell *et al.*, 2012), mais certaines sont malgré tout caractéristiques de l'action d'un taxon spécifique (Huchet, 2014). On peut ainsi observer l'intervention d'au moins deux taxons à Cooper's D.

Le premier taxon identifié à Cooper's D est le genre *Dermestes*, dont l'action est principalement visible sur les surfaces articulaires, prenant la forme de galeries irrégulières (Fig. 18) résultantes d'une ostéophagie ponctuelle (Huchet, 2014).

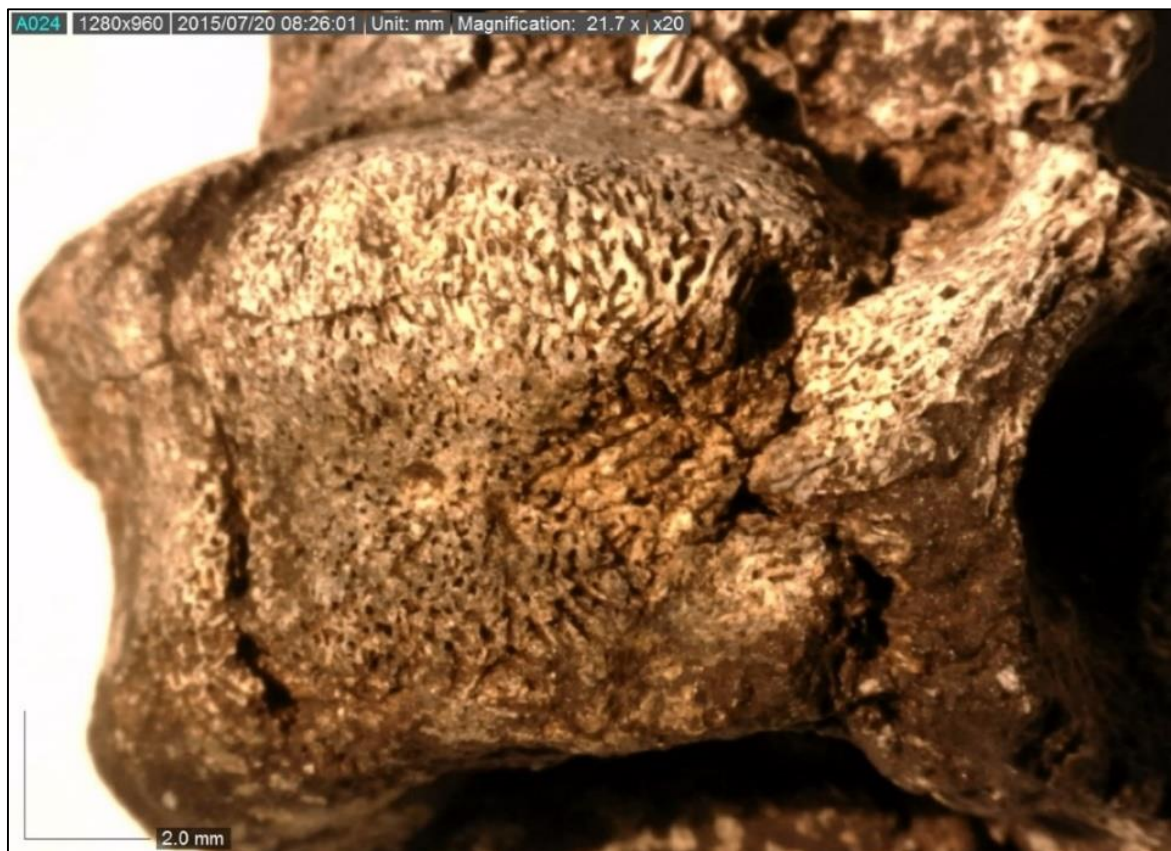


Figure 18 : Surface articulaire distale d'un métapodien de suidés (CD.5338) de Cooper's D, montrant des marques attribuées à des galeries de dermestes (*Dermestes*)



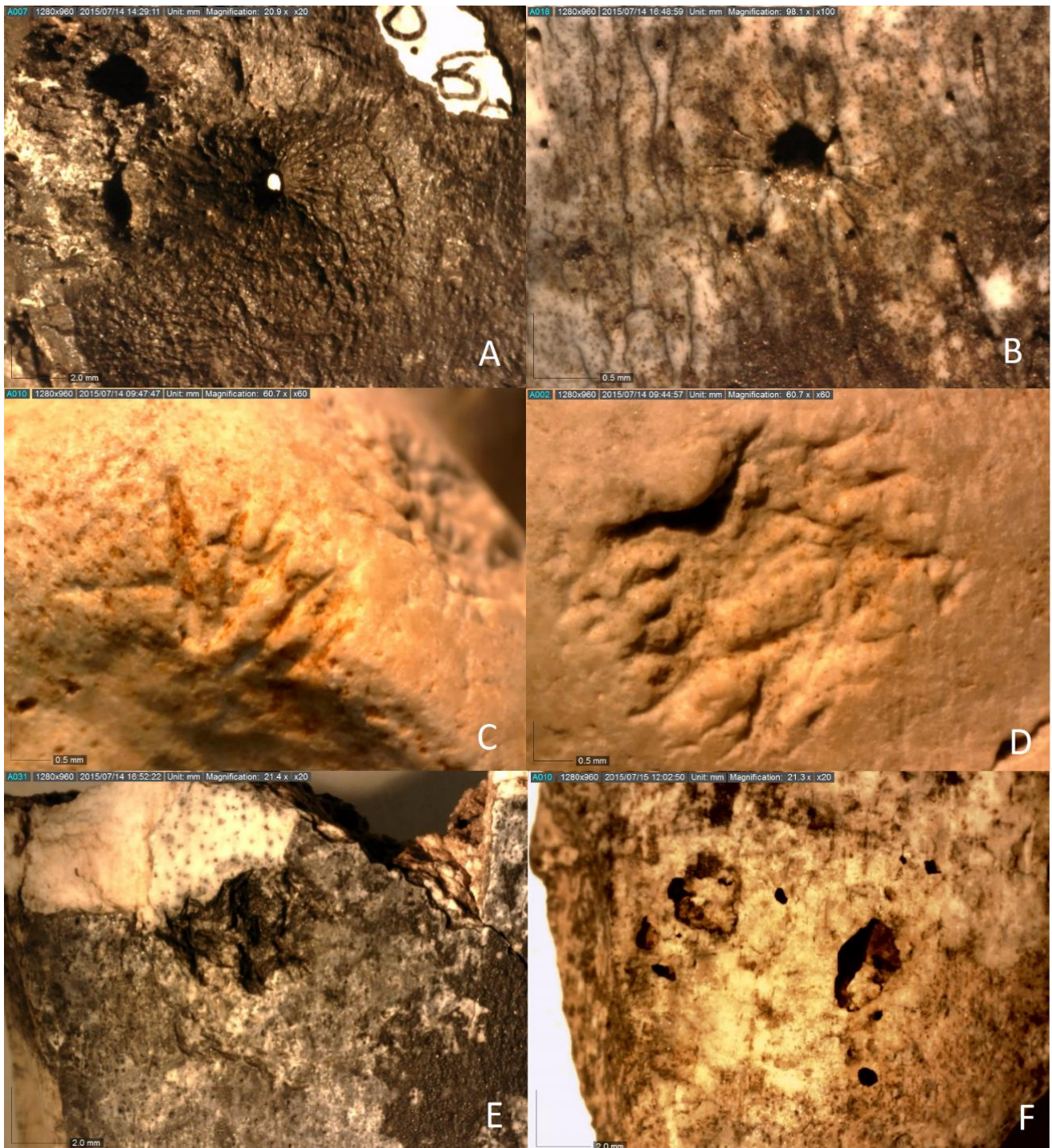


Figure 19 : Modifications issues de l'action des insectes au sein de l'assemblage osseux étudié de Cooper's D. A (fragment de la partie distale d'un métapodien indéterminé taxonomiquement, CD.6077) et B (fragment de diaphyse d'os long indéterminé taxonomiquement, CD.5279) : lésions avec stries parallèles irradiantes en étoile attribuées à l'action des termites ; C (fragment de phalange indéterminée de bovidés, CD.2002), D (CD.2002) et E (fragment de diaphyse d'os long indéterminé taxonomiquement, CD.5279) : modification de la surface de l'os corticale attribuée à l'action des termites ; F (fragment indéterminé CD.3937) : perforations en « gradins » ou « paliers » attribuées à l'action des termites



Le deuxième, et le plus important des deux en termes de modifications observées de surfaces osseuses, est l'ordre des isoptères (*Isoptera*), représenté par plusieurs familles de termites. L'action observée des termites sur le matériel de Cooper's D est représentée par des lésions en étoile (Fig. 19, A et B), des zones fortement altérées de l'os cortical (Fig. 19, C, D et E) ou encore des perforations en « paliers » (Fig. 19, F). Ces modifications résultent du comportement ostéophage des termites, notamment pour palier certaines carences alimentaires (Huchet, 2014).

La principale information que nous livrent ces modifications est la preuve de la présence des insectes lors de l'accumulation du dépôt et donc de l'existence d'un potentiel biais taphonomique au sein de l'assemblage, par la destruction complète ou partielle de certains restes (Backwell *et al.*, 2012).

### Plantes

Des traces laissées par l'acidité des racines des plantes, appelées vermiculations, ont été observées à la surface de trois fossiles (> 1%). Ces marques caractéristiques sont présentes sous la forme de réseaux de sillons sinueux (Fig. 20). Il est important de bien les identifier afin de ne pas les confondre avec des marques d'origine anthropique (Vercoutère *et al.*, 2014). Leur faible représentation rémoigne d'un enfouissement rapide des vestiges étudiés de Cooper's D.



Figure 20 : Vermiculations observées à la surface d'une mandibule d'équidés (CD.9375) de Cooper's D.



## Piétinement

A Cooper's D, 12 restes (soit environ 4% du nombre de restes modifiés) témoignent d'un processus de piétinement (Fig. 21). Ces modifications révèlent une fréquentation de la grotte probablement par de grands carnivores qui en seraient à l'origine.

Les modifications taphonomiques liées au piétinement sont relativement peu évoquées au sein des assemblages issus des grottes dolomitiques sud-africaines (Pickering *et al.* 2000 ; Hanon, 2015).

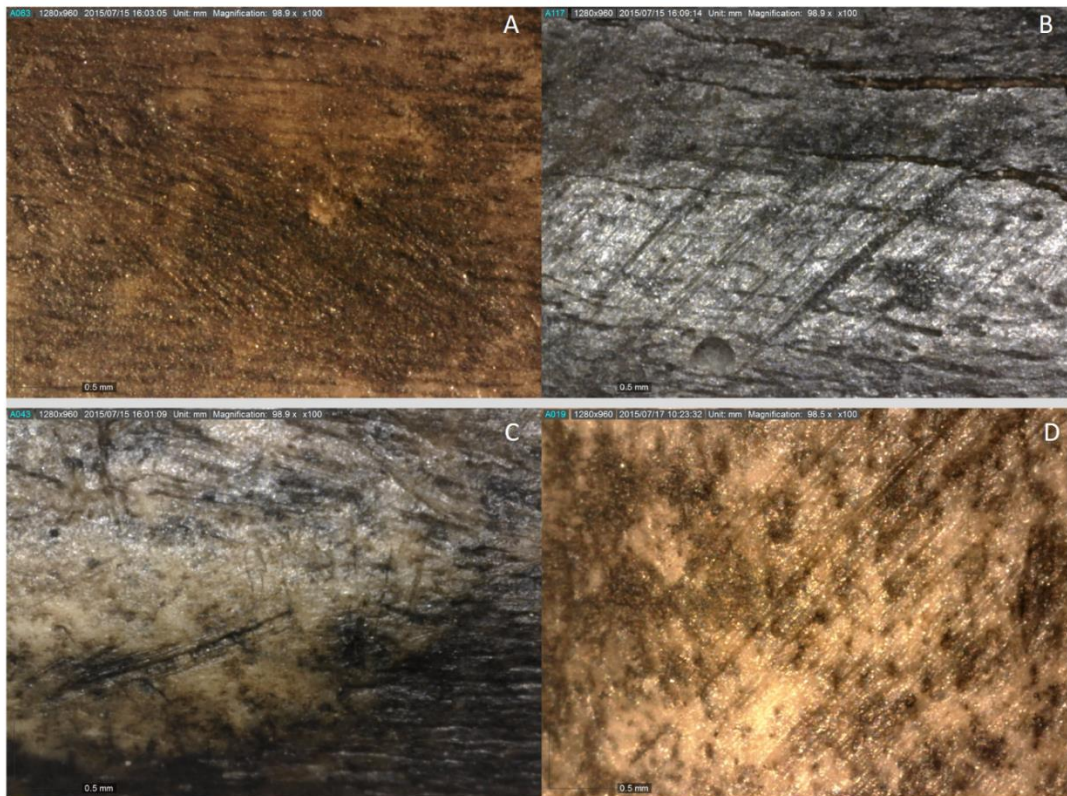


Figure 21 : Exemples de marques interprétées comme résultant d'un processus de piétinement au sein de l'assemblage de Cooper's D. A (vue crâniale), B (vue crâniale) et C (vue latérale) : diaphyse de métacarpe de bovidés de taille II (CD.9824) ; D : radius droit de suidés (vue crâniale, CD.6703)

## Agent anthropique

Deux types de modifications observées dans l'assemblage osseux étudié de Cooper's D sont ici attribuées à l'action intentionnelle d'un hominine : des marques linéaires, interprétées comme des marques de découpe, et des stigmates d'utilisation sur des pièces osseuses, interprétées comme des outils. Ces données archéologiques sont inédites puisqu'il n'y est fait aucune mention dans les précédentes études (De Ruiter *et al.*, 2009 ; Val *et al.*, 2014).

## Marques de découpe

L'identification des marques de découpe repose sur une liste de critères établie et testée précédemment (Annexe 8), à travers des observations macro- et microscopiques (notamment au MEB), ainsi qu'à une analyse phénétique de regroupement UPGMA et à l'élaboration d'un protocole expérimental de comparaison (Hanon, 2015). L'analyse a porté sur deux éléments de bovidés (CD.16947 et CD.1643) et deux de suidés (CD.1347 et CD.2074).

CD.16947 – Il s'agit d'une phalange proximale de bovidés de taille moyenne (classe de taille II) probablement *Redunca arundinum*, sur laquelle quatre groupes de marques linéaires ont pu être observés (Fig. 22). Celles-ci sont présentes sur les 4 faces de la diaphyse (crâniale, médiale, caudale et latérale) et toujours en partie proximale. Leur orientation est oblique à perpendiculaire par rapport au grand axe de l'os. Elles ont un profil en V dissymétrique, sont profondes, possèdent des microstriations internes ainsi qu'un effet d'épaulement. Leur longueur varie entre 1 et 7 mm (Fig. 22-26 et Fig. 29 et 30).

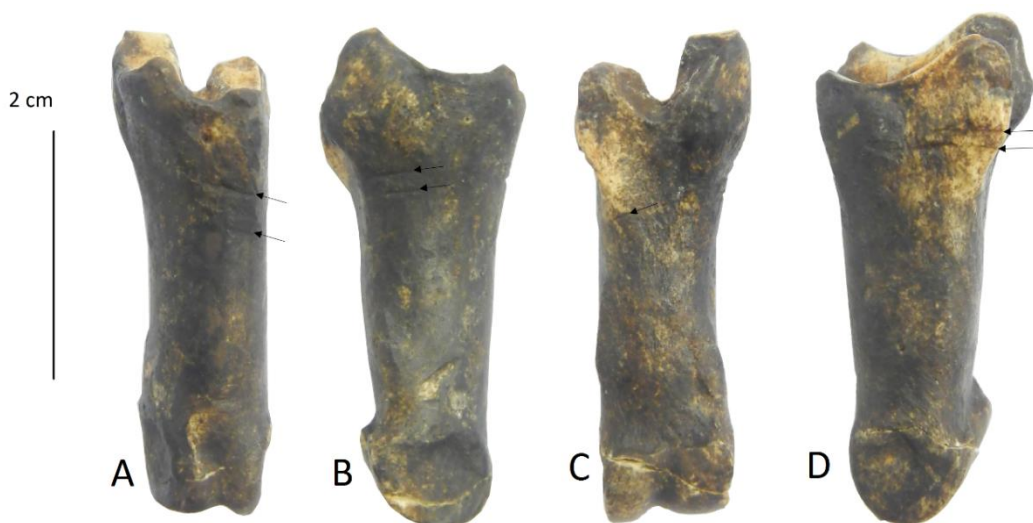


Figure 22 : Traces de découpe visibles sur une phalange proximale de bovidé de taille II (cf. *Redunca arundinum*) CD.16947 de Cooper's D ; A : deux traces parallèles et obliques par rapport à l'axe de l'os sont visibles sur la face crâniale (set 1) ; B : deux stries parallèles visibles sur la face latérale (set 2) ; C : deux fines stries visibles sur la face caudale (set 3) ; D : deux stries parallèles et perpendiculaires par rapport à l'axe de l'os sont visibles sur la face médiale (set 4).

CD.1643 – Il s'agit d'un fragment de diaphyse de grand bovidé (classe de taille III). Deux marques linéaires sont visibles à la surface de l'os. La première (set 1) est oblique par rapport au grand axe de l'os, régulière, avec un profil en V dissymétrique, un effet d'épaulement et comporte de multiples microstriations (Fig. 28). Elle mesure environ 5 x 2 mm. La seconde (set 2) est perpendiculaire par rapport au grand axe de l'os, avec un profil en V dissymétrique, un effet d'épaulement et suit une trajectoire courbe.



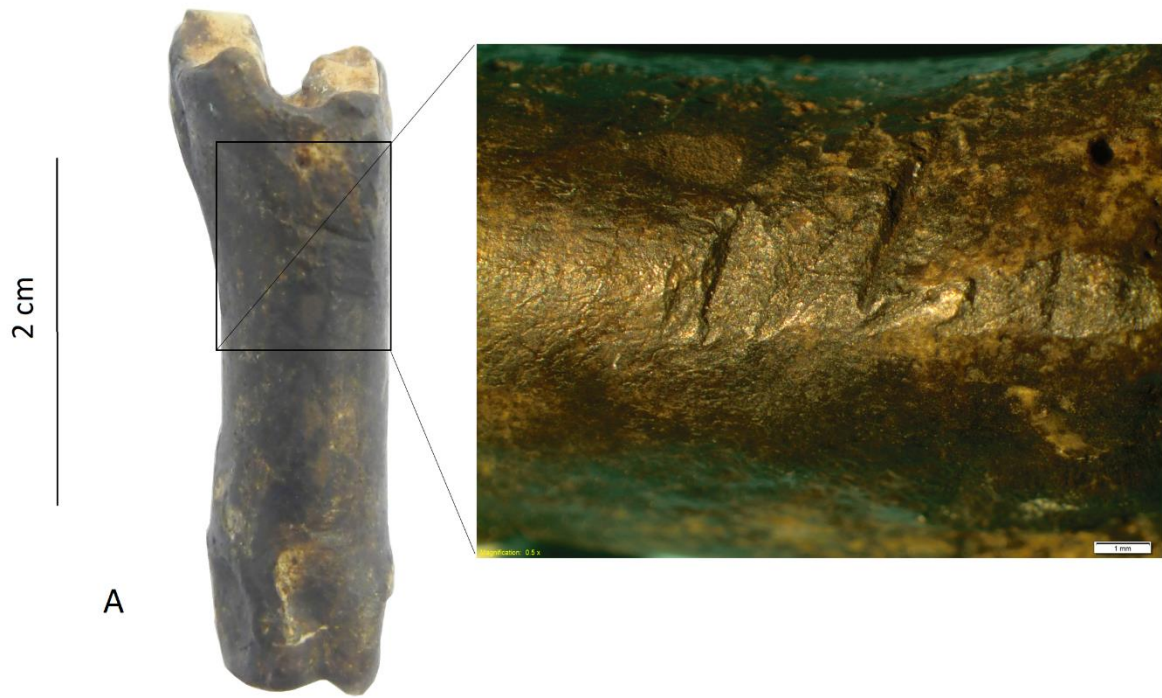


Figure 23 : Détail des marques (set 1) visibles sur la surface crâniale d'une phalange de bovidé de taille II (cf. *Redunca arundinum*) CD.16947 de Cooper's D



Figure 24 : Détail des marques (set 2) visibles sur la surface médiale d'une phalange de bovidé de taille II (cf. *Redunca arundinum*) CD.16947 de Cooper's D

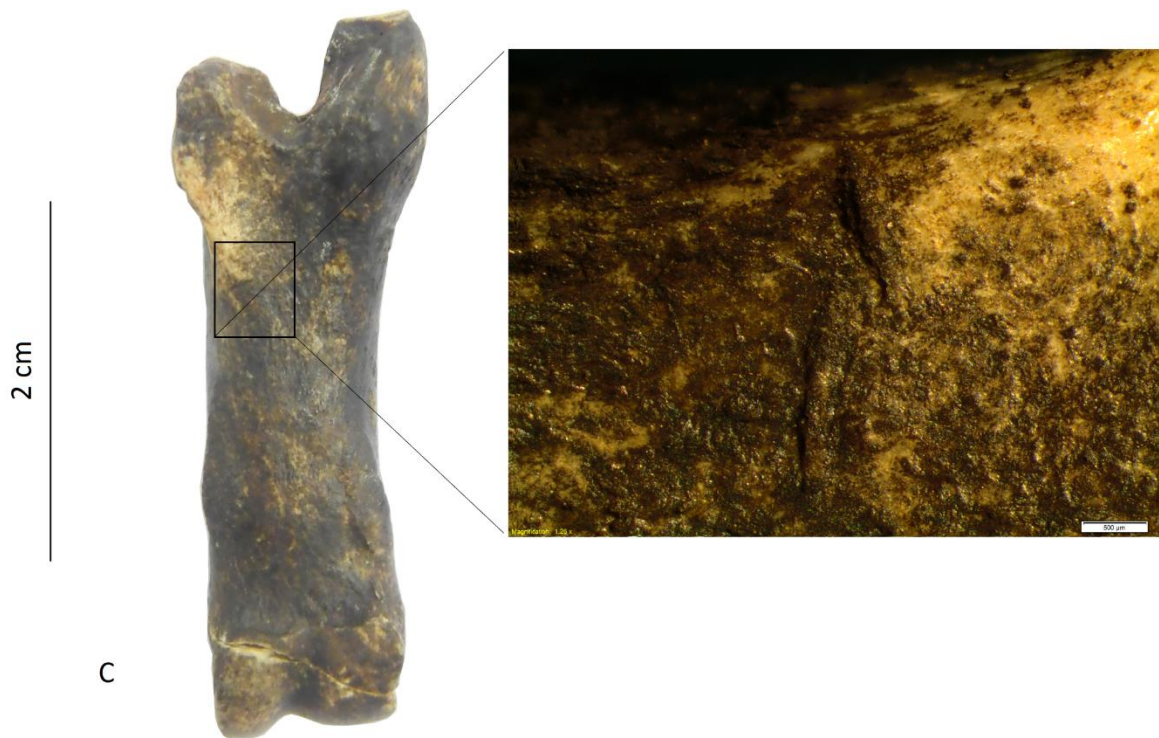


Figure 25 : Détail des marques (set 3) visibles sur la surface latérale d'une phalange de bovidé de taille II (cf. *Redunca arundinum*) CD.16947 de Cooper's D

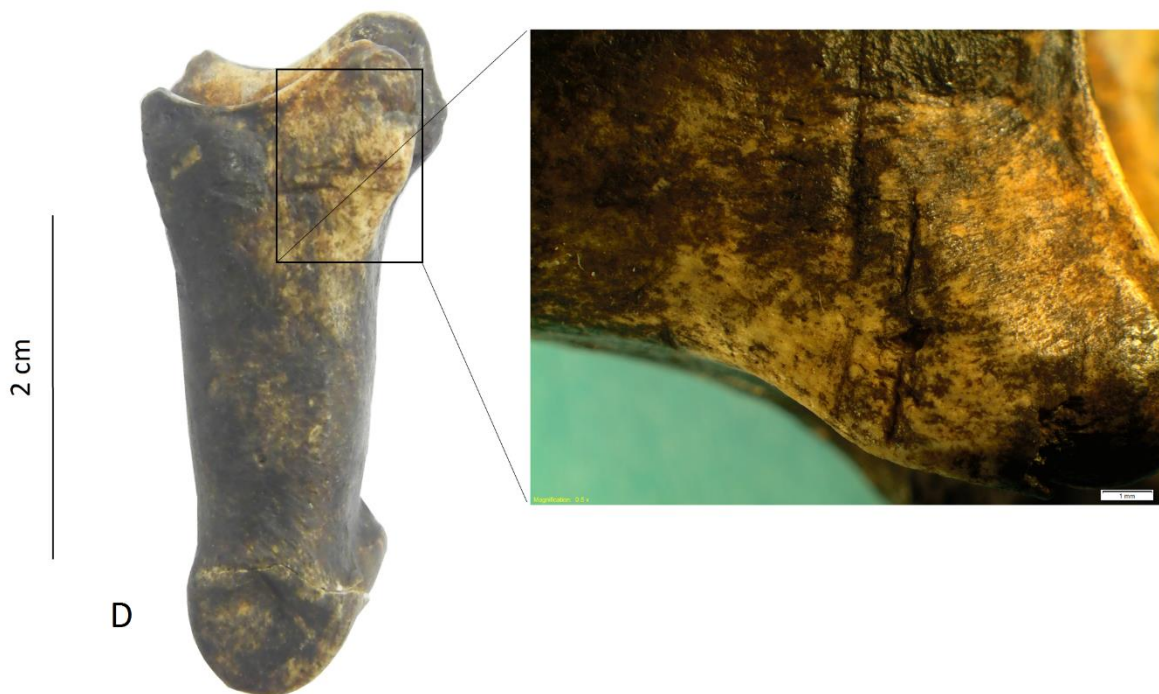


Figure 26 : Détail des marques (set 4) visibles sur la surface caudale d'une phalange de bovidé de taille II (cf. *Redunca arundinum*) CD.16947 de Cooper's D

CD.1347 – Il s’agit d’un fragment de diaphyse de fémur de suidés indéterminé spécifiquement, sur lequel on observe une marque linéaire à fond plat, courbe, parallèle à l’axe de l’os, avec des microstriations continues mais sinueuses, sans épaulement ou division. Notons que quelques fossettes (*pits*) attribués à l’action des dents de carnivores sont visibles.

CD.2074 – Il s’agit d’une phalange intermédiaire de suidés sur laquelle on observe une marque linéaire en partie proximale de la diaphyse, proche de la surface articulaire. La marque est rectiligne à fond plat, oblique par rapport au grand axe de l’os, avec des microstriations continues, sans épaulement ni division.

### Expérimentations et comparaisons

Une expérimentation de découpe a été conduite sur la partie distale du membre pelvien d’un agneau (*Ovis aries*), afin de comparer la morphologie des marques obtenues avec celles observées sur la phalange proximale de bovidés (CD.16947) de Cooper’s D. Le pied d’agneau a été découpé à l’aide d’éclats de chert provenant de la vallée de Sterkfontein (*Cradle of Humankind*, Afrique du Sud).

La première étape consistée à dépouiller le membre, c’est-à-dire dégager les chairs de la peau (Fig. 27). Il a ensuite fallu décharner la pièce, qui correspond à la récupération de la viande, afin de mettre au jour la surface osseuse. La dernière étape a été de prélever les tendons encore présents en incisant au niveau de leur attache la plus distale, correspondant à « deux forts tubercules d’insertion ligamentaire » (Barone, 1976). Les phalanges proximales ont finalement été récupérées afin d’observer les marques présentes à leurs surfaces (Fig. 28 A et B ; Fig. 29 A et C ; Fig. 30).

Les marques ont été analysées au microscope DinoLite ainsi qu’à la binoculaire et au MEB puis décrites (voir la liste de critères en annexes 8 et 9). Elles ont ensuite pu être comparées, grâce à l’analyse UPGMA (Fig. 31), avec les marques observées sur les fossiles de Cooper’s D, ainsi qu’avec les marques expérimentales de piétinement et de découpe obtenues précédemment (Hanon, 2015). L’analyse UPGMA permet de mettre en avant un regroupement morphologique. Néanmoins, certains critères caractéristiques des marques de découpe, bien observables sur les marques expérimentales, sont absents des traces observées à Cooper’s D : il s’agit des microstries et de l’effet d’épaulement (Fig. 28 – 30). Ce phénomène peut avoir plusieurs explications : (1) des processus taphonomiques post-dépositionnels ont pu affecter la surface de l’os et altérer la lecture des micro-caractères ; (2) les marques présentes sur la phalange de



bovidé (CD.16947) de Cooper's D ont probablement été produites à l'aide d'un outil plus lourd et au tranchant plus large, tel qu'un galet aménagé, plutôt qu'à l'aide d'éclats de chert non retouchés utilisés lors de l'expérimentation, qui ont accentué les microstries et les effets d'épaulement.



Figure 27 : Pied d'agneau (*Ovis aries*) sujet à la découpe expérimentale : A : photo avant expérimentation ; B : photo après dépouillement et mise à nu de la chair et des tendons. Photos : R. Hanon

La ressemblance morphologique entre la marque linéaire du fragment diaphysaire de tibia de grand bovidé (CD.1643) et les stries de découpe expérimentales (Fig. 28) permet d'envisager qu'elle ait été produite à l'aide d'un éclat non retouché. Pour ce qui est des marques présentes sur la phalange de bovidé de taille moyenne (CD.16947), nous retenons que la position anatomique, correspondant aux attaches distales des tendons, leurs dimensions particulièrement importantes ainsi que le profil en V et l'effet de division aux extrémités, permettent de les attribuer à une action anthropique intentionnelle de découpe.

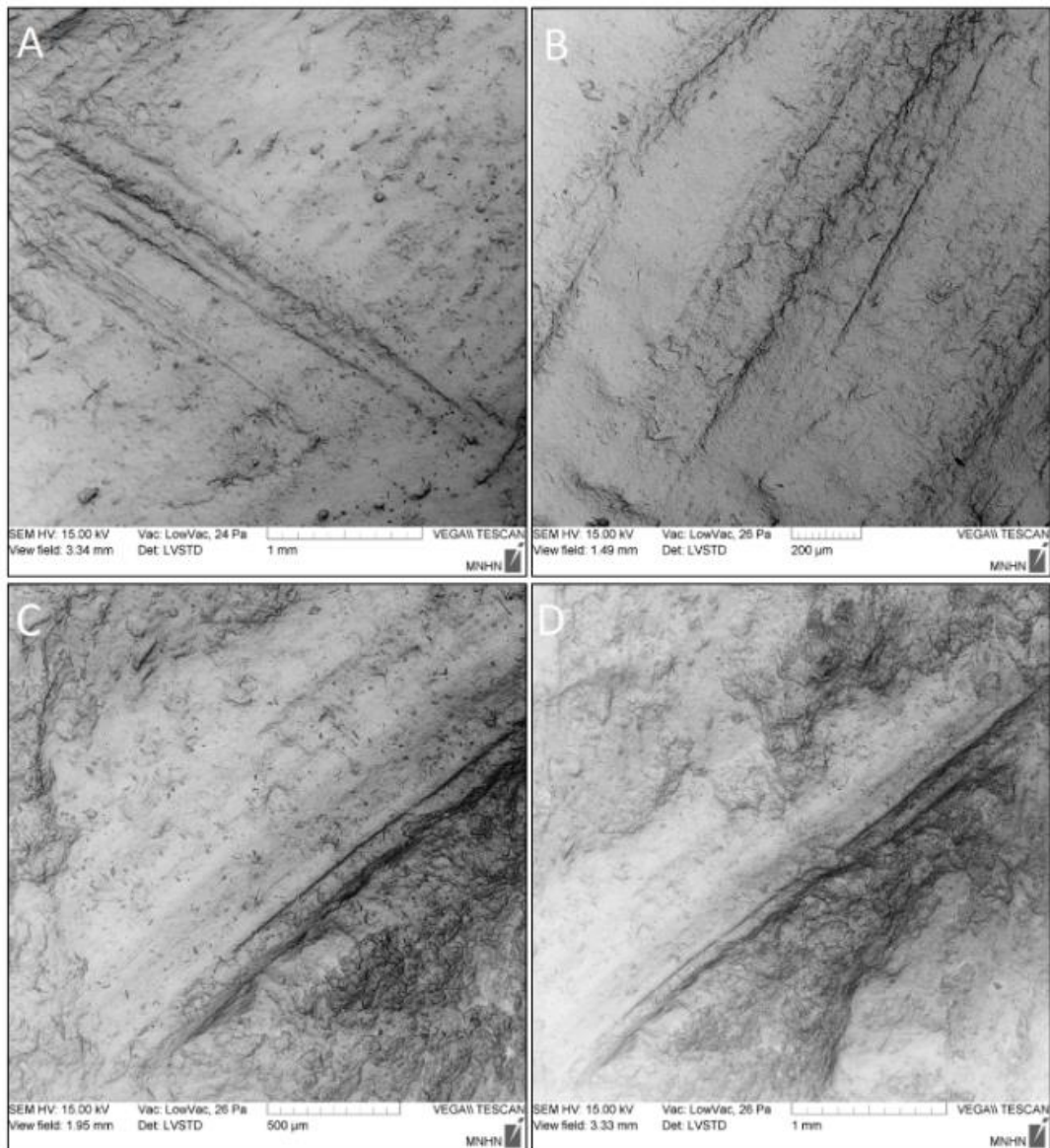


Figure 28 : A : marques expérimentales de découpe sur phalange proximale de mouton produites à l'aide d'éclats de chert (Exp-P1 M4) ; B : marques expérimentales de découpe sur phalange proximale de mouton produites à l'aide d'éclats de chert (Exp-P2 M1) ; C et D : marque présente sur un fragment diaphysaire de tibia de grand bovidé (CD.1643) de Cooper's D (Photos prise au MEB)

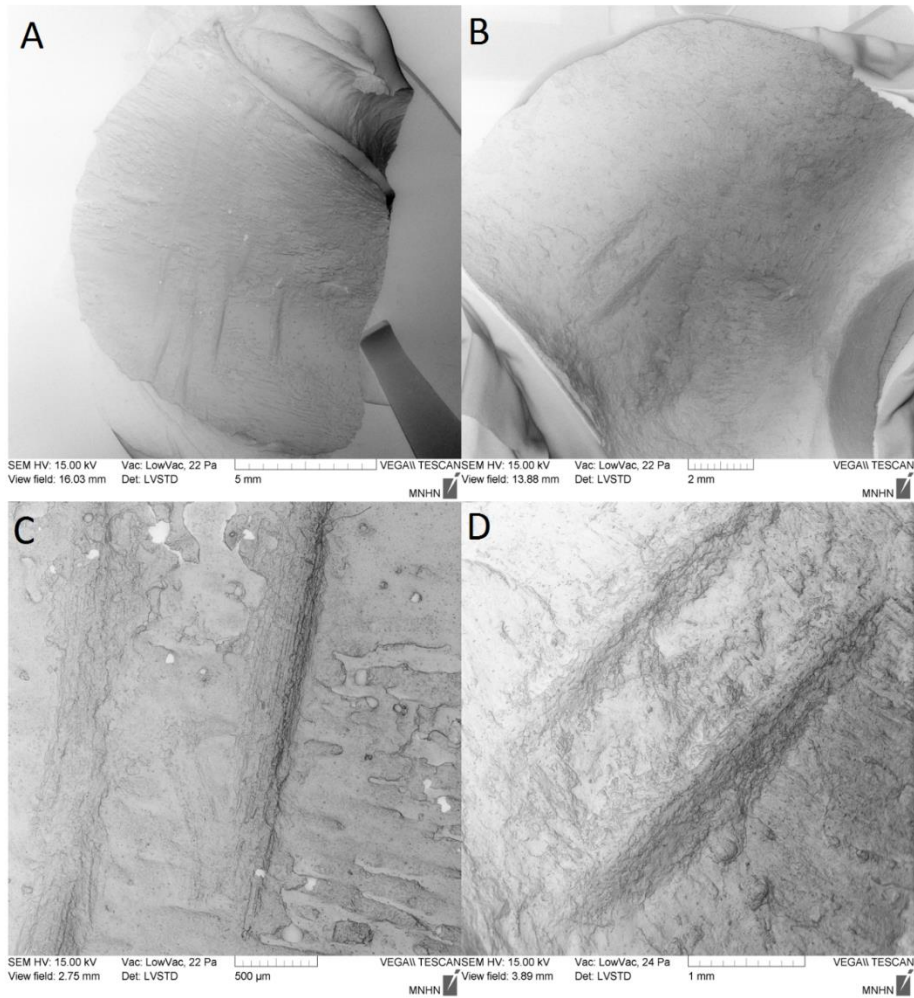


Figure 29 : A et C : marques expérimentales de découpe sur phalange proximale de mouton produites à l'aide d'éclats de chert (Exp-P2 M2) ; B et D : marques visibles sur la face médiale (set 2) d'une phalange de bovidé de taille moyenne (CD.16947, probablement *Redunca arundinum*) de Cooper's D (photos prise au MEB)



Figure 30 : Comparaison des marques expérimentales de découpe visible sur la surface crâniale d'une phalange proximale de mouton produites à l'aide d'éclats de chert (à droite) avec les marques visibles sur la face crâniale (set 1) d'une phalange de bovidé de taille moyenne (CD.16947, probablement *Redunca arundinum*) de Cooper's D. Photos prises au microscope DinoLite, R. Hanon.



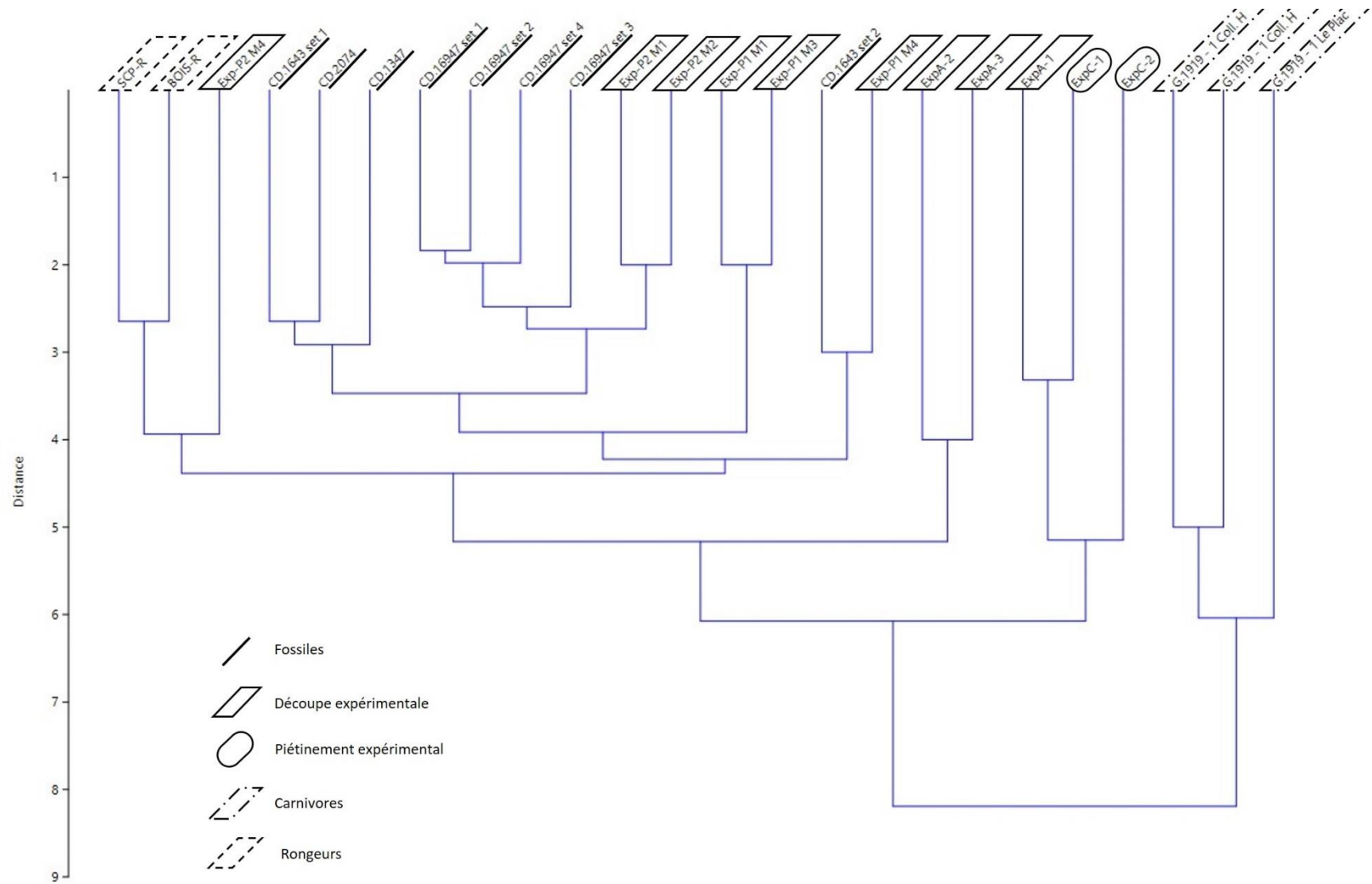


Figure 31 : Phénogramme des marques linéaires présentes sur les restes osseux analysés de Cooper's D et des pièces de référence (Hanon, 2015).

## Les outils en os

Au sein du matériel étudié de Cooper's D, nous avons identifié trois pièces osseuses comme de probables outils (Fig. 32 et Tab. 9). Leur surface présente des craquelures d'intempérisation de stade 1, ce qui est fréquemment observé au sein des assemblages d'outils en os contemporains de Swartkrans et Drimolen (Backwell & d'Errico, 2003, 2004, 2008). Il semble également que ces trois outils soient cassés dans leur partie préhensible (Fig. 32).

CD.1649 – Il s'agit d'un fragment d'os indéterminé qui présente une forme appointée avec des négatifs de micro-enlèvements à son extrémité (Fig. 32 A). Aucune striation n'a été observée.

CD.1293 – Il s'agit d'un fragment de diaphyse d'os long indéterminé. Le fragment est en forme de biseau dont l'extrémité est émoussée (Fig. 32 B et 34 C – D). L'observation microscopique a permis d'identifier des striations composites comme en présentent certains outils (Backwell & d'Errico, 2001a, 2001b, 2003, 2004), mais pas de striation multiple parallèle au grand axe de l'os, qui est caractéristique de l'utilisation des outils (*ibid.* ; Backwell & d'Errico, 2014). Nous avons également observé la présence de négatifs de micro-enlèvements à l'extrémité de la pièce, caractère également observé sur les outils expérimentaux (Backwell & d'Errico, 2003, 2004).

CD.7895 – Il s'agit d'un fragment d'os indéterminé. De multiples striations parallèles au grand axe de l'os sont visibles en microscopie à son extrémité (Fig. 33 A et B). La pièce ne présente pas de micro-enlèvement ni de striation composite.

L'extrémité émoussée, les multiples striations ainsi que les micro-enlèvements correspondent à des stigmates d'utilisation qui dépendent de leur fonction de bâton à fouir (selon Backwell & d'Errico, 2001a, 2001b, 2003, 2004, 2008, 2014 ; Caruana *et al.*, 2013).

Spécimen	Longueur (mm)	Largeur (mm)
CD.1293	35,09	17,51
CD.1649	30,64	10,51
CD.7895	48,93	13,48

Tableau 9 : Dimensions des outils en os de Cooper's D

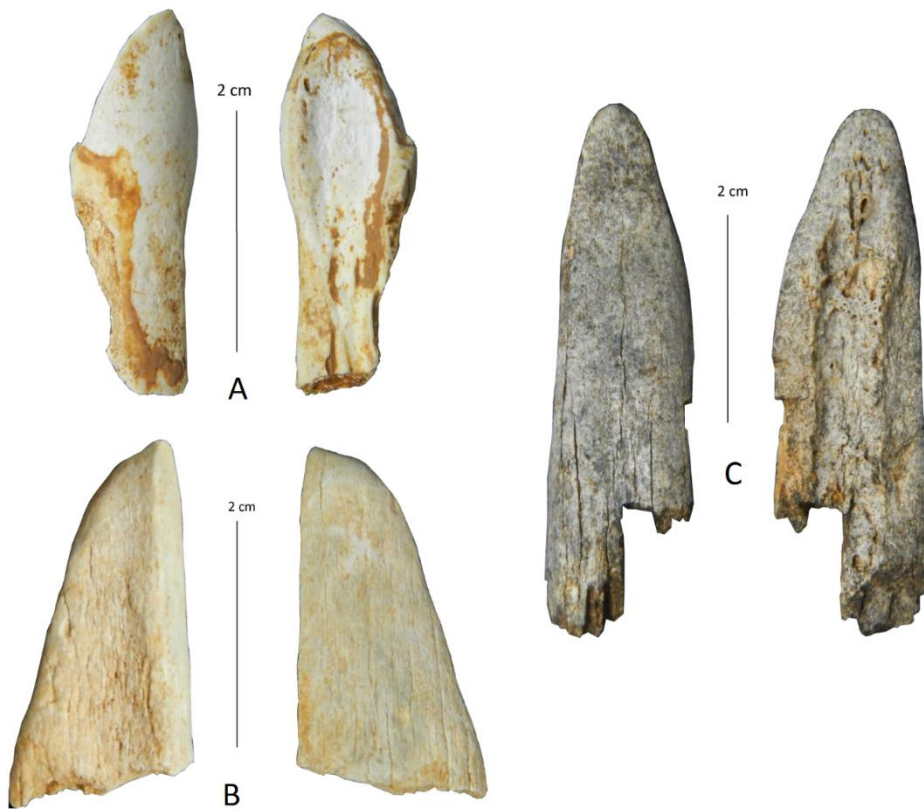


Figure 32 : Pièces interprétées comme outils en os de Cooper's D ; A : CD.1649 ; B : CD.1293 ; C : CD.7895. Photos : R. Hanon

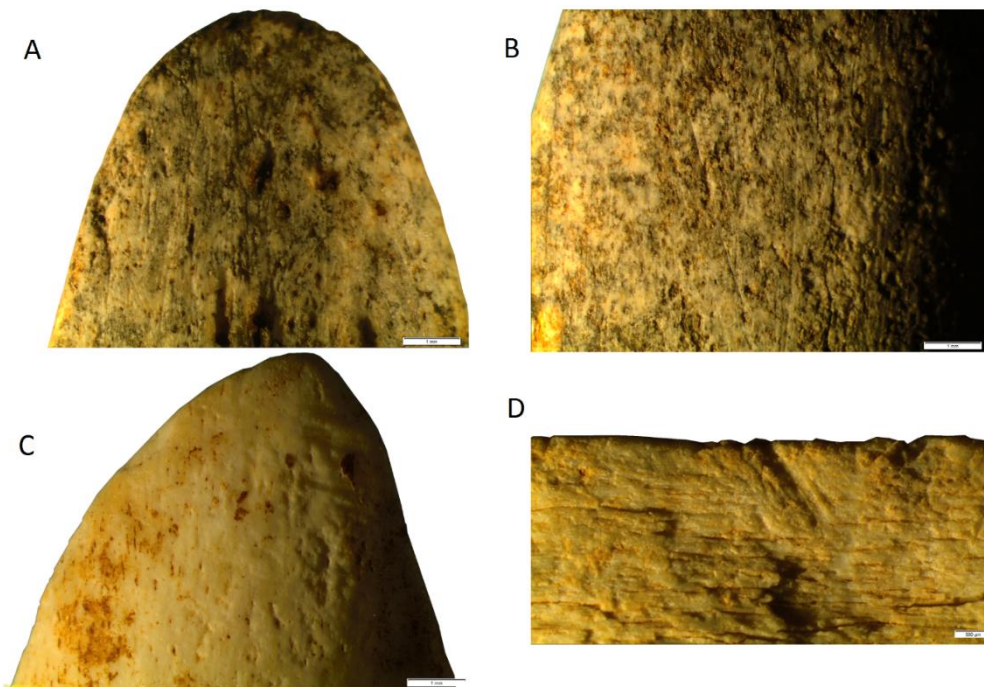


Figure 33 : Photos des marques d'utilisation visibles aux extrémités des pièces interprétées comme outils en os de Cooper's D. A et B : marques linéaires d'utilisation (CD.7895) ; C et D : micro-enlèvements et striations composites (CD.1293). Photos : R. Hanon

## Discussion

L'étude des modifications taphonomiques des restes osseux de Cooper's D montre l'implication d'une large gamme d'agents différents, ce qui révèle une histoire taphonomique complexe.

Il semble que les agents majoritairement impliqués dans les modifications taphonomiques soient les carnivores. L'importante variabilité des traces produites par différents carnivores ainsi que la variabilité taxinomique des éléments squelettiques modifiés amènent à rester prudent sur l'identification au niveau spécifique des carnivores impliqués. Toutefois, certains critères semblent faire consensus et permettent de discuter de l'attribution d'une modification à un carnivore en particulier (Annexe 7). Dans le cas de la hyène, la présence d'os digérés ainsi que le degré de fragmentation (Cruz-Uribe, 1991 ; Pickering, 2002 ; Kuhn et al. 2010 ; Fourvel, 2013) sont des indices fréquemment utilisés pour caractériser sont impact au sein d'un assemblage. D'une part, les os digérés sont présents en nombre relativement important (> 18 %) ce qui nous indique l'action non négligeable de la hyène au sein de l'assemblage de Cooper's D. D'autre part, les os régurgités présentent un degré de digestion important (Fig. 15). Enfin, le ratio important de fragmentation (NR/NME) est plus proche des observations faites au sein des assemblages de hyènes que dans ceux accumulés par l'homme ou le léopard (Richardson, 1980 ; Val *et al.*, 2014).

Les modifications produites par l'action des rongeurs sont minoritaires et elles ne permettent donc pas de les impliquer dans l'origine de l'assemblage.

Les modifications induites par l'action des insectes sont étonnamment nombreuses. Elles indiquent un biais possible dans la conservation de certains restes osseux (Backwell *et al.*, 2012 ; Huchet, 2014).

La présence de modifications induites par l'action d'hominines, à travers des traces de découpe sur phalange proximale de bovidés de taille moyenne (CD.16947), un fragment de diaphyse de tibia de bovidés de grande taille (CD.1643) ainsi que sur deux fragments indéterminés de suidés (CD.1347 et CD.2074) et trois probables outils en os, est particulièrement intéressante dans le contexte archéologique du site de Cooper's D. En effet, bien que la mise en évidence des comportements de subsistance des hominines au Pléistocène inférieur en Afrique du Sud soit de plus en plus documentée par les études de micro-usures dentaires (Grine, 1986, 1988 ; Ungar & Grine, 1991 ; Ungar, 2004 ; Ungar & Sponheimer, 2011), des isotopes stables (Lee-Thorp *et al.*, 1994, 2010 ; Sponheimer *et al.*, 2005, 2006, 2013 ; Ungar & Sponheimer, 2011 ; Balter *et al.*, 2012) ainsi que de la morphologie (Susman, 1988b, 1991, 2004 ; De Ruiter *et al.*, 2008 ;

Henry *et al.*, 2012 ; Lesnik, 2014 ; Ledogar *et al.*, 2016), l'attribution des comportements à une espèce demeure particulièrement difficile (Brain, 1981, 2004 ; Backwell & d'Errico, 2001a, 2001b, 2003, 2004, 2014 ; Pickering *et al.*, 2004, 2005, 2008 ; Pickering, 2006 ; Caruana *et al.*, 2013). En outre, dans le cas des marques de découpe, l'observation de la morphologie des modifications ne suffit pas à l'identification d'un geste anthropique intentionnel. En effet, la prise en compte de plusieurs critères extérieurs à la morphologie est nécessaire :

1. le contexte archéologique de l'assemblage (Behrensmeier *et al.*, 1986 ; Villa *et al.*, 1986 ; Denys & Patou-Mathis, 2014 ; Hanon, 2015),
2. la répétition (Guilday *et al.*, 1962 ; Lyman, 1994 ; Patou-Mathis, 1997),
3. la finalité (Guilday *et al.*, 1962 ; Lyman, 1994 ; Patou-Mathis, 1997).

Archéologiquement, le site de Cooper's D a livré un assemblage lithique (Hall, 2004 *in* Kuman, 2007), de probables outils en os et également des traces de découpe sur ossements de bovidés et de suidés.

En l'état des données, le critère de répétition de la localisation des marques sur les os n'est pas utilisable à Cooper's D, puisque seulement quatre restes, attribués à des bovidés et des suidés, portent des traces avérées : une diaphyse de tibia de bovidés de taille III (CD.1643) ainsi qu'une phalange proximale de bovidés de taille II (CD.16947). Notons que l'observation de marques sur la diaphyse du tibia de bovidés n'est pas rare en contexte pliocène d'Afrique de l'Est (Dominguez-Rodrigo *et al.*, 2005). Dans le cadre du Paléolithique moyen et récent en Europe (Valensi, 1991 ; Patou-Mathis, 1994, 1997), les stries de découpe sur tibia de bovidés sont généralement fines et peu profondes, obliques par rapport au grand axe de l'os (Valensi, 1991). Des marques de découpe sur la partie proximale des premières phalanges d'ongulés sont par ailleurs connues dans des contextes paléolithiques plus récents, par exemple sur des restes de cerf (Valensi, 1991 ; Patou-Mathis, 1994), de renne (Martin, 1906, 1909) et de cheval (Martin, 1909)

En termes de finalité, la marque observée sur la partie diaphysaire de tibia de bovidés de Cooper's D (CD.1643) est interprétée comme résultant d'une activité de décharnement, qui consiste à récupérer la viande présente sur les os ainsi que les os eux-mêmes (Valensi, 1991 ; Patou-Mathis, 1997 ; Dominguez-Rodrigo *et al.*, 2005). Les marques observées sur la phalange proximale de bovidés (CD.16947) sont interprétées comme le résultat d'une activité de dépouillement (selon Valensi, 1991 ; Patou-Mathis, 1997), c'est-à-dire la mise au jour de la

chair (Patou-Mathis, 1997), ou d'une action de récupération des tendons (Patou-Mathis, 1994), ces deux activités n'étant pas incompatibles.

C'est donc l'ensemble cohérent de plusieurs arguments associés qui permet d'interpréter ces marques comme issues de gestes intentionnels d'hominine. Dans le cas des marques identifiées à Cooper's, (1) les critères morphologiques macroscopiques et microscopiques correspondent aux critères consensuels d'identification d'une marque de découpe (Dominguez-Rodrigo, 2009 ; Hanon, 2015). (2) La position anatomique ainsi que l'orientation des marques sont en adéquation avec un geste d'exploitation d'une carcasse. (3) La comparaison aux autres modifications taphonomiques des assemblages, aux référentiels archéologiques et aux référentiels expérimentaux concordent avec les précédents arguments 1 et 2. (4) Le contexte archéologique est favorable à la présence de traces de découpe par l'identification d'un hominine ainsi que d'une industrie lithique. Il semble donc que ce faisceau d'arguments appuie l'attribution de ces marques à des activités de boucherie de la part d'un hominine.

## 6) Distribution spatiale

La connaissance du contexte géologique est primordiale avant toute interprétation de la distribution spatiale des vestiges d'un site. Les dépôts décalcifiés, comme c'est le cas à Cooper's D, s'accumulent par phase(s) d'érosion, il s'agit donc d'un remaniement à l'échelle de l'assemblage entier. Un remaniement d'une telle ampleur peut mélanger des vestiges provenant de phases d'accumulation différentes. L'analyse de la distribution spatiale à Cooper's D paraît donc peu informative puisque les vestiges ne sont pas *in situ*. Cependant, une analyse sédimentologique de la brèche peut nous apporter des informations sur la nature du remaniement pré-décalcification. A Cooper's D, les clastes les plus grossiers se sont accumulés au plus près des deux ouvertures de la grotte, tandis que le sédiment fin, composé de clastes et de fossiles de moindre taille, a fait l'objet d'un tri sélectif conduisant à la formation du faciès C (De Ruiter *et al.* 2009). Deux hypothèses sont proposées pour expliquer ce tri. La première serait un tri d'origine hydrodynamique qui aurait lessivé les sédiments de façon à déplacer les fossiles les moins denses et à la flottabilité la plus élevée au plus loin des deux entrées, emportant également les sédiments les plus fins (*ibid.*). La deuxième serait le rôle accumulateur de la chouette (principalement *Tyto alba*) qui aurait produit une densité en restes de micromammifères dans le faciès C (Brain, 1981 ; De Ruiter *et al.* 2009), ce qui n'explique pas pour autant le tri également effectué sur les sédiments fins. La combinaison des deux agents, naturels et biologiques, est possible. Ce tri sélectif est également observable pour les restes de

grands mammifères, qui sont concentrés dans les sédiments les plus fins des faciès A et B (De Ruiter *et al.* 2009). Il semble donc que les fossiles ont fait l'objet d'un remaniement pendant et/ou après le dépôt, intégré au sein d'un long processus décalcification.

## 7) Discussions, conclusions et perspectives

### 7.1. Agents taphonomiques impliqués dans l'accumulation de l'assemblage osseux de Cooper's D

Plusieurs arguments incitent à considérer que la hyène serait responsable de la majeure partie de l'accumulation de l'assemblage osseux de Cooper's D. L'abondance relative de certains taxons tels que le springbok (*Antidorcas marsupialis*), le gnou (*Connochaetes*), les canidés (*Canis mesomelas*), les cercopithécidés (*Theropithecus*, *Papio* et *Gorgopithecus*), les suidés (*Metridiochoerus*) ainsi que la diversité et l'abondance des carnivores, surtout des petites espèces, forment un assemblage qui correspond aux préférences de la hyène brune (Brain, 1981 ; Pickering, 2002). En outre, la proportion des carnivores par rapport aux ongulés est de 26,28 % au sein de l'assemblage de Cooper's D. Ce ratio supérieur à 20 % semble également indiquer l'intervention de la hyène brune (Kuhn *et al.*, 2010). L'absence d'ossements retrouvés en connexion nous permet d'écarter l'intervention du léopard ou le contexte d'un aven-piège (De Ruiter & Berger, 2000 ; Dominguez-Rodrigo & Pickering, 2010 ; Val *et al.* 2014). Bien que les ossements en connexion auraient pu s'individualiser lors de processus post-dépositionnels, l'indice d'état complet nous permet également de montrer la faible intervention de tels processus dans la modification de l'assemblage (De Ruiter *et al.*, 2008). La surreprésentation des petits os denses et compacts (carpiens, tarsiens, phalanges) peut être liée à l'action du léopard (Dominguez-Rodrigo & Pickering, 2010). Cependant, l'évaluation du taux de fragmentation est plus proche de celui observé au sein des assemblages accumulés par la hyène (Richardson, 1980). De plus, l'analyse des modifications taphonomiques de surface montre la présence conséquente d'ossements digérés. Il est également important de noter la présence de huit coprolithes attribués à *P. brunnea* au sein de l'assemblage (Val *et al.*, 2014), fréquemment retrouvés au sein ou à la périphérie des repaires de hyène (Cruz-Uribe, 1991 ; Pickering, 2002 ; Kuhn *et al.* 2010 ; Fourvel, 2013).

La corrélation des données taxinomiques, squelettiques et taphonomiques semblent donc indiquer un rôle important de la hyène brune (*Parahyaena brunnea*) dans l'accumulation de l'assemblage de Cooper's D. Toutefois, cette conclusion peut être nuancée par plusieurs résultats. Le calcul de la diversité taxinomique par l'indice de Simpson (Simpson, 1949 ;



Gaudzinsky & Street, 2003) nous laisse penser que l'assemblage ne reflète pas une sélection sur la base des préférences alimentaires d'un prédateur mais semble indiquer l'action de plusieurs agents différents. La relative abondance et diversité des grands carnivores tels que le léopard (*Panthera pardus*), la hyène tachetée (*Crocuta crocuta*) ainsi que les grandes espèces de félidés éteints (*Dinofelis*, *Megantereon*, *Homotherium*) ne nous permet pas de leur retirer complètement un éventuel rôle accumulateur au sein de l'assemblage osseux de Cooper's, comme souligné dans d'autres assemblages osseux contemporains (Brain, 1981 ; De Ruiter & Berger, 2000).

Nous avons également pu mettre en évidence l'enfouissement relativement rapide de l'assemblage par l'analyse des stades d'intempérisation.

L'analyse menée sur une partie l'assemblage osseux de Cooper's D confirme donc le rôle de la hyène brune comme principal agent accumulateur, avec probablement un rôle accumulateur secondaire du léopard, tous deux évoqués précédemment comme étant à l'origine de l'accumulation et de la modification de l'assemblage des primates (Val *et al.*, 2014).

## 7.2. Comportements de subsistance des hominines du Pléistocène inférieur en Afrique du Sud

L'observation de preuves d'activités intentionnelles d'hominines au sein de l'assemblage nous permet de se questionner sur les comportements de subsistance de ces hominines du Pléistocène inférieur d'Afrique du Sud.

La présence de plusieurs espèces synchroniques et sympatriques durant le Pléistocène inférieur en Afrique du Sud nous oblige à prendre de grandes précautions quant à la reconstitution de leurs comportements respectifs. Bien que seul *Paranthropus robustus* soit identifié au sein de l'assemblage de Cooper's D (Berger *et al.*, 2003 ; Steininger *et al.*, 2008 ; De Ruiter *et al.*, 2009), on ne peut pas exclure l'hypothèse de la présence d'*Homo* sp., qui a été identifié dans les gisements contemporains de la région. En effet, il semble que ces deux taxons se soient côtoyés et qu'ils ont pu partager une même niche écologique, puisqu'on les retrouve parfois au sein des mêmes dépôts géologiques.

Dans ce contexte, l'attribution des marques de découpe à l'action d'une espèce d'hominine en particulier demande beaucoup de précaution. Le simple fait que l'assemblage étudié provienne d'un dépôt décalcifié nous force à nuancer les associations entre les différents vestiges qui ont fait l'objet de remaniements pré- et/ou post-dépositionnel. Cependant, l'hypothèse la plus



parcimonieuse est que ces marques sont l'œuvre de *Paranthropus robustus* puisqu'il s'agit du seul taxon d'hominine présent au sein de l'assemblage. Bien que cela ne constitue par une preuve en soit, il est intéressant de revoir l'ensemble des données actuelles qui nous permettent de repenser les comportements de subsistance de *Paranthropus robustus* :

L'association avec des industries lithiques – En Afrique du Sud, *Paranthropus robustus* est plus fréquemment retrouvé au sein de dépôts contenant des outils que des dépôts qui n'en contiennent pas. En effet, dans les membres 1 à 3 de Swartkrans (où l'on retrouve également *Homo* sp. au sein des membres 1 et 2), à Kromdraai B, à Drimolen, dans le membre 5 (*Oldowan Infill*) de Sterkfontein ainsi qu'à Cooper's, qui ont tous livrés des restes de *P. robustus*, des industries lithiques attribuées à l'Oldowayen ou l'Acheuléen ont été retrouvées (Kuman, 2007). Seul le site de Gondolin n'a pas livré d'outillage.

L'association avec des outils en os - En Afrique du Sud, ils sont plus souvent retrouvés en association avec *Paranthropus robustus* qu'avec *Homo* sp. (Backwell & d'Errico, 2001a, 2001b, 2003, 2004, 2014 ; Caruana *et al.*, 2013). A Swartkrans, le gisement qui possède à le plus abondant et le plus ancien assemblage d'outils en os, plusieurs indices permettent aux auteurs d'attribuer la confection et l'utilisation de ces outils préférentiellement à *Paranthropus robustus* (Backwell & d'Errico, 2001a, 2001b, 2003, 2004, 2014 ; Caruana *et al.*, 2013). Tous les membres de 1 à 3 de Swartkrans ont livré des outils en os (Backwell & d'Errico, 2004). Dans les membres 1 et 2, il y a une co-occurrence de *Paranthropus robustus* et d'*Homo* sp. Cependant, dans le membre 3, qui a livré le plus grand nombre d'outils en os, seul *Paranthropus robustus* est présent. Un autre argument avancé par les auteurs est la disparition de la présence d'outils en os dans les assemblages archéologiques après 1 Ma, c'est-à-dire au même moment que l'extinction des Paranthropes en Afrique du Sud (Backwell & d'Errico, 2004 ; Constantino & Wood, 2004 ; Wood & Boyle, 2016). Sur le site de Drimolen, qui est le seul autre site à avoir livré des outils en os, la présence des deux hominines *Paranthropus robustus* et *Homo* sp. est attestée (Keyser, 2000 ; Keyser *et al.*, 2000 ; Backwell & d'Errico, 2008). A Cooper's D, l'identification de probables outils en os nous a été permise grâce à la multiplication des référentiels archéologiques et expérimentaux (Backwell & d'Errico, 2001a, 2001b, 2003, 2004, 2014 ; Caruana *et al.*, 2013). Dorénavant, le site de Cooper's D représente un argument supplémentaire afin d'associer les outils en os à *Paranthropus robustus*, puisque seule cette espèce y est attestée.

L'association avec des marques de découpe et de percussion – Seuls trois sites du Pléistocène inférieur ont livré des restes osseux avec des marques de découpe associés à des restes

d'hominines en Afrique du Sud : le membre 5 (*Oldowan infill*) et la *Name Chamber* de Sterkfontein (Pickering, 1999 ; Pickering & Dominguez-Rodrigo, 2006), les membres 1 à 3 de Swartkrans (Brain, 2004 ; Pickering *et al.*, 2008) ainsi que Cooper's D. Il est intéressant de remarquer que les restes portant ces traces provenant des sites de Sterkfontein (membre 5 *Oldowan infill*) et Cooper's ont été retrouvés au sein des dépôts ayant livré seulement des restes attribués à *P. robustus* (Berger *et al.*, 2003 ; Pickering & Dominguez-Rodrigo, 2006 ; Steininger *et al.*, 2008 ; De Ruiter *et al.*, 2009). De plus, les marques retrouvées au sein des différents membres de Swartkrans, qui sont donc associées à la fois aux restes de Paranthropes et d'*Homo*, sont beaucoup plus nombreuses dans le membre 3 (n = 60), qui a livré seulement des restes de Paranthropes (Pickering *et al.*, 2008). Il semble donc que les marques sont plus souvent retrouvées en « association » avec les restes de Paranthropes que d'*Homo* au sein des gisements du Pléistocène inférieur d'Afrique du Sud.

On peut mentionner la découverte de nouveaux restes (n = 16) portant des traces de découpe provenant des nouvelles fouilles de la zone nommée *Name Chamber* de Sterkfontein (Val & Stratford, 2015), dont il semble que la majeure partie de l'accumulation provienne du membre 5 (*East Oldowan*), qui n'a livré que des restes attribués à *P. robustus* (Pickering, 1999 ; Kuman & Clarke, 2000, Val & Stratford, 2015).

Les données morphologiques – Selon Robinson (1954, 1963), la morphologie dentaire de *P. robustus* indique une adaptation à l'hyper-végétarisme et notamment à la consommation d'aliments durs tels que les racines ou les noix. Cependant, certains auteurs indiquent que cette morphologie indique un élargissement du spectre de ressources exploitables par *P. robustus* (Ungar & Deagling, 2013), lui permettant ainsi de subvenir entièrement à ses besoins alimentaires grâce à la consommation d'aliments alternatifs lors de pénuries (Pickering, 2006 ; Ungar & Deagling, 2013). La découverte d'os de la main attribués à *P. robustus* sur le site de Swartkrans ont permis à certains auteurs d'affirmer sa capacité à utiliser des outils lithiques ou en os (Susman, 1988, 1991, 1994, 2004), voire d'en produire (Susman, 1991, 2004 ; Skinner *et al.*, 2015). L'étude du squelette postcrânien attribué à *P. robustus* montre une faible capacité à l'arboricole et une locomotion principalement bipède par rapport à *Australopithecus afarensis* ou *A. africanus* (Susman, 2004). Ces caractères anatomiques indiquent une adaptation à un milieu plus ouvert, dans lequel les premiers représentants du genre *Homo* ont également évolué. L'intégration d'outils au sein de leur économie de subsistance aurait permis à *P. robustus* d'élargir son spectre de ressources consommables et la différence de comportement entre *Homo*

et Paranthrope ne serait pas la capacité à utiliser ou fabriquer des outils mais plutôt leurs fonctions et leurs modes d'utilisation (Susman, 2004 ; Ungar & Deagling, 2013).

Données isotopiques – L'analyse des isotopes stables du carbone indique un régime alimentaire principalement basé sur la consommation de plantes en C4 à hauteur de 35 – 40 % ou alors d'animaux qui en consomment également (Sponheimer *et al.*, 2004). La consommation d'insectes a pu participer au signal en plantes C4 des Paranthropes, bien qu'il soit impossible de conclure à un régime alimentaire spécialisé dans la consommation de cette ressource (Sponheimer *et al.*, 2004 ; Pickering, 2006). Les signatures isotopiques en carbone 13 ( $\delta C^{13}$ ) indiquent finalement un régime alimentaire relativement varié (Sponheimer *et al.*, 2006 ; Ungar & Sponheimer, 2011). Les analyses du ratio Sr/Ca et Ba/Ca, quant à elles, indiquent une alimentation moins variée, se rapprochant plutôt du régime alimentaire des herbivores forestiers (Sponheimer *et al.*, 2005 ; Balter *et al.*, 2012).

Analyses des micro-usures dentaires – Les traces présentes sur les dents jugales indiquent une consommation d'aliments relativement durs (Grine, 1986) tandis que celles sur les canines et les incisives indiquent la consommation d'aliments plus tendres (Ungar & Grine, 1991). Ces résultats permettent de proposer trois éléments : (1) le régime alimentaire de *P. robustus* semble assez variable et flexible avec la consommation d'aliments de natures différentes (Ungar & Sponheimer, 2011). (2) Les dents apparaissent comme ayant eu des fonctions différentes au sein du régime alimentaire de *P. robustus*. (3) Il est nécessaire de coupler les analyses de toutes les dents afin d'avoir une vue d'ensemble non biaisée du paléorégime alimentaire des hominines.

L'abondance des restes d'hominines – L'abondance des vestiges osseux de *P. robustus* par rapport à ceux attribués aux premiers représentants du genre *Homo* est une valeur importante à prendre en compte. En effet, il a été mis en avant que sur le site de Swartkrans, les restes postcrâniens attribués à *P. robustus* sont neuf fois plus abondants que ceux attribués au genre *Homo* (Pickering, 2006).

L'énumération de ces éléments permet de remettre en question les paradigmes établis à propos des comportements de subsistance des hominines au Pléistocène inférieur en Afrique du Sud. L'hypothèse que les paranthropes aient pu produire des outils et/ou consommer de la viande animale mérite ainsi d'être discutée.

### 7.3. Conclusion générale et perspectives

A la lumière des connaissances actuelles sur les processus taphonomiques, l'assemblage de Cooper's D semble avoir été accumulé principalement par la hyène brune (*Parahyaena brunnea*). On ne peut cependant exclure la part importante de l'action d'autres grands carnivores tels que la hyène tachetée (*Crocuta crocuta*), la hyène rayée (*Hyaena hyaena*), le léopard (*Panthera pardus*) ou encore les grands félidés éteints (*Dinofelis*, *Megantereon*, *Homotherium*). Plusieurs indices tels que le spectre faunique, la représentation squelettique, la fragmentation et les autres modifications taphonomiques, à partir d'un échantillon de 7828 restes, semblent favoriser l'hypothèse d'une action de la hyène brune, sans exclure la possibilité de l'action du léopard, ce qui confirme les résultats précédemment évoqués pour les primates (Val *et al.*, 2014).

L'étude paléoécologique semble indiquer un environnement relativement sec et ouvert. Cette conclusion rejoint d'autres études paléoécologiques faites sur l'assemblage de Cooper's (De Ruiter *et al.*, 2009 ; Hernandez *et al.*, 2016 ; Rector *et al.*, 2016). Cependant une étude plus large sur les sites du *Cradle of Humankind* montre une corrélation négative entre la présence de taxons adaptés aux environnements ouverts et les restes de *P. robustus* (De Ruiter *et al.*, 2008). Ces données couplées aux résultats des analyses du paléo-régime alimentaire permettent d'émettre l'hypothèse d'un environnement relativement pauvre en termes de ressources alimentaires, nécessitant alors l'adoption d'un comportement plus généraliste qu'admis auparavant pour *P. robustus* (De Ruiter *et al.*, 2009 ; Rector *et al.*, 2016).

Nous avons pu démontrer la présence de marques intentionnelles d'hominine sur quatre restes fossiles d'ongulés (bovidés et suidés) grâce à un ensemble cohérent d'arguments :

- les critères morphologiques visibles en macro et microscopie ;
- la position et l'orientation des marques sont en adéquation avec des gestes de décharnement (CD.1643) et de dépouillement ou récupération des tendons (CD.16947) ;
- les comparaisons avec les autres modifications taphonomiques identifiées à Cooper's D avec les référentiels archéologiques et expérimentaux confirment l'attribution à des gestes intentionnels ;
- le contexte archéologique est favorable à l'observation de marques intentionnelles par la présence de restes d'hominines et d'outils lithiques.

Au vu de ces résultats, Cooper's D apparaît comme le deuxième gisement du Pléistocène inférieur d'Afrique du Sud à avoir livré, au sein du même dépôt daté entre 1,5 et 1,4 Ma, des restes de *Paranthropus robustus* (n = 6), des outils lithiques (n ≈ 50), de probables outils en os (n = 3) ainsi que des marques de découpe sur restes de grands mammifères (n = 4). Le seul gisement comparable est celui de Swartkrans, où les mêmes données archéologiques sont présentes et dont les membres 1 à 3 sont datés entre 2,3 et 1 Ma. Notons également le membre 5 (*Oldowan Infill*) de Sterkfontein, au sein duquel des restes de *P. robustus*, une industrie oldowayenne ainsi que des marques de découpe ont été retrouvés mais sans outil en os (Pickering, 1999 ; Kuman & Clarke, 2000 ; Pickering & Dominguez-Rodrigo, 2006).

Il demeure difficile d'associer les outils, les marques de découpe et les restes de paranthropes dans le contexte d'un dépôt décalcifié sujet à des remaniements post-dépositionnels importants. De plus, la distribution spatiale ne nous permet pas d'argumenter en faveur de l'association des vestiges. Cependant, l'attribution des outils et des marques de découpe à *Paranthropus robustus* à Cooper's D reste l'hypothèse la plus parcimonieuse, étant donné le fait qu'elle soit la seule espèce d'hominine présente dans le gisement.

La perspective de prochaines études conduites sur la collection de Cooper's D permettra d'analyser l'ensemble de l'assemblage osseux. Il est fort probable que l'étude du reste de l'assemblage de grands mammifères permette d'acquérir de nouvelles données sur les comportements de subsistances des hominines du Pléistocène inférieur. Il sera également possible d'effectuer des analyses paléoécologiques et taphonomiques plus précises, afin de replacer Cooper's D dans le contexte des autres sites contemporains de la région. De nouvelles méthodes d'analyses pourront être appliquées pour l'identification des modifications telles que la microphotogrammétrie (González *et al.*, 2015) ou encore l'utilisation du microscope 3D Hirox (Dambricourt Malassé *et al.*, 2016). Une démarche expérimentale plus importante pourra être entreprise afin d'augmenter les référentiels taphonomiques, plus particulièrement pour le piétinement. L'apport méthodologique permettra alors d'enrichir les discussions concernant l'identification de marques de boucherie particulièrement débattue, comme celles retrouvées sur le site de Dikika (3,39 Ma, McPherron *et al.*, 2010, 2011 ; Dominguez-Rodrigo *et al.*, 2010, 2011, 2012 ; Thompson *et al.*, 2015) ou de Masol (2,6 Ma, Dambricourt Malassé *et al.*, 2016).

Comme nous l'avons vu grâce à cette étude, l'application des méthodes archéozoologiques, incluant des approches paléoécologiques et taphonomiques, permettent de mieux comprendre l'origine et l'histoire d'un assemblage osseux, de resituer le contexte environnemental dans lequel les hominines ont évolué, ainsi que d'étudier leurs comportements de subsistance. Il est important de combiner les méthodes afin de comprendre au mieux cette période ancienne de notre histoire évolutive, durant laquelle les paranthropes et les premiers représentants du genre *Homo* ont coexisté.

## Bibliographie

- ANDREWS P., LORD J. M., NESBIT EVANS E. M. 1979. Patterns of ecological diversity in fossil and modern mammalian faunas. *Biological Journal of the Linnean Society* 11, 177-205.
- BACKWELL L. R., D'ERRICO F. 2001a. Evidence of termite-foraging by Swartkrans early hominids. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98 (4), 1358-1363.
- BACKWELL L. R., D'ERRICO F. 2001b. Bone tool use in termite foraging by early hominids and its impact on our understanding of early hominid behaviour. *South African Journal of Science* 97, 71-75.
- BACKWELL L. R., D'ERRICO F. 2003. Additional evidence on the early hominid bone tools from Swartkrans with reference to spatial distribution of lithic and organic artefacts. *South African Journal of Science* 99, 259-267.
- BACKWELL L. R., D'ERRICO F. 2004. Additional evidence of the early hominid bone tools from Swartkrans. In : BRAIN C. K. (ed.), 2004. *Swartkrans: a cave's chronicle of early man*. Transvaal Museum, Pretoria, p. 279-295.
- BACKWELL L. R., D'ERRICO F. 2008. Early hominid bone tools from Drimolen, South Africa. *Journal of Archaeological Science* 35, 2880-2894.
- BACKWELL L. R., PARKINSON A. H., ROBERTS E. M., D'ERRICO F., HUCHET J.-B. 2012. Criteria for identifying bone modification by termites in the fossil record. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 337-338, 72-87.
- BALTER V., BRAGA J., TELOUK P., THACKERAY J. F. 2012. Evidence for dietary change but not landscape use in South African early hominins. *Nature* 489, 558-560.
- BARONE R. 1976. *Anatomie comparée des mammifères domestiques. Tome 1 : Ostéologie*. Vigot Frères, Paris, 761 p.
- BEHRENSMEYER A. K. 1978. Taphonomic and ecological information from bone weathering. *Paleobiology* 4, 150-162.
- BEHRENSMEYER A. K., GORDON K. D., YANAGI G. T. 1986. Trampling as a cause of bone surface damage and pseudo-cutmarks. *Nature* 319, 768-771.

- BERGER L. R., PICKFORD M., THACKERAY F. 1995. A Plio-Pleistocene hominid upper central incisor from the Cooper's site, South Africa. *South African Journal of Science* 91, 541-542.
- BERGER L.R., DE RUITER D.J., STEININGER C.M., HANCOX J. 2003. Preliminary results of excavations at the newly discovered Coopers D deposit, Gauteng, South Africa. *South African Journal of Science* 99, 276-278.
- BERGER L. R., DE RUITER D. J., CHRUCHILL S. E., SCHMID P., CARLSON K. J., DIRKS P. H. G., KIBII J. M. 2010. *Australopithecus sediba*: A new species of Homo-Like Australopith from South Africa. *Science* 328 (5975), 195-204.
- BLUMENSCHINE R. J., MAREAN C. W., CAPALDO S. D. 1996. Blind tests of inter-analyst correspondence and accuracy in the identification of cut marks, percussion marks and carnivore tooth marks on bone surfaces. *Journal of Archaeological Science* 23, 493-507.
- BOUNTALIS A. C., KUHN B. F. 2014. Cave usage by multiple taphonomic agents: issues towards interpreting the fossil bearing cave deposits in South Africa. *American Journal of Zoological Research* 2, No. 4, 55-61.
- BOURDILLAT V. 2014. Repaires de carnivores. In : DENYS C., PATOU-MATHIS M. (eds.), *Manuel de taphonomie*, Editions Errance, Arles, p. 65-101.
- BRAIN C. K. 1958. *The Transvaal Ape-man-bearing Cave deposits*. Transvaal Museum Memoir n°11, Pretoria, 131 p.
- BRAIN C. K. 1980. Some criteria for the recognition of bone-collecting agencies in African caves. In : BEHRENSMEYER A. K., HILL A (eds), *Fossils in the making. Vertebrate taphonomy and palaeoecology*. University of Chicago Press, p. 108-130.
- BRAIN C. K. 1981. *The Hunters or The Hunted? An introduction to African cave taphonomy*. University of Chicago Press, Chicago, 365 p.
- BRAIN C. K. (ed.) 2004. *Swartkrans: a cave's chronicle of early man*. Transvaal Museum, Pretoria, 302 p.
- BROOM R. 1936. A new fossil anthropoid skull from South Africa. *Nature* 138, 486-488.
- BROOM R. 1938. The Pleistocene anthropoid apes of South Africa. *Nature* 142, 377-379.
- BROOM R. 1942. The hand of the ape-man, *Paranthropus robustus*. *Nature* 149, 513-514.



- BROOM R. SCHEPERS G. W. H., 1946. *The south African fossil ape-men: The Australopithecinae*. Transvaal Museum Memoirs 2, Pretoria, 272 p.
- CARUANA M., D'ERRICO F., BACKWELL L. R. 2013. Early hominin social learning strategies underlying the use and production of bone and stone tools. In : SANZ C., CALL J., BOESCH C. (eds.), *Tool Use in Animals: Cognition and Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 242-285.
- CRUZ-URIBE K. 1991. Distinguishing hyena from hominid bone accumulations. *Journal of Field Archaeology* 18, 467-486.
- CUKROWSKA E. M., MCCARTHY T. S., POLE S., BACKWELL L., STEININGER C. 2005. The chemical removal of manganese dioxide coatings from fossil bones from the Cradle of Humankind, South Africa. *South African Journal of Science* 101, 1-3.
- DAMBRICOURT MALASSE A., MOIGNE A.-M., SINGH M., CALLIGARO T., KARIR B., GAILLARD C., KAUR A., BHARDWAJ V., PAL S., ABDESSADOK S., CHAPON SAO C., GARGANI J., TUDRYN A., GARCIA SANZ M. 2016. Intentional cut marks on bovid from the Quranwala zone, 2.6 Ma, Siwalik Frontal Range, northwestern India. *Comptes Rendus Palevol* 15 (3), 317-339.
- DART R. A. 1957a. An australopithecine object from Makapansgat. *Nature* 179, 693-695.
- DART R. A. 1957b. The Makapansgat australopithecine osteodontokeratic culture. *Proceedings of the Third Pan-African Congress on Prehistory*, p. 161-171.
- DART. R. A. 1960. The bone tool manufacturing ability of *Australopithecus prometheus*. *American Anthropologist* 62, 134-138.
- DART R. A. 1962. Substitution of stone tools for bone tools at Makapansgat. *Nature* 196, 314-313.
- DAY M. H., THORNTON C. M. B. 1986. The extremity bones of *Paranthropus robustus* from Kromdraai B, East Formation Member 3, Republic of South Africa – A reappraisal. *Anthropos* 23, 91-99.
- DELANEY-RIVERA C., PLUMMER T. W. HODGSON J. A., FORREST F., HERTEL F., OLIVER J. S. 2009. Pits and pitfalls: taxonomic variability and patterning in tooth mark dimensions. *Journal of Archaeological Science* 36, 2597-2608.

- DENYS C., PATOU-MATHIS M. (eds.) 2014. *Manuel de Taphonomie*. Editions Errance, Arles, 284 p.
- DE RUITER D. J., BERGER L. R. 2000. Leopards as taphonomic agents in dolomitic caves – Implications for bone accumulations in the hominid-bearing deposits of South Africa. *Journal of Archaeological Science* 27, 665-684.
- DE RUITER D. J., SPONHEIMER M., LEE-THORP J. 2008. Indications of habitat association of *Australopithecus robustus* in the Bloubaan Valley, South Africa. *Journal of Human Evolution* 55, 1015-1030.
- DE RUITER D.J., PICKERING R., STEININGER C.M., KRAMERS J.D., HANCOX P.J., CHURCHILL S.E., BERGER L.R., BACKWELL L. 2009. New *Australopithecus robustus* fossils and associated U-Pb dates from Cooper's Cave (Gauteng, South Africa). *Journal of Human Evolution* 56, 497-513.
- DOMÍNGUEZ-RODRIGO M., PIQUERAS A. 2003. The use of tooth pits to identify carnivore taxa in tooth-marked archaeofaunas and their relevance to reconstruct hominid carcass processing behaviours. *Journal of Archaeological Science* 30, 1385-1391.
- DOMÍNGUEZ-RODRIGO M., PICKERING T. R., SEMAW S., ROGERS M. J. 2005. Cutmarked bones from Pliocene archaeological sites at Gona, Afar, Ethiopia: implications for the function of the world's oldest stone tools. *Journal of Human Evolution* 48, 109-121.
- DOMÍNGUEZ-RODRIGO M., PICKERING T. R. 2010. A multivariate approach for discriminating bone accumulations created by spotted hyenas and leopards: harnessing actualistic data from East and southern Africa. *Journal of Taphonomy* 8, 155-179.
- DOMÍNGUEZ-RODRIGO M., PICKERING T. R., BUNN H. T. 2010. Configurational approach to identifying the earliest hominin butchers. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107 (49), 20929-20934.
- DOMÍNGUEZ-RODRIGO M., PICKERING T. R., BUNN H. T. 2011. Reply to McPherron *et al.*: Doubting Dikika is about data, not paradigms. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108 (21), E117.
- DOMÍNGUEZ-RODRIGO M., PICKERING T. R., BUNN H. T. 2012. Experimental study of cut marks made with rocks unmodified by human flaking and its bearing on claims of ~3.4-

million-year-old butchery evidence from Dikika, Ethiopia. *Journal of Archaeological Science* 39, 205-214.

FLEMING T. H. 1973. Numbers of Mammal Species in North and Central American Forest Communities. *Ecology* 54 (3), 555-563.

FOURVEL J.-B. 2013. *Hyénidés modernes et fossiles d'Europe et d'Afrique : taphonomie comparée de leurs assemblages osseux*. Archaeology and Prehistory. Université Toulouse le Mirail - Toulouse II.

GAUDZINSKI S., STREET M. 2003. Reconsidering hunting specialization in the German Magdalenian faunal record. In : Costamagno S., Laroulandie V. (eds.). *Mode de vie au Magdalénien : apports de l'Archéozoologie ; Zooarchaeological insights into Magdalenian Lifeways*. Actes du 14<sup>e</sup> Congrès UISPP, Université de Liège, Belgique, 2-8 septembre 2001, Oxford : *Archaeopress*, 11-21.

GIBBON R. J., PICKERING T. R., SUTTON B. M., HEATON J. L., KUMAN K., CLARKE R. J., BRAIN C. K., GRANGER D. E. 2014. Cosmogenic nuclide burial dating of hominin-bearing Pleistocene cave deposits at Swartkrans, South Africa. *Quaternary Geochronology* 24, 10-15.

GONZÁLEZ M. A. M., YRAVEDRA J., GONZÁLEZ-AGUILERA D., PALOMEQUE-GONZÁLEZ J. F., DOMÍNGUEZ-RODRIGO M. 2015. Micro-photogrammetric characterization of cut marks on bones. *Journal of Archaeological Science* 62, 128-142.

GRINE F. E. 1986. Dental evidence for dietary differences in *Australopithecus* and *Paranthropus*: a quantitative analysis of permanent molar microwear. *Journal of Human Evolution* 15, 783-822.

GRINE F. E. (ed.) 1988. *Evolutionary history of the "robust" australopithecines*. A. de Gruyter, New York, 527 p.

GRINE F. E., JACOBS R. L., REED K. E., PLAVCAN J. M. 2012. The enigmatic molar from Gondolin, South Africa: Implications for *Paranthropus* paleobiology. *Journal of Human Evolution* 63, 597-609.

GUÉRIN C. 1998. Mammifères, datations et Paléoenvironnements en préhistoire [Wild mammals and prehistory]. *Quaternaire* 9 (4), 249-260.

GUILDAY J. E., PARMALEE P. W., TANNER D. P. 1962. Aboriginal butchering techniques at the Eschelman site (36LA12), Lancaster County, Pennsylvania. *Pennsylvania Archaeologist* 32, 59-83.

HANON R. 2015. *Critères d'identification des agents taphonomiques responsables des stries et autres marques linéaires sur os : application à un vestige d'homininé (Stw53) du Pléistocène inférieur d'Afrique du Sud*. Mémoire de Master 1, Muséum National d'Histoire Naturelle, 20 p.

HAPPOLD D. (ed.) 2013. *Mammals of Africa, Volume III: Rodents, Hares and Rabbits*. Bloomsbury publishing, Londres, 784 p.

HARMAND S., LEWIS J. E., FEIBEL C. S., LEPRE C. J., PRAT S., LENOBLE A., BOËS X., QUINN R. L., BRENET M., ARROYO A., TAYLOR N., CLEMENT S., DAVER G., BRUGAL J.-P., LEAKEY L., MORTLOCK R. A., WRIGHT J. D., LOKORODI S., KIRWA C., KENT. V. D., ROCHE H. 2015. 3.3-million-year-old stone tools from Lomekwi 3, West Turkana, Kenya. *Nature* 521, 310-315.

HAYNES G. 1983. A guide for differentiating mammalian carnivore taxa responsible for gnaw damage to herbivore limb bones. *Paleobiology* 9 (2), 164-172.

HENRY A. G., UNGAR P. S., PASSEY B. H., SPONHEIMER M., ROSSOUW L., BAMFORD M., SANDBERG P., DE RUITER D. J., BERGER L. 2012. The diet of *Australopithecus sediba*. *Nature* 487, 90-93.

HERNANDEZ D. A., RECTOR A. L., MATTHEWS T., STEININGER C. 2016. Micromammal community structure of Cooper's D and the paleobiology of *Paranthropus robustus*. Poster Session, *The 85<sup>th</sup> Annual Meeting of the American Association of Physical Anthropologists*.

HERRIES A. I. R., ADAMS J. W. 2013. Clarifying the context, dating and age range of the Gondolin hominins and *Paranthropus* in South Africa. *Journal of Human Evolution* 65, 676-681.

HILL A. P. 1987. Damage to some fossil bones from Laetoli. In : LEAKEY M. D., HARRIS J.-M. (eds), *A Pliocene Site in Northern Tanzania*. Clarendon Press, Oxford, p. 543-545.

HUCHET J.-B. 2014. Approche ichnologique et taphonomique des alterations ostéolytiques dues aux insectes en contexte archéologique. In : DENYS C., PATOU-MATHIS M. (eds.), *Manuel de Taphonomie*. Editions Errance, Arles, p. 185-207.

- KAISER T. M. 2000. Proposed fossil insect modification to fossil mammalian bone from Plio-Pleistocene hominid-bearing deposits of Laetoli (Northern Tanzania). *Entomological Society of America* 93 (4), 693-700.
- KEITH A. 1948. *A new theory of human evolution*. Watts, Londres, 451 p.
- KEYSER A. W. 2000. The Drimolen skull: the most complete australopithecine cranium and mandible to date. *South African Journal of Science* 96, 189-193.
- KEYSER A. W., MENTER C. G., MOGGI-CECCHI J., PICKERING T. R., BERGER L. R. 2000. Drimolen: a new hominid-bearing site in Gauteng, South Africa. *South African Journal of Science* 96, 193-197.
- KUHN B. F., BERGER L. R., SKINNER J. D. 2010. Examining criteria for identifying and differentiating fossil faunal assemblages accumulated by hyenas and hominins using extant hyenid accumulations. *International Journal of Osteoarchaeology* 20, 15-35.
- KUMAN K., CLARKE R. J. 2000. Stratigraphy, artefact industries and hominid associations for Starkfontein, Member 5. *Journal of Human Evolution* 38, 827-847.
- KUMAN K. 2003. Site formation in the early South African Stone Age sites and its influence on the archaeological record. *South African Journal of Science* 99, 251-254.
- KUMAN K. 2007. The Earlier Stone Age in South Africa: Site Context and the Influence of Cave Studies. In : PICKERING T. R., SCHICK K., TOTH N. (eds), *Breathing life into fossils: Taphonomic studies in honor of C. K. (Bob) Brain*. Stone Age Institute Press, Gosport, Bloomington, Indiana, p. 181-198.
- LEAKEY L. S. B. 1961. Juvenile mandible from Olduvai. *Nature* 191, 417-418.
- LEAKEY L. S. B., TOBIAS P. V., NAPIER J. R. 1964. A new species of the genus *Homo* from Olduvai Gorge. *Nature* 4927, 7-9.
- LECOINTRE G., LE GUYADER H. 2001. *Classification phylogénétique du vivant*. Editions Belin, Paris, 559 p.
- LEDOGAR J. A., SMITH A. M., BENAZZI S., WEBER G. W., SPENCER M. A., CARLSON K. B., MCNULTY K. P., DECHOW P. C., GROSSE I. R., ROSS C. F., RICHMOND B. G., WRIGHT B. W., WANG Q., BYRON C., CARLSON K. J., DE RUITER D. J., BERGER L. R., TAMVADA K., PRYOR L. C., BERTHAUME M. A., STRAIT D. S. 2016. Mechanical

evidence that *Australopithecus sediba* was limited in its ability to eat hard foods. *Nature Communications* 7:10596, 1-9.

LEE-THORP J. A., VAN DER MERWE N. J., BRAIN C. K. 1994. Diet of *Australopithecus robustus* at Swartkrans from stable carbon isotopic analysis. *Journal of Human Evolution* 27, 361-372.

LEE-THORP J. A., SPONHEIMER M., PASSEY B. H., DE RUITER D. J., CERLING T. E. 2010. Stable isotopes in fossil hominin tooth enamel suggest a fundamental dietary shift in the Pliocene. *Philosophical Transactions of the Royal Society* 365, 3389-3396.

LESNIK J. J. 2014. Termites in the hominin diet: A meta-analysis of termite genera, species and castes as a dietary supplement for South African robust australopithecines. *Journal of Human Evolution* 71, 94-104.

LIEM K. F. 1980. Adaptive significance of intra- and interspecific differences in the feeding repertoires of cichlid fishes. *American Zoologist* 20 (1), 195-314.

LYMAN R. 1994. *Vertebrate taphonomy*. Cambridge University Press, Cambridge, 524 p.

MAREAN C. W. 1991. Measuring the post-depositional destruction of bone in archaeological assemblages. *Journal of Archaeological Science* 18, 677-694.

MARTIN H. 1906. Présentation d'ossements de Renne portant des lésions d'origine humaine et animale. *Bulletin de la Société préhistorique de France* 3 (9), 385-391.

MARTIN H. 1909. Désarticulations de quelques régions chez les Ruminants et le Cheval à l'époque moustérienne. *Bulletin de la Société préhistorique de France* 6 (6), 303-310.

McPHERRON S. P., ALEMSEGED Z., MAREAN C. W., WYNN J. G., REED D., GERAADS D., BOBE R., BEARAT H. A. 2010. Evidence for stone-tool-assisted consumption of animal tissues before 3.39 million years ago at Dikika, Ethiopia. *Nature* 466, 857-860.

McPHERRON S. P., ALEMSEGED Z., MAREAN C. W., WYNN J. G., REED D., GERAADS D., BOBE R., BEARAT H. A. 2011. Tool-marked bones from before the Oldowan change the paradigm. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108 (21), E116.

MIDDLETON SHAW J. C. 1939. Further Remains of a Sterkfontein Ape. *Nature* 3612, 117.

- NEWMAN R. 2004. The incidence of damage marks on Swartkrans fossil bones from 1979-1986 excavations. In : BRAIN C. K., (ed.), *Swartkrans: a cave's chronicle of early man*. Transvaal Museum, Pretoria, p. 217-228.
- PARTRIDGE T. C., SHAW J., HESLOP D., CLARKE R. J. 1999. The new hominid skeleton from Sterkfontein, South Africa: age and preliminary assessment. *Journal of Quaternary Science* 14, 293-298.
- PATOU-MATHIS M. 1994. Archéozoologie des niveaux moustériens et aurignaciens de la grotte Tournal à Bize (Aude). *Gallia Préhistoire* 36, 1-64.
- PATOU-MATHIS M. 1997. Les marques de boucherie au Paléolithique. *Revue de Médecine Vétérinaire* 148 (12), 959-968.
- PICKERING T. R. 1999. *Taphonomic interpretations of the Sterkfontein early hominid site (Gauteng, South Africa) reconsidered in light of recent evidence*. PhD dissertation, Department of Anthropology, University of Wisconsin, Madison, 557 p.
- PICKERING T. R., WHITE T. D., TOTH N. 2000. Brief communication: Cutmarks on a Plio-Pleistocene hominid from Sterkfontein, South Africa. *American Journal of Physical Anthropology* 111, 579-584.
- PICKERING T. R. 2001. Taphonomy of the Swartkrans hominid post-crania and its bearing on issues of meat-eating and fire management. In : STANFORD C. B., BUNN H. T., (eds.), *Meat-Eating and Human Evolution*. Oxford University Press, p. 31-51.
- PICKERING T. R. 2002. Reconsideration of criteria for differentiating faunal assemblages accumulated by hyenas and hominids. *International Journal of Osteoarchaeology* 12, 127-141.
- PICKERING T. R., CLARKE R. J., MOGGI-CECCHI J. 2004. The role of carnivores in the accumulation of the Starkfontein Member 4 hominid assemblage: a taphonomic reassessment of the complete hominid fossil sample (1936-1999). *American Journal of Physical Anthropology* 125, 1-15.
- PICKERING T. R., DOMÍNGUEZ-RODRIGO M., EGELAND C. P., BRAIN C. K. 2005. The contribution of limb bone fracture patterns to reconstructing early hominid behaviour at Swartkrans Cave (South Africa): Archaeological application of a new analytical method. *International Journal of Osteoarchaeology* 15, 247-260.



- PICKERING T. R. 2006. Subsistence behaviour of South African Pleistocene hominids. *South African Journal of Science* 102, 205-210.
- POPLIN F. 1976. Remarques théoriques et pratiques sur les unités utilisées dans les études d'ostéologie quantitative, particulièrement en archéologie préhistorique. *IXe Congrès UISPP, Nice 1976, Thèmes spécialisés, B, Problèmes ethnographiques des vestiges osseux*, p. 124-141.
- RECTOR A. L., REED K. E., MEACHAM S., STEININGER C. 2016. The large mammal community from Cooper's D and its significance for *Paranthropus robustus* ecology. Poster Session, *The 85<sup>th</sup> Annual Meeting of the American Association of Physical Anthropologists*.
- RICHARDSON P. R. K. 1980. Carnivore damage to antelope bones and its archaeological implications. *Palaeontologia Africana* 23, 109-125.
- ROBINSON J. T. 1954. Prehominid Dentition and Hominid Evolution. *Evolution* 8 (4), 324-334.
- ROBINSON J. T. 1963. Adaptive radiation in the Australopithecines and the origin of man. In : HOWELL F. C., BOURLIERE F., (eds.), *African Ecology and Human Evolution*. Aldine, Chicago, p. 385-416.
- ROBINSON J. T. 1972. *Early hominid posture and locomotion*. University of Chicago Press, Chicago, 361 p.
- ROBINSON B. W., WILSON D. S. 1998. Optimal foraging, specialization and a solution to Liem's paradox. *The American Naturalist* 151 (3), 223-235.
- SELVAGGIO M. M., WILDER J. 2001. Identifying the involvement of multiple carnivore taxa with archaeological bone assemblages. *Journal of Archaeological Science* 28, 465-470.
- SIMPSON E. H. 1949. Measurement of Diversity. *Nature* 163, 688.
- SKINNER M. M., STEPHENS N. B., TSEGAI Z. J., FOOTE A. C., HUYNH NGUYEN N., GROSS T., PAHR D. H., HUBLIN J.-J., KIVELL T. L. 2015. Human-like hand use in *Australopithecus africanus*. *Science* 347 (6220), 395.
- SPONHEIMER M., DE RUITER D. J., LEE-THORP J., SPÄTH A. 2005. Sr/Ca and early hominin diets revisited: new data from modern and fossil tooth enamel. *Journal of Human Evolution* 48, 147-156.

- SPONHEIMER M., PASSEY B. H., DE RUITER D. J., GUATELLI-STEINBERG D., CERLING T. E., LEE-THORP J. A. 2006. Isotopic evidence for dietary variability in the early hominin *Paranthropus robustus*. *Science* 314, 980-982.
- SPONHEIMER M., LEE-THORP J. A., REED E. K., UNGAR P. S. 2013. *Early hominin paleoecology*. University Press of Colorado, Boulder, 470 p.
- STEININGER C., BERGER L. R., KUHN B. F. 2008. A partial skull of *Paranthropus robustus* from Cooper's Cave, South Africa. *South African Journal of Science* 104, 143-146.
- SUSMAN R. L. 1988a. New postcranial remains from Swartkrans and their bearing on the functional morphology and behavior of *Paranthropus robustus*. In : GRINE F. E. (ed.), *Evolutionary history of the "robust" australopithecines*. A. de Gruyter, New York, p. 149-172.
- SUSMAN R. L. 1988b. Hand of *Paranthropus robustus* from Member 1, Swartkrans: Fossil evidence for tool behavior. *Science* 240 (4853), 781-784.
- SUSMAN R. L. 1991. Who made the Oldowan tools? Fossil evidence for tool behavior in Plio-Pleistocene hominids. *Journal of Anthropological Research* 47 (2), 129-149.
- SUSMAN R. L. 1998. Hand function and tool behavior in early hominids. *Journal of Human Evolution* 35, 23-46.
- SUSMAN R. L. 2004. Hominid postcranial remains from Swartkrans. In : BRAIN C. K. (ed.), *Swartkrans: a cave's chronicle of early man*. Transvaal Museum, Pretoria, p. 117-136.
- THOMPSON J. C., McPHERRON S. P., BOBE R., REED D., BARR W. A., WYNN J. G., MAREAN C. W., GERAADS D., ALEMSEGED Z. 2015. Taphonomy of fossils from the hominin-bearing deposits at Dikika, Ethiopia. *Journal of Human Evolution* 86, 112-135.
- UNGAR P. S., GRINE F. E. 1991. Incisor size and wear in *Australopithecus africanus* and *Paranthropus robustus*. *Journal of Human Evolution* 20, 313-340.
- UNGAR P. S. 2004. Dental topography and diets of *Australopithecus afarensis* and early *Homo*. *Journal of Human Evolution* 46, 605-622.
- UNGAR P. S., GRINE F. E., TEAFORD M. F., EL ZAATARI S. 2006. Dental microwear and diets of African Early *Homo*. *Journal of Human Evolution* 50, 78-95.
- UNGAR P. S., SPONHEIMER M. 2011. The diets of early hominids. *Science* 334, 190-193.

- UNGAR P. S., DA EGLING D. J. 2013. The functional morphology of jaws and teeth: implications for understanding early hominin dietary adaptations. In : SPONHEIMER M., LEE-THORP J. A., REED E. K., UNGAR P. S. (eds.), *Early hominin paleoecology*. University Press of Colorado, Boulder, p. 203-250.
- VAL A., TARU P., STEININGER C. 2014. New taphonomic analysis of large-bodied primate assemblage from Cooper's D, Bloubaan Valley, South Africa. *South African Archaeological Bulletin* 69 (199), 49-58.
- VAL A., STARTFORD D. J. 2015. The macrovertebrate fossil assemblage from the Name Chamber, Sterkfontein: taxonomy, taphonomy and implications for site formation processes. *Palaeontologia Africana* 50, 1-17.
- VALENSI P. 1991. Etude des stries de boucherie sur les ossements de cerf élaphe des niveaux supérieurs de la grotte du Lazaret (Nice, Alpes-Maritimes). *L'Anthropologie* 95 (4), 797-830.
- VERCOUTÈRE C., PATOU-MATHIS M., GIACOBINI G. 2014. Rôle des agents biologiques non humains dans l'origine et l'histoire des assemblages osseux de grands mammifères issus de sites archéologiques pléistocènes : pseudo-objets. In : DENYS C., PATOU-MATHIS M., (eds.), *Manuel de Taphonomie*. Editions Errance, Arles, p. 263-270.
- VILLA P., COURTIN J., HELMER D., SHIPMAN P., BOUVILLE C., MAHIEU E., BELLUOMINI G., BRANCA M. 1986. Un cas de cannibalisme au Néolithique. *Gallia préhistoire* 29 (1), 143-171.
- VILLA P., MAHIEU E. 1991. Breakage patterns of human long bones. *Journal of Human Evolution* 21, 27-48.
- VILLMOARE B., KIMBEL W. H., SEYOUM C., CAMPISANO C. J., DIMAGGIO E. N., ROWAN J., BRAUN D. R., ARROWSMITH J. R., REED K. E. 2015. Early *Homo* at 2.8 Ma from Ledi-Geraru, Afar, Ethiopia. *Science* 20, 1352-1355.
- WOOD B. A., STRAIT D. 2004. Patterns of resource use in early *Homo* and *Paranthropus*. *Journal of Human Evolution* 46, 119-162.
- WOOD B. A., BOYLE E. K. 2016. Hominin taxic diversity: fact or fantasy? *American Association of Physical Anthropologists* 159, S37-S78.

## Annexes

Annexe 1 : Liste taxinomique de l'assemblage issu des dépôts décalcifiés de Cooper's D

Ordre	Famille	Tribu	Espèce	NR	NR%	NMI	NMI%	
Primates	Hominidae		<i>Paranthropus robustus</i>	6	0,15%	6	2,86%	
			Indét.	1	0,03%	-	-	
	Cercopithecidae		<i>Papio hamadryas robinsoni</i>	37	0,94%	12	5,71%	
			<i>Theropithecus oswaldi</i>	57	1,44%	8	3,81%	
			<i>Gorgopithecus major</i>	5	0,13%	2	0,95%	
			Indét.	312	7,89%	-	-	
	Lorisidae		Indét.	1	0,03%	1	0,48%	
Carnivora	Felidae		<i>Panthera leo</i>	7	0,18%	1	0,48%	
			<i>Panthera pardus</i>	58	1,47%	4	1,90%	
			<i>Panthera sp.</i>	2	0,05%	-	-	
			<i>Acinonyx jubatus</i>	2	0,05%	1	0,48%	
			<i>Felis caracal</i>	20	0,51%	2	0,95%	
			<i>Felis lybica</i>	11	0,28%	3	1,43%	
			<i>Felis sp.</i>	1	0,03%	-	-	
			<i>Megantereon whitei</i>	2	0,05%	1	0,48%	
			<i>Megantereon indet.</i>	3	0,08%	-	-	
			<i>Dinofelis sp.</i>	17	0,43%	2	0,95%	
			Indét.	112	2,83%	-	-	
		Hyaenidae		<i>Crocuta crocuta</i>	32	0,81%	4	1,90%
				<i>Hyaena hyaena</i>	3	0,08%	2	0,95%
				<i>Parahyaena brunnea</i>	35	0,88%	1	0,48%
			<i>Chasmaporthetes sp.</i>	2	0,05%	1	0,48%	
			<i>Proteles cristatus</i>	7	0,18%	1	0,48%	
			Indét.	38	0,96%	-	-	
	Canidae		<i>Lycaon sekowei</i>	1	0,03%	1	0,48%	
			<i>Canis mesomelas</i>	64	1,62%	5	2,38%	
			<i>Canis sp.</i>	33	0,83%	2	0,95%	
			Indét.	9	0,23%	-	-	
	Viverridae		<i>Herpestes ichneumon</i>	15	0,38%	2	0,95%	
			<i>Suricata sp.</i>	10	0,25%	3	1,43%	
			<i>Cynictis penicillata</i>	2	0,05%	2	0,95%	
			<i>Civettictis cf. civetta</i>	2	0,05%	1	0,48%	
			<i>Civettictis sp.</i>	2	0,05%	-	-	
			Indét.	84	2,12%	-	-	
Mustelidae		<i>Poecilogale boliti</i>	1	0,03%	1	0,48%		
		<i>Mellivora capensis</i>	1	0,03%	1	0,48%		
Hyracoidea	Procaviidae		<i>Procavia antiqua</i>	24	0,61%	5	2,38%	
			<i>Procavia transvaalensis</i>	7	0,18%	1	0,48%	
			Indét.	2	0,05%	-	-	
Perissodactyla	Equidae		<i>Equus burchelli</i>	1	0,03%	1	0,48%	
			<i>Equus capensis</i>	6	0,15%	1	0,48%	
			<i>Equus sp.</i>	44	1,11%	-	-	
Artiodactyla	Suidae		<i>Metridiochoerus andrewsi</i>	15	0,38%	9	4,29%	
			<i>Metridiochoerus modestus</i>	7	0,18%	1	0,48%	

		Indét.	371	9,38%	-	-	
	Giraffidae	<i>Sivatherium maurusium</i>	7	0,18%	2	0,95%	
	Bovidae	Neotragini	<i>Raphicerus</i> sp.	2	0,05%	2	0,95%
		Indét.	4	0,10%	1	0,48%	
		Alcelaphini	<i>Megalotragus</i> sp.	9	0,23%	5	2,38%
			<i>Connochaetes</i> sp.	62	1,57%	15	7,14%
			Alcelaphini de taille moyenne	81	2,05%	19	9,05%
			<i>Damaliscus</i> sp.	34	0,86%	7	3,33%
		Antilopini	<i>Antidorcas marsupialis</i>	51	1,29%	18	8,57%
			<i>Antidorcas recki</i>	37	0,94%	12	5,71%
			<i>Antidorcas</i> sp.	8	0,20%	-	-
		Hippotragini	<i>Hippotragus</i> sp.	5	0,13%	5	2,38%
		Reduncini	<i>Redunca</i> cf. <i>fulvorufula</i>	5	0,13%	2	0,95%
			<i>Redunca</i> cf. <i>arundinum</i>	1	0,03%	1	0,48%
		Tragelaphini	<i>Tragelaphus strepsiceros</i>	13	0,33%	7	3,33%
			<i>Tragelaphus</i> cf. <i>scriptus</i>	7	0,18%	2	0,95%
		Bovini	<i>Syncerus</i> sp.	3	0,08%	2	0,95%
		Peleini	<i>Palea</i> sp.	5	0,13%	3	1,43%
		Indét.	Indét.	2022	51,13%	-	-
Rodentia	Hystriidae		<i>Hystrix africae australis</i>	11	0,28%	4	1,90%
	Pedetidae		<i>Pedetes</i> sp.	10	0,25%	2	0,95%
Lagomorpha	Leporidae		cf. <i>Lepus</i> sp.	105	2,65%	12	5,71%
Testudines	Testudinidae		Indét.	1	0,03%	1	0,48%
<b>Total</b>			<b>3955</b>	<b>100,00%</b>	<b>210</b>	<b>100,00%</b>	

Annexe 2 : Détail des différents taxons de bovidés identifiés dans l'assemblage de Cooper's D

Famille	Tribu	espèce	NR	NR%	NMI	NMI%	Size Class
Bovidae	Neotragini	<i>Raphicerus</i> sp.	2	0,09%	2	1,98%	Class I
		<i>Neotragini</i> sp.	4	0,17%	1	0,99%	Class I
	Alcelaphini	<i>Megalotragus</i> sp.	9	0,38%	5	4,95%	Class III
		<i>Connochaetes</i> sp.	62	2,64%	15	14,85%	Class III
	Alcelaphini de taille moyenne		81	3,45%	19	18,81%	Class II - III
		<i>Damaliscus</i> sp.	34	1,45%	7	6,93%	Class II - III
		Antilopini	<i>Antidorcas marsupialis</i>	51	2,17%	18	17,82%
		<i>Antidorcas recki</i>	37	1,58%	12	11,88%	Class I
		<i>Antidorcas</i> sp.	8	0,34%	-	-	Class I - II
	Hippotragini	<i>Hippotragus</i> sp.	5	0,21%	5	4,95%	Class III
	Reduncini	<i>Redunca</i> cf. <i>fulvorufula</i>	5	0,21%	2	1,98%	Class II
		<i>Redunca</i> cf. <i>arundinum</i>	1	0,04%	1	0,99%	Class II
	Tragelaphini	<i>Tragelaphus strepsiceros</i>	13	0,55%	7	6,93%	Class III
		<i>Tragelaphus</i> cf. <i>scriptus</i>	7	0,30%	2	1,98%	Class II
	Bovini	<i>Syncerus</i> sp.	3	0,13%	2	1,98%	Class IV
	Peleini	<i>Palea</i> sp.	5	0,21%	3	2,97%	Class II
	Indet.	Indet.	2022	86,08%	-	-	indet.
<b>Total</b>			<b>2349</b>	<b>100,00%</b>	<b>101</b>	<b>100,00%</b>	

Annexe 3 : Nombre de restes de bovidés en fonction de leur classe de taille de Cooper's D

Bovidae	NR	NR%
Classe de taille I	131	6,92%
Classe de taille II	993	52,46%
Classe de taille III	714	37,72%
Classe de taille IV	55	2,91%
<b>Total</b>	<b>1893</b>	<b>100,00%</b>



Annexe 4 : Caractérisation paléocéologique des mammifères de Cooper's D. P = primate ; C = carnivore ; Per = perissodactyle ; Art = artiodactyle ; R = rongeur ; A = autres ; AB = < 1 kg ; C = 1 – 10 kg ; D = 10 – 50 kg ; E = 50 – 100 kg ; F = 100 – 200 kg ; G = 200 – 1 000 kg ; H = > 1 000 kg ; FG = frugivore ; En = entomophage ; Z = zoophage ; O = omnivore ; HH = herbivore hypsodonte ; HB = herbivore brachyodonte ; GTu = grand mammifère terrestre ubiquiste ; GTc = grand mammifère coureur ; GTf = grand mammifère forestier ; Gr-Ar = grimpeur – arboricole ; PT = petit mammifère ; Aq = aquatique

<b>Espèces</b>	<b>Ordre taxinomie</b>	<b>Masse corporelle</b>	<b>Alimentation</b>	<b>Locomotion</b>
<i>Paranthropus robustus</i>	P	E	-	GTu
<i>Papio hamadryas robinsoni</i>	P	D	FG	GTu
<i>Theropithecus oswaldi</i>	P	D	FG	GTu
<i>Gorgopithecus major</i>	P	D	FG	GTu
<i>Lorisidae</i>	P	C	En	Gr-Ar
<i>Panthera leo</i>	C	F	Z	GTc
<i>Panthera pardus</i>	C	E	Z	GTu
<i>Acinonyx jubatus</i>	C	D	Z	GTc
<i>Felis caracal</i>	C	D	Z	GTu
<i>Felis lybica</i>	C	C	Z	GTu
<i>Megantereon whitei</i>	C	E	Z	GTu
<i>Dinofelis</i> sp.	C	F	Z	GTu
<i>Crocuta crocuta</i>	C	E	Z	GTu
<i>Hyaena hyaena</i>	C	D	Z	GTu
<i>Parahyaena brunnea</i>	C	D	Z	GTu
<i>Chasmaporthetes</i> sp.	C	D	Z	GTu
<i>Proteles cristatus</i>	C	C	Z	GTu
<i>Lycaon sekowei</i>	C	D	Z	GTu
<i>Canis mesomelas</i>	C	C	Z	GTu
<i>Herpestes ichneumon</i>	C	C	Z	PT
<i>Suricata</i> sp.	C	AB	Z	PT
<i>Cynictis penicillata</i>	C	AB	Z	PT
<i>Civettictis</i> cf. <i>civetta</i>	C	D	Z	PT
<i>Poecilogale bolti</i>	C	AB	Z	PT
<i>Mellivora capensis</i>	C	AB	O	PT
<i>Equus burchelli</i>	Per	G	HH	Gtc
<i>Equus capensis</i>	Per	G	HH	Gtc
<i>Metridiochoerus andrewsi</i>	Art	G	HB	Gtu
<i>Metridiochoerus modestus</i>	Art	G	HB	Gtu
<i>Sivatherium maurusium</i>	Art	H	HB	GTc
<i>Raphicerus</i> sp.	Art	C	HH	GTc
<i>Megalotragus</i> sp.	Art	G	HH	GTc
<i>Connochaetes</i> sp.	Art	F	HH	GTc
<i>Damaliscus</i> sp.	Art	E	HH	GTc
<i>Antidorcas marsupialis</i>	Art	D	HH	GTc
<i>Antidorcas recki</i>	Art	D	HH	GTc
<i>Redunca</i> cf. <i>fulvorufula</i>	Art	D	HH	GTc
<i>Reduncina</i> cf. <i>arundinum</i>	Art	E	HH	GTc
<i>Tragelaphus strepsiceros</i>	Art	G	HH	GTc
<i>Tragelaphus</i> cf. <i>scriptus</i>	Art	D	HH	GTc
<i>Syncerus</i> sp.	Art	G	HH	GTc
<i>Palea</i> sp.	Art	D	HH	GTc
<i>Hystrix africaeustralis</i>	R	D	HH	PT
<i>Pedetes</i> sp.	R	C	O	PT
cf. <i>Lepus</i> sp.	A	C	HB	PT

<i>Procavia antiqua</i>	A	C	HH	PT
<i>Procavia transvaalensis</i>	A	C	HH	PT
<i>Testudinidae</i> indet.	A	-	-	Aq

Annexe 5 : Tableau de calcul de l'indice de Simpson à partir du NMI par espèces de Cooper's D

Espèces	NMI	Pi	Pi <sup>2</sup>
<i>Paranthropus robustus</i>	6	0,02857143	0,00081633
<i>Papio hamadryas robinsoni</i>	12	0,05714286	0,00326531
<i>Theropithecus oswaldi</i>	8	0,03809524	0,00145125
<i>Gorgopithecus major</i>	2	0,00952381	9,0703E-05
Lorisidae indet.	1	0,0047619	2,2676E-05
<i>Panthera leo</i>	1	0,0047619	2,2676E-05
<i>Panthera pardus</i>	4	0,01904762	0,00036281
<i>Acinonyx jubatus</i>	1	0,0047619	2,2676E-05
<i>Felis caracal</i>	2	0,00952381	9,0703E-05
<i>Felis lybica</i>	3	0,01428571	0,00020408
<i>Megantereon whitei</i>	1	0,0047619	2,2676E-05
<i>Dinofelis</i> sp.	2	0,00952381	9,0703E-05
<i>Crocuta crocuta</i>	4	0,01904762	0,00036281
<i>Hyaena hyaena</i>	2	0,00952381	9,0703E-05
<i>Parahyaena brunnea</i>	1	0,0047619	2,2676E-05
<i>Chasmaporthetes</i> sp.	1	0,0047619	2,2676E-05
<i>Proteles cristatus</i>	1	0,0047619	2,2676E-05
<i>Lycaon sekowei</i>	1	0,0047619	2,2676E-05
<i>Canis mesomelas</i>	5	0,02380952	0,00056689
<i>Canis</i> sp.	2	0,00952381	9,0703E-05
<i>Herpestes ichneumon</i>	2	0,00952381	9,0703E-05
<i>Suricata</i> sp.	3	0,01428571	0,00020408
<i>Cynictis penicillata</i>	2	0,00952381	9,0703E-05
<i>Civettictis</i> cf. <i>civetta</i>	1	0,0047619	2,2676E-05
<i>Poecilogleale bolti</i>	1	0,0047619	2,2676E-05
<i>Mellivora capensis</i>	1	0,0047619	2,2676E-05
<i>Procavia antiqua</i>	5	0,02380952	0,00056689
<i>Procavia transvaalensis</i>	1	0,0047619	2,2676E-05
<i>Equus burchelli</i>	1	0,0047619	2,2676E-05
<i>Equus capensis</i>	1	0,0047619	2,2676E-05
<i>Metridiochoerus andrewsi</i>	9	0,04285714	0,00183673
<i>Metridiochoerus modestus</i>	1	0,0047619	2,2676E-05
<i>Sivatherium maurusium</i>	2	0,00952381	9,0703E-05
<i>Raphicerus</i> sp.	2	0,00952381	9,0703E-05
<i>Neotragini</i> sp.	1	0,0047619	2,2676E-05
<i>Megalotragus</i> sp.	5	0,02380952	0,00056689
<i>Connochaetes</i> sp.	15	0,07142857	0,00510204
Alcelaphini de taille moyenne	19	0,09047619	0,00818594

<i>Damaliscus</i> sp.	7	0,03333333	0,00111111
<i>Antidorcas marsupialis</i>	18	0,08571429	0,00734694
<i>Antidorcas recki</i>	12	0,05714286	0,00326531
<i>Hippotragus</i> sp.	5	0,02380952	0,00056689
<i>Redunca</i> cf. <i>fulvorufula</i>	2	0,00952381	9,0703E-05
<i>Reduncina</i> cf. <i>arundinum</i>	1	0,0047619	2,2676E-05
<i>Tragelaphus strepsiceros</i>	7	0,03333333	0,00111111
<i>Tragelaphus</i> cf. <i>scriptus</i>	2	0,00952381	9,0703E-05
<i>Syncerus</i> sp.	2	0,00952381	9,0703E-05
<i>Palea</i> sp.	3	0,01428571	0,00020408
<i>Hystrix africaeustralis</i>	4	0,01904762	0,00036281
<i>Pedetes</i> sp.	2	0,00952381	9,0703E-05
cf. <i>Lepus</i> sp.	12	0,05714286	0,00326531
Testudinidae indet.	1	0,0047619	2,2676E-05
<b>Total</b>	<b>210</b>	<b>1</b>	<b>0,04231293</b>

Annexe 6 : Dénombrement des restes osseux étudiés à Cooper's D présentant des modifications taphonomiques en nombre de restes

Modifications taphonomiques	Aves	Bovidea	Carnivora	Equidae	Felidae	Giraffidae	Primate	Rodentia	Suidae	Indéterminé	NR Total	%NR Total
<i>Weathering</i>	1	4	0	7	0	0	0	0	14	10	36	13,2%
Marques de carnivores	1	35	5	6	1	1	0	0	22	46	117	43,0%
Marques d'insectes	1	7	0	1	0	0	0	0	41	8	58	21,3%
Piétinement	0	4	0	0	0	0	1	0	4	3	12	4,4%
Marque de découpe	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	4	1,5%
Outils en os	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	3	1,1%
Vermiculation	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	3	1,1%
Modifications par l'eau	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	4	1,5%
Marques de rongeurs	0	1	0	0	0	0	0	0	1	2	4	1,5%
Indéterminé	0	3	0	1	0	0	0	1	13	12	31	11,4%

Annexe 7 : Tableau synthétique des principaux critères d'identification d'une accumulation de hyène (selon Cruz-Uribe, 1991 ; Pickering, 2002 ; Kuhn *et al.*, 2010 ; Fourvel, 2013)

Critères	Auteurs					
	Cruz-Uribe (1991)	Pickering (2002)	Kuhn <i>et al.</i> (2010)			Fourvel (2013)
	Hyaenidae	Hyaenidae	<i>P. brunnea</i>	<i>C. crocuta</i>	<i>H. hyaena</i>	Hyaenidae
1. Ratio carnivore/ongulés (>20%)	√	√	√	X	√	X
2. Modifications de surface	√	√	√	√	√	X
3. Fragmentation	√	√	√	√	√	X
4. Ratio crânial/post-crânial	√	X	X	√	X	X
5. Faible représentation des os compacts	√	X	√	X	√	X
6. Profil d'âge	√	X	-	-	-	X
7. Présence de coprolithes	√	√	√	√	√	√
8. Abondance de restes de hyènes juvéniles	-	X	√	√	√	X
9. Présence d'os digérés	-	√	√	√	√	√

Annexe 8 : Liste de critères morphologiques descriptifs de marques linéaires sur os (Hanon, 2015)

<b>Liste des critères d'identification :</b>		
<b>Macroscopie</b>	1. Nombre de pièces impactées :	
	2. Nature de l'os :	
	2.1. Os long	
	2.2. Os court	
	2.3. Os plat	
	2.4. Os intermédiaire	
	3. Position de la marque sur l'os :	
	3.1. Sur la diaphyse	
	3.2. Aux extrémités	
	3.3. Variable	
	4. Association à d'autres stigmates :	
	4.1. Pan de fracture	
	4.2. Surface polie	
	4.3. Surface raclée	
	4.4. Surface abrasée	
	4.5. Surface rongée	
	4.6. Surface digérée	
	4.7. Surface perforée	
	4.8. Variable	
	5. Nombre de marques visibles par pièces :	
	5.1. Nombreuse	
	5.2. Peu nombreuse	
	6. Répartition de marques sur la pièce :	
	6.1. Sur toute la surface	
	6.2. Groupées	
	6.3. Individuelles	
	6.4. Variable	
	7. Orientation des marques :	
	7.1. Parallèle à l'axe de l'os	
	7.2. Perpendiculaire à l'axe de l'os	
	7.3. Oblique à l'axe de l'os	
	7.4. Variable	
	8. Longueur :	
8.1. Grande ( $\geq 7\text{mm}$ )		
8.2. Moyenne (3-7mm)		
8.3. Petite ( $<3\text{mm}$ )		
8.4. Variable		
9. Largeur :		
9.1. Grande ( $\geq 1\text{mm}$ )		
9.2. Petite		
9.3. Variable		
10. Profondeur :		
10.1. Importante		
10.2. Moyenne		
10.3. Faible		
10.4. Variable		
11. Trajectoire de la marque :		
11.1. Sinueuse		



	11.2. Rectiligne	
	11.3. Courbe	
	11.4. Variable	
	12. Effet de division aux extrémités	
	13. Profil de la marque :	
<b>Microscopie</b>	13.1. Profil en V	
	13.2. Profil en V dissymétrique	
	13.3. Profil à fond plat	
	13.4. Profil en U	
	13.5. Variable	
	14. Effet d'épaulement	
	15. Esquillement le long de l'épaulement	
	16. Microstriations internes	
	17. Localisation des microstriations internes :	
	17.1. Sur les parois de la marque	
	17.2. Sur le fond de la marque	
	17.3. Sur les deux	
	18. Forme des microstriations internes :	
	18.1. Continue	
	18.2. Discontinue	
	18.3. Variable	
	19. Trajectoire des microstriations internes :	
	19.1. Sinueuse	
19.2. Rectiligne		
19.3. Variable		

Annexe 9 : Tableau de codage des différentes marques linéaires observées sur les restes osseux étudiés de Cooper's D et les pièces de référence selon la liste de critères (annexe 8) précédemment établie (Hanon, 2015)

<i>Echantillons \ Critères</i>	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
<i>Taph - 12</i>	1	2	0	2	3	3	2	2	1	2	0	5	1	1	1	3	1	2	
<i>Taph - 13</i>	2	1	0	2	4	2	2	2	1	2	1	5	1	0	1	3	1	2	
<i>Taph - 14</i>	2	1	3	2	3	4	2	2	4	2	0	5	0	0	0	3	1	2	
<i>Taph - 15</i>	2	0	0	2	3	2	1	2	1	2	0	5	1	0	1	3	1	2	
<i>Taph - 10</i>	1	2	0	1	2	4	4	1	1	2	0	2	1	0	1	1	1	2	
<i>Taph - 11</i>	1	2	0	2	3	3	4	2	1	2	1	2	1	0	1	1	1	2	
<i>Taph - 16</i>	2	2	0	2	2	4	2	2	1	2	0	2	1	0	1	1	1	2	
<i>Taph - 17</i>	2	1	0	2	3	2	2	1	1	2	0	3	0	0	1	2	2	1	
<i>Taph - 18</i>	2	2	0	2	2	2	2	1	1	2	0	2	1	0	1	1	1	2	
<i>Taph - 19</i>	3	0	0	1	2	0	1	2	2	4	0	5	1	1	0	0	0	0	
<i>Taph - 23</i>	3	1	0	1	2	3	1	2	2	4	0	3	1	1	1	2	1	2	
<i>Taph - 24</i>	3	1	0	2	2	3	1	2	2	4	0	5	1	1	0	0	0	0	
<i>Taph - 25</i>	3	1	3	2	3	3	1	2	2	2	1	2	1	1	1	1	1	2	
<i>G.1919 - 1 Le Placard</i>	1	3	8	2	3	4	2	3	1	1	0	5	0	0	1	2	2	1	
<i>G.1919 - 1 Coll. H. Breuil</i>	1	3	4	1	1	2	2	1	4	1	0	5	0	0	1	2	1	1	
<i>G.1919 - 1 Coll. H. Breuil photo°11</i>	1	3	8	1	1	2	1	1	4	1	0	4	0	0	0	0	0	0	
<i>MDA / RDG / 61</i>	1	1	4	1	1	1	1	2	2	1	0	3	1	0	1	2	1	1	
<i>SCP-R</i>	3	3	0	1	1	2	1	1	2	1	0	3	0	0	0	0	0	0	
<i>BOIS-R</i>	1	3	1	1	2	2	1	1	1	1	0	3	0	0	0	0	0	0	
<i>ExpA-1</i>	3	1	0	2	2	4	4	3	4	4	0	5	1	1	0	0	0	0	
<i>ExpA-2</i>	4	2	0	1	2	3	1	2	4	4	0	2	1	0	1	1	1	1	
<i>ExpA-3</i>	1	1	0	1	2	4	1	2	4	4	0	2	0	0	1	1	1	3	
<i>ExpC-1</i>	1	1	0	2	4	4	4	2	3	4	0	5	1	0	0	0	0	0	
<i>ExpC-2</i>	4	1	0	2	4	3	4	2	3	1	0	5	0	0	1	1	2	1	
<i>CD.1643 set 1</i>	1	1	1	2	3	3	2	1	2	2	0	2	1	0	1	1	1	2	
<i>CD.1643 set 2</i>	1	1	1	2	3	2	2	2	3	3	0	2	0	0	0	0	0	0	
<i>CD.16947 set 1</i>	2	2	0	1	2	2	2	1	1	1	0	2	0	0	1	1	0	0	
<i>CD.16947 set 2</i>	2	2	0	1	2	2	2	2	1	1	1	2	1	0	1	1	2	1	
<i>CD.16947 set 3</i>	2	2	0	1	2	2	3	2	1	2	0	2	1	0	0	0	0	0	
<i>CD.16947 set 4</i>	2	2	0	1	2	2	1	2	2	1	1	2	0	0	1	1	0	0	
<i>CD.1347</i>	1	1	1	2	3	1	2	1	2	3	0	3	0	0	1	2	1	1	
<i>CD.2074</i>	2	2	0	2	3	3	2	1	2	2	0	3	0	0	1	2	1	1	
<i>Exp-P1 M1</i>	2	1	3	1	2	2	2	1	1	2	0	2	1	0	1	1	1	2	
<i>Exp-P1 M3</i>	2	1	3	1	2	2	1	1	2	2	0	3	1	0	1	2	1	2	
<i>Exp-P1 M4</i>	2	1	3	1	2	2	2	2	3	2	0	2	1	0	0	0	0	0	
<i>Exp-P2 M1</i>	2	1	0	1	2	2	2	2	1	2	1	2	1	1	1	1	1	2	
<i>Exp-P2 M2</i>	2	1	0	1	2	2	2	2	3	2	1	2	1	1	1	1	1	2	
<i>Exp-P2 M4</i>	2	1	0	1	2	2	3	2	2	1	0	5	0	0	0	0	0	0	

## Résumé

En Afrique du Sud, la contemporanéité de plusieurs espèces d'hominines durant le Pléistocène inférieur pose des difficultés quant à l'attribution des comportements techniques et de subsistance. Ces problématiques sont d'autant plus importantes durant cette période pendant laquelle les premiers représentants du genre *Homo* et les paranthropes se côtoient dans le registre fossile. Il est alors question de mieux comprendre l'interaction entre les comportements de subsistance et les processus évolutifs de la lignée humaine. Cette étude a pour objectif d'analyser archéozoologiquement l'assemblage osseux de grands mammifères du site à *Paranthropus robustus* de Cooper's D (Bloubank Valley, Afrique du Sud), daté entre 1,5 et 1,4 Ma, en intégrant des approches paléoécologiques et taphonomiques. Les résultats obtenus ont permis d'identifier la hyène brune (*Parahyaena brunnea*) comme étant l'acteur principal à l'origine de l'assemblage, de reconstituer un paléoenvironnement relativement sec de type savane ouverte dans lequel *Paranthropus robustus* a évolué, de discuter des connaissances actuelles sur les comportements de subsistance des hominines du Pléistocène inférieur en Afrique du Sud et d'évaluer l'apport du site de Cooper's à l'enrichissement de ces connaissances.

## Abstract

The contemporaneity of many hominin species during Early Pleistocene in South Africa raises difficulties to attribute technical and subsistence behaviors to them. These questions are very important for a period of co-occurrence of Early *Homo* and *Paranthropus* in the fossil record. The interaction between of subsistence behaviors and evolutionary processes of human lineage needs to be better understand. This study is focused on zooarchaeological, including palaeoecological and taphonomical, analyses of a large mammal bone assemblage from the paranthropithecine site Cooper's D (Bloubank Valler, South Africa) dated between 1.5 and 1.4 Ma. The results allow to identify brown hyena (*Parahyaena brunnea*) as the main agent of accumulation, to reconstruct an open dry savanna palaeoenvironnement and to discuss hominin subsistence behaviors during Early Pleistocene in South Africa.