RÉPUBLIQUE FRANÇAISE
Liberté Égalité Fraternité

Université de Toulouse

Doctorat de l'Université de Toulouse

préparé à l'Université Toulouse - Jean Jaurès

Carnivores plio-pléistocènes d'Afrique du Sud et dynamiques des communautés des homininés : approche paléontologique et paléoécologique

---

Thèse présentée et soutenue, le 9 avril 2026 par

Camille THABARD

École doctorale
TESC - Temps, Espaces, Sociétés, Cultures

Spécialité
Préhistoire

Unité de recherche
TRACES - Travaux et Recherches Archéologiques sur les Cultures, les Espaces et les Sociétés

Thèse dirigée par
Laurent BRUXELLES et Jean-Baptiste FOURVEL

Composition du jury
M. Emmanuel FARA, Président, Université Bourgogne Europe
M. Lars WERDELIN, Rapporteur, Naturhistoriska Riksmuseet
Mme Camille DAUJEARD, Rapporteure, CNRS Paris-Centre
Mme Sonia HARMAND, Examinatrice, CNRS Occitanie Ouest
Mme Briana POBINER, Examinatrice, Smithsonian National Museum of Natural History
M. Laurent BRUXELLES, Directeur de thèse, CNRS - Institut Français d'Afrique du Sud

Membres invités
M. Jean-Baptiste FOURVEL, Co-directeur de thèse, CNRS Occitanie Ouest
M. Gilles ESCARGUEL, Université Claude Bernard Lyon 1

Carnivores plio-pléistocènes d'Afrique du Sud et dynamiques des communautés des hominiinés : approches paléontologique et paléoécologique

Thèse présentée et soutenue le 9 avril 2026

par

Camille THABARD

Volume 1 : Texte

Thèse dirigée par

Laurent BRUXELLES et Jean-Baptiste FOURVEL

Composition du jury

M. Lars WERDELIN, rapporteur

Mme Camille DAUJEARD, rapporteure

Mme Sonia HARMAND, examinatrice

Mme Briana POBINER, examinatrice

M. Emmanuel FARA, examinateur

M. Laurent BRUXELLES, directeur de thèse

Membres invités

M. Jean-Baptiste FOURVEL, co-directeur

M. Gilles ESCARGUEL

Illustration de la page de garde :

Calotte crânienne SK54 d'un individu juvénile de Paranthropus robustus *comportant des traces de dents, interprétée comme correspondent très probablement à la mandibule de léopard SK349. Les spécimens proviennent du site de Swartkrans en Afrique du Sud.*

Remerciements

Me voici arrivée au terme de cet exercice universitaire qui n'aurait pu se concrétiser sans l'aide et le soutien de différentes personnes.

En premier lieu, je remercie les membres du jury qui ont accepté d'évaluer ce travail. Merci à *Camille Daujeard* et *Lars Werdelin* pour la lecture critique du manuscrit en leur qualité de rapporteur-e. Je suis également honorée de compter parmi mes examinatrices et examinateurs *Briana Pobiner*, *Sonia Harmand* et *Emmanuel Fara*.

Je remercie sincèrement mes directeurs de recherche, *Laurent Bruxelle*s et *Jean-Baptiste Fourvel*. Merci pour l'opportunité de cette bourse doctorale issue d'un programme conjoint entre le CNRS et l'université du Witwatersrand de Johannesburg (Afrique du Sud). Par ailleurs, je remercie *Christine Steininger*, ma tutrice lors des séjours sud-africains.

Jean-Baptiste, merci pour ces années de discussions scientifiques, d'encouragements, et les nombreuses relectures. Je te remercie aussi pour toute l'expérience et les connaissances partagées devant du matériel. Avec toi, on s'amuse à travailler.

Laurent, merci pour ta confiance et ces terrains extraordinaires. J'aurai appris à tes côtés qu'au cours d'une mission scientifique il faut savoir faire plein d'autres choses que de la science !

Je tiens à dire un grand merci à *Gilles Escarguel*, membre invité, pour le temps accordé et sa gentillesse. Ce travail n'aurait assurément pas pris cette forme sans son aide précieuse pour les traitements statistiques et les relectures. J'ai beaucoup appris lors de nos rendez-vous, merci.

Je tiens également à dire un grand merci à *Sonia Harmand* pour nos discussions culturalistes au Kenya, face aux plus vieux outils de l'humanité. Ces nouvelles réflexions auront donné une autre dimension, bien qu'encore largement inexplorée dans ce travail, à la question des comportements de subsistance des premiers homininés.

Je remercie les membres de mon CSI, *Emmanuel Discamps*, *Emmanuel Chapron* et *Gilles Escarguel* pour leurs conseils avisés et leurs encouragements.

Je remercie le laboratoire TRACES de l'université Toulouse Jean Jaurès qui m'accueille depuis le début de ma thèse. Je remercie aussi mes équipes de travail, le Pôle Afrique et SMP3C, grâce à qui j'ai pu faire des missions d'étude au MNHN.

J'en viens donc à remercier *Géraldine Véron* pour son accueil lors des séjours d'étude aux collections de Mammifères du MNHN de Paris. Merci à *Matthieu* et *Inès*, c'est aussi grâce à votre acceuil parisien que j'ai pu acquérir une grande partie des données sur les carnivores actuels.

Je remercie également *Mirriam Tawane* et *Lazarus Kgasi* pour leur accueil au département de paléontologie du Ditsong Museum de Pretoria ainsi qu'*Annie Antonites* pour son accueil au département d'ostéologie. Je remercie *Bernhard Zipfel* et *Sifelani Jirah* pour leur accueil à l'ESI.

Merci à *José Braga* pour l'accès aux collections du Membre 2 de Kromdraai. Merci à *Denis Geraads* pour les données sur les canidés et l'accès aux canidés d'Ahl al Oughlam. Merci également à *Kaye Reed* pour le partage de données. Merci à *Nicolas Frerebeau* pour son aide avec R. Merci à *Clément Zanolli* pour les discussions sur les homininés sud-africains. Merci à *Marion Valleix* pour la discussion sur l'écologie des grands carnivores actuels. Et merci à *Angélique* pour l'aide à la mise en page.

Il convient également de remercier le léopard de la grotte de Gciwhaba pour son hospitalité !

Enfin, je remercie tout mon entourage, famille, collègues et amis qui m'ont encouragé jusqu'à la fin.

Je remercie aussi mon *Smoot*, tu resteras mon carnivore préféré.

Pour terminer, ma dernière est phrase est pour *toi*, à qui je dédie ce travail.

Sommaire

Remerciements **5**

Sommaire **7**

Introduction générale **11**

Chapitre 1 : Cadres introductifs **13**

1. Fondements théoriques 13
2. Problématique de l'étude 29
3. Les contextes sud-africains 30

Chapitre 2 : Matériel **39**

1. Corpus d'étude fossile 39
2. Matériel de comparaison actuel 79

Chapitre 3 : Méthodes **81**

1. Logiciels utilisés 81
2. Paléontologie : analyse morphométrique 81
3. Paléoécologie : méthodes pour l'étude des communautés 92

Chapitre 4 : Paléontologie **111**

1. Paléontologie des canidés 111
2. Révision des félidés 217
3. Révision des hyénidés 299

Chapitre 5 : Paléoécologie **343**

1. Evaluer l'effort d'échantillonnage : peut-on comparer les sites ? 343
2. La biodiversité : quelle incidence pour les homininés ? 346
3. Compositions fauniques : des variations selon la présence des homininés ? 349
4. Les carnivores : des interactions qui conditionnent la présence des homininés ? 354
5. Structures des guildes de carnivores 380

Chapitre 6 : Synthèse et discussion 387

1. Apports et limites méthodologiques du corpus d'étude 387

2. Apports des guildes de carnivores à la caractérisation des comportements d'acquisition et d'exploitation de la ressource carnée 392

3. Réévaluation des relations Homininés – Carnivores 408

Conclusion générale et perspectives 413

Bibliographie 419

Table des figures 449

Table des tableaux 455

Table des matières 459

Liste des abbréviations

Sites

M : Makapansgat

STS, SF : Sterkfontein

SK, SKX : Swartkrans

COA : Cooper's A

COB : Cooper's B

CD : Cooper's D

K2 : Cooper's

KW, KE : Kromdraai Mb.2

KA : Kromdraai A

KD : mining dump de KA

KB : Kromdraai B

TM : Minaar's

Mesures figurant dans le texte

DMD, L : diamètre médio-distal, length

DVL, W : diamètre vestibulo-lingual (= diamètre bucco-lingual), width

DAP : diamètre antéro-postérieur

DT : diamètre transverse

Institutions

MNHN : Museum National d'Histoire Naturel

NMK : National Museums of Kenya

ESI : Evolutionary Studies Institute

Wits : Witwatersrand University

Ditsong : Ditsong National Museum

Introduction générale

En 1957, le primatologue S. L. Washburn énonçait : « *The taste for meat is one of the main characteristics distinguishing man from the apes, and this habit changes the whole way of life*. » (Washburn 1957, p. 612). En conséquence, les questionnements sur l'origine et l'évolution du comportement humain furent rapidement liés à la question de la consommation de viande. La viande est riche en macronutriments (graisses et protéines) et en micronutriments (fer, zinc, vitamine A), rares dans la plupart des aliments végétaux (Murphy & Allen 2003). Il est aujourd'hui établi que l'apport d'aliments riches en gras et en protéines a été déterminant pour l'évolution biologique, cognitive et comportementale des homininés. Selon l'hypothèse de l'« *Expensive Tissue Hypothesis* » d'Aiello & Wheeler (1995), la consommation de viande a favorisé l'encéphalisation. La réduction de la taille du tube digestif serait rendue possible grâce à l'assimilation de nutriments de haute qualité, libérant de l'énergie pour l'organisme au profit de l'augmentation du volume cérébral (Aiello & Wheeler 1995). Par ailleurs, l'accroissement de la carnivorie à partir de l'Oldowayen serait aussi lié à l'évolution de la technologie lithique facilitant le traitement des carcasses, et au développement des interactions sociales complexes (Pobiner & Blumenschine 2003). Les homininés ne sont pas les seuls à tenter d'acquérir et exploiter les ressources carnées. Ils évoluent dans les mêmes environnements que d'autres espèces consommatrices de viande : les carnivores. S'il a été démontré qu'ils interagissent avec les prédateurs pour accéder aux ressources carnées (synthèse dans Pobiner 2020), leur niche écologique et leur rang trophique reste mal défini, fluctuant entre le statut de charognard ou de chasseur. Ceci est particulièrement vrai pour les phases très anciennes de la Préhistoire : la transition Plio-Pléistocène. Il s'agit d'une période charnière pendant laquelle apparaissent les premiers outils (Harmand *et al*. 2015 ; Plummer *et al*. 2023) et disparaissent les derniers australopithèques tandis qu'apparaissent les paranthropes et les premiers représentants du genre *Homo*.

Le *Cradle of Humankind* en Afrique du Sud est une zone géographique propice à l'étude des paléoécosystèmes au sein desquels les homininés ont évolué au cours de la transition Plio-Pléistocène. Ce secteur présente des assemblages osseux permettant de questionner les écosystèmes anciens, les réseaux trophiques et l'évolution des niches écologiques des prédateurs humains et non-humains au cours du temps. En ce sens, l'étude des communautés de carnivores apparaît comme un vecteur fondamental au développement de nos connaissances sur les comportements d'acquisition et d'exploitation de la ressource carnées par les homininés anciens. Les conséquences de la consommation de viande sur leur socio-éthologie et les innovations technologiques associées pourraient donc être mieux comprises si elles étaient évaluées dans le cadre de la guilde des carnivores. Ce travail propose une approche complémentaire aux études taphonomiques des restes de proies. Il restitue les spécificités structurelles des guildes de carnivores entre 3,3 Ma et 0,9 Ma. Nous réévaluons les espèces de grands carnivores et leur abondance pour les sites pliocènes de Makapansgat Mb.3 et Sterkfontein Mb.4 ainsi que pour les sites du Pléistocène inférieur de

Swartkrans, Kromdraai et Cooper's. L'étude de ce corpus a pour but de déterminer si les guildes sont composées différemment selon l'identité des homininés (*Australopithecus*, *Paranthropus* ou *early Homo*). Nous étudions les interactions entre les carnivores (et leurs proies) afin de caractériser des niveaux trophiques susceptibles d'accueillir des espèces supplémentaires, en l'occurrence les homininés. *In fine*, la mise en évidence de différences structurelles dans les guildes de carnivores, selon la présence des homininés, nous permet de questionner les opportunités d'accès à la ressource carnée.

Chapitre 1 : Cadres introductifs

1. Fondements théoriques

1. 1. Etat de l'art sur les stratégies d'acquisition des ressources carnées par les homininés

1. 1. 1. Développement des études sur les comportements de subsistance en général et la question des ressources carnées en particulier

En 1871, l'ouvrage *La filiation de l'Homme et la sélection liée au sexe* de Charles Darwin propose une théorie pour l'évolution humaine qui sera au fondement des premières études en paléoanthropologie. Selon le célèbre naturaliste, le point de départ de l'hominisation est la bipédie car elle permet aux homininés de libérer leurs mains, ce qui a pour conséquence le développement de l'outil qui deviendra un élément essentiel à la chasse et au traitement des carcasses (Dominguez-Rodrigo 2002). Une consommation accrue de viande aurait alors permis une augmentation progressive du volume cérébral expliquant une intelligence croissante et une complexification de la culture matérielle. Darwin fait ainsi de la chasse l'élément fondamental pour différencier l'Homme du reste du règne animal. Cette théorie sera reprise et développée par Raymond Dart à partir de 1924, lors de la découverte du premier australopithèque en Afrique du Sud, nommé l'enfant de Taung. Il justifie la position de ce dernier comme le chaînon manquant entre le singe et l'Homme en arguant un comportement de chasseur (Dart 1953). Ce sont ses recherches en primatologie qui l'ont mené à considérer qu'*Australopithecus* avait effectué une « transition prédatrice » en passant d'une diète frugivore à une diète carnivore grâce à un comportement de chasseur exclusif (Dart 1953 ; Štrkalj & Tobias 2008). L'utilisation de bâtons et de pierres, une hiérarchie au sein des groupes, des chasses occasionnelles incluant une coopération limitée, ainsi que des cas de charognage opportuniste l'ont conduit à supposer que ces comportements observés chez les chimpanzés étaient systématisés chez les homininés (Dart 1953). Il renforce cette vision des australopithèques sanguinaires et cannibales dans son ouvrage sur la culture ostéodontokératique du site de Makapansgat selon laquelle les australopithèques auraient développé une panoplie d'armes à partir des matières dures animales : l'os (« ostéo »), les dents (« donto ») et les cornes (« kératique) (Dart 1957). Cette hypothèse du singe-tueur (*killer ape-man*) développée par Dart est popularisée par Robert Ardrey dans son livre *African Genesis* (Ardrey 1961) dans lequel il soutient que la violence est le moteur évolutif de la lignée humaine (Pickering 2012). La conférence de 1966 *Man the Hunter* organisée par Richard Lee et Irven DeVore donne du crédit à cette théorie de la chasse chez les homininés en démontrant, au travers de travaux ethnologiques et dans une moindre mesure ethnoarchéologiques, que la prédation a toujours fait partie des sociétés humaines (Lee & Devore 1968).

A partir des années 1970, des hypothèses émergent selon lesquelles la chasse ne serait plus l'élément distinctif du genre humain au profit des comportements de coopération, ce qui mènent les scientifiques à envisager des alternatives à la chasse pour l'accès aux ressources carnées (Leakey 1971 ; Isaac 1978, 1981, 1983). Les sites des horizons (Beds) I et II d'Olduvai (Tanzanie) et de Koobi Fora (Kenya) deviennent alors les théâtres principaux des questionnements sur les comportements de subsistance des homininés, dont la question des modalités d'accès à la ressource carnée. C'est le fameux débat chasse versus charognage (*Hunting-Scavenging debate*) qui vise à déterminer si les accumulations et modifications osseuses observées sur les sites archéologiques d'Afrique de l'Est résultent de la chasse ou de kleptoparasitisme par les homininés (impliquant un accès primaire aux carcasses), ou s'il s'agit de comportements opportunistes et donc de charognage (impliquant un accès tardif aux carcasses) (Pobiner 2020). Ce débat est complexe car caractériser les stratégies d'acquisition de la ressource carnée nécessite la compréhension de plusieurs aspects des comportements de subsistance des homininés. Des modèles socio-économiques, c'est-à-dire des modèles d'organisation des activités pour l'accès et l'exploitation des ressources, sont alors développés à partir des années 1970. Théorisés à partir de concepts issus à la fois de l'ethnologie et de l'écologie, ils serviront à interpréter la fonction des sites (Gallay 1999). Nous décrivons ci-dessous les principaux modèles qui ont forgé cette réflexion sur les comportements de subsistance des homininés.

1. 1. 1. 1. Le modèle du camp de base ou « *home base* » (Leakey 1971, Isaac 1983)

Les sites ont d'abord été interprétés comme des sols ou niveaux d'occupation (*living floor*) correspondant à des campements où les homininés vivaient (Leakey 1971). Les assemblages sont considérés comme les vestiges des activités quotidiennes des homininés, permettant de reconstituer leurs comportements et organisation sociale. Ce modèle est fortement influencé par les travaux ethnoarchéologiques sur les San du Kalahari de Lee & DeVore (1976). Mary Leakey distingue plusieurs modèles : les « sites d'occupation » qui sont constitués de concentrations de restes fauniques et d'artefacts sur des surfaces délimitées ; les « sites de boucherie » dans lesquels les outils sont associés à une carcasse ; et les « sites à matériel diffus » où les artefacts sont peu abondants (Leakey 1971). Elle en déduit un accès aisé à la ressource carnée, par la chasse ou plus probablement par l'accès aux proies acquises par les grands félidés. L'exploitation de ces carcasses auraient alors nécessité une certaine organisation sociale (Leakey 1971). En outre, la localisation des sites dans le paysage, proches des zones riveraines ou situés dans les plaines lacustres, laisse supposer une connaissance de l'environnement et une planification des déplacements (Leakey 1971). Glynn Isaac développe le modèle de M. Leakey avec la théorie du « *Home base hypothesis* » (Isaac 1978, 1981) puis du « *Central place foraging* » (Isaac 1983). Il distingue les sites de type A qui ne comportent que des artefacts et qui sont interprétés comme des zones de taille ; les sites de type B qui sont constitués d'artefacts associés à une carcasse unique qui sont interprétés comme des sites de boucherie ; et les sites de type C qui regroupent des artefacts et des ossements et qui

sont interprétés comme des campements. Les sites de type C sont les centres névralgiques du système développé par Isaac. Il s'agit du camp de base depuis lequel la recherche et l'acquisition de nourriture et de matière première pour l'outillage s'opèrent. L'acquisition des ressources carnées serait à charge des individus mâles qui les ramèneront ensuite au camp de base pour les partager au sein du groupe (Isaac 1983). Ces notions de division sexuelle du travail et de partage réciproque de la nourriture sont considérées comme centrales car reconnues comme des pressions sélectives favorables à l'évolution des homininés. Ainsi, ces modèles supposent une intensification de la chasse pour un accès précoce aux carcasses encore pourvue de viande et une dépendance à l'outillage (Isaac 1981). Il y aurait une exploitation sur place des carcasses et un transport des quartiers de viande vers les camps de base, permettant le partage alimentaire, qui aurait à son tour favorisé les comportements coopératifs (Isaac 1978, 1981, 1983).

1. 1. 1. 2. Le modèle du site d'abattage ou « *kill site* » (Binford 1981)

En 1981, un changement de paradigme s'effectue avec deux publications majeures provenant d'analyses taphonomiques : *The Hunters or the Hunted ?* de Bob C.K. Brain et *Bones : Ancient Men and Modern Myths* de Lewis Binford. Les interprétations taphonomiques des assemblages sud-africains par Brain indiquent que les homininés découverts sur les sites de Kromdraai, Swartkrans et Sterkfontein ne sont pas responsables des accumulations osseuses, celles-ci correspondant à des repaires de carnivores. Il en déduit que ces assemblages sont le résultat de la consommation et de l'accumulation d'espèces proies par les carnivores, incluant les homininés, faisant passer ces derniers du statut de chasseur à celui de chassé (Brain 1981). A cela s'ajoute l'étude taphonomique des Beds I (2,03 – 1,8 Ma) et II (1,8 – 1,5 Ma) d'Olduvai par Binford qui estime que les homininés sont des charognards passifs et que la chasse n'émerge que bien plus tard, lors de la sortie d'Afrique du genre *Homo* (Binford 1981). Binford mettra également en évidence que les sites plio-pléistocènes constituent des palimpsestes résultant de l'occupation alternée par les homininés et par les carnivores. C'est la mise en évidence de ces histoires taphonomiques complexes au sein des sites qui alimente le débat chasse – charognage.

Binford est le premier à remettre en cause le modèle socio-économique du camp de base précédemment établi (Binford 1981, 1984). Il conteste le lien causal entre la présence des artefacts et celle de la faune. Il soutient qu'il s'agit d'une interprétation *post hoc* qui n'a jamais été confrontée aux processus responsables de la formation des sites archéologiques, ni des traces qu'ils produisent (Binford 1981). C'est pourquoi Binford réinterprète l'assemblage de FLK 22 *Zinjanthropus* (Tanzanie) en comparant avec des assemblages issus de ses travaux en ethnoarchéologie ainsi que d'assemblages produits par des carnivores modernes (Binford 1981). Il développe alors un modèle socio-économique opposé à celui d'Isaac en considérant que les sites sont des lieux d'abattage par les carnivores (« *kill sites* »). Il considère que les homininés n'étaient que des charognards passifs consommant ce qu'il restait des carcasses après le passage des carnivores, depuis les prédateurs primaires jusqu'aux charognards (Binford 1981). Selon son modèle d'organisation du site d'abattage,

les homininés pratiquaient des activités de charognage sur des carcasses dépourvues de viande pour l'accès à la moëlle, et ce directement sur les lieux d'abattage des animaux par les prédateurs (Binford 1981).

Binford (1984) fait toutefois évoluer son modèle des sites d'abattage vers un mode de subsistance itinérant (« *routed foraging* ») en réponse à des critiques sur la validité du modèle initial. Il revient sur l'hypothèse d'une consommation sur place par les homininés et suggère qu'ils pouvaient transporter de manière marginale et sur de courtes distances, des portions de carcasses ainsi que de l'outillage vers des lieux stratégiques (*sleeping site*s, sources d'eau, lieux à l'abris des prédateurs…) en suivant des itinéraires de subsistance (Binford 1984). Ces itinéraires de subsistance sont vus comme une succession de lieux comportant des ressources environnementales vitales (carcasses, matières premières lithiques) et conditionnant les déplacements des homininés selon un trajet connu et récurrent (Binford 1984). Ces itinéraires sont jalonnés par des lieux stratégiques qui sont interprétés comme les endroits où sont ramenées occasionnellement les ressources (carcasses et lithiques) qui se seraient accumulées au fil du temps, formant alors de futurs sites archéologiques (Binford 1984).

1. 1. 1. 3. Le modèle du stockage de pierres ou « *stone cache hypothesis* » (Potts 1988)

Ce modèle du stockage de pierres, développé par Potts (Potts 1988, 1991, 1994) est à l'interface entre le modèle de Binford (1981) impliquant une consommation immédiate sur le site d'abattage et celui d'Isaac (1978) impliquant des interactions sociales complexes pour le transport et l'exploitation jusqu'à un camp de base (Gallay 1999). En 1988, Potts s'inspire du comportement des chimpanzés de la forêt Taï en Côte d'Ivoire qui utilisent régulièrement des outils pour casser les noix qu'ils consomment. Les chimpanzés transportent ces pierres qui sont rares dans leur environnement jusqu'aux pieds des arbres où se trouvent les noix. C'est cette analogie qui sera utilisée pour le modèle du stockage de pierres (Gallay 1999). Le modèle comportemental de Potts (1988) est fondé sur la nécessité de transporter des matières premières lithiques qui permettront l'exploitation des carcasses. L'étude pétrographique des roches des sites d'Olduvai montre que les sources d'approvisionnement (gîtes) peuvent être éloignées (2 à 3km) des sites où les carcasses sont traitées. Ainsi, il suggère que ce sont les stocks de matières premières lithiques qui polarisent les déplacements des homininés car ils sont localisés dans l'espace et n'impliquent pas de rentrer en compétition avec les carnivores. L'accumulation des matières premières lithiques en des points particuliers du territoire entraîne alors un transport des carcasses jusqu'à ces lieux de stockage (Gallay 1999). Les stocks de matières premières lithiques et les carcasses sont des ressources bien distribuées dans le territoire. L'interprétation des comportements ne se fait alors pas à l'échelle d'un site mais à celle du paysage : les homininés découvrant une carcasse devaient la transporter vers ces stocks de roches et d'outils (Potts 1991). Les sites sont donc interprétés comme étant des lieux de stockages des roches et des outils ainsi que des lieux d'exploitation des carcasses plutôt que comme des camps de base. En outre, les restes osseux retrouvés dans ces lieux de stockage

témoignent d'un accès primaire aux carcasses et de leur exploitation incomplète par les homininés, attirant les carnivores charognards (Potts 1991). Ce constat renforce l'hypothèse de sites ayant pour fonction le traitement des carcasses plutôt que de sites où se déroulent les activités sociales et domestiques, dont le partage de la nourriture (Potts 1991).

1. 1. 1. 4. Le modèle du refuge (Blumenschine 1986)

A partir de son étude sur les opportunités de charognage par les carnivores actuels dans le Serengeti et le cratère du Ngorongoro (Tanzanie), Blumenschine (1986) développe le modèle du « refuge ». Il identifie les carcasses abandonnées par les lions dans les forêts riveraines comme étant l'opportunité de charognage la plus régulièrement rencontrée par les homininés. Les grands félins, dans ce contexte, abandonnent leur proie à des endroits récurrents où les homininés peuvent anticiper la récupération des carcasses (Blumenschine 1986). Ces dernières sont généralement dépourvues de chair mais riches en nutriments internes. L'apport calorique est cependant trop faible pour entretenir un système de partage alimentaire et ne justifie donc pas de transport de carcasses sur de longues distances (Blumenschine 1986). Seules les carcasses à faible rendement sont transportées jusqu'à des zones « refuges » lorsque la compétition est élevée. Ces zones sont identifiées dans le paysage comme étant protégées des prédateurs et peu éloignées du site d'abattage (p. ex., zone boisée, flanc de falaise), où les carcasses sont consommées sur place (Blumenschine 1986).

Il existe d'autres modèles socio-économiques que nous ne détaillons pas ici (voir leur synthèse dans Plummer 2004) car il s'agit d'alternatives proches aux principaux modèles du camp de base d'Isaac (1978), du site d'abattage et de l'itinéraire de subsistance de Binford (1981, 1984) et des caches de matières premières lithiques de Potts (1988).

1. 1. 2. Le débat chasse – charognage : des interprétations divergentes des assemblages osseux

Comme cela a été souligné, les modèles socio-économiques sont développés afin de proposer un modèle d'organisation des homininés pour l'accès et l'exploitation des ressources d'un territoire. Puisque les ossements font partis des vestiges conservés sur les sites archéologiques, les analyses fauniques vont participer à corroborer ou invalider ces propositions de restitutions comportementales. Ce débat va principalement s'appuyer sur l'assemblage FLK 22 *Zinjanthropus* qui est un site incluant une industrie lithique oldowayenne, datée aux environs de 1,84 Ma (Domínguez-Rodrigo *et al.* 2010). Ce sont les analyses taphonomiques et archéozoologiques plus particulièrement, à partir de l'étude des profils squelettiques (quantification des éléments anatomiques dans le but d'en étudier leur représentation différentielle) et des traces de consommation (par les homininés et les carnivores), qui vont apporter ou non des éléments de validation de ces modèles. Ainsi il en ressort que les portions les plus lourdes et les moins nutritives d'une carcasse (squelette axial) sont laissées sur le lieu d'abattage de la proie tandis que les parties plus légères et plus nutritives (squelettes appendiculaires ou carcasses complètes pour les petites proies) peuvent être transportées plus ou moins loin (Bunn

& Kroll 1986). Ces transports sélectifs (effet Schlepp) sont utilisés pour distinguer les campements où les carcasses sont ramenées pour être exploitées et consommées, des sites d'abattage. Quant aux traces de boucherie correspondant à des stries laissées sur les surfaces osseuses par des outils lors de l'exploitation des carcasses, leur localisation et leur fréquence permet de reconstituer des schémas de boucherie : dépècement, désarticulation, éviscération ou écharnage. Elles permettent de proposer des inférences sur les modalités d'acquisition et de consommation des carcasses (Bunn & Kroll 1986).

1. 1. 2. 1. Le débat Binford - Bunn & Kroll

Le débat polarisé sur le site FLK 22 *Zinjanthropus* oppose les travaux de Binford (1981, 1984, 1988) à ceux de Bunn & Kroll (1986). A partir du même assemblage osseux, les interprétations qui en sont faites sont en effet totalement opposées (synthèse *in* Binford 1988). Selon Bunn & Kroll (1986) les traces de découpe et les profils squelettiques indiquent un déplacement de carcasses encore pourvues de viande vers des camps de base. Pour Binford (1981, 1984, 1988) ce même assemblage présente les preuves de la pratique du charognage sur des carcasses déjà décharnées dans le cadre d'un site d'abattage. Ces interprétations opposées vont se révéler être le fait de divergences méthodologiques. En effet, les auteurs ne calculent pas le MAU (Minimum Animal Unit) de la même manière, bien que ce soit à partir de cet indice que les profils squelettiques sont établis par les deux camps. Cet indice calcule le nombre minimum d'animaux nécessaires pour rendre compte des parties squelettiques de l'assemblage (Binford 1984). Bunn & Kroll (1986) prennent en compte les épiphyses et les diaphyses pour calculer le nombre Minimum d'Unité par Animal, tandis que Binford (1981, 1984, 1988) ne prend en compte que les épiphyses car il estime que les diaphyses peuvent être associées à n'importe quelle extrémité et ne peuvent donc pas attester de l'existence d'un os complet supplémentaire. En outre, Binford (1981, 1984, 1988) calcule l'indice à partir de l'ensemble des proies tandis que Bunn & Kroll (1986) séparent les proies de petite et grande taille. Ces derniers justifient cette distinction par le fait que les profils squelettiques des proies de petite taille ne sont pas représentatifs d'une représentation différentielle entre les parties à haute et faible valeur nutritive car elles sont souvent transportées entières. En revanche, les grandes proies sont débitées en quartiers pour être transportées ; un transport différentiel est alors visible (Bunn & Kroll 1986).

Bunn & Kroll (1986) arrivent à une représentation équilibrée des os constituant les parties supérieures du membre antérieur (humérus, radio-ulna) et du membre postérieur (fémur, tibia-péroné), indiquant un transport de carcasses entières ou de membres entiers. Pour les proies de grandes tailles, les bas de pattes peu pourvus en viande (métapodes) sont sous-représentés par rapport aux parties supérieures des membres pourvues en viande (Bunn & Kroll 1986). Les profils squelettiques dans leur ensemble (petites et grandes proies) indiquent une sous-représentation des métapodes et du squelette axial associée à une surreprésentation des membres supérieurs. Ceci est interprété comme un accès à des carcasses encore charnues qui ont été déplacées (Bunn & Kroll 1986). Quant aux traces de découpe, elles sont centrées sur les parties charnues des carcasses pour l'ensemble

des proies avec toutefois une plus forte fréquence, chez les proies de grande taille, sur les parties distales d'humérus et les parties proximales de radio-ulna indiquant une désarticulation du membre (Bunn & Kroll 1986). Autrement, les traces sont sur les portions diaphysaires et sont orientées obliquement par rapport à l'axe longitudinal des diaphyses, suggérant une action de décharnement (ibid.). L'ensemble de ces observations mènent les auteurs à conclure à un accès primaire à des carcasses encore pourvues de viande qui auraient été déplacées jusqu'à un camp de base pour leur exploitation (Bunn & Kroll 1986).

Binford (1981) au contraire affirme que les os des membres ne sont pas plus représentés que ceux du squelette axial et céphalique, ce qui correspond aux profils des assemblages produits par les carnivores ayant fortement consommés les carcasses. Il appuie également son argument à partir des profils squelettiques de sites de prédation par les carnivores modernes qui sont semblables à ceux de FLK 22 *Zinjanthropus* : faible représentation des humérus proximaux, des radio-ulna distaux et faible fréquence des fémurs par rapport aux tibias (Binford 1981). De plus, la surreprésentation des humérus et des radio-ulna par rapport aux fémurs, tibias et scapulas, qui sont pourtant les os comportant les parties charnues de l'arrière-train et de l'épaule, suggère des carcasses en grande partie décharnées lors de leur exploitation par les homininés (Binford 1988). Binford (1988) interprète également les traces de boucherie comme résultant d'une consommation après le passage des carnivores car il y a très peu de marques sur les parties charnues correspondant à la scapula, aux fémurs et aux tibias. En effet, lorsque des os sont récupérés sur une carcasse déjà consommée, une grande partie de la viande du membre antérieur, mais surtout du membre postérieur aura disparue. Il y a en revanche une plus forte fréquence des traces sur le radio-ulna et l'humérus et cela pourrait indiquer un accès à une carcasse déjà consommée par les carnivores. En outre, la surreprésentation des traces de découpe sur les humérus qui ont une orientation transversale et non oblique peut trouver une justification dans un contexte d'accès à une carcasse déjà consommée par les carnivores. Après le passage de ces derniers, les os sont susceptibles d'être encore pourvus de peau qui va sécher, ce qui complique la désarticulation pour accéder aux peu de morceaux de viande restants et à la moëlle (Binford 1981 ; Blumenschine 1986). Enfin, Binford (1988) identifie une faible fréquence de métapodes dont les diaphyses sont fortement striées et entaillées, ce qu'il associe à l'enlèvement du périoste avant fracturation de l'os pour en faciliter l'extraction de la moëlle. Le fait que peu de métapodes soient exploités indiquerait une extraction de moëlle difficile à partir d'ossements en partie séchés et consommés (Binford 1988). Ainsi, Binford (1988) en conclue que les homininés avaient accès à peu de restes de viande (notamment sur les humérus et radio-ulnas) et qu'ils concentraient leurs efforts sur l'accès à de petites quantités de moëlle osseuse dans un contexte de site d'abattage pour une consommation immédiate et individuelle de carcasses qui ne sont plus forcément fraîches. Il réfute ainsi l'hypothèse de l'exploitation d'une carcasse encore pourvue de viande qui impliquerait le transport, le stockage et le partage de la viande (Binford 1988).

1. 1. 2. 2. L'apport des travaux de Blumenschine

Les travaux de Blumenschine (1986, 1991, 1995) vont permettre de réévaluer la pertinence de ces modèles socio-économiques. A partir d'observations sur les carnivores actuels, il identifie les deux facteurs principaux qui conditionnent la séquence de consommation de la carcasse et donc les opportunités d'accès à la viande : la taille des carcasses par rapport à la masse corporelle et à la densité de prédateurs ainsi que le degré de compétition au sein de la guilde des carnivores (Blumenschine 1986). En effet, les parties consommées d'une carcasse dépendent de sa taille et du nombre de prédateurs présents. Les premières parties consommées concernent les tissus mous : 1) les quartiers postérieurs (arrière-train), 2) les quartiers antérieurs (épaule), 3) les chairs de la tête. Dans le cas d'une consommation intensive de la carcasse, les nutriments internes sont également consommés : 4) la moëlle des membres postérieurs, 5) la moëlle des membres antérieurs et 6) le cerveau et les nutriments internes des mandibules (Blumenschine 1991). Les carcasses de taille moyenne correspondant à des proies adultes sont celles qui offrent les meilleures opportunités de charognage en raison de leur complétude par rapport aux carcasses de petite taille et de l'extrême rareté des carcasses de grande taille (Blumenschine 1986).

A partir de ces observations, la reconnaissance archéologique du charognage devrait se traduire par les caractéristiques suivantes (Blumenschine 1991) :

- Plus forte proportion d'adultes que de juvéniles ;
- Prépondérance des carcasses de taille moyenne à grande par rapport aux carcasses de petite taille ;
- Prépondérance de parties fragmentées appartenant aux membres et au crâne par rapport au squelette axial ;
- Plus haute fréquence des marques de découpe sur le crâne et les membres inférieurs avec une diminution des fréquences sur les parties dépecées par les carnivores plus tôt dans la séquence de consommation.

Toutefois, cette grille de lecture est difficile à interpréter sans comprendre la part des rôles respectifs entre les homininés et les carnivores dans la formation d'un assemblage (Blumenschine 1995). Il faut réussir à déterminer la séquence selon laquelle les deux agents ont utilisé les ossements des carcasses avant leur abandon, en cherchant à identifier les consommateurs primaires et secondaires de l'ensemble des nutriments disponibles. La question de l'accumulation osseuse doit être replacée dans un cadre dynamique où elle devient un processus écologique complexe d'exploitation par les carnivores et les homininés. Afin de tester les limites du modèle des profils squelettiques, Blumenschine (1995) met en place une expérimentation pour évaluer l'importance relative des traces de dents et des traces dues à la fracturation des os avec un percuteur de pierre. Il utilise 28 assemblages osseux acquis lors d'observations naturalistes dans le parc national du Serengeti (Tanzanie) ou dans le

cadre d'expérimentations en conditions contrôlées, elles aussi dans le parc (Blumenschine, 1991). Il élabore alors trois scénarios expérimentaux - percuteur de pierre seul, carnivore seul et percuteur-carnivore - afin d'évaluer l'importance relative des traces de dents et des traces dues à la fracturation des os avec un percuteur de pierre. Dans le premier cas, les os provenant de carcasses décharnées sont concassés pour en extraire la moëlle ; dans le second cas, les carcasses consommées par les carnivores sont directement étudiées ; dans le troisième cas, les fragments obtenus dans le cadre du premier scénario (percuteur de pierre seul) sont placés dans la savane où ils finissent d'être consommés par les hyènes avant d'être à nouveau récupérés (Blumenschine 1995).

Ces résultats lui permettront de critiquer les interprétations de Binford (1981, 1988) et Bunn & Kroll (1986) sur l'assemblage de FLK 22 *Zinjanthropus*. L'expérimentation du scénario 1 avec le percuteur seul permet de rejeter l'hypothèse selon laquelle les carnivores durophages auraient eu accès à la moëlle en premier. Elle contredit Binford (1981, 1988) qui affirme que les homininés sont des charognards passifs avec un accès secondaire aux ressources internes (Blumenschine 1995). En outre, les ossements exploités ne sont pas ceux à faible valeur nutritive comme l'avait soutenu Binford (1981, 1988), mais au contraire ceux comportant le plus de nutriments internes. Les homininés auraient exploités les ressources internes des ossements en fonction de leur teneur en moëlle, préférant les tibias aux métapodes (Blumenschine 1991, 1995). Les carnivores durophages auraient donc eu accès en dernier aux carcasses. Ils auraient consommé la graisse contenue dans les épiphyses spongieuses des os fracturés au percuteur dont la moëlle avait déjà été consommée par les homininés ; ainsi que probablement la moëlle des ossements à faible valeur nutritive délaissés par les homininés (Blumenschine 1995). L'expérimentation du scénario 2 avec les carnivores seuls soutient les inférences du premier scénario dans lequel les homininés ont un accès primaire aux ressources internes car la fréquence des marques de dents est largement inférieure à ce que produirait des carnivores consommant la moëlle des os longs (Blumenschine 1995). Toutefois, l'étude des marques dentaires témoigne aussi d'un accès primaire aux ossements par les carnivores, ce qui permet de rejeter l'hypothèse de Bunn & Kroll (1986) selon laquelle les homininés ont eu un accès primaire aux carcasses encore pourvue de viande (Blumenschine 1995). En effet, les diaphyses comportent des marques dentaires qui semblent être le fruit d'une consommation de la viande par les carnivores avant fragmentation et extraction de la moëlle par les homininés. Les prédateurs ignorent en effet systématiquement les fragments diaphysaires qui ont déjà été fragmentés pour en extraire la moëlle (Blumenschine 1995). En définitive, Blumenschine (1995) met en évidence une séquence de consommation plus complexe que celle supposée par Binford (« carnivore – homininé ») ou Bunn & Kroll (« homininé – carnivore ») et propose un modèle « carnivore – homininé – carnivore ». Les homininés auraient eu accès à des carcasses consommées par les grands félins et auraient sélectionné et exploité les os longs selon leur teneur en nutriments internes. Une fois la carcasse délaissée par les homininés, des carnivores charognards auraient terminé la consommation avec les parties les plus pauvres en nutriments.

Si l'interprétation des modèles socio-économiques dépend de la grille de lecture des profils squelettiques qui permet d'évaluer la part de charognage dans l'assemblage, Blumenschine (1986) observe qu'elle dépend aussi de l'adaptation comportementale des carnivores à un type d'environnement. C'est pourquoi le modèle de la « niche de charognage des homininés » est issu d'observations sur deux écosystèmes actuels distincts, les plaines du Serengeti et le cratère du Ngorongoro (Tanzanie), qui impliquent des accès aux carcasses différents par les carnivores. Le Serengeti dans lequel il a fait les scénarios expérimentaux (Blumenschine 1995) est un milieu ouvert qui représente l'une des dernières zones de migration des troupeaux d'ongulés du continent africain, avec des saisonnalités marquées. A l'inverse le cratère du Ngorongoro est un milieu comportant des zones de forêt riveraine où la densité des populations d'ongulés et les ressources en eau sont stables tout au long de l'année (Blumenschine 1986). Les observations montrent des conditions d'accès aux carcasses très différentes selon ces deux régions ainsi qu'une forte variabilité quant à la disponibilité en ressources laissées sur les carcasses. Or ces facteurs peuvent fortement influencer la décision d'une consommation sur place ou du transport de la ressource par les homininés. Ainsi, tenant compte du milieu, Blumenschine (1986, 1991) propose différents scénarios :

- **Forêt riveraine / faible compétition :** bien que la densité des proies puisse être faible, il y a la possibilité d'accéder aux petites proies stockées dans les arbres par les léopards. La compétition entre les différents carnivores étant faible, la consommation sur place est possible et évite la dépense énergétique d'un transport.
- **Forêt riveraine / forte compétition :** s'il y a une forte densité de proies abandonnées par les félidés au sol et dans des caches, elles peuvent rester accessibles longtemps car elles ne sont pas signalées par les vautours en raison des arbres. La proie n'étant pas signalée aux autres prédateurs, des activités de boucherie peuvent avoir lieu sur place bien que la faible densité des proies puisse inciter à leur transport.
- **Savane / forte compétition :** en milieu ouvert, la compétition peut être extrêmement forte, notamment lorsque la densité de proie est faible, nécessitant alors le transport des carcasses dans des lieux plus sûrs.
- **Savane / compétition modérée :** les milieux ouverts sont toujours des lieux de compétition intense mais elle peut être abaissée lorsque les carcasses y sont un peu plus abondantes dans des contextes de famine, sécheresse, ou de prédateurs pratiquant la chasse collective. La forte compétition nécessite tout de même un transport de la carcasse en lieu sûr.

De fait, Blumenschine (1991) souligne que la clé pour comprendre la fonction socio-économique des sites ne réside pas dans l'identification d'une pratique de la chasse ou du charognage par les homininés, mais bien dans le fait de comprendre si le rendement nutritionnel et la régularité de l'acquisition des carcasses étaient suffisants pour favoriser le transport et le partage alimentaire. Il s'agit certainement là de son apport le plus significatif au débat chasse – charognage. Il identifie alors différents facteurs qui permettront d'évaluer la fonction socio-économique d'un site : le

risque de prédation, la compétition interspécifique, la disponibilité en matière première sur le site d'abattage ; puis le rendement énergétique de la carcasse ainsi que les bénéfices de son transport pour les individus. Blumenschine apporte ainsi des éléments de réflexion nouveaux quant à la fonction des sites, sans se prononcer sur la prévalence d'un modèle socio-économique par manque de connaissance de l'ensemble des variables susmentionnées.

1. 1. 3. La question des ressources carnées au regard des découvertes du XXI^{e} siècle

Depuis la controverse autour du site de FLK 22 *Zinjanthropus* (1,84 Ma), des découvertes importantes ont instaurées de nouveaux paradigmes qui ont eu des retombées directes sur l'étude des comportements de subsistance des homininés, et plus particulièrement sur la question de la consommation des ressources carnées. Jusque-là, les artefacts oldowayens découverts sur les sites archéologiques étaient attribués à *Homo habilis* que l'on pensait être le premier fabricant d'outils. Il était alors admis que seule notre lignée, les représentants du genre *Homo*, avait franchi le pas cognitif consistant à produire des éclats tranchants par percussion, ce qui aurait été au fondement de notre succès évolutif (Harmand *et al*. 2015). De récentes découvertes ont fait reculer les limites chronologiques de l'Oldowayen, ouvrant alors la possibilité aux australopithécinés (*Australopithecus* spp. et *Paranthropus* spp.) d'être à l'origine de la fabrication des outils oldowayens (ibid.). Dès 1999, le site de Bouri, dans le Membre de Hata en Ethiopie livre des ossements portant des traces de découpe et de fracturation, mais cependant sans artefacts associés. Or ce site est daté à 2,5 Ma et l'homininé provenant du Membre Hata n'est pas un représentant du genre *Homo*, mais une nouvelle espèce d'australopithèque, *Australopithecus garhi* (Asfaw *et al*. 1999 ; Heinzelin *et al*. 1999). Dès l'année suivante, une autre découverte sur le site voisin de Gona exhume les plus anciens outils découverts pour l'époque à 2,6 Ma, et qui sont alors contemporains dans la région soit d'A. *garhi*, soit d'*A. aethiopicus* (Semaw 2000). Les ossements retrouvés à Bouri portent les stigmates d'activités de dépeçage et d'extraction de moëlle, tandis que sur le site de Gona, ce sont des nucléus ayant servis à la production d'éclats tranchants qui sont découverts, apportant des preuves en faveur d'une incorporation de la viande au régime alimentaire des australopithèques (Heinzelin *et al*. 1999 ; Semaw 2000).

Il faut attendre 2010 pour que l'hypothèse de la consommation de ressources carnées par *Australopithecus* soit étayée, avec la découverte de traces de boucherie sur des ossements trouvés en surface de la localité de Dikika en Ethiopie. La localité est datée à 3,39 Ma, suggérant que ces traces d'utilisation d'outils et de consommation de viande précédent de 590.000 ans l'apparition du genre *Homo* (McPherron *et al*. 2010 ; Villmoare *et al*. 2015). Les auteurs (McPherron *et al*. 2010) ont attribué ces traces de boucherie à *A. afarensis* mais elles ne font cependant pas consensus au sein de la communauté. D'autres chercheurs les attribuent au résultat d'un piétinement (Dominguez-Rodrigo 2016) ou d'une consommation par les crocodiles (Njau 2012). En outre, la preuve de l'utilisation d'un outil, représentée par les traces de boucherie, n'est pas la preuve de sa fabrication.

Les australopithèques auraient pu sélectionner des fragments de roches présentant des tranchants produits naturellement pour effectuer leurs activités de boucherie (Harmand 2018). C'est en 2011, avec la découverte *in situ* des plus vieux outils au monde, datés de 3,3 Ma sur le site de Lomekwi 3 au Kenya (lac Turkana), que ce faisceau de preuves en faveur d'une fabrication d'outils par les australopithèques (ou par kenyanthrope) est confirmé (Harmand *et al*. 2015). La plus ancienne occurrence connue du genre *Homo* étant datée de 2,8 Ma à Ledi-Geraru, elle l'exclue de fait comme candidat potentiel à la fabrication des outils lomekwiens (Villmoare *et al*. 2015). Ainsi, les deux homininés proposés pour avoir été susceptibles de tailler ces outils sont *Kenyanthropus platyops* qui est la seule espèce présente dans l'ouest du Turkana à cette période ou *A. afarensis* qui est présent sur le site de Dikika dans l'Awash (Harmand *et al*. 2015). Plus récemment, une découverte sur le site de Nyayanga près du lac Victoria au Kenya, daté entre 3 Ma et 2,5 Ma, vient ajouter un autre homininé comme artisan potentiel et consommateur de viande (Plummer *et al*. 2023). L'industrie oldowayenne découverte à Nyayanga ainsi que les ossements portant des traces d'activités bouchères sont associées sur le site à des restes de *Paranthropus boisei* (ibid.).

La découverte du Lomekwien est un véritable changement de paradigme. Des travaux ont en effet démontré que les australopithécinés ont, comme le genre *Homo*, les fonctions cognitives nécessaires à la fabrication d'outils, ce qui en revanche n'est pas observé chez les grands singes (Harmand 2021 ; Harmand & Arroyo 2023). Ces travaux ont démontré que les australopithécinés possédaient des capacités de planification et d'anticipation des actions de taille, et de bonnes capacités de préhension et de précision (Harmand 2018). L'industrie telle que découverte à Lomekwi 3 visait à produire en nombre des éclats tranchants via deux techniques sur enclume : la technique bipolaire sur enclume et la technique sur percuteur dormant (ibid.). Si l'hypothèse d'une production d'éclats pour des activités de boucherie semble évidente, la grande taille des nucléus et des enclumes ainsi que les marques de fracturation sur les surfaces corticales pourraient également suggérer un travail des aliments végétaux (Harmand 2021).

Avec la découverte de Lomekwi 3, l'outils devient donc un élément de compréhension central dans les comportements de subsistance déjà très anciens (3,3 Ma). C'est en effet le seul moyen permettant de faciliter la consommation des ressources carnées, ces dernières jouant justement un rôle prépondérant dans l'encéphalisation et la cognition (Braun *et al*. 2019). A partir de 2,6 Ma, avec l'Oldowayen, la production d'éclats à bord tranchant se généralise et devient de plus en plus systématique (Braun *et al*. 2019). Cette production systématique d'éclats pourrait avoir induit une recherche plus ciblée des ressources exploitées par un tranchant, dont la viande (Braun *et al*. 2019). Toutefois, ces outils ne sont pas adaptés à la chasse comme le seraient des pointes de flèches ou des lances et ils serviraient à des activités de charognage (Pobiner 2016). C'est également au cours de l'Oldowayen vers 2 Ma, sur le site de Kanjera (Kenya), qu'apparaissent les premières traces d'une carnivorie persistante dans le registre fossile (Ferraro *et al*. 2013). Le niveau KJS comporte de nombreux restes de petits bovidés portant des traces indiquant que la quasi-totalité ont été exploités alors qu'ils étaient encore complètement (ou quasiment) charnus. Etant donné leur abondance générale et leur représentation

squelettique, il pourrait s'agir des plus anciennes preuves archéologiques d'activités de chasse chez les homininés (Ferraro *et al*. 2013). Concernant les bovidés de taille moyenne, on observe une surreprésentation d'éléments crâniens indiquant un charognage spécialisé sur les ressources internes cérébrales. C'est l'association de ces éléments et leur récurrence qui permet de dire que sur ce site, les homininés ont eu un accès et une consommation régulière de matières carnées (Ferraro *et al*. 2013). Cette carnivorie persistante des homininés est le résultat de modalités d'acquisition et d'exploitation de la ressource carnée bien ajustées au contexte écologique dans lequel ils évoluaient. Enfin, cette consommation régulière de matière animale implique des apports substantiels à leurs aptitudes biologiques, cognitives et comportementales.

1. 1. 4. Synthèse sur les comportements de subsistance en lien avec les ressources carnées

Notre connaissance des comportements de subsistance des homininés s'est affinée au fil des découvertes, complexifiant la question de l'acquisition et de la consommation des ressources carnées et repoussant l'apparition possible de ces comportements. Si les australopithécinés de Lomekwi 3 fabriquaient des outils, peut-être consommaient-ils donc de la viande dès 3,3 Ma ? Probablement, mais dans quelle proportion et à quelle fréquence ? Les sites pliocènes sont encore rares et les assemblages sont éparses chronologiquement et géographiquement. Les modalités d'acquisition et de consommation de la ressource carnée par *Australopithecus* spp. et/ou *Kenyanthropus platyops* sont encore largement inconnues. L'Oldowayen ancien est associé majoritairement à *early Homo* ainsi qu'une autre forme d'australopithéciné dite « robuste », les paranthropes. Les sites deviennent plus nombreux à partir de 2 Ma, période qui marque aussi l'apparition d'une consommation récurrente et planifiée de ressources carnées (Ferraro *et al*. 2013). L'industrie lithique comme la carnivorie persistante sont attribuées au genre *Homo*. Toutefois, aucun fossile du genre *Homo* n'est associé directement à ces contextes, du moins il l'est tout autant que le genre *Paranthropus*. Historiquement, les paranthropes n'ont jamais été considérés comme les protagonistes de ces évolutions comportementales en raison de leurs adaptations à la consommation de végétaux (Reed & Grine 1988). Or, la découverte récente à Nyayanga au Kenya pourrait lier *Paranthropus* non seulement à la production lithique mais aussi à la consommation des ressources carnées, au moins de façon opportuniste. Enfin, plus récemment, une complexité supplémentaire a été rajoutée à la question de la paternité des outils oldowayens avec la possible co-occurrence du genre *Homo* et *Australopithecus* sur le site de Ledi-Geraru au Kenya (Villmoare *et al*. 2025). Le site de Drimolen, en Afrique du Sud, complexifie lui aussi la compréhension des comportements de subsistance car une possible sympatrie entre *Australopithecus*, *Homo* et *Paranthropus* y est supposée (Herries *et al*. 2020).

Le début de l'acquisition de la ressource carnée, la fréquence et le rendement énergétique obtenus, ainsi que les conséquences de cette consommation sur les comportements et la biologie des homininés restent plus que jamais au cœur du débat « chasse – charognage », car on doit maintenant

y ajouter un nouveau degré d'analyse, celui de l'espèce d'homininé concernée (Pobiner 2020). Cette dichotomie simpliste « chasse versus charognage » semble maintenant devenue désuète puisque l'on suppose fortement que les homininés auraient probablement commencé à consommer des portions de viande de manière opportuniste et ponctuelle en pratiquant le charognage, tandis que les comportements de kleptoparasitisme et de chasse seraient liés à l'apparition de la carnivorie persistante vers 2 Ma (Pobiner 2020).

L'état de l'art actuel du débat chasse-charognage conclue ainsi à un processus évolutif sur le temps long, couvrant l'ensemble de la transition Plio-Pléistocène. Cette évolution depuis la pratique du charognage jusqu'à la chasse implique très certainement des étapes comportementales intermédiaires, à différentes échelles spatio-temporelles. En outre, plusieurs espèces d'homininés ont eu accès aux ressources carnées sans que l'on ne puisse caractériser les comportements d'acquisition et d'exploitation propre à chacune. Il faut dorénavant recentrer le débat sur ces nouveaux questionnements. Pour se faire, nous proposons la prise en compte des interactions avec les carnivores dont la présence conditionne les opportunités d'accès aux carcasses pour les homininés.

1. 2. La paléoécologie comme nouveau cadre interprétatif

1. 2. 1. Qu'est-ce que la paléoécologie des homininés ?

La paléoécologie consiste en l'étude des relations biotiques et abiotiques entre les êtres vivants fossiles au sein de leur paléoécosystème. La paléoécologie comme outil contribuant à la compréhension de l'évolution comportementale des homininés a pour but d'appréhender les relations entre leur histoire évolutive et les écosystèmes dans lesquels ils ont vécu, en inférant des relations causales entre innovation comportementale et changement écosystémique (Faith *et al*. 2021). Ces paramètres écosystémiques, incluant l'environnement et les faunes, sont souvent désignés sous le terme plus large de « contexte paléoécologique ». Les différents aspects des comportements de subsistance des homininés (p. ex. stratégies d'acquisition de la nourriture) dépendent de leur paléobiologie (p. ex. besoins énergétiques, fonction de l'appareil masticateur, encéphalisation) et de leurs capacités cognitives (p. ex. planification, mémoire, apprentissage). Or l'ensemble de ces facteurs sont en partie façonnés par l'environnement et les relations interspécifiques. C'est pourquoi une meilleure définition des contextes paléoécologiques est essentielle afin de comprendre comment les adaptations comportementales ont eu lieu (Roach *et al*. 2018). Dans le cas des stratégies d'acquisition de la ressource carnée, par exemple, connaître le nombre de carnivores présents et le couvert végétal, permettrait des inférences plus robustes quant aux choix du transport d'une carcasse ou des modalités de son exploitation.

Pour étudier ces « contextes paléoécologiques », une grande variété de champs disciplinaires sont mobilisés – paléoanthropologie, paléontologie, archéologie, primatologie, paléoclimatologie, géologie, sédimentologie ou encore géochimie – car ils apportent des connaissances spécialisées au cadre plus large de la paléoécologie des homininés. Toutefois, bien que nous ayons des données de plus en plus précises sur les paysages, les faunes, la biologie des homininés ou encore leurs capacités cognitives, nous rencontrons des difficultés à les mettre en lien pour produire une histoire cohérente de l'évolution humaine (Sponheimer *et al.* 2013).

Parmi les problématiques de recherche que porte la paléoécologie et qui sont les plus fréquemment rencontrées dans la littérature, nous pouvons citer les études paléoclimatiques et les reconstitutions paléoenvironnementales, les adaptations physio-morphologiques et comportementales résultantes des grands mammifères, incluant les homininés, et les études actualistes pour établir des modèles écologiques applicables au registre fossile (Sponheimer *et al.* 2013). Les analyses du matériel osseux participent aux recherches sur l'ensemble de ces problématiques, bien que les reconstructions paléoenvironnementales constituent une large part des analyses fauniques en paléoécologie quaternaire (Reynolds & Bobe 2022). En effet, elles ont le plus souvent pour but la caractérisation des communautés d'un point de vue taxinomique pour les associer à des types d'environnements en comparant avec les écosystèmes actuels (p. ex. histogrammes écologiques, statistiques multivariées, clustering) (Reed *et al.* 2013). Elles visent également à caractériser les variations de la composition des communautés de grands mammifères au cours du temps, en fonction des changements climato-environnementaux (Reed *et al.* 2013). Tracer ces évolutions permet aux chercheurs d'établir des liens de causalité avec les trajectoires évolutives des homininés, telle que l'adaptation à un mode de vie dans un milieu de savane arborée. Si les évolutions du paysage sont utilisées comme facteur explicatif à l'évolution comportementale des homininés, les relations que ces derniers entretenaient avec les grands mammifères au sein de ces écosystèmes restent des hypothèses moins étudiées.

1. 2. 2. Les carnivores comme outil d'analyse des comportements d'acquisition et d'exploitation de la ressource carnée

Les relations biotiques entre espèces d'une même communauté modifient leurs comportements (p. ex. compétition, prédation, facilitation) ce qui peut entrainer des changements cumulatifs pour les générations suivantes. En d'autres termes, les relations interspécifiques jouent un rôle important sur les trajectoires évolutives (Stiner 2012). Plus particulièrement, les interactions compétitives avec les grands carnivores ont impacté les homininés lors de l'acquisition et l'exploitation de la ressource carnée, en raison d'un intérêt commun pour cette dernière (cf. *supra*). Les carnivores régulent les populations de proies et ont un effet direct sur les cascades trophiques (effet *top-down*). Ce sont des espèces clés de voûte qui structurent les dynamiques des populations mammaliennes par leurs stratégies de recherche de nourriture (chasse, kleptoparasitisme et charognage) (Périquet *et al.* 2015). Qui plus est, l'importance relative de la prédation par rapport au charognage est un facteur déterminant de la structure des réseaux trophiques (ibid.). Il devient alors indéniable que les comportements

des homininés liés aux stratégies d'acquisition des ressources animales soient influencés par les carnivores, que ce soit comme prédateurs, compétiteurs ou pourvoyeurs de carcasses (entre autres : Binford 1981, 1988 ; Blumenschine 1986, 1991, 1995 ; Blumenschine & Cavallo 1992 ; Blumenschine *et al*. 1994). Depuis les études pilotes de Blumenschine sur l'écologie du charognage, d'autres ont été menées dans une plus grande variété d'environnements afin d'obtenir des modèles supplémentaires pour le Plio-Pléistocène (p. ex., Dominguez-Rodrigo 2001 ; Pobiner 2019). Des approches différentes, centrées sur la morpho-fonction des carnivores fossiles ont ensuite été développées pour restituer des traits comportementaux, dans le but d'inférer des relations de compétition avec les homininés (p. ex. Lewis 1997 ; Domínguez-Rodrigo *et al*. 2022). Enfin, d'autres travaux ont étudié l'évolution de la baisse de la diversité spécifique et diversité fonctionnelle des carnivores par rapport aux évolutions comportementales du genre *Homo* (chasse, consommation de viande, encéphalisation) pour établir un lien causal entre les deux (Lewis & Werdelin 2007 ; Werdelin & Lewis 2013 ; Faurby *et al*. 2020). Ainsi, les relations entre les homininés et les carnivores ont traditionnellement été basées sur les restitutions comportementales à partir des traces de consommation sur les os permettant d'inférer des modalités d'exploitation des carcasses par les homininés mais également à partir des spécificités morphologiques des carnivores permettant de leur inférer un comportement (p. ex. mode de prédation, consommation). Toutefois, il manque encore des études visant à quantifier les densités de populations de prédateurs comme de proies, ce qui permettrait d'évaluer les pressions de compétition qui impactent les relations homininé-carnivore, les choix comportementaux des homininés étant en partie influencés par le nombre de carnivores présents (O'Regan & Reynolds 2009 ; Geraads & Daubera 2011). En effet, les études sur les interactions entre homininés et carnivores se basent traditionnellement sur des données d'occurrence (présence ou absence de taxons) car elles portent sur les sites Est-africains où les carnivores sont peu abondants. Par exemple, la Formation de Nachukui à l'ouest du lac Turkana au Kenya recense entre un et cinq fragments d'os par genre de carnivores (Brugal & Roche 2022). A Koobi Fora à l'Est du lac Turkana au Kenya, la plupart des espèces de carnivores sont représentées par un ou deux restes, avec seulement quelques espèces avoisinant une dizaine de restes (Bobe *et al*. 2022). Les décomptes basés sur les dents de grands mammifères du site de DK de l'horizon I d'Olduvai en Tanzanie comporte deux dents de carnivores pour un total de 790 dents (Farrugia & Njau 2022). Ces sites d'Afrique de l'Est sont au centre de l'attention car ce sont les vestiges des lieux où les homininés ont choisis de s'établir pour mener diverses activités (traitement des carcasses et/ou taille). Néanmoins, leur fonction implique que les restes de carnivores y sont moins abondants : soit il s'agit de sites d'abattage où le prédateur ne reste que le temps de se nourrir avant que les homininés n'arrivent pour terminer la consommation sur place ; soit la proie est soustraite au prédateur (ou récupérée après son départ) et déplacée par les homininés vers un lieu proche (camp de base, lieu de stockage de matière première, refuge). Dans ce contexte, l'Afrique du Sud constitue un cas d'étude unique pour les relations entre homininés et carnivores, en raison de leur forte représentation au sein des assemblages qui sont également

associés à des restes paléoanthropologiques. A titre d'exemples, le site de Cooper's D recense 794 restes de carnivores pour un nombre d'individus estimés à 68 (Hanon *et al*. 2022) ; et le site de Kromdraai Mb.2 comptabilise 191 restes (Fourvel *et al*. 2018).

2. Problématique de l'étude

En définitive, les phénomènes d'évolution et de sélection qui ont menés à l'émergence du genre *Homo* et à la disparition progressive des genres *Paranthropus* et *Australopithecus* sont encore méconnus. Notamment car il est compliqué d'associer de manière certaine les artefacts et les ossements consommés, témoins du comportement des homininés, à un taxon en particulier sur les sites archéologiques. Bien que les études sur les comportements de subsistance, et particulièrement la question de la consommation de matières carnées au travers du débat « chasse – charognage » ont émergé en Afrique de l'Est, les sites plio-pléistocènes d'Afrique du Sud peuvent permettre de préciser les cadres écosystémiques favorisant l'accès – ou non – à ces ressources par les homininés en particulier parce que la plupart de ces sites sont des tanières de carnivores. Ces assemblages de tanières impliquent une forte représentation de carnivores associés à des restes paléoanthropologiques. Ils offrent donc la possibilité d'étudier la richesse taxinomique des carnivores ainsi que leur abondance, et de décrire la structure des guildes de prédateurs et les pressions de compétition inhérentes aux environnements où les homininés ont évolués puisque ces derniers sont présents dans les assemblages osseux. Ce cadre écosystémique ouvre une voie nouvelle pour effectuer des inférences comportementales plus vraisemblables à partir des carnivores en estimant des proportions relatives d'individus et en évaluant les pressions de compétition pour l'accès à la ressource carnée.

Les sites sud-africains permettent également d'étudier séparément les trois genres présents dans cette région au cours de la transition plio-pléistocène. Le corpus d'étude recense ainsi les principaux sites sud-africains. Il est composé d'assemblages pliocènes incluant le genre *Australopithecus* seul (Makapansgat Mb.3, Sterkfontein Mb.4) ; d'assemblages du Pléistocène inférieur incluant le genre *Paranthropus* seul (Kromdraai B, Cooper's) ; et d'assemblages présentant une association des genres *Homo* et *Paranthropus* (Kromdraai Mb.2, Swartkrans Mb.1, Mb.2 et Mb.3). Ces contextes offrent ainsi l'opportunité de caractériser la place des trois genres d'homininés dans la chaîne trophique et d'en déduire leur niche écologique, c'est-à-dire l'ensemble des ressources qu'ils utilisent et la façon dont ils les exploitent dans un contexte de compétition interspécifique (Levin 2009). Il devient alors possible d'établir un lien déductif entre des comportements d'acquisition et d'exploitation de la ressource carnée et le rang trophique identifié : charognard, kleptoparasite et/ou chasseur. **L'étude des guildes des carnivores permet-elle de mieux comprendre les opportunités d'accès aux ressources carnées par les homininés ?**

L'étude s'articule autour de deux axes méthodologiques principaux participant chacun à des étapes de la construction de la problématique :

- La première étape consiste à **connaître les espèces de carnivores retrouvées ainsi que leur abondance**. Une étude paléontologique de l'ensemble des restes des assemblages de Makapansgat, Kromdraai, Swartkrans, Sterkfontein Mb.4 et Cooper's ont permis d'obtenir des listes révisées et exhaustives.
- La seconde étape consiste à **déterminer si les guildes de carnivores sont composées différemment selon l'identité des homininés** (*Australopithecus*, *Paranthropus* et *Homo*). Le but est d'évaluer si la présence des prédateurs impacte celle des homininés et si cela est le cas, d'évaluer si chaque taxon d'homininé l'est de la même manière. Pour se faire, une étude paléoécologique visant à caractériser les interactions entre les carnivores (et leurs proies) est menée afin de déterminer, à partir de principes écologiques, quels sont les niveaux trophiques en capacité d'accueillir des espèces supplémentaires, à savoir les homininés.
- L'étape finale est celle de la remise en contexte. Il s'agit d'**évaluer si des différences structurelles dans les guildes de prédateurs selon la présence des homininés permettent d'évaluer les opportunités d'accès à la ressource carnée**. Nous savons que les modalités d'accès aux carcasses (accès primaire ou secondaire) sont difficiles à caractériser car les interprétations des assemblages osseux peuvent être multiples (cf. débat chasse versus charognage). Nous savons également qu'il est difficile d'identifier formellement le protagoniste à l'origine des ossements consommés et des outils utilisés pour mener ces tâches, en raison de la cooccurrence des genres *Paranthropus*, *Homo* et peut-être même *Australopithecus* sur les sites. C'est pourquoi identifier les spécificités de chaque guilde de carnivores selon la présence des homininés permet de replacer ces derniers au sein du réseau trophique et de leur inférer des opportunités d'accès aux ressources carnées. Ces contextes plus ou moins opportuns à l'acquisition et la consommation de viande peuvent participer à expliquer des choix comportementaux concernant les ressources animales, qui peuvent à leur tour expliquer l'évolution divergente des trois genres d'homininés du Plio-Pléistocène.

3. Les contextes sud-africains

3. 1. Taxinomie des homininés

Traditionnellement, le terme Hominidé, provenant de la famille des Hominidae, s'est appliqué au genre *Homo* et à ses ancêtres, remontant jusqu'à leur divergence d'avec les grands singes, lesquels étaient alors classés parmi les pongidés (Clarke *et al.* 2021). Toutefois, les publications les plus récentes n'emploient plus cette nomenclature, au profit de classifications qui incluent également les singes anthropoïdes dans la famille Hominidae, et qui utilisent le niveau de la tribu, les homininés

(Hominini), pour parler des êtres humains et de leurs ancêtres directs (Clarke *et al*. 2021). Le Plio-Pléistocène d'Afrique du Sud comporte trois genre d'homininés : le premier est *Australopithecu*s spp., qui évoluera pour donner la forme dérivée *Paranthropu*s spp., et le genre *Homo* (Alemseged 2023).

La majorité des paléoanthropologues considèrent le genre *Australopithecu*s comme étant monospécifique en Afrique du Sud, avec la seule espèce *A. africanu*s (synthèse dans Alemseged 2023). Toutefois, R. Clarke soutient l'existence d'une seconde espèce, *A. prometheu*s, sur le site de Sterkfontein Mb.2 (Clarke & Kuman 2019) ; tout comme L. Berger qui a décrit une troisième espèce, *A. sediba*, sur le site de Malapa (Berger *et al*. 2010). La première occurrence du genre *Australopithecu*s est reconnue à Sterkfontein Mb.2 à 3,67 Ma avec le fossile de *Little Foot* (Granger *et al*. 2015). Les dernières occurrences recensées sont à Malapa et Drimolen, toutes deux datées aux environs de 2 Ma (Berger *et al*. 2010 ; Herries *et al*. 2020).

*Paranthropus robustu*s est décrit à Kromdraai Mb.2, site qui représente également la plus ancienne occurrence pour l'espèce, aux environs de 2,5 Ma (Braga & Thackeray 2016). Il se pourrait qu'une molaire provenant du site de Gondolin, GDA-2, soit attribuée à *P. boisei*, l'espèce Est-Africaine, mais les résultats ne sont pas encore publiés (Skinner *et al*. 2018, sous presse, dans Zanolli *et al*. 2025). La dernière occurrence de l'espèce *P. robustu*s dans le *Cradle of Humankind* est enregistrée sur le site de Swartkrans Mb.3, daté à 0,9 Ma (Brain 1993).

La plus ancienne occurrence du genre *Homo* provient du site de Kromdraai Mb.2 (Braga *et al*. 2022). Ce genre est aussi identifié à Swartkrans Mb.1, Mb.2 et Mb.3 (synthèse dans De Ruiter 2022). Récemment, Herries *et al*. (2020) l'identifient sur le site de Drimolen (2 Ma), prônant alors ce qui serait la première co-occurrence *Homo-Australopithecus-Paranthropu*s tandis que Zanolli *et al*. (2025) ne reconnaissent sa présence que sur les sites de Swartkrans Mb.1 et Sterkfontein Mb.5, ce dernier site ne recensant jusqu'alors que le genre *Australopithecu*s (Clarke, R. J. 2008 ; Reynolds & Kibii 2011).

Ainsi, les espèces identifiées dans les sites du corpus d'étude ne font pas forcément consensus et des débats sur la morphologie de certains spécimens sont toujours en cours, notamment pour la reconnaissance du genre *Homo*. Le matériel paléoanthropologique pour chacun des sites est détaillé dans la partie « Matériel » de ce travail.

3. 2. Comportements de subsistance

3. 2. 1. Les régimes alimentaires

La « *Dietary Hypothesis* » formulée par Robinson (1954) pour les sites sud-africains propose que les australopithèques robustes (*Paranthropu*s) consommaient des végétaux tandis que les australopithèques graciles (*Australopithecu*s) étaient des consommateurs de viande. Cette hypothèse est basée sur la morphologie de l'appareil manducateur (maxillaires et mandibules supportant les

arcades dentaires) de *Paranthropus* qui est fortement développé, tout comme la taille de ses molaires, supposant une adaptation à la consommation de ressources végétales nécessitant un gros effort de mastication et d'écrasement (Reed & Grine 1988). Cette dichotomie va guider les débats ultérieurs sur les comportements de subsistance des homininés sud-africains. Elle sera nuancée par des analyses de micro et macro-usure dentaire ainsi que des analyses isotopiques qui mettent en évidence une diversité de la consommation des ressources végétales par *Australopithecus*, ainsi qu'un régime plus flexible que précédemment décrit pour *Paranthropus* avec probablement un apport réduit en viande (Scott *et al*. 2005). Ce recouvrement de niche alimentaire entre les deux taxons indiquerait des adaptations saisonnières et une plasticité écologique lorsque la ressource principale est manquante, ne remettant toutefois pas en cause leurs préférences alimentaires respectives (Scott *et al*. 2005).

Par ailleurs, les études isotopiques mettent en évidence un changement commun dans la diète des homininés aux environs de 3,76 Ma avec une augmentation de la consommation de ressources en C4 représentées par les herbacés et les graminées qui ont une photosynthèse efficace en milieux chauds et secs (Lee-Thorp *et al*. 2010 ; Sponheimer *et al*. 2013). Ce changement du régime alimentaire est en lien avec l'aridification du climat et l'apparition des paysages de savane et des habitats fragmentés (cf. paysages en mosaïque) (Potts 2013). Cela signifie un déplacement de la niche écologique des homininés depuis des environnements fermés et forestiers vers des environnements ouverts de savane permettant soit une consommation accrue des végétaux en C4, soit une consommation accrue d'animaux consommant les plantes en C4 (Sponheimer *et al*. 2013). En revanche, chaque taxon – *Australopithecus*, *Paranthropus* et *Homo* – présente une signature isotopique propre, marquant des différences dans les régimes alimentaires. Ces spécificités sont identifiées à partir du ratio Sr/Ca (Strontium/Calcium) et Ba/Ca (Baryum/Calcium) contenus dans l'émail dentaire d'homininés de Sterkfontein, Swartkrans et Kromdraai B (Balter *et al*. 2012). Ils sont comparés aux taux chez les carnivores (faible rapport Ba/Ca), chez les herbivores brouteurs consommant principalement des plantes ligneuses en C3 (faible rapport Sr/Ca), et chez les herbivores paisseurs consommant principalement des plantes en C4 (haut rapport Sr/Ca et Ba/Ca) provenant des mêmes sites (Balter *et al*. 2012). Le régime alimentaire d'*A. africanus* présente un haut ratio Sr/Ca et un faible ratio Ba/Ca résultant de la combinaison de deux ressources distinctes : la consommation de fruits et feuilles provenant de plantes ligneuses qui sont enrichies en strontium et faibles en baryum mais aussi de la viande dépourvue à la fois de strontium et de baryum (Balter *et al*. 2012). Ces résultats sont similaires à ceux obtenus à partir de l'étude des isotopes du carbone, menée sur des spécimens de Sterkfontein (Van Der Merwe *et al*. 2003). Cette analyse met en évidence une alimentation variable d'un individu à l'autre, soutenant l'hypothèse d'une diète omnivore leur permettant d'exploiter un large éventail de ressources dans différents habitats (Van Der Merwe *et al*. 2003 ; Alemseged 2023). En revanche, les régimes alimentaires de *Paranthropus* et *Homo* sont plus spécialisés. Les ratios Sr/Ca et Ba/Ca pour *P. robustus* sont similaires à ceux des brouteurs consommant des plantes ligneuses. Pour *Homo*, les ratios sont similaires à ceux des carnivores, ce qui indique soit une consommation accrue de végétaux en C4, soit une consommation accrue de viande, soit certainement une combinaison

des deux (Balter *et al*. 2012). Ainsi, la niche alimentaire d'*A. africanus*, reflet d'une grande diversité de ressources, ce serait fragmentée pour être occupée en partie par *P. robustus* qui dépendait principalement des ressources végétales et par *Homo* centré d'avantage sur les ressources carnées (Balter *et al*. 2012).

3. 2. 2. L'outillage

Broom associe des phalanges proximales à l'holotype de *P. robustus* (TM1517), qui s'avèreront appartenir à un cercopithécidé, probablement un babouin (Brain 1981 ; Braga *et al*. 2017). Cette erreur d'identification, associée à sa spécialisation alimentaire pour la consommation de végétaux, a laissé penser qu'il n'était pas capable de produire de l'outillage et que seul *Homo*, consommateur de viande, en avait la capacité. Toutefois, des études sur les structures trabéculaires des métacarpiens, d'*A. africanus* (StW418), de *P. robustus* (SK84) et d'*early Homo* (SKX5020) indiquent une morphologie en mosaïque, intermédiaire aux grands singes (genre *Pan*) et aux humains modernes qui ont un usage intensif de l'outil (Skinner *et al*. 2015). Chez *Homo sapiens*, le pouce (métacarpe 1) présente des structures trabéculaires denses aux extrémités. Cette concentration des trabécules aux épiphyses est le signe d'une opposition puissante du pouce lors de la préhension de précision et cette caractéristique est présente chez tous les homininés (*Australopithecus*, *Paranthropus* et *Homo*). Chez les grands singes (genres *Pan* et *Gorilla*), une concentration trabéculaire est visible en partie dorsale des métacarpes 3 et 5, signe d'une locomotion en s'appuyant sur le dos de la main. Tous les homininés présentent une combinaison de ces caractéristiques avec une aptitude à l'opposition du pouce lors de la préhension de précision tout en conservant une capacité de charge plus importante sur le dos de la main pour la locomotion (Skinner *et al*. 2015). Enfin, seules les structures trabéculaires des métacarpiens d'*A. africanus* indique peut-être encore une pratique de l'arboricolie (Ibid.). Par ailleurs, la découverte récente des outils de Lomekwi 3 est venue mettre un terme aux questionnements sur la capacité des australopithécinés à produire de l'outillage (Harmand *et al*. 2015).

Les outils lithiques des sites étudiés ne sont pas retrouvés en position primaire car ils sont mélangés à des accumulations fauniques dans les grottes. Tout d'abord, les sites avec de l'outillage oldowayen ne sont pas nombreux. Ils comprennent Kromdraai A et B ainsi que Drimolen dont les artefacts sont peu abondants (deux artefacts pour le premier site et six pour le second) ; puis Swartkrans Mb.1 *Lower Bank* (2147 artefacts) et Sterkfontein Mb.5 East (3513 artefacts) dont les assemblages sont conséquents et témoignent d'une activité de taille intensive par les homininés sur ces sites (Kuman 2023).

L'assemblage de Sterkfontein est fortement dominé par le quartz dont une grande partie semble avoir été collectée dans les dépôts alluviaux de la rivière Bloubank à proximité du site. Bien que le quartz soit une roche de moindre qualité, les galets alluviaux sont plus homogènes que le quartz issu de l'érosion d'affleurements des grottes (Kuman 2023). En outre, le quartz n'est pas la roche la plus

courante en contexte alluvial et il semble alors qu'il ait été spécifiquement sélectionné, probablement pour sa facilité de fracturation produisant des bords tranchants adaptés à la découpe (Kuman 2023). Quelques artefacts en chert, taillés sur place, sont également présents dans l'assemblage alors que les quelques artefacts en quartzite ont été amenés sous forme d'éclats ou de pré-nucléus (Kuman 2023). La technologie est typiquement oldowayenne avec des stratégies de taille simples (Kuman 2023). Le choix préférentiel du quartz alluvial ainsi que le transport d'artefacts préfabriqués en quartzite vers le site témoignent d'un certain degré d'anticipation et la planification de tâches à accomplir (Kuman 2023).

L'assemblage de Swartkrans est également principalement taillé dans le quartz bien que le chert et le quartzite y soit plus abondants qu'à Sterkfontein. La majorité des nucléus provient de roches issues de l'érosion des affleurements ramassées à proximité directe du site, tandis que seule une minorité sont confectionnés à partir des galets de rivière (Kuman 2023). La réduction moins poussée des nucléus par rapport à Sterkfontein pourrait être le signe du caractère plus expédient de l'assemblage de Swartkrans (Kuman 2023).

Les sites livrant de l'industrie acheuléenne sont Kromdraai A où l'assemblage est numériquement faible (100 artefacts) tandis que Sterkfontein Mb.5 West livre un nombre important d'artefacts (701). Deux ensembles un peu plus modestes sont conservés à Swartkrans Mb.2 et Mb.3 (388 et 299 artefacts) (Kuman 2023). Enfin, le site de Cooper's daté à ~1,4 Ma livre 49 artefacts qui ne sont pour le moment rattachés à aucune industrie en raison de la petite taille de l'assemblage (Sutton *et al*. 2017). Les principaux assemblages témoignent d'activités de taille répétées, menées par les homininés aux entrées de grottes.

Sterkfontein est celui avec les signes d'occupation la plus intensive car l'on y retrouve une grande variété de nucléus et de stratégies de débitage. De plus, ces nucléus sont largement exploités et réduits (Sutton *et al*. 2017). Ces derniers dominent l'assemblage, aux côtés des manuports (Kuman 2023). Les grands outils tranchants (*Large Cutting Tools*) sont rares dans l'assemblage. Ils sont représentés par des bifaces et hachereaux en quartzite à l'exception d'un biface taillé dans du chert (Kuman 2023).

Les deux assemblages de Swartkrans Mb.2 et Mb.3 comportent aussi des grands outils tranchants qui n'ont toutefois pas été fouillés en contexte car récupérés dans les rejets de l'exploitation minière (Kuman 2023). Dans le Membre 2, le quartz est la roche dominante avec de nombreux nucléus façonnés à partir de galets de rivière, tandis que le quartzite est mieux représenté que le chert. Concernant le Membre 3, les galets de rivière représentent la matière première utilisée pour la moitié des artefacts tandis que le chert et le quartzite sont en proportion égale (Kuman 2023). De manière générale, le site de Swartkrans présente un nombre important de nucléus qui sont façonnés de façon plus sommaire qu'à Sterkfontein, laissant supposer un caractère expédient de l'assemblage (Sutton *et al*. 2017).

A Cooper's le quartz est la seule matière première utilisée et il n'y a quasiment pas de roches provenant de la rivière, contrastant avec le schéma observé à Sterkfontein, Swartkrans et Kromdraai A (Sutton *et al*. 2017). La roche utilisée pour les artefacts semble majoritairement provenir de l'érosion d'affleurements de quartz situés à proximité du site, à l'exception d'un outil dont le cortex indique l'utilisation d'un galet de rivière. Il s'agit majoritairement d'une technologie bipolaire sur marteau et enclume et dans une moindre mesure à percussion libre. A l'exception d'un nucléus qui ne présente plus de plateformes exploitables pour détacher des éclats, les nucléus sont faiblement débités, ce qui pourrait être le signe d'un assemblage, comme à Swartkrans, plus expédient qu'à Sterkfontein (Sutton *et al*. 2017).

Pour conclure, Swartkrans et Sterkfontein sont les seuls sites à livrer un nombre significatif d'artefacts. Le plus fort taux de nucléus à débitage sommaire sur les sites de Swartkrans et Cooper's indiquerait un assemblage plus expédient qu'à Sterkfontein (Kuman 2023). Différentes explications sont avancées pour justifier ces différences : soit il s'agit du reflet d'une fabrication par différents groupes voire différentes espèces d'homininés (Kuman 2023) ; soit il s'agit du reflet de l'usage spécifique qui est fait de chaque site, et de la proximité directe des matières premières, sans que cela ne soit significatif de différences technologiques et cognitives (Sutton *et al*. 2017).

Les artefacts retrouvés sur les sites sud-africains sont aussi représentés par des outils en os. L'héritage de la « *Dietary Hypothesis* » (Robinson 1954) aura conduit à traditionnellement considérer l'industrie lithique comme étant taillée par early *Homo* tandis que l'industrie osseuse est traditionnellement attribuée à *P. robustus*. Ces outils sont recensés sur les sites de Kromdraai Mb.2, Swartrkans Mb.1 à 3 et Drimolen où paranthrope cohabite avec *early Homo* (Herries *et al*. 2020). Sur le site de Sterkfontein Mb.5 West où seul *Homo* est présent, un seul outil a été découvert. Sur les sites de Kromdraai B et Cooper's D, les outils en os sont associés à la seule espèce *P. robustus* (Stammers *et al*. 2018).

L'industrie se compose des artefacts en matière dure animale. Ils consistent majoritairement en des éclats d'os longs et des chevilles osseuses provenant de bovidés de taille moyenne à grande (Backwell & D'Errico 2005). Ces outils sont modifiés, parfois faiblement, et leur identification réside dans la caractérisation des traces de modification et/ou d'utilisation intentionnelle par les homininés telles que l'abrasion, le polissage et le façonnage (Backwell & d'Errico 2005). Ils sont interprétés comme servant à des activités de fouissage telles que l'exploitation de termitières et l'extraction et le déterrement de tubercules, ainsi que pour peler les fruits (Stammers *et al*. 2018). C'est pourquoi ils ont historiquement été associés à l'espèce *P. robustus* dont le régime alimentaire a longtemps été considéré comme strictement végétarien (Reed & Grine 1988). En outre, il existe d'importante différences entre les technologies lithiques et osseuses en termes de fabrication et des implications comportementales qui en découlent (Stammers *et al*. 2018). La plupart des techniques utilisées (polissage, abrasion) pour fabriquer des outils en os ne semblent pas nécessiter un niveau particulièrement élevé de dextérité ou de cognition, ni ne semble difficile à transmettre d'une génération à l'autre (Backwell & d'Errico 2005). Ils restent malgré tout les témoins d'une

compréhension des propriétés de la matière osseuse et d'une capacité à développer des traditions techniques adaptées à la matière première disponible dans le but d'obtenir une efficacité optimale lors de l'utilisation (Backwell & d'Errico 2005).

Il est dorénavant établi que *P. robustus* avait un régime alimentaire plus flexible que ce qui a longtemps été supposé, avec probablement un apport ponctuel en matière carnée (Scott *et al.* 2005). Néanmoins, on continue de lui imputer la fabrication des outils en os car leur disparition du registre fossile est contemporaine de la disparition de *P. robustus*, avec une dernière occurrence pour les deux dans le Membre 3 de Swartkrans (Stammers *et al.* 2018).

3. 2. 3. Les traces de consommation anthropiques

Les traces de boucherie sont rares dans les assemblages karstiques d'Afrique du Sud, généralement moins d'1% des ossements (Hanon *et al.* 2025). Trois sites livrent du matériel présentant des traces de boucherie : Swartkrans Mb.1 à 3 ; Sterkfontein Mb.5 East et le dépôt de la *Name Chamber* ; ainsi que Cooper's D (Pickering *et al.* 2008 ; Hanon *et al.* 2025).

Swartkrans est central pour l'étude de ces stigmates puisqu'il constitue à ce jour le plus vaste assemblage avec 294 spécimens portant des traces de consommation anthropiques. Elles témoignent d'une occupation répétée (ou de longue durée) de l'entrée de la cavité pour y mener des activités de boucherie (Pickering *et al.* 2008). L'assemblage comporte davantage de traces de consommation (fracturation et stries de boucherie) sur les os à haute valeur nutritive (parties supérieure et intermédiaire des membres) que sur les métapodes, témoignant d'un accès primaire aux carcasses dans les trois membres (Pickering *et al.* 2008). D'ailleurs la répartition anatomique des traces de boucherie ne montre presque pas de différences entre les différents Membres (Pickering *et al.* 2008). En revanche, une tendance est observée avec l'augmentation des traces de boucherie corrélée à une baisse des marques de dents de carnivores entre le Membre 1, 2 et 3 (Pickering *et al.* 2008). Brain (1993) impute cette évolution à la maitrise du feu, dont les premières traces archéologiques proviendraient du Membre 3 de Swartkrans. Il développe l'hypothèse du « *shift in the balance of power* » en supposant que le feu aurait permis un renversement dans les rapports de force (i.e. compétition et prédation) entre les homininés et les carnivores (Brain 1993). Outre la complexité à caractériser le contrôle du feu pour ces périodes anciennes, Pickering *et al.* (2008) nuancent cette hypothèse. Ils démontrent qu'il n'y a pas de changements statistiquement significatifs des parties squelettiques à haute valeur nutritive entre les différents Membres. Les homininés ont eu un accès précoce aux carcasses tout au long des périodes du Membre 1 à 3 (Pickering *et al.* 2008). Il semble alors peu probable qu'un potentiel contrôle du feu dans le Membre 3 ait donné lieu à une augmentation des accès primaires aux carcasses (Pickering *et al.* 2008). Les deux autres sites de Cooper's et Sterkfontein comportent un faible nombre de traces de boucherie. Sterkfontein recense 5 spécimens avérés pour l'assemblage de la *Name chamber* et un unique spécimen pour le Membre 5 (Hanon *et al.* 2025). Le site de Cooper's comporte 31 spécimens, dont 16 stries de boucherie et

15 traces de fracturation au percuteur de pierre (Hanon *et al*. 2022). Toutefois, en dépit du faible nombre de traces de consommation anthropiques au regard du nombre total d'ossements, différentes activités de boucherie sont identifiées, depuis le dépècement, la désarticulation, l'éviscération jusqu'aux décharnement ; et les traces de consommation indiquent une exploitation des bovidés de petite à grande taille (Hanon *et al*. 2022, 2025).

3. 2. 4. Remarques conclusives pour les contextes sud-africains

Depuis la formulation de la « *Dietary Hypothesis* » de Robinson (1954), les chercheurs se sont détachés de cette dichotomie entre un *Paranthropus* végétarien et un *Homo* carnivore, menant à des hypothèses plus nuancées sur les adaptations alimentaires des homininés sud-africains et sur les protagonistes à l'origine des artefacts. La séparation des niches écologiques entre *P. robustus* et *early Homo* est plus ténue que précédemment supposé bien qu'il faille rappeler une spécialisation à des ressources distinctes. Un chevauchement alimentaire était probablement présent, compliquant l'interprétation des assemblages archéologiques (Pickering *et al*. 2008). Evaluer les relations interspécifiques entre carnivores-paranthropes et carnivores-*early Homo* ainsi que les pressions de compétition associées est une des pistes de recherche proposée par ce travail pour tenter de réinterpréter les modalités d'acquisition et d'exploitation des ressources carnées dans les assemblages sud-africains.

En dernier lieu, comme les sites karstiques d'Afrique du Sud sont le résultat de palimpsestes, l'association entre les homininés, la faune et les artefacts ne peut être établie avec certitude. Le contexte taphonomique des sites impose une grande prudence dans toute tentative de relier logiquement les espèces prédatrices, les artefacts retrouvés en position secondaire, et les rares restes paléoanthropologiques.

Chapitre 2 : Matériel

1. Corpus d'étude fossile

Le Berceau de l'humanité est une zone située à une trentaine de kilomètres au nord-ouest de Johannesburg, dans la province du Gauteng en Afrique du Sud, et qui recèle une concentration unique au monde de restes paléoanthropologiques datés de la transition Plio-Pléistocène (entre 4 et

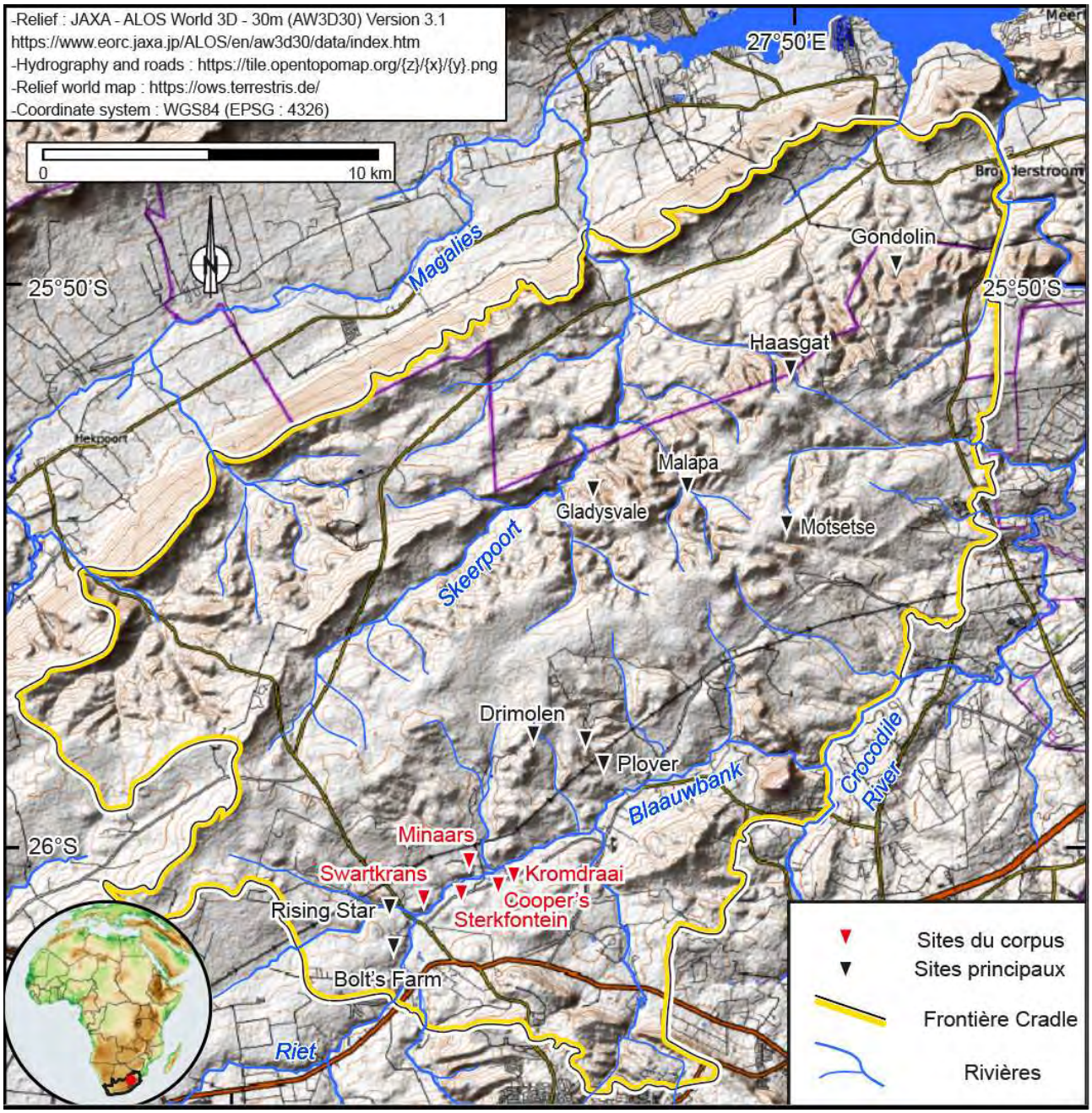


Figure 1. Carte du *Cradle of Humankind* figurant les sites archéo-paléontologiques (© B. Chadelle).

1 Ma). Plus d'un tiers des restes d'homininés connus pour le continent africain sont contraints dans cette zone de 47.000 hectares qui sera classée au patrimoine mondial de l'UNESCO en 1999 sous le nom de « *Fossil Hominid Sites of Sterkfontein, Swartkrans, Kromdraai and the Environs* » (Bonner *et al*. 2007). Si ce nom fait référence aux sites les plus emblématiques du *Cradle of Humankind*, la zone en compte une dizaine. Ils correspondent à d'anciennes grottes, qui sont pour la majorité d'entre elles aujourd'hui érodées (Figure 1). Ils se concentrent le long de la rivière Bloubank (Sterkfontein, Swartkrans, Kromdraai, Cooper's, Bolt's Farm, Rising Star, Wonderwek, Minaar's cave et Plovers Lake) tandis que d'autres sont plus espacés au nord de la zone (Malapa, Gladysvale, Gondolin, Haasgat et Motsetse) (Bruxelles 2019).

Ce travail a pour corpus d'étude les sites de Sterkfontein, Swartkrans, Kromdraai, Cooper's ainsi que Minaar's cave pour une étude de cas ponctuelle. A ces derniers s'ajoute la localité de Makapansgat Limeworks, située dans la vallée de Makapan dans la province du Limpopo. En raison de sa richesse paléontologique, paléoanthropologique et son rôle prépondérant dans la reconnaissance des homininés anciens d'Afrique du Sud, la localité est incluse dans les sites du Berceau de l'Humanité (= *Cradle of Humankind*). En dépit de sa localisation à 130 km au nord du *Cradle of Humankind*, le site est inscrit au patrimoine mondial de l'UNESCO.

1. 1. Makapansgat Limeworks

1. 1. 1. Historique des recherches

Wilfried I. Eitzman, professeur de lycée, découvre la localité en 1925 en identifiant des fossiles dans les tas de déblais issus d'une mine qui exploitait les dépôts de calcite pour en faire de la chaux (Slogett 2016). Le matériel paléontologique est envoyé à Raymond Dart, anthropologue et directeur du nouveau département d'Anatomie de l'Université du Witwatersrand à Johannesburg. Dès 1925, Dart suggère que Makapansgat Limeworks est un site qui a été occupé par les homininés en raison de restes osseux qu'il identifie comme intentionnellement brûlés (matériel osseux présentant une coloration noire). Des études ultérieures démontrent toutefois que ce qu'il a interprété comme une utilisation du feu par les homininés s'avère être des stigmates d'explosions à la dynamite causés par l'exploitation minière (Crawford *et al*. 2004).

En 1945, Philip Tobias organise une mission au cours de laquelle il trouve de nouveaux fossiles « brûlés », confortant Dart dans ses suppositions. Ce dernier entreprend alors le tri systématique des tas de déblais de la *Grey Breccia* (Membre 3) avec James Kitching et Alun Hughes. Le premier reste d'homininé est alors découvert en 1947 (Brain 1997). Dart (1948) décrit *Australopithecus prometheus* et suppose qu'il est responsable de l'accumulation osseuse de la localité. Entre 1949 et 1965, Dart publie 39 articles qui vont petit à petit l'amener à développer sa théorie de la culture ostéodontokératique (Dart 1957). Ces publications retracent les questionnements qui guident ses recherches : 1) identifier l'agent accumulateur de l'assemblage fossile et 2) en déduire un

comportement de subsistance. C'est lors de son intervention au troisième Congrès de Préhistoire Panafricaine de Livingstone en 1955 qu'il expose les résultats de l'étude pour l'assemblage complet de la *Grey Breccia* (Membre 3) qui totalisent 7159 restes osseux. Dart (1956) conteste l'hypothèse issue des travaux de Buckland (1822) menés dans la grotte de Kirkdale (Yorkshire, Angleterre) sur le rôle des hyènes comme agents accumulateurs. Il évoque le « *Myth of Bone-accumulation Hyaena* » car pour lui l'agent accumulateur de Makapansgat n'est autre que *A. prometheus*, le « *Killer Ape* », qui a consommé la viande et ensuite utilisé les os pour fabriquer différents outils et armes (Dart 1956). Dans sa monographie, Dart (1957) expose sa théorie de la culture ostéodontokératique et explique les disproportions des éléments squelettiques dans l'assemblage de Makapansgat comme une sélection délibérée par les australopithèques pour en faire des armes et des outils. Les têtes humérales sont utilisées comme massue, justifiant certaines fractures retrouvées sur les calottes crâniennes de babouin de Makapansgat, Sterkfontein et Taung (Brain 1997). Il en conclue que ce sont des « *head-hunters* » et des « *professional decapitators* » (Dart 1957 ; Brain 1981, 1997). Dart est ainsi l'initiateur du développement de la taphonomie sud-africaine car il ne s'intéresse pas à un taxon en particulier, mais est le premier à considérer l'assemblage osseux dans son entièreté (Brain 1997). En outre, en dépit du caractère fantasque de sa théorie de la culture ostéodotonkératique, il créé un vif échange au sein de la communauté scientifique, notamment à propos de ses conclusions sur la nature des premiers homininés, menant aux travaux fondamentaux de Brain (1981) avec la monographie « *The Hunters or the Hunted ? An Introduction to African Cave Taphonomy* ». La théorie du singe-tueur et de la culture ostéodontokératique pousse Brain à reprendre l'étude de l'assemblage de la *Grey Breccia* (Membre 3) afin d'en faire une critique. Sur la base d'un référentiel actualiste mis en place au dans le cadre d'une observation ethnologique de la communauté Hottentot en 1968, il met en évidence que les homininés de Makapansgat n'étaient pas des chasseurs mais des chassés. Ils semblaient au contraire avoir été la proie de grands carnivores, plus particulièrement du léopard, qui ramenaient ensuite leur prise jusqu'à leur repaire (Brain 1981).

Jusque-là, les études paléontologiques et paléoanthropologiques de Makapansgat ne concernaient que des blocs de brèche *ex situ* issu des tas de déblais de l'exploitation minière. N'ont été entrepris que des ramassages de surface en 1963 et 1964 afin de récupérer les artéfacts lithiques (Maguire 1968). C'est en 1993 que l'*Hominid Paleoecology Research Program* sous la direction de Jeffrey K. McKee entreprend des recherches *in situ* en s'intéressant à la zone du Membre 4. En 1995, le Membre 2 fait à son tour l'objet d'un projet de terrain qui commence en 2000 et qui sera approfondi en 2003 puis 2004 (Crawford *et al.* 2004). Le Membre 4 livre les premiers primates (cercopithécidés) *in situ* tandis que des restes de bovidés et de cercopithécidés sont identifiés dans le Membre 2. Au total, les deux années de fouilles auront livré 125 blocs de brèche dont la provenance est enregistrée, 289 sacs de sédiment et plus de 500 fossiles. En parallèle, en 1998, le *Palaeoanthropological Field School at Makapansgat*, sous la direction de Kevin L. Kuykendall et Kaye E. Reed, reprennent la préparation des blocs de brèche et l'identification de fossiles *ex situ* datant de la période des travaux de Dart (Crawford *et al.* 2004).

1. 1. 2. Contextes géomorphologique et stratigraphique

Makapansgat représente une série complexe de dépôts sédimentaires qui faisaient autrefois partie d'un vaste système karstique (Herries & Adams 2013). La cavité, creusée dans les dolomies de Malmani (2,5 Ga), est calée sur des fractures qui orientent les galeries, leur donnant un aspect rectiligne. Elle est constituée de galeries de très grande taille dont le volume originel devait s'approcher des plus grandes cavités mondiales (Courbon *et al*. 1898 dans Latham *et al*. 2003).

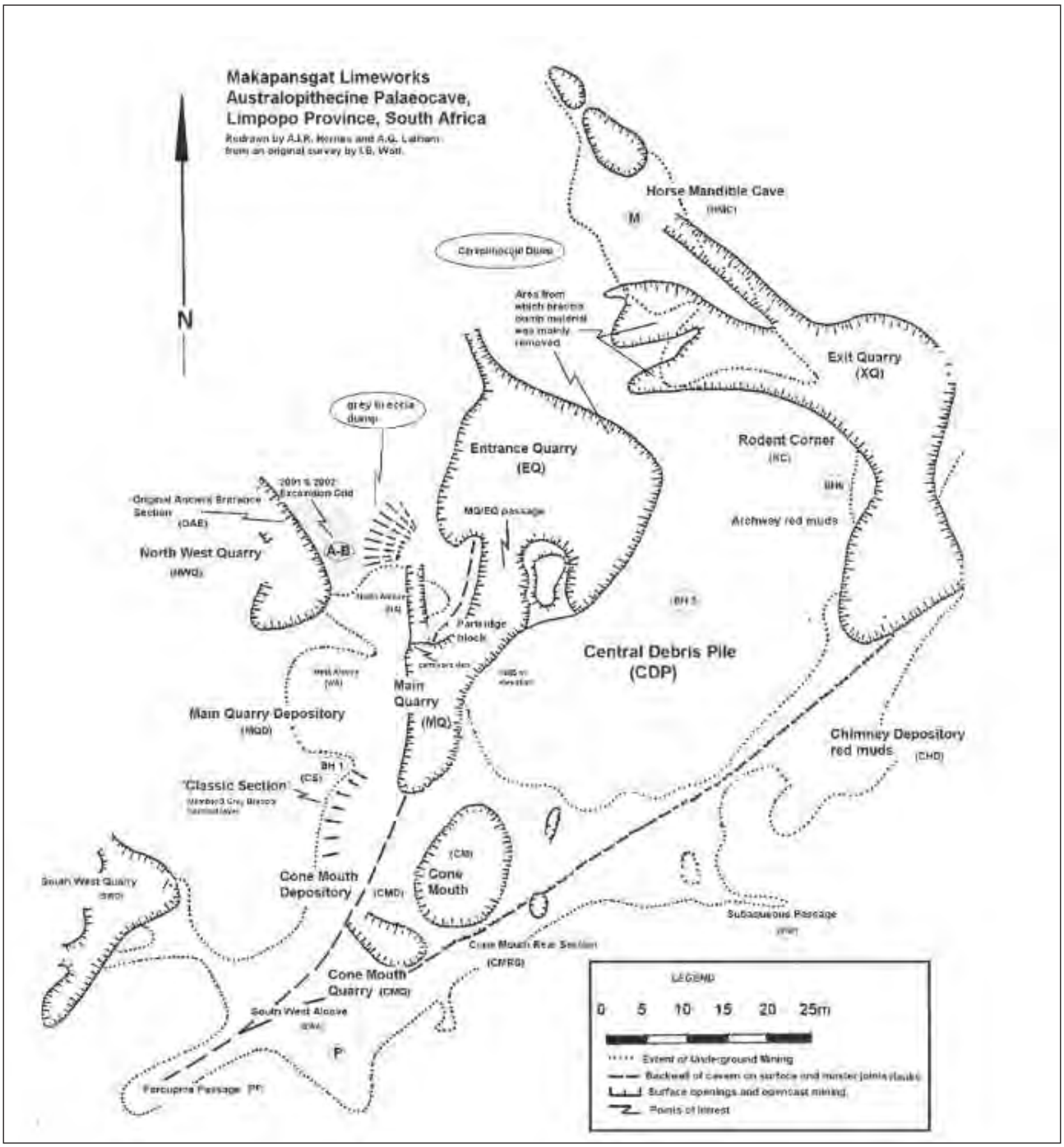


Figure 2. Plan schématique de la cavité de Makapansgat Limeworks d'après Reed *et al*. 2022 (Figure 7.2 : p. 68).

Il est fort probable, comme le montre certains restes d'altérites, que la formation de la cavité a débuté par un phénomène de fantômisation (Quinif & Bruxelles 2011) des dolomies de Malmani. Ceci peut expliquer l'aspect labyrinthique et quadrillé du plan du réseau (Figure 2). Avec le creusement des vallées et l'abaissement du niveau de base, les altérites résiduelles se sont tassées et ont été évacuées par les circulations souterraines. C'est à ce moment que se forment les principaux vides et que les premières concrétions de calcite se développent. Aucune datation ne permet à ce jour de caler cette étape dans le temps mais, compte-tenu de la hauteur de la cavité par rapport au fond de la vallée, ceci a dû se passer il y a au moins une dizaine de millions d'années. Puis le creusement de la vallée de Zwartkrans et son élargissement ont recoupé la cavité. C'est à ce moment que les premiers sédiments exogènes ont commencé à sédimenter dans les vides karstiques (Bruxelles comm. pers.). Avec l'approfondissement de la vallée mais surtout son élargissement, ces tronçons de la cavité et les premiers dépôts qui s'y sont accumulés ont disparu. Les galeries ont été rabotées au fur et à mesure de l'élargissement de la vallée alors que les brèches s'accumulaient à l'intérieur jusqu'à la combler presque entièrement. Les premières observations stratigraphiques réalisées dans le cadre du projet *Makapansgat Limeworks Research Program* (dir. J.-B. Fourvel et D. Stratford) initié en 2023, permettent de mieux caractériser les différents niveaux de brèches et leur origine. Ainsi, les Membres 2, 3 et 4 ne proviennent pas des mêmes entrées et illustrent bien le recoupement successif de la cavité par la surface topographique permettant, à chaque fois qu'elle ouvrait un nouveau vide karstique, l'introduction de dépôts clastiques fossilifères. Aujourd'hui, il ne reste donc plus que des tronçons fossiles et colmatés de ce réseau, récemment vidés de leur remplissage par les mineurs (Bruxelles comm. pers.).

Les différentes phases de dépôts des Membres sont décrites par Latham *et al*. (2003) puis réévaluées par Bruxelles (comm. pers.) (Figure 3) :

- De gros massifs de calcite se développent et partitionnent la cavité. Leur taille et leur position vont jouer un rôle dans les modalités de remplissage de la cavité qui, en fonction des entrées successives, viennent butter contre la calcite.
- Les brèches du Membre 2 se mettent en place depuis le secteur de l'*Original Ancient Entrance*. Elles viennent butter contre les gros massifs de calcite dont elles moulent la surface. Au fur et à mesure de leur accumulation, l'espace libre entre leur toit et la voûte dolomitique se réduit, d'autant qu'elle est relativement basse dans cette partie de la cavité. Elle finit donc par se fermer, bloquant le passage pour les sédiments mais aussi pour la faune en direction de la *Main Quarry*.
- La mise en place du Membre 3 relève d'une autre dynamique. Alors que le Membre 2 colmate toute la partie inférieure de la cavité, le Membre 3 se met en place dans les vides résiduels, entre son toit et la voûte dolomitique. Constitué d'ossements et de clastes pris dans une matrice gréseuse grise, il témoigne d'une origine et d'un mode de mise en place très différent du Membre 2 sous-

jacent. On se situe ici plutôt assez loin d'une entrée et il est envisageable que son accumulation soit en partie due au ruissellement mais aussi du fait de l'activité de la faune qui occupait l'espace résiduel entre le sommet du Membre 2, les concrétions et la voûte dolomitique.

– Concernant le Membre 4, avec l'effondrement de la voûte de la partie centrale de la cavité, un nouveau mode de sédimentation se met en place. L'arrivée directe de clastes par une entrée verticale constitue un vaste cône de débris (*Central Debris Pile*). Ce sont des brèches grossières,

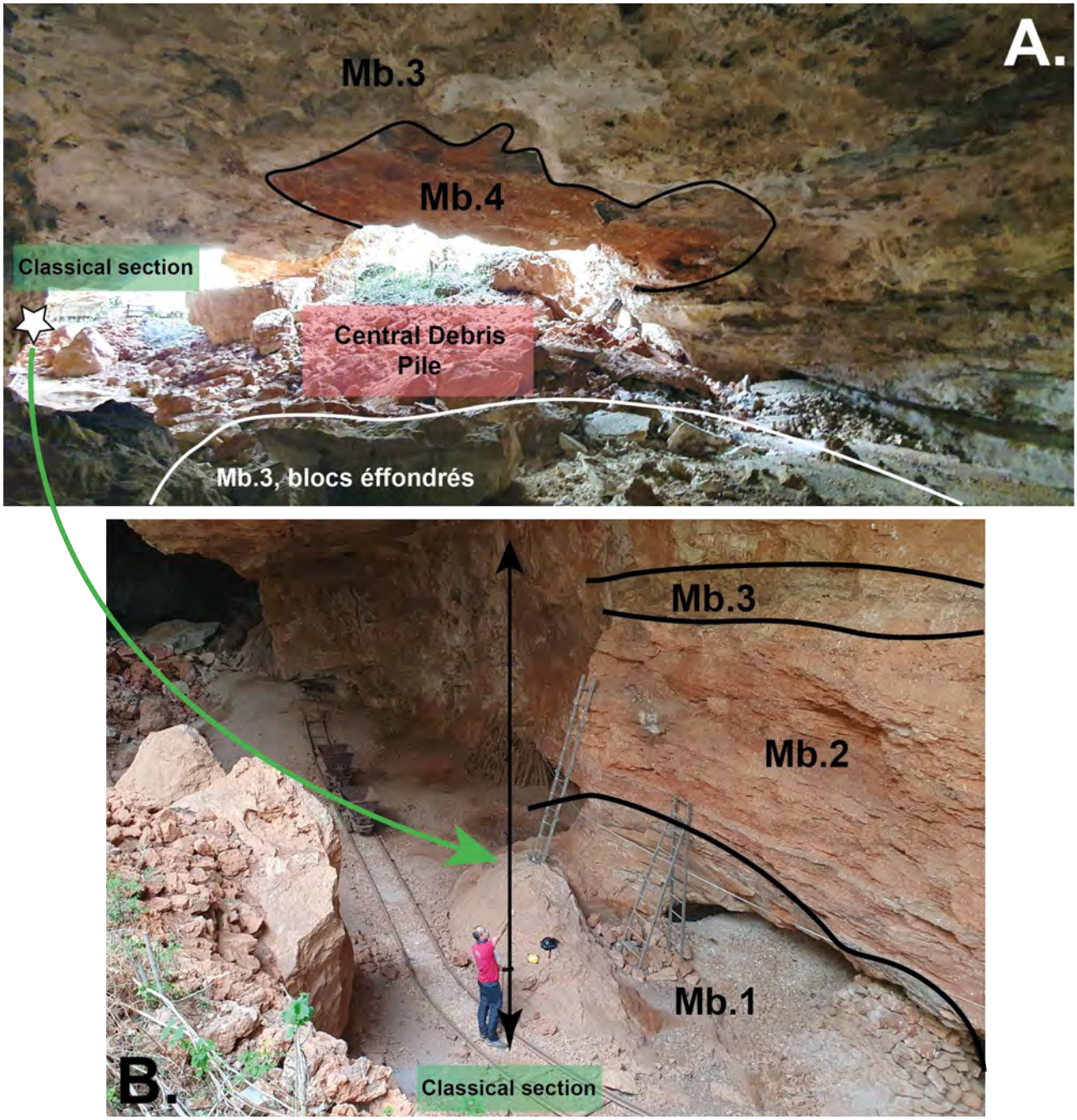


Figure 3. Stratigraphie de Makapansgat réévaluée par Bruxelles *et al.* (© J.B. Fourvel).

A. stratigraphie depuis l'intérieur de la cavité, **B.** stratigraphie depuis l'entrée de la cavité.

litées, à support clastique, à matrice argilo-sableuse grise. Ce dépôt recouvre le Membre 3 et colmate toute la partie centrale de la cavité. Quelques conduits situés plus loin restent néanmoins vides jusqu'à nos jours car hors d'atteinte des dynamiques sédimentaires.

– Enfin, le Membre 5 s'est formé à partir de dépôts rapides par ruissellement épisodiques. Les ouvertures de la cavité sont largement agrandies lors de cette période avec un débit élevé (Partridge 1979).

1. 1. 3. Contexte chronologique

La localité de Makapansgat Limeworks est datée à partir d'études biostratigraphiques et paléomagnétiques (Herries *et al*. 2013). Brock *et al*. (1977) datent par paléomagnétisme le Membre 1 entre 3,7 et 3,32 Ma. Par la suite, Herries (2003) date la base de l'*Original Ancient Entrance* qui fait partie du Membre 1 et obtient des résultats proches des dates déjà connues. La méthode utilisée est également une estimation des âges par paléomagnétisme. Un inversement de polarité magnétique à la base du niveau est enregistré, ainsi qu'une polarité mixte en partie sommitale, ce qui est interprété comme l'enregistrement des *Kaena Event* et *Mammoth Event* entre 3,33 et 3,03 Ma (Herries 2003 dans Reed *et al*. 2022).

Des datations paléomagnétiques sont menées pour la première fois par Brock *et al*. (1977) qui placent le Membre 2 entre 3,33 à 2,85 Ma. Partridge *et al*. (2000) révisent ces dates en évaluant une nouvelle fourchette chronologique allant de la limite Gilbert-Gauss au *Mammoth Event*, soit entre 3,58 et 3,33 Ma. Herries *et al*. (2013) enregistrent quant à eux une polarité normale pour le Membre 2 et le place à la limite Gauss-Matumaya entre 3,03 et 2,61 Ma.

Pour le Membre 3, Mc Fadden *et al*. (1979) conduit les premières datations paléomagnétiques avec un âge antérieur à 3,3 Ma. Herries *et al*. (2013) enregistre un inversement magnétique des pôles corrélé avec la limite Gauss-Matumaya à 2,61 Ma, et propose une fourchette chronologique allant de 3,03 à 2,61 Ma. Bien que la majorité du matériel issu du Membre 3 soit issu de blocs de brèche *ex situ*, la matrice grise de la brèche permet de le rattacher de manière certaine au Membre 3 (*Grey Breccia*).

Le Membre 4 est daté par paléomagnétisme entre 3 et 2,8 Ma par MacFadden *et al*. (1979). Partridge (1979) propose une première date à 2,9 Ma puis une seconde entre 3,21 et 3,12 à partir d'une carotte du *Central Debris Pile* (Partridge *et al*. 2000). Enfin, concernant le Membre 5, Reed (1996) propose une date basée sur la biochronologie à 1,2 Ma (Reed 1996).

Datations retenues pour ce travail. Parmi les propositions de dates obtenues par paléomagnétisme, nous conservons les plus anciennes pour le Membre 3 à 3,3 Ma en raison de la présence de taxons archaïques que l'on retrouve dans d'autres assemblages ante 2 Ma, dont l'oviboviné *Makapania broomi* ou la forme ancienne d'hyène chasseresse *Chasmaporthetes silberbergi*. La faune du Membre 3 est décrite comme très similaire à celle du Membre 4 de Sterkfontein (~3,3 – 3 Ma) qui est l'un

des plus anciens sites recensés dans le *Cradle of Humankind* (McKee 1995 ; Reed 1996 ; Bruxelles 2019). Le Membre 3 comporte également une espèce archaïque, relique des faunes pliocènes, le chalicothère *Ancylotherium hennigi*, ce qui confirme l'ancienneté de l'assemblage. Le matériel du Membre 4 est considéré comme étant sub-contemporain du Membre 3 et une date autour de 3 Ma est retenue. Outre les estimations chronologiques proches, le matériel osseux se situe à la base du Membre 4, au niveau de la jonction avec le Membre 3 (Bruxelles & Fourvel, comm. pers.).

1. 1. 4. Contexte taphonomique

La taphonomie de Makapansgat est étudiée par Maguire *et al*. (1980) puis par Reed (1996) qui identifient différents agents accumulateurs pour les différents dépôts de la localité. L'origine de l'accumulation du Membre 2 n'est pas connue (Reed *et al*. 2022). L'accumulation du Membre 3 est la mieux caractérisée avec comme agent accumulateur principal l'hyène. Des traces de porc-épic sont identifiées sur une petite partie de l'assemblage mais son rôle en tant qu'agent accumulateur est négligeable. Un phénomène de colluvionnement interne à la cavité a ensuite concentré l'assemblage osseux (Maguire *et al*. 1980). Maguire *et al*. (1980) sélectionne un échantillon de 2000 métapodes et esquilles de métapodes du Membre 3 pour étudier les états de surface. Ils estiment que 25% de l'échantillon comporte des traces causées par des carnivores, principalement des stries positionnées perpendiculairement à la diaphyse. Les outils en os identifiés par Dart (1957) s'avèrent être le miroir des schémas de fracturation des ossements observés dans les tanières d'hyène actuelle (Maguire *et al*. 1980). Les pics en corne, les bols en crâne, les couteaux en mandibules ou les racloirs à partir du palais, identifiés comme tel par Dart (1957), sont typiques des séquences de consommation d'un crâne par l'hyène qui produit des fragments caractéristiques. Lors de la réduction complète d'un crâne, les restes caractéristiques sont le fragment de frontal avec les cornes, des fragments de boîte crânienne (occipital) et le palais entièrement rogné dont il ne reste plus que les rangées dentaires (maxillaires) (Maguire *et al*. 1980 ; Brain 1981 ; Fourvel 2012). Les mêmes observations sont faites pour les éléments postcrâniens avec les éclats polis et appointés par les homininés selon Dart (1957) qui s'avèrent être des esquilles d'os produites lors de la fracturation des diaphyses par l'hyène dont certaines ont été consommées, digérées et régurgitées (Maguire *et al*. 1980 ; Brain 1981). Les extrémités distales et proximales des os longs sont présentes mais la majorité des diaphyses sont réduites en éclats avec une surreprésentation des humérus et métacarpes liés à une densité osseuse très importante (Reed *et al*. 2022) . La majorité des espèces-proies composant l'assemblage sont de taille similaire avec des adultes pour les petites à moyennes espèces et des juvéniles pour les plus grandes classes de taille. Ainsi, chez les équidés, giraffidés, rhinocérotidés et grands bovidés, 73% sont des juvéniles (Reed *et al*. 2022). Ces observations sont cohérentes avec des hyènes chassant des animaux de petite-moyenne taille ou des juvéniles tout en charognant des carcasses d'animaux de plus grande taille (Reed *et al*. 2022). Par ailleurs, de nombreux restes cranio-dentaires de bovidés adultes des tribus comportant les plus petites espèces sont retrouvés (Neotragini, Cephalopini ou Antilopini) associés à peu de restes cranio-dentaires pour les espèces au-delà de 120 kg. Il est ainsi supposé que les crânes soient trop volumineux pour être transporté (Reed *et al*. 2022). Le

schéma est inverse concernant les membres avec la classe de taille III (85 – 296 kg) *sensu* Brain (1981) qui est plus représentée que les classes inférieures. En effet, les hyènes peuvent ramener plus facilement le membre d'un animal de grande taille plutôt qu'un crâne tandis que les os des petits animaux étant ingérés ont pu être éliminés ailleurs que dans la tanière (Reed *et al.* 2022). Tous ces éléments suggèrent que la majorité de l'assemblage du Membre 3 est le résultat d'une accumulation principale par l'hyène *Hyaena makapani* (Reed *et al.* 2022).

Même si l'ensemble des stigmates ne peuvent pas être imputés à l'hyène et que certains sont peut-être le résultat de l'utilisation par les homininés (p. ex. traces de fracturation au percuteur de pierre), il est clair que l'accumulation osseuse et les modifications osseuses sont le produit de l'hyène et non d'*Australopithecus prometheus* (Maguire *et al.* 1980). Des travaux complémentaires concernant la taphonomie de Makapansgat seraient toutefois nécessaires afin de déterminer précisément le rôle potentiel d'agents accumulateurs secondaires tels que les homininés (Maguire *et al.* 1980).

De manière contemporaine au Membre 3, le dépôt du *Central Debris Pile* est accumulé par le léopard. Effectivement, le Membre 3 et le *Central Debris Pile* ont un nombre important d'espèces en commun mais leur abondance diffère significativement, ce qui reflète probablement des agents accumulateurs différents entre les différentes parties de la grotte (Reed *et al.* 2022). Néanmoins, aucune analyse de l'assemblage du Membre 4 n'est exposée afin de justifier l'accumulation faite par le léopard.

1. 1. 5. Contextes paléoanthropologique & archéologique

Le premier reste d'homininé, MLD1, identifié en 1947 par J. Kitching et R. Dart, est décrit à partir d'un occiput et attribué à *A. prometheus* (Dart 1948). Toutefois, à partir du milieu des années 1960, la plupart des chercheurs concluent que les fossiles d'australopithèques précédemment décrits comme *A. prometheus* doivent être inclus dans un seul taxon et mis en synonymie avec *Australopithecus africanus*. Les restes d'homininés découverts proviennent du Membre 3 (*Grey Breccia*) pour la grande majorité d'entre eux, et du Membre 4 (*Pink Breccia*). Entre 1947 et 1993, 46 restes sont découverts dont la majorité proviennent de blocs de brèche *ex situ,* bien que quelques exceptions comme le crâne partiel MLD37/38 découvert *in situ* dans le Membre 4 soit à mentionner (Dart 1957 ; Reed 1996 ; Crawford *et al.* 2004). Deux restes partiels de mandibule (MLD-FS-1999 et MLD-FS-2000) découverts en 1999 et 2000 lors de l'étude des blocs de brèche du Membre 3 viennent se rajouter au matériel découvert *ex situ* (Crawford *et al.* 2004).

Suite aux deux campagnes de terrain de 1963 et 1964, pas moins de 7000 blocs de chert ainsi que 5000 galets et fragments de quartzite sont identifiés comme des artéfacts (Maguire 1968, 1980). Ils proviennent de la surface du Membre 5 (l'*overburden*). L'ensemble de ces artefacts, tant d'un point de vue technologique que morphologique comportent des caractéristiques communes : l'anticipation afin de fracturer de manière grossière en opposition aux fractures naturelles du bloc ; les stigmates sont d'avantage imputables au façonnage (unifacial et unidirectionnel) plutôt qu'à l'utilisation de l'artefact ; ce sont en grande majorité des artefacts polyvalents (Maguire 1968, 1980).

La moitié de l'assemblage est représenté par des grattoirs à encoches rudimentaires (Maguire 1968, 1980). Un chopper est identifié dans le Membre 5 (Maguire 1980). Le Membre 4 (*Pink Breccia*) a livré entre 40 et 50 artefacts de chert dont au moins un outil identifié comme étant un chopper et ses éclats associés, des fragments de matière première comportant des stigmates ambigus ainsi qu'un fragment de quartzite qui semble comporter des stigmates de percussion (Maguire 1980). Il s'avère que l'ensemble des artefacts lithiques proviennent de l'*overburden* et qu'ils se sont infiltrés dans les brèches sous-jacentes lors du processus de décalcification. C'est pourquoi on retrouve la majorité des outils dans l'*overburden* et dans le Membre 5, quelques infiltrations dans le Membre 4 et qu'ils sont absents pour les niveaux plus anciens, à partir du Membre 3 (Maguire 1980).

Depuis les travaux de Maguire (1968, 1980), aucune étude lithique n'a été menée sur les séries de Makapansgat. C'est pourquoi aucun article ne mentionne cette industrie comme appartenant à la culture oldowayenne bien qu'elle en fasse partie chronologiquement.

1. 1. 6. Cortège faunique

La faune de grands mammifères de Makapansgat n'a pas été réétudiée depuis la synthèse faite par Reed (1996) dans le cadre de son travail de thèse. La majorité des restes fauniques se trouvent dans le Membre 3 et totalise 30.072 restes osseux dont 7420 restes cranio-dentaires et 22.652 restes postcrâniens, ainsi que 271 coprolithes (Reed *et al*. 2022). Le Membre 2 a livré peu de matériel avec seulement 13 taxons identifiés (Reed *et al*. 2022). Le matériel du Membre 4 avec 387 restes est un petit peu plus abondant et inclue la découverte de l'australopithèque MLD37/38 (Reed *et al*. 2022). Les faunes des Membres 3 et 4 sont fusionnées en raison de leur proximité chronologique, stratigraphique et de la taille modeste de l'échantillon du Membre 4. Ces Membres comportent une richesse faunique unique pour documenter la fin du Pliocène avec 63 espèces recensées (Reed *et al*. 2022).

Les Membres 3 et 4 sont dominés par trois espèces de bovidés : *Redunca darti* (13,45%), *Gazella vanhoepeni* (11,47%) et *Makapania broomi* (9,77%) tandis que l'hyène *Hyaena makapani* représente 7% du nombre de restes identifiés de l'assemblage.

Les cétartiodactyles sont représentés par quatre familles dont celle des bovidés qui est la plus diversifiée au sein de l'assemblage représentant environ 80% du matériel crânien (Reed 1996). De nombreuses espèces de bovidés appartenant à différentes tribus sont décrites à partir du matériel de Makapansgat Membre 3. Wells et Cooke (1956) publient une série de nouveaux taxons : *Tragelaphus pricei* (holotype M18), *Redunca darti* (holotype M446), *Gazella vanhoepeni* (holotype M599), *Gazellla gracilior* (holotype M773), et enfin, *Makapania broomi* (holotype M162). Reed (1996) identifie un nouveau genre et nouvelle espèce d'Hippotragini qu'elle ne nomme pas, à partir du fossile M654 dont Vrba (1987) avait déjà mis en doute l'attribution à *Aepyceros melampus*. Vrba (1987) décrit également deux nouvelles espèces d'Hippotragini : *Wellsiana torticornuta* (holotype M781) et *Hippotragus cookei* (holotype M2795). Reed (1996) identifie deux nouvelles espèces d'Alcelaphini, *Parmularius vrba*

(holotype M8246) et *Parmularius braini* (holotype M8244). Les suidés ont fait l'objet d'une étude par Dale (1948) qui décrit une nouvelle espèce, *Potamochoeroides shawi* (holotype M302). Ce matériel sera ensuite réétudié par Ewer (1958) qui confirme l'identification. Parmi les périssodactyles, seul l'espèce de chalicothère *Ancylotherium hennigi* est étudiée par Webb (1965).

Les primates non-humains sont représentés par la famille des cercopithécidés dont l'espèce *Theropithecus darti* qui n'est reconnue que deux fois dans tout le registre fossile africain, à Makapansgat Membre 3 et dans la vallée de l'Omo (Eck 1987 dans Reed 1996). En effet, Makapansgat Mb.3 et 4 recensent un nombre important d'espèces de cercopithécidés, à l'instar de Sterkfontein Mb.4, autre assemblage pliocène, avec six cercopithécinés et un colobiné. Les sites plus récents (à partir de 2,5 Ma) du *Cradle of Humankind* comportent une diversité spécifique plus faible avec trois ou quatre espèces de cercopithécidés recensés (Reed 1996).

Les carnivores de Makapansgat Mb.3 et 4 sont nombreux et totalisent six familles, dont les viverridés et les herspestidés qui ne sont pas traités dans ce travail. Toerien (1952, 1955) est le premier à étudier les carnivores de Makapansgat et à décrire de nouvelles espèces issues du Membre 3 : le machairodonte *Dinofelis darti* (holotype M607) et une forme fossile d'hyène rayée *Hyaena makapani* (holotype M242). Une nouvelle espèce de félin de taille moyenne, *Felis brickilli*, est identifiée par Reed (1996).

1. 1. 7. Contexte paléoenvironnemental

De nombreuses reconstructions paléoenvironnementales utilisant divers proxys sont proposés pour le Membre 3 de Makapansgat, depuis des environnements forestiers fermés à des environnements arides bien que la majorité des reconstitutions se situent à l'intermédiaire de ces deux extrêmes (entre autres : Wells & Cooke 1956 ; Ewer 1958 ; Vrba 1985, 1987 ; Reed 1997 ; Reed *et al*. 2022). Le pollen extrait de la *Classic Section* indique un gradient dans le paysage depuis les environnements ouverts aux environnements fermés (Cadman & Rayner 1989). L'étude de la micro-usure et méso-usure des dents de bovidés aboutissent à la même conclusion (Schubert *et al*. 2006 ; Schubert 2007). Les analyses des isotopes du carbone des macromammifères varient de -13,1‰ à +1,3‰ indiquant une gamme complète des régimes alimentaires depuis les paisseurs jusqu'aux brouteurs (Sponheimer & Lee-Thorp 1999 ; Reed *et al*. 2022).

Une étude des communautés est menée par Reed *et al*. (2022) en utilisant une analyse de correspondance entre des biomes modernes africains et le Membre 3 de Makapansgat. Les deux premières dimensions suggèrent un habitat similaire au parc des Matobo au Zimbabwe qui ressemble à la région actuelle de Makapansgat avec des affleurements rocheux et des vallées boisées tandis que les dimensions 1 et 3 placent le Membre 3 à proximité du Kruger qui est caractérisé par des inondations saisonnières (Reed *et al*. 2022). L'étude des bovidés met en évidence un grand nombre

de Reduncinis, suggérant également un milieu humide, tout comme l'hippopotame (Reed *et al*. 2022). Les petits tragélaphinés suggèrent un habitat boisé tandis que les grands tragélaphinés indiquent des environnements fragmentés (Reed *et al*. 2022).

La synthèse des études pour le Membre 3 de Makapansgat permet de restituer un habitat en mosaïque composé de savane, de zones boisées et de milieux humides avec une estimation de 500 à 800 mm de précipitations annuelles (Reed *et al*. 2022).

1. 1. 8. Matériel étudié

La collection de Makapansgat Limeworks est conservée dans les locaux de l'*Evolutionary Studies Institute* (ESI) à l'université du Witwatersrand à Johannesburg. Il n'existe aucun inventaire précisant la localisation du matériel et il n'a pas été possible de retrouver l'ensemble des pièces mentionnées dans la littérature. De plus les provenances stratigraphiques n'ont pas toujours pu être identifiées car le matériel à l'origine rangé par Membre a été en partie retrié par espèce. Or il n'existe pas d'inventaire spécifiant les provenances pour chacune des pièces. La majorité des provenances a pu néanmoins être retrouvée grâce à la thèse de Reed (1996) et correspondent au Membre 3 (*Grey breccia*).

Le choix est fait de rassembler le matériel provenant du Membre 4 dans l'échantillon du Membre 3 en raison de la chronologie proche des assemblages, ainsi que de la disparité du matériel pour le Membre 4 qui ne pouvait constituer un échantillon représentatif à lui seul. Un total de 423 restes de carnivores sont étudiés, dont 28 restes de canidés, 84 restes de félidés et 311 restes de hyénidés.

Des restes de carnivores (49 pièces) du Membre 2 correspondant aux félins à dent de sabre *Dinofelis darti* et *Homotherium* sp. sont étudiés dans le cadre de la révision taxinomique. Toutefois l'échantillon du Membre 2 n'est pas pris en compte pour les analyses paléoécologiques puisqu'il n'est représenté que par ces deux espèces.

1. 2. Kromdraai

Le site de Kromdraai est composé de deux localités : Kromdraai B (KB) qui a livré des homininés associés à de nombreux restes fauniques et Kromdraai A (KA) qui a livré de la faune associée à de l'industrie lithique sans restes paléoanthropologiques (Braga *et al*. 2017). Longtemps considérées comme des localités distinctes, il s'avère que KA et KB appartiennent au même système karstique ainsi qu'au même dépôt sédimentaire (Bruxelles *et al*. 2016). Depuis 2014, le Membre 2 (aussi appelé Unité P) est fouillé sous le préfixe « KW » (où K signifie Kromdraai et W signifie Witwatersrand) en référence à une seule succession stratigraphique commune à KA et KB puisque la distinction entre les deux localités est dorénavant caduque (Braga *et al*. 2017).

Ainsi le préfixe KB ou la dénomination « Kromdraai B » fait référence aux Membres antérieurs et plus récents du site avec le matériel des fouilles Brain dont la provenance stratigraphique est incertaine mais plus récente que KW ainsi que les fouilles du Membre 3 East par Vrba. Le préfixe KW fait référence au Membre 2 (ou Unit P) qui est le plus ancien du site.

1. 2. 1. Historique des recherches

La localité de Kromdraai B a connu différentes campagnes de fouilles. En 1938, R. Broom achète un fossile d'homininé, trouvé par l'écolier Gert Terblanche sur la localité de Kromdraai, qui s'avèrera être l'holotype de *Paranthropus robustus* (Brain 1981). Il observe que les fossiles rapportés à l'individu TM1517 sont ceux d'un hominoïde différent de celui de Sterkfontein. Broom décrit alors le premier paranthrope d'Afrique du Sud (Brain 1981). L'holotype est composé d'un crâne partiel, d'un corps mandibulaire associé, de plusieurs dents isolées ainsi que de différents restes postcrâniens qui s'avèreront appartenir, pour la plupart, à un cercopithécidé (Braga *et al*. 2017). Il publie ces découvertes dans plusieurs articles successifs (Broom 1938, 1942, 1943). Il entreprend des fouilles sur le site jusqu'en 1944.

La majorité du matériel connu pour KB provient de la seconde campagne de fouilles menée par Brain, de 1955 à 1956, qui fouille la partie Est sur 5 m de profondeur (Brain 1981 ; Braga & Thackeray 2016). Il se concentre principalement sur ce qu'il pensait être la paroi nord de la formation KB Est selon le système de carroyage de Vrba (1981).

Figure 4. Photographie des fouilles du Membre 2 de Kromdraai (© J.-B. Fourvel).

La troisième campagne est conduite par Vrba de 1977 à 1980 qui met en place un système de carroyage sur le site (Vrba 1981 ; Vrba & Panagos 1982). La formation KB Est est isolée de KB Ouest en raison d'un pont dolomitique séparant les deux parties du site. La majorité du matériel issu des fouilles de Vrba provient du Membre 3, situé au centre de la zone de KB Est (Braga *et al*. 2017). L'assemblage est dominé par les primates puis les carnivores tandis que les bovidés sont pratiquement absents (Vrba 1981 ; Vrba & Panagos 1982).

J. F. Thackeray reprend le site de 1993 à 2002 et étend la fouille de 100 m^2 plus à l'Est de l'emprise de Vrba (Braga & Thackeray 2016). Ces fouilles viennent compléter le matériel faunique de KB et mettent au jour le seul artéfact oldowayen dont la provenance est certaine (Braga *et al*. 2017).

Depuis 2002, le *Kromdraai Research Project* (mené par J. Braga et J. F. Thackeray puis J. Braga et B. Zipfel) a repris les fouilles de KB et plus particulièrement du Membre 2 (ou Unité P) qui avait été considéré comme stérile par Vrba (1981). Il s'avère que ce Membre comporte une importante concentration de restes de paranthropes (Braga *et al*. 2017, 2022). Ces nouvelles découvertes confirment également que le site de Kromdraai est six fois plus vaste que ce qui avait été estimé précédemment et particulièrement riche en macrofaune, y compris en fossiles d'homininés (Braga *et al*. 2017).

La grande majorité du matériel de KB provient de la partie Est du site, depuis les fouilles de Vrba menée dans le Membre 3 de KB Est et l'extension opérée par Thackerey jusqu'aux fouilles actuelles de Braga (Braga & Thackeray 2016 ; Bruxelles 2019) (Figure 5).

1. 2. 2. Contextes géomorphologique et stratigraphique

Brain (1958) est le premier à proposer une stratigraphie de Kromdraai avec l'identification de deux Membres principaux (Tableau 1). La *Pink Breccia* est divisée en trois couches arbitraires selon leur profondeur dans la fouille (Braga *et al*. 2017). Ainsi, le matériel des fouilles de Brain n'a pas pu être replacé précisément dans les cinq Membres de KB Est et KB Ouest tels que défini par Partridge en 1982 (Braga *et al*. 2017). De plus, Brain ayant fouillé la brèche décalcifiée, il est très compliqué d'identifier les Membres à partir de cette dernière (Bruxelles *et al*. 2016).

La première stratigraphie détaillée du site est produite par Partridge (1982) qui identifie 5 Membres. La stratigraphie actuelle et révisée du site est faite par Bruxelles *et al*. (2016) bien que la nomenclature des dépôts sédimentaires ait changé de nom (Tableau 1). Le terme de « Membre » est remplacé par « Unité » car il désigne un intervalle de dépôt unique et distinguable d'un autre au-dessus et en-dessous (Braga *et al*. 2022). Récemment, une nouvelle unité – Unit O – est identifiée. Elle n'a aucune correspondance dans la stratigraphie de Bruxelles *et al*. (2016) et se situe entre l'unité A qui est à la base de la stratigraphie et l'unité P qui est sus-jacente (Braga *et al*. 2022). Toutefois, il s'agit bien de Membres à Kromdraai et cette terminologie sera employée dans ce travail. En effet, le niveau

considéré (Membre 2) est composé de différentes unités et sous-unités qui correspondent à une phase de sédimentation encadrée par deux discordances, formant un Membre (Bruxelles comm. pers.).

Il a été mis en évidence que les localités de KA et KB correspondent à une seule grotte décapitée qui fait partie d'un même réseau karstique Bruxelles *et al.* (2016). La cavité est orientée en direction de l'ouest et peut-être divisée en trois zones : KB East, la partie centrale et KB West. En outre, dans la partie centrale de KB, une brèche siliceuse est importante à mentionner car elle divise la cavité et donc les remplissages en deux parties, créant alors deux dépôts distincts (Bruxelles *et al.* 2016). Différentes phases d'évolution de la cavité et de son remplissage sont identifiées, permettant une meilleure compréhension des conditions de dépôt et de conservation du matériel osseux retrouvé à l'intérieur. Deux groupes de brèches suggèrent un changement important dans l'évolution de la cavité (Bruxelles *et al.* 2016).

La première phase de dépôt concerne les Membres 1 à 3 où des brèches se sont accumulées dans une galerie alors profonde. La seconde phase commence avec le Membre 4 lorsque la cavité est déjà largement démantelée (Bruxelles *et al.* 2016) :

- Membre 1 (Unit A) : ce Membre est constitué d'une brèche sombre qui comporte les caractéristiques de dépôts internes à la cavité sans lien avec l'extérieur. En effet, durant son accumulation, il n'y a pas eu de communication directe avec la surface, supposant alors que l'entrée de la cavité n'était pas encore ouverte. Un communication indirecte existait cependant car quelques restes de faune sont retrouvés (microfaune et deux dents de babouin (Vrba & Panagos 1982)). Il s'agit d'une phase précoce de la formation de la cavité.
- Membre 2, 3 et 4 (Unit P, Q, R, S) : il s'agit d'une brèche très différente du Membre 1 avec une matrice rose-orangée en raison de son contact avec les formations superficielles qui subissent une pédogénèse de type ferrugineux, indiquant un lien plus direct avec la surface. La morphologie de la grotte a donc évolué et une entrée plus proche de la surface s'est formée, certainement au contact entre la dolomie et la brèche siliceuse. Ainsi, les matériaux superficiels (colluvions et restes osseux) ont directement été piégés dans la cavité et se sont accumulés sous forme de talus à la base de l'entrée. L'enchaînement de ces Membres 2, 3 et 4 indique une alternance d'accumulation sédimentaire détritique, de cimentation par la calcite puis d'altération et d'érosion avec un élargissement progressif de l'entrée. Le remplissage est donc à la fois composé d'apports de surface et de matériaux issus de l'effondrement interne de la galerie. Il comble la majeure partie de « KB East ». A l'ouest, les dépôts sont bloqués par un pont dolomitique formé par un abaissement de la voûte, ce qui signifie que la cavité est complètement comblée. En revanche, à l'ouest de ce pont dolomitique subsiste un vide en raison d'un relèvement de la voûte qui ne sera comblé que lors des dépôts des Membres 5 et 6.

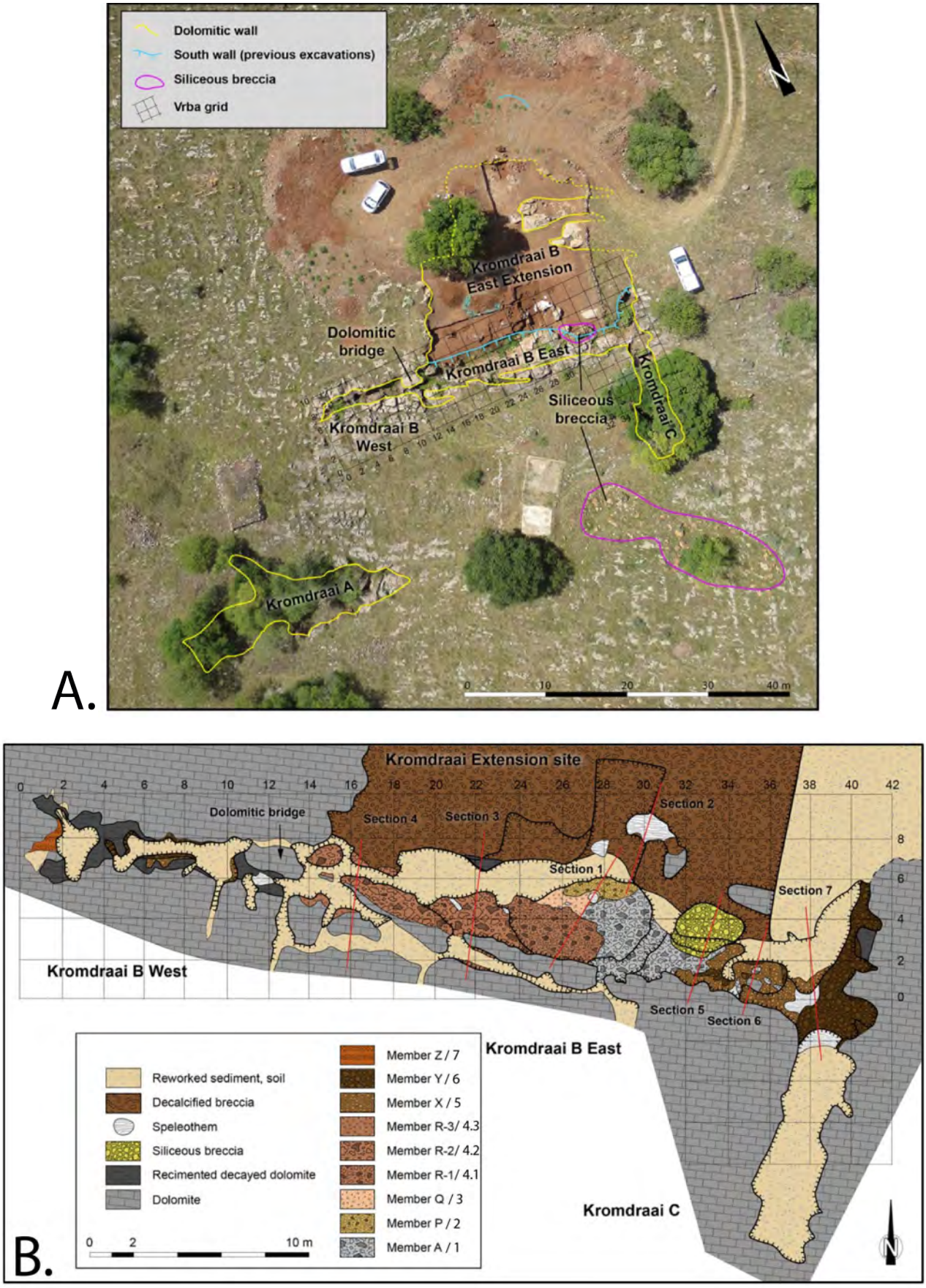


Figure 5. **A. – B.** vue aérienne du site de Kromdraai et stratigraphie d'après Bruxelles 2019 (Fig.53 : p. 92).

- La discordance entre les Membres 1 et 2 ainsi que la matrice très différente des brèches révèlent une évolution morphologique de la cavité : les dépôts passent de remplissages principalement internes à des apports principalement externes. Il est ainsi probable que le Membre 1 soit largement antérieur au Membre 2 car l'érosion a eu le temps de décapiter la grotte et de former une nouvelle entrée connectée plus directement à la surface.
- Membre 5 et 6 (Unit T, X, Y) : ces Membres ne sont présents que sur les extrémités Est et ouest du site. A l'Est, ils sont enchâssés dans le Membre 1 tandis que, à l'ouest, ils sont séparés du Membre 4 par le pont dolomitique. Leur composition est similaire aux éléments constituant les formations superficielles que l'on trouve actuellement autour du site. L'importante matrice de ces deux brèches et l'absence de stratification pourrait être dû à des écoulements boueux provenant de la surface. Les Membres 5 et 6 ont entraîné le démantèlement de blocs de fantômes de roche encore préservés en voûte car ils sont venus terminer de colmater les derniers vides restants avant la voûte.
- Membre 7 (Unit Z) : il s'agit d'un Membre uniquement présent à l'extrémité ouest du site qui vient combler un vide situé entre la partie sommitale des Membres 5 et 6 et la voûte de la cavité. Le démantèlement de la voûte ou le creusement de terriers pourraient expliquer l'arrivée de matériaux relativement tardifs par rapport aux autres Membres, ce qui indique l'avancement de l'érosion de la cavité.

Brain (1958)	Partridge (1982)	Bruxelles *et al.* 2016	Braga *et al.* 2022
Stony breccia	Member 1	Member 1	Unit A
Pink breccia (Brain excavation)			Unit O
	Member 2	Member 2 (Braga excavations)	Unit P (Braga excavations)
	Member 3 (Vrba excavations)	Member 3	Unit Q
		Submember 4.1	Unit R
	Member 4	Submember 4.2	Unit S
	Member 5	Submember 4.3	Unit T
	Member 1 (KB west)	Member 5	Unit X
	Member 2 (KB west)	Member 6	Unit Y
	Member 3 (KB west)	Member 7	Unit Z

Tableau 1. Tableau de correspondance des différentes stratigraphies de KB.

1. 2. 3. Contexte chronologique

Aucune datation absolue n'est disponible pour le site de Kromdraai dont l'estimation des âges est basée sur la biochronologie. La faune de Kromdraai A est plus récente que celle de Kromdraai B (Membres 2 et 3). Le taux d'érosion estime que plusieurs centaines de milliers d'années séparent le complexe bréchique des Membres 2, 3 et 4 du complexe bréchique des Membres 5 et 6 dont la description est similaire à KA (Bruxelles *et al.* 2016). KA montre une faune plus récente que celle de KB avec la présence du faux félin à dents de sabre *Dinofelis piveteaui*, qui est une forme plus dérivée que *Dinofelis barlowi* et qui lui fait suite après 2 Ma. L'étude des cercopithécidés indique une date post 2 Ma avec la présence de *Papio robinsoni* (= *Papio hamadryas robinsoni*) (Heaton 2006). Enfin, l'étude du suidé *Metridiochoerus andrewsi* permet d'estimer l'âge de KA entre 1,8 Ma et 1,6 Ma (Pickford 2013).

La faune de Kromdraai B, avant les fouilles de Thackeray de 2014, ne peut être considérée comme un échantillon temporellement homogène (Braga *et al.* 2022). En effet, la majorité du matériel issu des fouilles de Brain (1955-56) n'a pas de provenance avérée (cf. *supra*) tandis que seule une minorité, issue des fouilles de Vrba (1977-81), peut être attribuée sans ambiguïté au Membre 3 (Brain 1981 ; Vrba 1981 ; Vrba & Panagos 1982).

Le matériel des fouilles Broom et Brain de KB n'est pas replacé précisément en stratigraphie (cf. *supra*), néanmoins leur localisation et leur description suggèrent qu'il pourrait s'agir du Membre 6. Brain compare cette brèche à celle qu'il a fouillé dans KA dont l'âge est plus récent, ce qui pourrait coïncider avec le Membre 6 (Bruxelles *et al.* 2016). Ces observations sont quand même à considérer avec précaution car parmi le matériel retrouvé entre 1938 et 1956 il y a diverses espèces que l'on ne retrouve plus après de 2 Ma et qui ne pourrait donc pas coïncider avec les dates de KA, telle que *Potamochoeroides hypsodon* (= syn. *P. shawi*) que l'on retrouve dans les âges de Makapansgat (Pickford 2013). Cependant, cette dernière mention à *P. hypsodon* est à considérer avec précaution. L'étude de Pickford (2013) ne repose que sur l'examen d'une unique dent (un moulage de KB3276) et une description/comparaison extrêmement succincte.

A partir de 1980, une étude biochronologique basée sur les spécimens du Membre 3 de KB Est est entreprise (Vrba 1981 ; Vrba & Panagos 1982). Les deux groupes principalement représentés dans le Membre 3 sont les carnivores et les primates (humains et non-humains). La morphologie des paranthropes du Membre 3 (KB5223 et KB5063) semblent se placer avant Sterkfontein Mb.4 (~2,8 Ma, McKee 1993) et quelque peu avant Swartkrans Mb.1 (~2 Ma, Herries *et al.* 2009) si l'on considère une évolution vers une taille corporelle moyenne croissante (Vrba & Panagos 1982). Heaton (2006) étudie les cercopithécidés qui représentent 75% de l'assemblage faunique. Sur la base de l'absence de *Theropithecus oswaldi* dans le Membre 3 de KB (KB3E), il estime un âge antérieur à Swartkrans Mb.1 (~2,2 – 2 Ma) qui recense la première mention de cette espèce. En outre, l'absence de *Dinopithecus ingens*, également présent dans le Membre 1 de Swartkrans, appuie l'argument en

faveur de l'antériorité de KB3E par rapport à Swartkrans Mb.1. Une sériation faunique basée sur les grands mammifères appuie cette conclusion (McKee 1995). La réévaluation des restes du félin à dents de sabre *Dinofelis* présents à KB et KB3E indiquerait également un âge quelque peu antérieur à Swartkrans Mb.1 car deux espèces sont identifiées : *D. barlowi*, forme que l'on retrouve également à Swartkrans Mb.1 ; mais aussi *D. darti* qui est une forme ancienne reconnue à Makapansgat Mb.3 (~3,3Ma, cf. *supra*) qui pourrait être un reliquat présent à KB (cette étude).

Le Membre 2 de Kromdraai a un âge estimé à partir de la biochronologie des carnivores et des bovidés (Fourvel *et al*. 2016). La présence de *D. barlowi* sur le site atteste d'un âge ante 2 Ma puisqu'il est systématiquement remplacé par la forme évoluée *D. piveteaui* à cette période. Pour les hyénidés, *C. silberbergi* atteste aussi de l'ancienneté de l'assemblage car ce taxon est absent des sites après 2 Ma (Fourvel & Frerebeau 2022). Il en va de même pour *Prototocyon recki*, une forme éteinte de renard à oreilles de chauve-souris, qui est présente en Afrique de l'Est à Olduvai et Laetoli entre 3,5 Ma et 2 Ma (Werdelin & Dehghani 2011). Le zorille *Prepoecilogale bolti* est certainement le meilleur argument pour une date ante 2 Ma et proche de 2,5 Ma car sa distribution chronologique est limitée entre 3,7 Ma et 2,6 Ma (Werdelin & Sanders 2010 ; Werdelin & Fourvel 2025) bien qu'une mention soit faite à Cooper's D (~1,4 Ma) (O'Regan *et al*. 2013). Toutefois, sa ressemblance avec les spécimens de la *Upper Unit* de Laetoli (~3,5 Ma) plaide en faveur d'une date plus ancienne (Braga *et al*. 2017). A cela s'ajoute un autre petit carnivore, *Civettictis braini*, qui est une forme plésiomorphe de civette (Fourvel 2018). Concernant les bovidés, la cooccurrence de *Connochaetes taurinus prognu* et cf. *Connochaetes gentryi* évoque la fin du Pliocène au Kenya et les niveaux anciens d'Olduvai (Fourvel *et al*. 2016). De plus, la présence d'un caprin proche de l'espèce *Makapania broomi*, identifiée à Makapansgat Membres 3 et 4, pourrait rapprocher l'assemblage d'un âge proche de la limite Plio-Pléistocène à 2,6 Ma (Fourvel *et al*. 2016).

Datations retenues pour ce travail. La localité de KA est estimée autour de 1,8 Ma d'après la biochronologie. Kromdraai B (englobant l'ensemble du matériel) aurait un âge autour de 2 Ma (Braga *et al*. 2017 ; Bruxelles 2019). Le matériel de KB (depuis Broom jusqu'à Vrba) permet de contraindre un âge par la biochronologie aux alentours de 2 Ma. Le matériel ne peut pas être aussi jeune que KA en raison de la présence de *D. darti*, *D. barlowi* ou *P. hypsodon* mais il ne peut pas être aussi ancien que KB Mb.2 en raison de la présence de *P. robinsoni*. Enfin, pour le Membre 2 de KB, la révision de la stratigraphie et des discordances érosives entre les dépôts successifs associées au cortège faunique pourrait indiquer un âge autour de 2,5 Ma (Fourvel *et al*. 2016 ; Fourvel 2018 ; Fourvel & Frerebeau 2022)

1. 2. 4. Contexte taphonomique

L'assemblage de Kromdraai A indique une représentation squelettique, pour la classe de taille II (bovidés de 23 à 84 kg) *sensu* Brain (1981), couvrant pratiquement l'ensemble du squelette (axial, appendiculaire et cranio-dentaire). Cela indique que les os sont consommées modérément,

permettant la conservation des éléments moins résistants (p. ex. partie proximale des humérus ou tibias), associé à un recouvrement par les sédiments rapide (Brain 1981). Des traces de consommation par les carnivores sont attestées de manière plus ou moins certaine sur 31 restes, tandis que les traces attribuables au porc-épic sont à la marge avec 5 fossiles impactés (Brain 1981). Bien que des parties squelettiques articulées soient retrouvées, l'assemblage dans son entièreté ne comporte pas suffisamment de portions squelettiques ou squelettes articulés pour indiquer un piégeage naturel. De plus, la présence des traces de consommation par les carnivores tendent à indiquer une fonction de repaire (Brain 1981). Vrba précise que la proportion de juvéniles n'augmente pas en fonction de la classe de taille de bovidé indiquant alors des prédateurs capables d'accumuler de grosses proies, tels que des félins à dents de sabre (Brain 1981). En outre, les bovidés de taille II (*sensu* Brain 1981), dont les squelettes sont peu impactés, peuvent également être imputé à des félins (p. ex. léopards) tandis que les restes fragmentés sont le fait de l'hyène (Brain 1981). Pour terminer, à partir du ratio ongulé/carnivore, Brain (1981) estime que KA est un assemblage mixte accumulé à la fois par des félins et des hyénidés.

La taphonomie de Kromdraai B est étudiée par Brain (1981) pour les couches 1, 2 et 3 puis par Vrba & Panagos (1982) pour l'extension Est de KB Mb.3. L'étude taphonomique issue du matériel fouillé par Broom et Brain entre 1938 et 1956 rassemble 4981 restes osseux (Brain 1981). Les bovidés sont bien présents de la classe I à la classe III avec ensuite seulement un individu pour la classe IV *sensu* Brain (1981). Les carnivores sont également bien représentés dans l'assemblage (Brain 1981). La caractéristique la plus marquante de l'échantillon est son extrême fragmentation, ce qui ne permet pas d'étudier les taux de survie pour les différents éléments squelettiques. L'échantillon est trop fragmenté et trop petit pour émettre une hypothèse sur la présence ou l'absence de certaines parties squelettiques (Brain 1981). Cette extrême fragmentation est également un frein à l'identification de traces sur les surfaces osseuses. Seules quatre traces de consommation par les carnivores sont identifiées, dont une sur le coxal de *P. robustus* TM1605 (récemment révisé, voir Fourvel *et al.* 2018). Un seul reste avec des traces de porc-épic est recensé (Brain 1981). Brain (1975) avait imputé la fragmentation de l'assemblage à l'action des homininés, toutefois, dès 1981, il revient sur cette hypothèse et évoque une possible action des carnivores, notamment des hyènes (Brain 1981). L'analyse taphonomique de KB3E par Vrba & Panagos (1982) vient affiner le scénario proposé par Brain. 70% du matériel du Membre 3 est fragmenté bien qu'il soit, dans de nombreux cas, retrouvé en connexion anatomique lâche. Les auteurs supposent alors que cette forte fragmentation de l'assemblage est due à une accumulation en milieu humide, voire d'eau stagnante, (fond de cavité) fragilisant les os qui ont ensuite subi une forte compaction sédimentaire (Vrba & Panagos 1982). Des traces de consommation par les carnivores sont constatées avec des mandibules dont le processus angulaire est rogné, des scapulas et des os iliaques comportant des arrachements ou encore des traces de crocs. En dépit de ces quelques traces, l'assemblage semble avoir été peu modifié par les carnivores en comparaison de ce que Brain (1981) identifie comme étant un repaire de carnivore. Les épiphyses ne sont pas rognées, les diaphyses sont intactes et les autopodes de primates sont

retrouvés en connexion (Vrba & Panagos 1982). En outre, l'assemblage est caractérisé par une forte proportion de primates et de carnivores tandis que les ongulés sont quasiment absents, ce qui n'est pas le reflet d'une accumulation faite par les carnivores. Les auteurs supposent alors une origine « *autopod* » des individus retrouvés, c'est-à-dire que les animaux sont arrivés d'eux-mêmes à l'endroit de l'accumulation, ce qui est généralement la résultante d'un piégeage naturel dans une dépression (p. ex. aven). La présence de l'hippopotame et des quelques ongulés peut s'expliquer par une chute accidentelle tandis que les primates tendent à occuper les entrées de cavités où la végétation est en surplomb. Les carnivores viennent consommer les carcasses des animaux pris au piège, au risque de subir le même sort à leur tour (Brain 1981 ; Vrba & Panagos 1982). Ainsi, l'accumulation de KB3E est interprétée comme un piégeage naturel qui n'est ni le fruit d'une accumulation faite par les carnivores, ni par les homininés (Vrba & Panagos 1982).

L'analyse taphonomique de Kromdraai Membre 2 est réalisée par Fourvel *et al*. (2018). L'étude des classes d'âge pour les bovidés et les cercopithécidés indique une domination des adultes. Ce profil de mortalité est interprété comme une sélection préférentielle de cette classe d'âge par les prédateurs. Chaque classe de taille de proie est représentée par des éléments squelettiques distincts. Pour les bovidés de petite à moyenne taille, ce sont les ceintures scapulaires et pelviennes avec les os longs qui dominent tandis que pour les bovidés de grande taille ce sont les éléments crâniens. Les cercopithécidés observent une forte représentation du squelette appendiculaire et une domination des éléments cranio-dentaires (Fourvel *et al*. 2018). Cette distribution squelettique comparée à des repaires d'hyénidés modernes mais en évidence le rôle de ces prédateurs dans l'accumulation (Fourvel *et al*. 2018). Concernant la fragmentation osseuse, les ossements des bovidés de petite à moyenne taille sont représentés principalement par des cylindres diaphysaires et des épiphyses. Les extrémités isolées sont toutefois plus fréquentes pour les petits bovidés, indiquant un schéma de réduction plus avancé (Fourvel *et al*. 2018). Les vestiges pour les bovidés de grande taille sont trop peu nombreux pour obtenir des interprétations fiables. Quant aux cercopithécidés, le schéma de fragmentation est distinct de celui des bovidés, avec une proportion plus élevée de cylindres diaphysaires associée à une absence d'extrémités. Le degré de fragmentation de l'assemblage du Membre 2 a été comparé à des assemblages issues de tanières d'hyènes modernes révélant le fort degré de similarité entre le site fossile et ces dernières (Fourvel *et al*. 2018). Seuls les carnivores ont produit des altérations sur les surfaces osseuses avec traces de consommation et de digestion. Ainsi, la présence des traces de consommation attribuables à des hyénidés ainsi que des félidés de moyenne à grande taille, associées à l'abondance des restes de léopard, des coprolithes et de la forte représentation de bovidés de petite et moyenne taille, permettent d'établir une implication conjointe des hyènes et des félins dans l'accumulation du Membre 2. Les auteurs supposent plusieurs évènements successifs d'occupation par des hyènes et des léopards ainsi que le rôle des canidés de taille moyenne comme accumulateurs secondaires (Fourvel *et al*. 2018).

1. 2. 5. Contextes paléoanthropologique et archéologique

La localité de KA ne comporte aucun reste paléoanthropologique, en revanche du matériel lithique est exhumé dès les fouilles de Broom (Brain 1981). L'assemblage lithique de KA est composé de plus de 100 pièces appartenant chronologiquement à l'acheuléen ancien mais considérées par Kuman (2003) comme étant une forme évoluée d'oldowayen. Des manuports sont également identifiés puisque Brain parle de matériel possiblement introduit de manière artificielle sur le site (Brain 1958 ; Kuman 2003). La localité de KB n'a fourni que deux artefacts lithiques avérés parmi les blocs et galets en quartzite issus des fouilles Brain, dont un éclat de chert (Kuman 2003). Des outils en os ont également été identifiés sur la localité de KB (Stammers *et al.* 2018). Le Membre 2 de Kromdraai ne recense pas d'industrie lithique mais une vingtaine d'outils en os, encore inédits, sont identifiés par J.-B. Fourvel (comm. pers.).

Le matériel paléoanthropologique de KB, avant les fouilles de 2014, comporte 27 fossiles attribués à *P. robustus* représentant 17 individus. Parmi ce matériel, seuls 5 restes proviennent de manière certaine du Membre 3 de KBE (KB5523, KB5226, KB6067, KB5522 et KB5524) (Braga *et al.* 2022). La dent KB5523 est attribuée au genre *Homo* (Braga & Thackeray 2003) bien que, par la suite, Lacruz (2007) et Grine *et al.* (2009) la considèrent comme morphologiquement compatible au genre *Paranthropus* et que Zanolli *et al.* (2025) la réattribuent à ce dernier. Ainsi, la présence d'*Homo* sur la localité de Kromdraai B n'est pas avérée.

L'assemblage du Membre 2 est composé de 8 juvéniles et 8 adultes de *P. robustus* aux côtés de restes nouvellement attribués au genre *Homo,* correspondant à deux juvéniles et un adulte (Braga *et al.* 2022). La présence d'*Homo* dans l'assemblage du Membre 2 de Kromdraai ne fait néanmoins pas consensus (Zanolli *et al.* 2025).

1. 2. 6. Cortège faunique

La collection de Kromdraai A comporte 1847 restes osseux (Brain 1981). Le cortège faunique est dominé par les bovidés (48%), les équidés (15%), les carnivores (12%) puis les babouins (11%) (Brain 1981). Les carnivores de KA font l'objet de plusieurs études, principalement par Ewer (Ewer 1955a, 1955b, 1955c, 1956a, 1956b ; Turner 1986). Elle décrit l'holotype de *Hyaena bellax* (Ewer 1955c) qui sera plus tard mis en synonymie avec le genre *Pachycrocuta* par Turner (1986). Les cercopithécidés font également l'objet de différents articles (Freedman 1957 ; Freedman & Brain 1972 ; Delson 1984, 1988). Les bovidés sont étudiés par Vrba (1974). L'ensemble des autres groupes est abordé dans la monographie de Brain (1981).

Le matériel de KB recense 4985 restes osseux pour les fouilles Broom-Brain (Brain 1981). Concernant les fouilles de Vrba (KB3E), le nombre de spécimens mis au jour n'est pas précisé par Vrba & Panagos (1982) mais ils estiment un NMI de 21 individus (dont principalement des primates et carnivores).

Les fouilles de Braga totalisent plus de 6000 spécimens dont 1408 sont identifiés (Braga *et al.* 2017 ; Fourvel & Thackeray 2022). La faune mammalienne de Kromdraai Mb.2 montre une diversité taxinomique importante avec 8 ordres et 16 familles pour un minimum de 119 individus (Fourvel *et al.* 2018). Le cortège de la grande faune est dominé par les bovidés (48%), les carnivores (25,4%) et les primates (20,3%). Les bovidés sont majoritairement représentés par les Alcelaphini, les Antilopini suivi des Reduncini. La diversité est importante depuis les petits antilopinés (p. ex. *Ourebia ourebi*) jusqu'aux grands tragélaphinés (Fourvel *et al.* 2018). Hanon *et al.* (2022) reprend la précédente étude et indique que la liste faunique obtenue ne diffère que légèrement de la précédente avec quatre taxons révisés. Les carnivores sont étudiés par Fourvel *et al.* 2016 et une nouvelle espèce de canidé, *Canis hewitti* (holotype KW9571) est décrite (Fourvel & Frerebeau 2022). Les cercopithécidés n'ont pas encore fait l'objet d'une étude approfondie et la diversité spécifique est faible en raison de l'absence d'identification plus précise car la majorité de l'échantillon est classée en « *Papio-Parapapio* » aux côtés de la présence d'un galagidé (Fourvel *et al.* 2018). Il est possible que le matériel recèle la présence d'un colobiné, probablement *Cercopithecoide*s, dont la caractérisation reste à préciser (Fourvel comm. pers.)

1. 2. 7. Contexte paléoenvironnemental

Le matériel de KB antérieur aux fouilles de Braga et le Membre 3 de KB Est ont fait l'objet de restitutions paléoenvironnementales. Partridge indique que les sédiments à texture fine (limons et argiles) sont 50% plus abondants à KB Est que dans les autres Membres de la formation de Sterkfontein, indiquant un degré d'altération et de pédogénèse plus élevé, ce qui pourrait s'expliquer par un climat nettement plus humide que le climat actuel (Partridge 1982 dans Braga *et al.* 2017). Vrba (1975) élabore un « critère Antilopini-Alcelaphini » (AAC) pour discriminer les deux grands types de formation végétale : paysage ouvert (p. ex. plaines herbacées) et paysage fermé (p. ex. paysage avec un couvert végétal plus ou moins important). Ce ratio est toujours supérieur à 60% dans le premier cas tandis qu'il est systématiquement inférieur à 30% dans le second (Vrba 1975). KB a un ratio supérieur à 80%, ce qui indique un paysage ouvert.

Des analyses paléoenvironnementales sont menées par Hanon *et al.* (2022) pour le Membre 2, à partir d'analyse de correspondance entre les spécificités écologiques des bovidés (habitat, diète, besoin en eau) et les sites du *Cradle of Humankind*. L'analyse indique deux grands groupes de sites interprétés comme le groupe des sites à environnement sec-ouvert le groupe des sites à environnement humide-fermé (Hanon *et al.* 2022). Pour Kromdraai Mb.2, les espèces de bovidés adaptées aux environnements secs et ouverts de savane dominent l'assemblage (Alcelaphini et Antilopini) (Hanon *et al.* 2022). Fourvel & Thackeray (2022) nuancent néanmoins cette proposition de paléoenvironnement en soulignant la présence des tragélaphinés, ainsi que des genres *Parapapio* et *Cercopithecoide*s qui sont des taxons inféodés aux milieux boisés.

La localité de Kromdraai A ne bénéficie d'aucune reconstruction paléoenvironnementale en dehors d'une estimation du ratio « Antilopini-Alcelaphini » qui est supérieur à 80%, indiquant alors un environnement ouvert (Vrba 1975).

1. 2. 8. Matériel étudié

Le matériel étudié pour la localité de Kromdraai A comporte 235 restes de carnivores dont 62 canidés, 115 hyénidés et 58 félidés. Comme l'ensemble des collections issues des fouilles historiques du *Cradle of Humankind*, la collection est conservée au National Ditsong Museum à Pretoria.

Le matériel de Kromdraai B provient des fouilles Brain (1955-56) et des fouilles du Membre 3 de Vrba (1977-81). Un total de 145 restes sont étudiés dont 28 canidés, 2 hyénidés et 115 félidés.

Le matériel des fouilles du Membre 2 par Braga est conservé à l'ESI à l'université du Witwatersrand à Johannesburg. L'étude concerne l'ensemble du matériel de 2012 à 2018 pour un total de 367 restes dont 120 canidés, 51 hyénidés et 196 félidés.

1. 3. Sterkfontein Mb.4

1. 3. 1. Historique des recherches

Le site de Sterkfontein est décrit pour la première fois en 1895 par D. Draper, un géologue de la *Geological Society of South Africa* (Brain 1981). La grotte est exploitée pour en extraire la calcite jusqu'au début de la première guerre mondiale. A partir de 1936, R. Broom vient visiter le site et collecte les premiers restes d'australopithèque (Brain 1981). Des fouilles commencent dans la localité type en 1947, sous la direction de Broom, près de l'endroit où fut découvert le premier spécimen adulte d'australopithèque TM1511. Une semaine plus tard, ils découvrent le crâne de *Mrs Ples* (STS5) et les fouilles se poursuivent jusqu'en 1949 (Brain 1981).

En 1956, R. J. Mason et Brain fouillent l'*overburden* (couche stérile de surface) entre le *West Pit* et la localité type, ce qui leur permet d'établir que les dépôts supérieurs entre les deux sont continus. Des fouilles sont alors menées en 1957 et 1958 par J. T. Robinson. Plus de 200 artéfacts sont découverts avec des outils en os et des restes osseux, dans ce qui sera définit comme le Membre 5 (Brain 1981).

En 1966, des travaux reprennent sous la direction de P. Tobias et A. Hugues afin d'établir la relation stratigraphique entre le Membre 4 et le Membre 5 (Reynolds & Kibii 2011). En 1976, le premier reste d'*Homo* (StW53) est découvert dans le Membre 5. Les fouilles continuent ensuite avec Tobias et le paléoanthropologue R. Clarke qui découvre le squelette d'australopithèque complet à 95% StW573, *Little Foot* dans le Membre 2 du dépôt de la Silberberg Grotto en 1997 (Reynolds & Kibii 2011). Des recherches ont toujours lieu, sous la direction de D. Stratford, notamment dans la *Name Chamber* (Sewell *et al*. 2022).

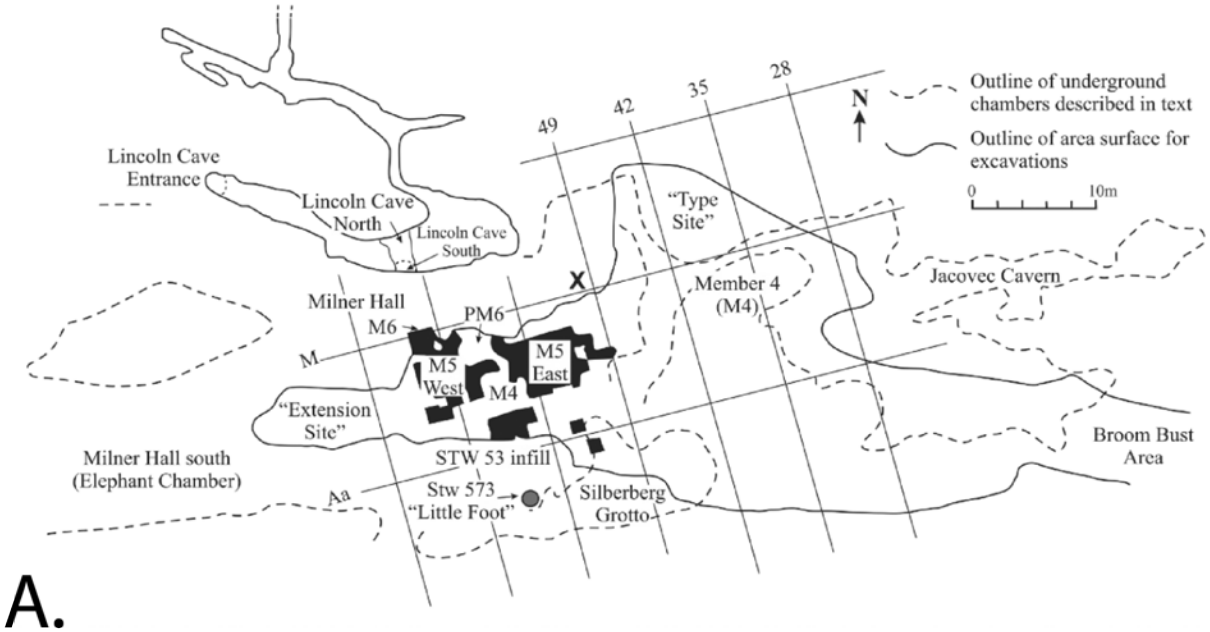
Ainsi, depuis 1935, les fouilles se sont succédées avec une seule interruption lors de la seconde guerre mondiale. En 80 ans, ce sont plus de 300.000 restes fauniques, 800 restes d'homininés et plus de 9000 pièces lithiques qui ont été exhumés, faisant de Sterkfontein l'un des plus important gisement archéo-paléontologique d'Afrique (Reynolds & Kibii 2011 ; Bruxelles 2019).

1. 3. 2. Contextes géomorphologique et stratigraphique

Le site de Sterkfontein consiste en un large réseau karstique souterrain comprenant des brèches fossilifères ainsi que des dépôts aujourd'hui à l'air libre suite à l'érosion du toit de la grotte (Reynolds & Bobe 2022). La séquence d'ensemble est appelée la *Sterkfontein Formation* et est découpée en six unités chronostratigraphiques, depuis la base avec le Membre 1 jusqu'au sommet avec le Membre 6 (Figure 7). Les Membres 1 à 3 sont toujours situés à l'intérieur de la grotte tandis que les Membres 4 à 6 sont en surface (Bruxelles 2019).

Figure 6. Membre 4 de Sterkfontein (© L. Bruxelles).

Le Membre 1 est constitué de divers blocs de chert et de dolomie, cimentés par de la calcite blanche. Il s'agit d'une formation interne qui ne contient pas de restes osseux. Les Membres 2 et 3 ne sont visibles que dans la partie de la Silberberg Grotto. Ce sont des apports exogènes, c'est-à-dire extérieurs à la cavité, composés de clastes et d'ossements pris dans une matrice (Bruxelles 2019). Les Membres 4 à 6 sont identifiés en surface, au-dessus de la Silberberg Grotto. Ils sont également constitués d'apports exogènes anciennement piégés dans la cavité, à partir d'au moins deux entrées successives (Bruxelles 2019).



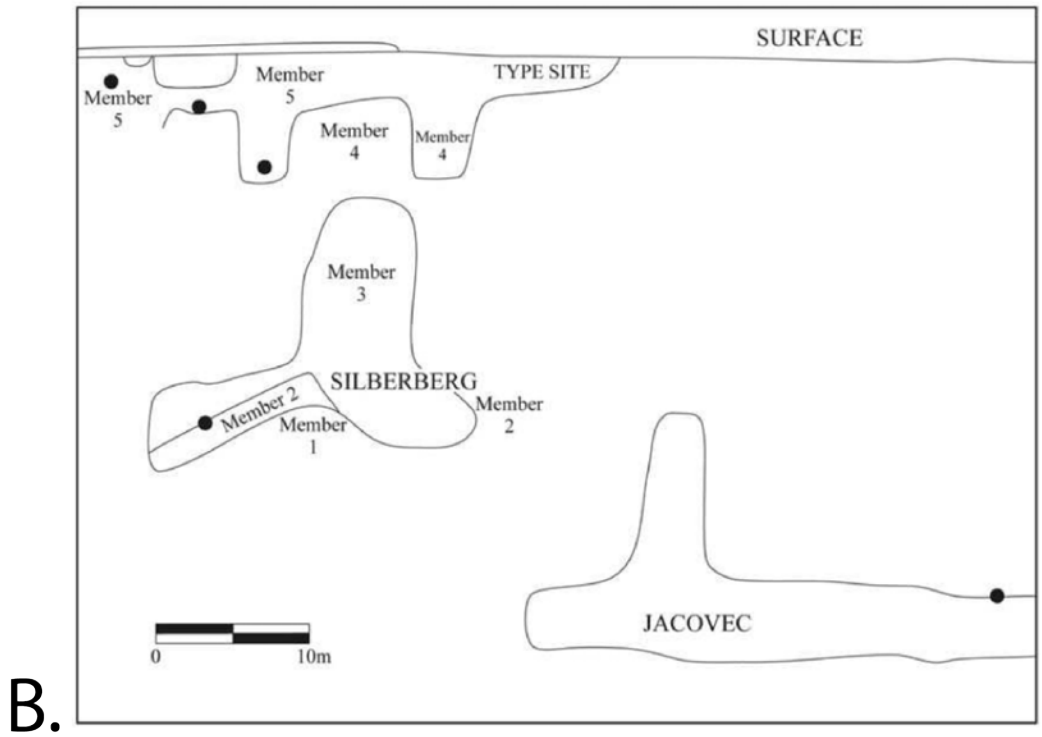


Figure 7. **A.** Plan du site de Sterkfontein d'après Sewell *et al.* 2022 (Fig. 10.2. : 93) et **B.** stratigraphie schématique de Sterkfontein d'après Clarke 2006 (Fig. 6 : p. 5).

La stratigraphie du Membre 4 est faite par Partridge (1978) qui le divise en quatre couches : Beds A – D (Reynolds & Kibii 2011) :

- Le Bed A est visible sur la localité type et dans la *Lower Cave* (Mb. 1 à 3). Il est constitué d'une couche de 2 à 3 m de hauteur de limons brun-rouges calcifiés avec quelques rares fragments osseux. On y observe une série d'effondrements successifs du toit ayant entraînés l'élargissement de l'entrée qui consistait en un puis.
- Le Bed B est aussi visible sur la localité type, dans la *Lower Cave* et dans les niveaux inférieurs de l'*Extension Site*, à l'ouest de la localité type. Il est constitué de limons sableux brun-rouges.
- Le Bed C repose sur une surface érodée du lit B. Il est visible dans la localité type et la *Lower Cave*. Sa hauteur est comprise entre 0,5 et 2 m et il est composé de limons rouges foncés bien cimentés. *Mrs Ples* provient de cette couche.
- Le Bed D est visible dans la localité Type et la *Lower Cave*. Il est constitué d'un limon brun-rouge fortement cimenté. Une discordance d'érosion sépare le lit C du lit D et représente une période avec un apport en eau plus important et des épisodes d'instabilité et d'effondrements du toit de la cavité.

1. 3. 3. Contexte chronologique

Les différents Membres de Sterkfontein couvrent une chronologie longue, depuis la fin du Pliocène jusqu'au milieu du Pléistocène moyen et début du Pléistocène supérieur. Le Membre 1 (Jacovec Cavern) et le Membre 2 (qui a livré *Little Foot*) sont les plus anciens. Le Membre 1 est daté entre 4 Ma et avant 2,36 Ma (Partridge *et al.* 2003 ; Kibii 2004) et le Membre 2 est daté entre 4 Ma et 1,8 Ma (Partridge *et al.* 2003 ; Walker *et al.* 2006 ; Pickering & Kramers 2010 ; Herries & Shaw 2011 ; Granger *et al.* 2015). Le Membre 5 est composé de différents remplissages. Le remplissage comportant le fossile StW53 attribué au genre *Homo* est daté entre 2,6 et 1,5 Ma ; celui situé à l'Est (*East Infill*) est estimé entre 2,6 et 1,5 Ma ; et celui situé à l'ouest (*West infill*) a des dates allant de 1,7 à 1,1 Ma (Kuman & Clarke 2000 ; Herries *et al.* 2009 ; Herries & Shaw 2011). Le Membre post-6 et les niveaux de la *Lincoln Cave* sont datés entre 0,5 et 0,115 Ma (Reynolds et al. 2003, 2007 ; Herries & Shaw 2011).

Nous détaillons les propositions de datation du Membre 4 car il s'agit du Membre faisant partie du corpus d'étude. Les datations sont tout d'abord biochronologiques et reposent sur des corrélations avec les dépôts Est-africains. L'étude des cercopithécidés estime un âge d'environ 2,5 Ma (Delson 1984, 1988). Une estimation fondée sur les bovidés propose un âge entre 2,8 et 2,4 Ma (Vrba 1975 ; Kuman & Clarke 2000). McKee (1993) entreprend une sériation faunique des faunes du *Cradle of Humankind* et obtient un âge entre 2,8 et 2,6 Ma pour le Membre 4. Herries & Shaw (2011) propose un âge postérieur à 2,36 Ma en raison de la présence du genre *Equus*. Des datations isotopiques U-Pb faites par Pickering & Kramers (2010) donnent un âge situé entre 2,65 et 2,01 Ma. Enfin, Herries

& Shaw (2011) ont révisé les datations par couche et proposent un âge situé entre 2,8 et 2,2 Ma pour la couche A ; entre 2,6 et 2,2 Ma pour la couche B ; puis entre 2,2 et 2 Ma pour la couche C. Toutefois, Bruxelles (2019) met en garde contre ces dates car elles proviennent de planchers intrusifs qui sont venus remplir secondairement des vides au sein du Membre 4. Les dates obtenues sont alors des limites *ante quem* au Membre 4 et son remplissage peut être bien plus ancien (Bruxelles 2019). Des datations cosmogéniques 26Al/10Be ont été lancées par Bruxelles et Granger à partir d'échantillons prélevés en 2018. Des premiers résultats indiquent une date largement antérieure à la plus ancienne estimation, avec la base du Membre 4 daté à 3,4 Ma et son sommet à 3 Ma (Bruxelles 2019).

Datations retenues pour ce travail. La date proposée par Bruxelles (2019) entre 3,4 Ma et 3 Ma est retenue pour ce travail. En effet, parmi les carnivores, *C. silberbergi* et *D. barlowi* sont des espèces ante 2 Ma. Mais le marqueur biochronologique le plus significatif est la présence de l'oviboviné *M. broomi* qui est fortement représenté à Makapansgat (3,3 Ma) et dont la seule autre occurrence est à Kromdraai Mb.2 (2,5 Ma). La faune de Sterkfontein Mb.4 est très similaire à celle de Makapansgat Mb.3 (McKee 1995), ce qui est d'ailleurs parfaitement en accord avec la présence exclusive d'*Australopithecus* et l'absence de *Paranthropus* dans les deux sites, ces derniers apparaissant vers 2,5 Ma à Kromdraai Mb.2.

1. 3. 4. Contexte taphonomique

L'analyse taphonomique est centrée sur le Membre 4 qui est l'assemblage étudié pour ce travail. Brain (1981) met en garde contre la surreprésentation des restes cranio-dentaires qui résultent d'un biais de collecte des premières fouilles, ce qui d'ailleurs empêche l'étude de la représentation squelettique. Néanmoins, la rareté des éléments postcrâniens pour les primates est frappante et il est difficile d'imputer leur absence à ce seul biais de collecte (Brain 1981). L'étude des états de surface est compliquée en raison du haut taux de fragmentation imputé à de la compaction sédimentaire et à la destruction partielle du matériel lors des activités minières (Brain 1981).

Peu de traces de carnivores sont identifiées (moins de 3%), certainement en raison de la nature extrêmement fragmentaire des restes. Toutefois, le ratio carnivores/ongulés est élevé (48,3%). De plus, la surreprésentation des primates associée à des bovidés de taille moyenne à grande, notamment représentés par des juvéniles, sont des indices pour caractériser une tanière. Le signal est donc en faveur d'une accumulation faite par les carnivores bien qu'il ne soit pas possible d'identifier plus précisément quel prédateur est responsable de l'accumulation en raison de la fragmentation de l'assemblage (Brain 1981). La taphonomie des homininés est réétudiée à partir de l'ensemble du matériel depuis 1936 jusqu'à 1999 et les auteurs arrivent à la même conclusion que celle faite par Brain (1981) : l'assemblage est significatif d'une accumulation faite par les carnivores mais la mauvaise préservation ne permet pas de pousser plus en avant les interprétations (Pickering *et al.* 2004).

1. 3. 5. Contextes paléoanthropologique et archéologique

Aucune industrie n'est identifiée dans le Membre 4 car l'ensemble des pièces lithiques, correspondant à de l'industrie oldowayenne, sont issues du Membre 5 *West* (Brain 1981 ; Reynolds & Kibii 2011). De l'industrie plus récente (Middle Stone Age) est reconnue à *Lincoln Cave* (Reynolds & Kibii 2011).

Le Membre 4 a livré des centaines de restes d'australopithèque, dont le crâne de *Mrs Ples* (Sts5) découvert par Broom, qu'il attribue à *Plesianthropus transvaalensis* (syn. *Australopithecus africanus*). Lors de la découverte de Little Foot (StW573) en 1988, Clarke attribue le spécimen à *A. prometheus* en raison de la morphologie de son crâne (Clarke & Kuman 2019). Toutefois, il existe une très forte variabilité chez le genre *Australopithecus*, n'impliquant pas nécessairement de distinction spécifique. En effet, bien qu'il semble y avoir deux morphologies distinctes l'une de l'autre (dimorphisme ?) pour le genre, plusieurs spécimens montrent des caractères intermédiaires à ces deux extrêmes (Clarke 2008). Finalement, Clarke & Kuman (2019) produise une diagnose détaillée du crâne StW573, confirmant l'existence d'*A. prometheus*. Néanmoins, la reconnaissance de cette espèce ne fait pas consensus (synthèse dans Alemseged 2023).

1. 3. 6. Cortège faunique

Le Membre 4 de Sterkfontein est dominé par les primates (69,8%), les bovidés (14,7%) et les carnivores (8,1%) (Brain 1981). Les primates comportent une diversité spécifique particulièrement importante avec la reconnaissance de six taxons. La littérature concernant cet ordre est abondante (Thackeray *et al*. 2000 ; Heaton 2006). Les carnivores sont principalement étudiés par Ewer (1955a, 1955b, 1955c, 1956a, 1956b) et Turner (1986, 1987). Les études fauniques indiquent une diversité spécifique importante chez les carnivores, trouvant une explication dans la présence de taxons rares tels que *C. brevirostris* ou *C. antiquus* (Reynolds & Kibii 2011). Ces taxons sont aujourd'hui mis en synonymie avec d'autres espèces de canidés de taille moyenne (Thabard & Fourvel 2025 ; cette étude). En outre, différents taxons indéterminés font augmenter artificiellement la diversité spécifique (Reynolds & Kibii 2011). Les bovidés sont principalement étudiés dans le travail de thèse de Vrba (1974). Kibi (2004) reprend ensuite l'étude d'une partie de l'assemblage, également dans le cadre de son doctorat. Ce groupe comporte une diversité spécifique importante avec cinq familles identifiées, depuis les Antilopini jusqu'aux Bovini (Reynolds & Kibii 2011).

1. 3. 7. Contexte paléoenvironnemental

Différentes études paléoenvironnementales sont disponibles pour le Membre 4 de Sterkfontein, utilisant différents proxys : analyse des communautés de grands vertébrés (Vrba 1974, 1975 ; Reed 1996) ; analyse des communautés de micromammifères (Avery 2001) ; étude de la locomotion des primates humains et non-humains (Wood & Richmond 2000 ; Elton 2001) ; ainsi que différentes analyses isotopiques pour identifier des régimes alimentaires (entre autres : Luyt & Lee-Thorp 2003 ; Sponheimer *et al*. 2005).

Des études plaident en faveur d'un environnement fermé de type forêt. L'étude de fragments de bois et de plantes fossiles indique un environnement de lisière de forêt équivalente aux forêts équatoriales actuelles d'Afrique centrale (Bamford 1999 dans Reynolds & Kibii 2011). Cette restitution est appuyée par la présence du colobiné arboricole, *Cercopithecoides williamsi* (Kuman & Clarke 2000). En outre, la locomotion d'*Australopithecus* démontre la nécessité d'un environnement boisé (Wood & Richmond 2000).

A l'inverse, K. Reed (1996), à partir de l'étude de la composition des communautés de grands mammifères, propose un environnement de savane arbustive en raison de la forte proportion de mammifères terrestres et frugivores et de la faible présence des espèces arboricoles.

Toutefois, la grande majorité des travaux mènent à la même restitution, à savoir un habitat en mosaïque. L'étude des bovidés met en évidence la présence conjointe de l'oviboviné *M. broomi* et des hippotraginés qui sont liés à des environnements fermés, aux côtés d'espèces marqueurs d'environnements ouverts tel que les Alcelaphini ou les Antilopini (Vrba 1974, 1975). L'analyse écomorphologique des restes postcrâniens de cercopithécidés menée par Elton (2001) indique un éventail de formations végétales depuis les environnements boisés aux environnements de prairie. L'étude des micromammifères propose également un habitat en mosaïque, avec la présence de taxons inféodés à des environnements ouverts et fermés (Avery 2001). Les analyses isotopiques du rapport strontium/calcium dans l'émail dentaire des australopithèques du Membre 4 indiquent qu'ils exploitaient des ressources alimentaires provenant à la fois de la savane et de zones boisées (Sponheimer *et al*. 2005).

Ainsi, la synthèse de ces études semblent refléter un continuum de formations végétales allant de la forêt, aux savanes boisées, jusqu'aux prairies (Reynolds & Kibii 2011).

1. 3. 8. Matériel étudié

Le matériel du Membre 4 de Sterkfontein est conservé au Ditsong, à l'exception des restes d'*Homotherium* qui ont été localisé à l'ESI à Johannesburg malgré une dernière mention dans la littérature stipulant leur conservation au Ditsong (Turner 1986). Ce matériel a de nouveau disparu (après réalisation de la présente étude) en septembre 2024.

Un total de 69 restes de carnivores sont étudiés dont sept canidés, cinq hyénidés et 57 félidés. A cela se rajoute deux restes d'hyénidés provenant du Membre 2, étudiés dans le cadre de la révision paléontologique et qui ne sont pas pris en compte dans l'analyse paléoécologique.

1. 4. Swartkrans

1. 4. 1. Historique des recherches

C'est en 1948, alors que Broom et Robinson sont en train de fouiller la localité type de Sterkfontein, que l'Université de Californie leur propose une aide financière pour fouiller un nouveau site fossilifère, Swartkrans, situé à 1 km sur l'autre rive de la Bloubank (Brain 1981). Dès la première semaine de fouille, une mandibule d'homininé est mise au jour. La fouille va se poursuivre jusqu'en 1953, puis connaître une pause de douze ans, avant que Brain ne reprenne le site en 1965 (Brain 1981).

Figure 8. Photographie de la fouille de Swartkrans (© G. Fleury).

Lors de cette nouvelle campagne, Brain et son équipe se rendent compte que la grotte a été exploitée comme carrière bien avant sa découverte en 1948. Une fois les opérations minières terminées, elle fut remblayée avec les gravats précédemment extraits (Brain 1981). Le travail pour extraire à nouveau les gravats s'est avéré laborieux et s'étendra jusqu'en 1973. De nombreux fossiles ont été découverts, avec évidemment une absence de position stratigraphique. A partir de 1973, le but principal des fouilles est de comprendre le remplissage et d'établir une stratigraphie, ce qui a permis de réattribuer une provenance stratigraphique aux fossiles précédemment découverts (Brain 1981 ; Reynolds & Bobe 2022). A partir de 1979, Brain entreprend des fouilles *in situ* jusqu'en 1986 et récupère des dizaines de milliers d'ossements provenant des Mb.1, Mb.2 et Mb.3 nouvellement reconnus lors de ces travaux (Reynolds & Bobe 2022).

En 2012, T. Pickering reprend les fouilles à Swartkrans avec M. Sutton puis avec M. Caruana à partir de 2016. Au cours de ces nouvelles campagnes, 400 restes supplémentaires d'homininés sont exhumés (Bruxelles 2019). A partir de 2017, les fouilles se concentrent sur un nouveau niveau identifié, le « Pre-Member 1 », plus ancien que le Membre 1 ; mais également sur le Membre 3 qui a livré, ce qui avait été interprété par Brain (1993), comme des traces de maitrise du feu (Bruxelles 2019).

1. 4. 2. Contextes géomorphologique et stratigraphique

La géomorphologie et la stratigraphie du site sont complexes et indiquent plusieurs cycles répétés d'érosion et de dépôts formant cinq Membres morcelés en différentes parties (De Ruiter 2022) (Figure 9). Avant la reprise des fouilles *in situ* par Brain et le déblaiement des gravats qui comblaient la cavité, on considérait qu'il n'y avait que deux Membres principaux à Swartkrans, les Membres 1 et 2 (De Ruiter 2022). La stratigraphie révisée par De Ruiter (2022) est établie d'après celle de Brain (1993) :

- Membre 1 : Brain découvre que le Membre 1 n'est pas un seul niveau uniforme lorsqu'il se rend compte que le dépôt n'était en réalité qu'une brèche calcifiée isolée qui adhérait à la paroi nord et qui avait été sous-creusée par l'érosion avant que la cavité ne soit comblée par des sédiments plus récents. C'est ainsi qu'il décrit le Mb.1 « *Hanging remnant* » et qu'il suppose qu'un dépôt sous-jacent, et donc plus ancien doit exister, il s'agit du Mb.1 « *Lower Bank* » qui sera localisé sous la forme d'un dépôt non calcifié s'étendant sur une grande partie du site. Ces deux niveaux composent le Membre 1 et sont les plus anciens du site.
    - Le Mb.1 *Lower Bank* se forme à partir d'un puits qui a permis l'entrée de sédiments dans la cavité, formant un cône d'éboulis comprenant du matériel osseux.
    - Le Mb.1 *Hanging Remnant* va se former à la suite, lorsque le puits ayant permis l'accumulation du Mb.1 *Lower Bank* va s'obstruer et que d'autres puits vont se former, dont l'un qui va s'ouvrir au-dessus de la paroi nord, permettant à nouveau l'entrée de sédiments riches en os.
- Membre 2 : à la suite de l'accumulation du Mb.1 *Hanging Remnant* une phase d'érosion commence. L'eau rentre par une nouvelle ouverture située entre les murs nord et sud et elle creuse une galerie entre le Mb.1 *Hanging Remnant* et le Mb.1 *Lower Bank*. Cette galerie est ensuite comblée par des sédiments contenant des ossements et forme le Membre 2.
- Membre 3 : une nouvelle période d'érosion vient creuser une nouvelle galerie le long de la paroi ouest de la cavité et détruit des parties des Membres 1 et 2. Cette galerie est ensuite comblée par des sédiments riches en os et forme ainsi le Membre 3.

Une partie du Membre 2 et la quasi-totalité du Membre 3 vont se décalcifier tandis que l'érosion du versant va progressivement décapiter la majeure partie du toit de la cavité, créant des dépressions dans les anciens sédiments. Ils seront par la suite comblés, ce qui formera les Membres 4 et 5, qui sont largement postérieurs aux Membres plio-pléistocènes. Le Membre 4 correspond au *Middle Stone Age* tandis que le Membre 5 est Holocène (De Ruiter 2022).

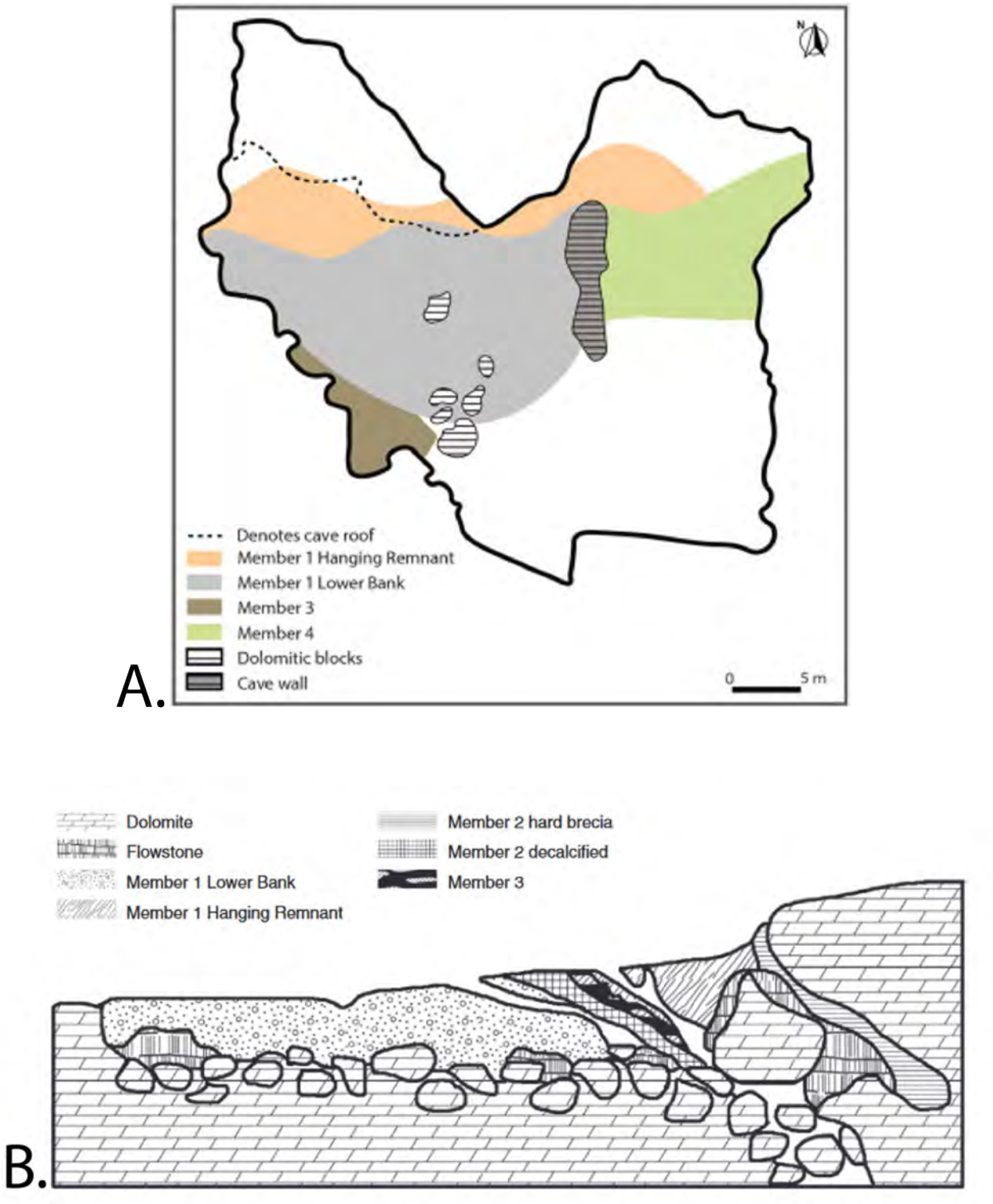


Figure 9. **A.** Plan du site de Swartkrans d'après Linchamps *et al.* 2025 (Fig. 1 : p. 2), **B.** Stratigraphie schématique de Swartkrans d'après De Ruiter 2022 (Fig. 11.1 : p. 103).

1. 4. 3. Contexte chronologique

L'âge des différents Membres de Swartkrans a tout d'abord été évalué par biochronologie. Le Mb.1 *Hanging Remnant* est évalué par Vrba (1975) entre 2 et 1 Ma, à partir des bovidés. D'autres corrélations fauniques permettront d'affiner la fourchette entre 2 et 1,5 Ma (Vrba 1985). Ensuite, Brain (1993) donne un âge situé entre 1,8 Ma et 1 Ma pour les Membres 1 à 3. Herries *et al*. (2009) proposent de nouvelles dates basées sur des mesures paléomagnétiques et de résonance de spin électronique (ESR) avec le Membre 1 daté à ~2 Ma, le Membre 2 daté à 1,7 – 1,1 Ma et enfin le Membre 3 daté à 1 – 0,6 Ma. Pickering *et al*. (2011) font des datations basées sur les rapports U/Pb et proposent un âge de 1,9 – 1,8 Ma pour le Membre 1 et un âge maximum de 1,7 Ma pour le Membre 2. Ces datations concordent avec les datations cosmogéniques de Gibbon *et al*. (2014) qui donne une estimation de 1,99 Ma pour le Membre 1 et de 0,9 Ma pour le Membre 3. Enfin, Kuman *et al*. (2021) propose une nouvelle datation U-Pb à 2,22 Ma pour le Mb.1 *Lower Bank*.

Datations choisies pour ce travail. Pour le site de Swartkrans, et contrairement aux autres sites du *Cradle of Humankind*, les datations ne divergent pas drastiquement entre elles. Pour le Membre 1, deux méthodes obtiennent le même âge avec une estimation à 2 Ma par ESR et de 1,9 à 2,2 Ma par U-Pb. Un âge aux alentours de 2 – 2,2 Ma est donc retenu. Le Membre 2 obtient un âge maximum à 1,7 Ma avec l'U-Pb ainsi que le paléomagnétisme et l'ESR, et cette limite sera donc choisie. Enfin, le Membre 3 obtient également un âge maximum entre 1 et 0,9 Ma par les mêmes méthodes et cette date est gardée.

1. 4. 4. Contexte taphonomique

Dans le Membre 1 *Lower Bank*, Brain (1981) constate une surreprésentation des restes cranio-dentaires des primates et des carnivores qui résulte d'un biais de collecte (similaire à Sterkfontein Mb.4), ce qui, pour autant, n'explique pas complètement l'absence des restes postcrâniens de primates. Les bovidés ont une représentation squelettique plus complète mais l'échantillon reste trop partiel pour établir une représentation squelettique. Les restes qui leur sont attribués montrent des traces de consommation par les carnivores (Brain 1981). La cavité semble avoir été utilisée régulièrement comme tanière avec un total de 50 coprolithes retrouvés et 131 ossements comportant des traces de consommation. Les primates (homininés inclus) représentent 21,2% de l'assemblage et les bovidés 33,1%. La forte présence des primates indiquerait que ces derniers utilisaient l'entrée de la cavité comme lieu de nichage (*sleeping site*) où ils pouvaient être ponctuellement prédatés par les carnivores (Brain 1993).

Le Membre 2 est représenté par 25,5% de primates et la représentation des bovidés comporte une particularité car la moitié est constituée uniquement par l'espèce *Antidorcas bondi*, avec un total de 2860 restes (Brain 1981). Ce sous-échantillon a permis d'évaluer les taux de survie des différents éléments squelettiques, ce qui met en lumière une conservation différentielle : le squelette axial est particulièrement mal conservé, tous comme les proximales d'humérus et de tibia tandis que les

épiphyses distales sont bien représentées (Brain 1981). L'ensemble de l'assemblage du Membre 2 indique un signal fort de consommation par les carnivores avec 414 os comportant des traces. Plus particulièrement, l'accumulation d'*A. bondi* est imputée au léopard, tout comme l'accumulation importante d'hyrax (47 individus). La présence de nombreux restes de petits carnivores pourraient quant à eux être le fruit de collectes par l'hyène brune (Brain 1981). Ainsi, Brain propose que l'entrée de la cavité lors du Membre 2 était toujours utilisée comme lieu de nichage mais que de manière synchrone les carnivores y ont accumulé de l'os (Brain 1993).

Contrairement aux Membres antérieurs, le Membre 3 comporte moins de primates (8,5%) tandis que les bovidés sont plus fortement représentés (51,1%). Les carnivores représentent 18,8% de l'assemblage et sont responsables de l'accumulation. Parmi les ossements, 197 comportent des traces de consommation.

Ainsi, Pickering *et al*. (2008) suggère que le Membre 1 est accumulé par le léopard et que les Membres 2 et 3 sont accumulés par le léopard et l'hyène.

1. 4. 5. Contextes paléoanthropologique & archéologique

La première mandibule découverte à Swartrkans en 1948 est attribuée à *Paranthropus crassidens* (Broom 1949) avant d'être rattachée à *P. robustus* (Robinson 1954). Broom & Robinson (1949) identifient une nouvelle espèce d'homininé, *Telanthropus capensis*, décrite à partir des mandibules (SK15 et SK45). Elles seront ensuite réattribuées au genre *Homo* (Grine 2001 dans Antón 2012). Ainsi, en 1950, Broom et Robinson publient la première preuve de la coexistence entre *early Homo* et *Paranthropus* (Brain 1981). Depuis lors, de nombreuses études ont été faites et reconnaissent le genre *Homo* à partir de restes cranio-dentaires dans les Membres 1 et 2 (synthèse dans Antón, 2012) tandis que Zanolli *et al*. (2025) ne reconnaissent son existence que dans le Membre 1.

Si la cooccurrence entre *P. robustus* et *early Homo* est attestée à partir de matériel cranio-dentaire ne laissant pas de doute quant aux attributions dans les Membres 1 et 2 de Swartkrans, aucun reste n'est identifié dans le Membre 3 (Grine 1993). C'est un cinquième métatarsien (SKX33360) et une phalange distale d'un doigt de la main (SKX27504) qui attestent de sa présence, avec une morphologie semblable à celle du genre *Homo* en dépit d'une petite taille (Susman 1993). De la même manière, une autre phalange de doigt de la main (SKX27431) a une courbure se rapprochant de ce qui est observé chez le genre *Homo* plutôt que *Paranthropus* (Susman 1993).

Le Membre 1 comporte 2147 artefacts principalement en chert et quartz, dont un chopper. Le Membre 2 recense un total de 388 artefacts dont sept choppers. La technologie lithique du Membre 3 ne diffère pas significativement de celle du Membre 2 et un total de 299 artefacts y est retrouvé (Brain 1993 ; Kuman 2023). Il ne semble pas y avoir de différences significatives entre les assemblages lithiques des trois Membres qui sont tous identifiés comme de l'oldowayen développé ou de l'acheuléen précoce (Brain 1993 ; Kuman 2023). A cela s'ajoute la présence d'outils en os. Le Membre 1 *Lower*

Bank comporte 17 outils en os, le Membre 2 en comporte 11 tandis que le Membre 3 en comporte 40 (Brain 1993). Des traces de boucherie et des traces de percussion sont formellement identifiées dans le Membre 2 (Brain 1993). Enfin, le Membre 3 comporteraient des traces de maitrise du feu décrites par Brain (1993) qui sont aujourd'hui fortement remises en question (Pickering *et al*. 2008).

1. 4. 6. Cortège faunique

Le cortège faunique du Membre 1 *Lower Bank* comprend un total de 2415 restes, le Membre 2 de 6007 restes et le Membre 3 de 3805 restes, en incluant la microfaune, l'avifaune et l'herpétofaune (De Ruiter 2022 ; cette étude). En raison de l'attention particulière accordée aux homininés, il est possible qu'ils soient surreprésentés dans les assemblages par rapport aux autres groupes taxinomiques qui n'ont pas bénéficié des mêmes études (De Ruiter 2022). Ils représentent le groupe qui cumule le plus de publications (entre autres : Broom & Robinson 1949 ; Grine 1993 ; Clarke & Kuman 2019). Les cercopithécidés font aussi l'objet de différents articles, dont la description de la nouvelle espèce *P. robinsoni* par Freedman (1957) puis de sa réattribution à *P. hamadryas robinsoni* (Watson 1993). L'holotype de la sous-espèce *Theropithecus oswaldi danieli*, tout comme l'hololype du colobiné *Cercopithecoides molletti*, sont décrit par Freedman (1957) sur le site avant que le second ne soit mis en synonymie avec *C. williamsi* (De Ruiter 2022). Les carnivores sont aussi un groupe bénéficiant de publications variées, notamment par Ewer (1955a, 1955b, 1955c, 1956a, 1956b) et Turner (1984, 1986, 1988). Quant aux bovidés qui constituent le plus grand nombre de restes parmi les Membres, ils bénéficient d'une étude détaillée par Vrba (1974) dans le cadre de sa thèse.

1. 4. 7. Contexte paléoenvironnemental

La majorité des restitutions paléoenvironnementales sont basées sur les assemblages fauniques complétées par quelques analyses isotopiques. Depuis les années 1970, les études sur le paléoenvironnement de Swartkrans sont nombreuses et proposent différentes restitutions, ce qui a donné lieu à des débats et une multiplication des proxys dans le but de préciser les interprétations (De Ruiter 2022).

Butzer (1976) étudie la lithostratigraphie du Membre 1 *Hanging Remnant* et du Membre 2. Il considère que l'environnement est constitué de prairies ouvertes et de savanes arborées avec des fluctuations au cours du temps. Le « critère Antilopini – Alcelaphini » (AAC) de Vrba (1975) indique, pour les Membres 1 à 3, que les environnements sont particulièrement arides et ouverts. Lors des fouilles Brain, les assemblages sont largement complétés et de nombreuses espèces inféodées à des milieux humides (loutre, mangouste des marais, hippopotame) viennent nuancer les interprétations faites par Vrba (Brain 1993). Toutefois, l'étude de la structure des communautés (Reed 1996) et l'étude des micromammifères (Avery 2001) indique au contraire des environnements ouverts avec des changements environnementaux au cours du temps menant à des prairies et zones boisées. De la même manière, l'étude de la locomotion des papioninés indique un environnement allant de la prairie ouverte à des environnements boisés (Elton 2001).

De nouvelles analyses à partir de la structure des communautés menées par De Ruiter (2022) indiquent un habitat ouvert dominé par des prairies pour le Membre 1 *Lower Bank* avec la présence d'une rivière. Le Membre 1 *Hanging Remnant* montre un environnement similaire mais avec une composante boisée plus marquée. Les Membres 2 et 3 indiquent également un paysage relativement ouvert avec toutefois la persistance de zones boisées et toujours la présence de la rivière (De Ruiter 2022).

1. 4. 8. Matériel étudié

L'ensemble du matériel du site de Swartkrans (SK ou SKX) est conservé au Ditsong et provient des fouilles de Brain. Les carnivores du Membre 1 proviennent tous de la *Lower Bank* et totalisent 208 restes dont 51 canidés, 84 hyénidés et 73 félidés. Le matériel du Membre 2 totalise 130 restes dont 82 canidés, 14 hyénidés et 34 félidés. Le Matériel du Membre 3 totalise 257 restes dont 132 canidés, 80 hyénidés et 45 félidés. A cela s'ajoute 30 carnivores dont la provenance parmi les Membres est incertaine et qui ne sont pas pris en compte dans les analyses paléoécologiques.

1. 5. Cooper's

1. 5. 1. Historique des recherches

Les premières découvertes liées à la grotte de Cooper ne sont pas claires. Des fossiles de mammifères sont collectés par J. Staz et J.C. Middleton Shaw autour de la ferme appartenant à M. Cooper au début des années 1930 (Middleton Shaw 1937, 1939, 1940 dans Steininger 2011). C'est en 1938 que Staz découvre des centaines de blocs de brèche issus de l'exploitation minière de la grotte, dont un bloc comportant une troisième molaire supérieure d'homininé (Steininger 2011). La provenance de cette dent étant incertaine, Brain va pendant quelques mois (entre 1954 et 1955), faire des prospections dans les tas de déblais issus de l'exploitation minière pour chercher davantage de fossiles. Il nomme cette localité Cooper's B (Steininger 2011). Toutefois, ne trouvant pas de fossiles d'homininés, le site sera très vite laissé de côté (De Ruiter *et al.* 2009).

Au début des années 2000, de nouveaux restes d'homininés sont identifiés parmi le matériel conservé au Ditsong, ce qui relance l'intérêt pour le site de Cooper's. Des fouilles commencent dès 2001 dans le dépôt inexploré de Cooper's D (De Ruiter *et al.* 2009).

1. 5. 2. Contextes géomorphologique et stratigraphique

La grotte de Cooper est un ensemble de trois remplissages sédimentaires : Cooper's A, B et D (De Ruiter *et al.* 2009) (Figure 11). La relation stratigraphique entre les dépôts A et B est incertaine et il est possible qu'il s'agisse du même remplissage sédimentaire. En revanche, Cooper's D est un dépôt spatialement distinct (De Ruiter 2022). Il est composé de deux zones de dépôts distinctes correspondant à deux parties de la grotte : Cooper's D Est et Cooper's D Ouest (De Ruiter *et al.* 2009).

Le dépôt Est repose directement sur le substrat dolomitique de la cavité. Au nord, une poche de sédiments non fossilifères, car provenant d'un remplissage interne, représente une période antérieure à l'ouverture de la grotte. Les sédiments fossilifères sont situés au centre et forment deux unités distinctement séparées par un contact érosif. Elles sont superposées et comportent quasiment le même sédiment avec une matrice sableuse brun-rouge incluant des clastes de dolomie et des fossiles. Elles forment le faciès A (De Ruiter *et al.* 2009).

La base du dépôt Ouest est composée de stalagmites surmontées de sédiments brun-rouges comportant des clastes de dolomies. Au-dessus de cette unité, une série de petites concrétions indique une interruption de la sédimentation. L'unité sédimentaire suivante a une matrice sableuse brun-rouge riche en ossements de grands mammifères. Elle est séparée d'une dernière unité par une série de petites concrétions. Cette dernière comporte les mêmes caractéristiques que la précédente et est également riche en ossements de macrofaune. Cet ensemble d'unités est décrit comme le faciès B (De Ruiter *et al.* 2009). Au nord du dépôt Ouest, un troisième type de sédiment est observé et constitue le faciès C. Il est sableux, brun-rouge, stratifié et très riche en fossiles de microfaune. En outre, contrairement aux deux autres faciès A et B, il ne comporte aucun claste de dolomie (De Ruiter *et al.* 2009).

1. 5. 3. Contexte chronologique

L'âge de Cooper's D a tout d'abord été estimé par biochronologie. Les suidés *Metridiochoerus andrewsi* et *Metridiochoerus modestus* sont corrélés au Membre KBS de la formation de Koobi Fora en Afrique de l'Est, suggérant un âge situé entre 1,88 et 1,64 Ma (Harris & White 1979 dans De Ruiter 2022). Des biozonations basées sur la faune Est-africaine, menées par Delson (Delson 1984, 1988), donnent un âge compris entre 1,9 et 1,65 Ma (De Ruiter 2022). Enfin, l'étude de la grande faune menée par Berger *et al.* (2003) donne un âge pour l'ensemble du site allant de 1,9 à 1,6 Ma.

De Ruiter *et al.* (2009) ont mené une série de datations en utilisant la méthode Uranium-Plomb (U-Pb). Les planchers stalagmitiques des dépôts Est et ouest sur lesquels repose l'ensemble des faciès ont donné un âge de

Figure 10. Photographie des fouilles de Cooper's D (© J.-B. Fourvel)

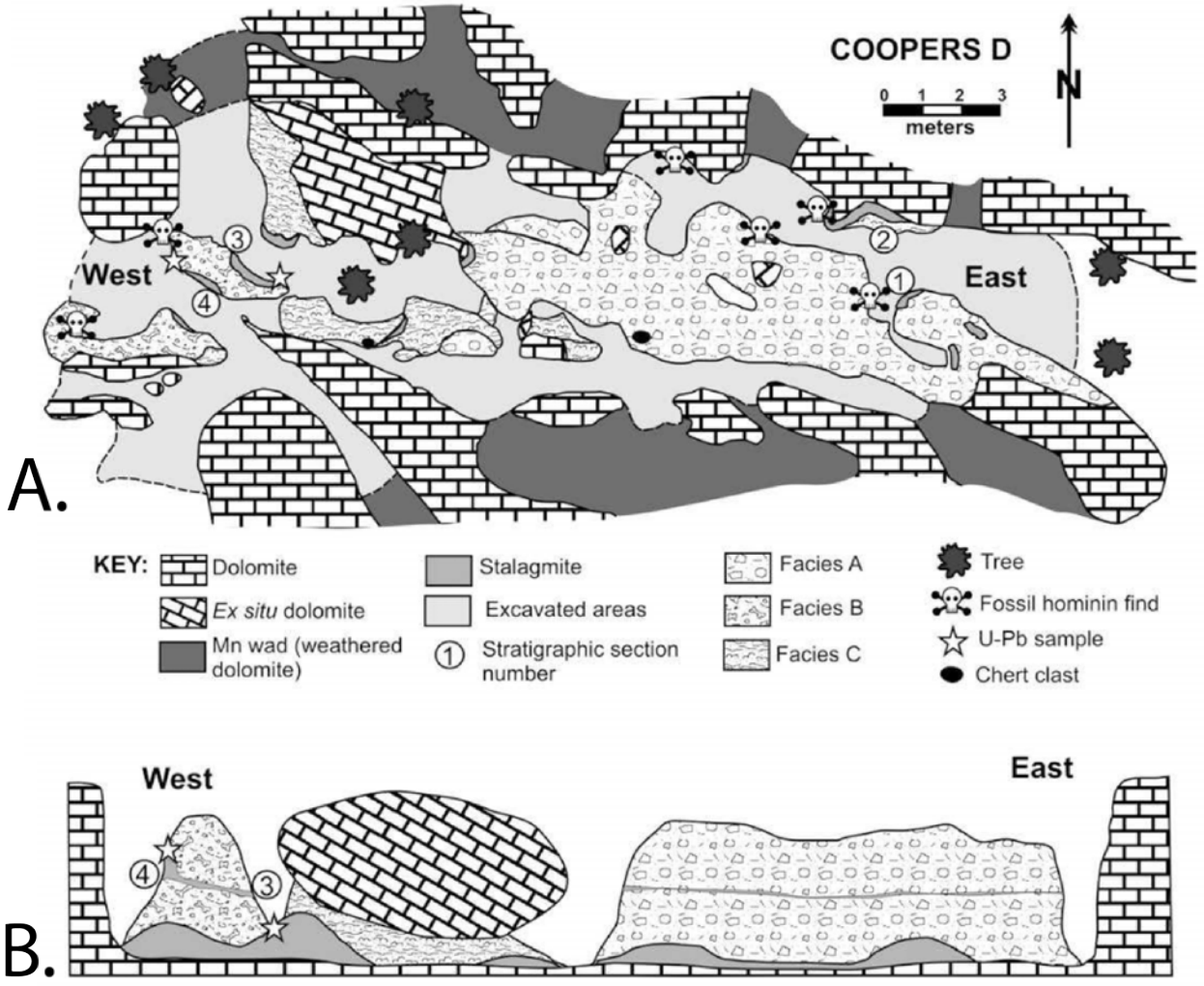


Figure 11. **A.–B.** Plan et stratigraphie de Cooper's, modifié d'après De Ruiter 2022 (Fig. 9.1 : p.87).

1,526 Ma. Le plancher supérieur est daté à 1,413 Ma tandis qu'un épisode de formation de calcite est daté à 1,4 Ma. Ainsi, la couche fossilifère est contrainte entre 1,526 au plus tôt et 1,413 Ma au plus tard (De Ruiter *et al.* 2009).

Datation retenue pour ce travail. Les datations U-Pb entre 1,5 et 1,4 Ma sont celles choisies dans le cadre de cette étude.

1. 5. 4. Contexte taphonomique

L'assemblage de Cooper's D est dominé par les bovidés (77%), les carnivores (25%) et les cercopithécidés (7%) (Hanon *et al.* 2022). Concernant la représentation squelettique, les bovidés de taille moyenne ont une distribution qui diffère de celle des bovidés de petite et grande taille en raison d'une plus haute proportion de côtes et une plus faible proportion des membres. Cela pourrait correspondre à une accumulation primaire faite par le léopard qui ramène des proies complètes puis à un deuxième *bioevent*, certainement l'hyène, qui vient prélever *in situ* d'autres parties de la

carcasse, dont les membres (Hanon *et al*. 2022). Cette chronologie de *bioevent* est observée dans le registre moderne (Fourvel 2022). En outre, 1081 restes avec des traces de consommation par les carnivores ainsi que des coprolithes sont identifiés. La question est également posée quant à une potentielle implication du chacal à chabraque, *L. mesomelas*, dans l'accumulation de l'assemblage en raison de sa forte abondance (Hanon *et al*. 2022). Toutefois, aucune trace de consommation ou variable taphonomique ne permettent de le désigner, pour le moment, comme agent accumulateur. Enfin, Val *et al*. (2014) identifie un *sleeping site* de cercopithécidés à Cooper's D en raison de l'abondance de primates juvéniles et subadultes qui ne comportent pratiquement pas de traces de consommation par les carnivores, supposant une mortalité naturelle.

1. 5. 5. Contextes paléoanthropologique et archéologique

La première dent d'homininé découverte en 1938 est publiée en 1940 par Middleton Shaw comme une dent d'homininé non identifiée bien que présentant une morphologie proche du genre *Homo*. Broom & Schepers (1946) l'attribuent à *Plesianthropus transvaalensis* (syn. *Australopithecus africanus*). Robinson (1954) réétudie la dent et arrive à la même conclusion. Ce spécimen a depuis été perdu et seul un moulage de mauvaise qualité subsiste, de sorte qu'il n'est pas possible de confirmer l'affinité taxinomique du spécimen (De Ruiter *et al*. 2009). Une incisive supérieure d'*Homo* sp. est publiée par Berger *et al*. (1995). Toutefois, le rang dentaire concerné ainsi que l'état de préservation de la dent ne permettent pas d'affirmer l'identification (Zanolli comm. pers.). Depuis la reprise des fouilles à Cooper's D par Steininger, six restes de *P. robustus* sont mis au jour pour un minimum de six individus (De Ruiter *et al*. 2009).

Le site de Cooper's a livré 49 artefacts lithiques en quartz qui n'ont pas pu être rattachés à un techno-complexe car l'assemblage est composé à la fois d'artéfacts présents dans l'industrie oldowayenne et acheuléenne (Sutton *et al*. 2017).

1. 5. 6. Cortège faunique

L'assemblage osseux de Cooper's D est composé de plus de 30.000 restes de faune (De Ruiter 2022). Les trois groupes les plus abondants sont les bovidés, les carnivores et les cercopithécidés (cf. *supra*). Les cercopithécidés sont étudiés par Folinsbee & Reisz (2013) pour le matériel cranio-dentaire qui identifient *Theropithecus oswaldi* et le genre *Papio* ; tandis que le matériel postcrânien est étudié par De silva *et al*. (2013) qui identifient les genres *Gorgopithecus*, *Papio* et *Theropithecus*. Les homininés sont sans surprise le taxon cumulant le plus d'études (Berger *et al*. 1995 ; Steininger *et al*. 2008 ; De Ruiter *et al*. 2009). Concernant les carnivores, les félidés sont étudiés par O'Regan & Steininger (2017) qui identifient *Dinofelis aronoki*, *Megantereon whitei*, *Panthera leo*, *Panthera pardus*, *Acinonyx jubatus* et *Felis lybica*. Les canidés sont étudiés par Fourvel (dans Hanon *et al*. 2022) qui identifie les genres *Lupulella*, *Lycaon*, *Otocyon* et *Vulpes*. En outre, une nouvelle espèce de Lycaon, *L. sekowei*, est décrite à Cooper's D, à partir de l'holotype regroupant les fragments maxillaires d'un même individu (CD8280, CD8281 et CD8285) par Hartstone-Rose *et al*. (2010). Les hyénidés ont fait l'objet d'une

étude paléontologique par Kuhn *et al*. (2017) qui identifient *Chasmaporthetes nitidula*, *Crocuta ultra*, *Parahyaena brunnea*, *Hyaena Hyaena* et le genre *Proteles*. Les bovidés sont révisés par Hanon *et al*. (2022) qui identifie les genres *Tragelaphus*, *Syncerus*, *Pelea*, *Antidorcas*, *Hippotragus, Damaliscus, Connochaetes* et *Megalotragus*, complété par des spécimens de Neotragini et Cephalopini. Les autres taxons de grands mammifères n'ont pas fait l'objet d'études.

1. 5. 7. Contexte paléoenvironnemental

Des premières restitutions paléoenvironnementales à partir de la faune, et notamment de la présence des Antilopini, Alcelaphini, *Equus* et *Metridiochoerus*, indiquent un environnement hétérogène composé à la fois de prairies et de zones boisées (De Ruiter *et al*. 2009 ; Rector *et al*. 2016 dans De Ruiter 2022). Les giraffidés, Bovini et Tragelaphini suggèrent la présence, au moins localisée, de sous-bois denses avec une source d'eau permanente à proximité (De Ruiter *et al*. 2022). Hanon *et al*. (2022), proposent également une restitution paléoenvironnementale du site à partir des bovidés. Les auteurs mettent en évidence une diversité importante d'espèces adaptées à la consommation d'herbes et d'aliments mixtes (feuilles et herbe) ; une prédominance des espèces dépendantes d'une source d'eau permanente ; mais aussi une prédominance des espèces dépendantes des environnements de savane herbeuse. Ses conclusions sont similaires à celles publiées par De Ruiter *et al*. (2009).

1. 5. 8. Matériel étudié

Le matériel étudié provient des fouilles anciennes (matériel étiqueté COA, COB et KA2) qui est conservé au Ditsong.

Ce matériel ne concernant que 27 restes de carnivores dont principalement des canidés (25 restes) aux côtés de deux hyénidés. Le choix a été fait d'ajouter ces spécimens à la liste faunique de Cooper's D. De plus, bien que les carnivores de Cooper's D n'aient pas été traité en détail comme ceux des autres sites du corpus, nous avons eu accès à la collection conservée à l'ESI à Johannesburg grâce à l'autorisation de C. Steininger et nous avons pu vérifier les attributions faites pour les carnivores.

Les spécimens de Cooper's A et B sont attribués par défaut à ceux de Cooper's D en raison de la présence de *N. terblanchei* qui indique une chronologie pouvant correspondre aux dates obtenues pour Cooper's D, entre 1,5 et 1,4 Ma.

2. Matériel de comparaison actuel

Les fossiles sont confrontés à des spécimens de comparaison actuels afin de caractériser/préciser des traits morphologiques ; mais aussi pour sérier la variabilité morphologique des espèces étudiées. Pour se faire 295 spécimens actuels ont été mesurés et photographiés (Tableau 2) ; (Tableau 3) ; (Tableau 4).

Un total de 160 individus appartenant à la famille des canidés sont étudiés :

Espèce	Institution	N individu
Lupulella mesomelas	Ditsong ; MNHN ; ESI	94
Lupulella adusta	Ditsong ; MNHN	22
Lycaon pictus	Ditsong ; MNHN ; ESI	22
Canis lupus	TRACES	2
Nyctereutes procyonoides	MNHN	20

Tableau 2. Tableau synthétique des spécimens de comparaison pour les canidés.

Un total de 107 spécimens de félidés sont étudiés :

Espèce	Institution	N individu
Acinonyx jubatus	Ditsong, MNHN	20
Caracal aurata	MNHN	5
Caracal caracal	MNHN, ESI	7
Leptailurus serval	MNHN	6
Panthera leo	MNHN, ESI	3
Panthera pardus	MNHN, Ditsong, ESI	40
Puma concolor	MNHN	26

Tableau 3. Tableau synthétique des spécimens de comparaison pour les félidés.

Un total de 28 spécimens de hyénidés sont étudiés :

Espèce	Institution	N individu
Parahyaena brunnea	Ditsong, ESI	16
Crocuta crocuta	MNHN, ESI	6
Hyaena hyaena	MNHN	6

Tableau 4. Tableau synthétique des spécimens de comparaison pour les hyénidés.

Chapitre 3 : Méthodes

1. Logiciels utilisés

Les statistiques descriptives et les graphiques sont réalisés avec la version 4.3.3 du logiciel R (R Core Team 2024) et les packages *ggplot2* (Wickham 2016) ; *Khroma* version 1.16.0 (Frerebeau 2025) ; *dimensio* et *patchwork* de la collection de packages *Tesselle* (Frerebeau 2024) ; *RColorBrewer* version 1.1-3. (Neuwirth 2022).

Les analyses multivariées sont effectuées à partir de l'application du package *Kinesis* version 0.3.1 (Frerebeau 2025).

Les tests statistiques sont effectuées à partir du logiciel *Past* version 5.1 (Hammer *et al*. 2001).

2. Paléontologie : analyse morphométrique

2. 1. Analyse métrique

L'analyse métrique se fonde sur l'analyse comparée de données métriques acquises à la fois sur le matériel fossile d'étude et sur un important corpus de données de comparaison (Annexe 53).

La très large majorité des données métriques présentées dans ce travail a été acquise par l'auteur et les tableaux de mesures figurant dans la partie « Résultats » ne comportent que les mesures inédites acquises au cours de ce travail.

Les projections graphiques intègrent quant à elles les données inédites ainsi que différentes données partagées par d'autres chercheurs (par J.-B. Fourvel (hyénidés et les félidés) et D. Geraads (canidés)) ainsi que des données issues de la littérature. Le tableau 5 figure la liste des références utilisées dans ce travail.

Les mesures, figurées en millimètre, sont projetées sous forme de deux types de graphiques :

- Diagramme bivarié : la projection du nuage de points permet d'étudier la relation entre deux variables (X et Y) afin de distinguer des caractéristiques métriques propres à un genre ou une espèce (Simpson *et al*. 1960 dans Fourvel 2012).

- Boxplot : il permet de figurer les caractéristiques principales de la distribution d'une variable avec les tendances centrales, la dispersion et les valeurs aberrantes. Il s'agit d'un rectangle figurant les trois premiers quartiles (Q1 et Q3), coupé par la médiane (Q2). Il est complété de deux segments de chaque côté qui vont jusqu'aux valeurs extrêmes.

2. 2. Mesures dentaires

Les mesures sont prises à la base du collet au pied à coulisse électronique de précision 0,01mm. Pour les variables générales (longueurs et largeurs maximales des dents), nous nous référons au protocole de mesures de Von Den Driesch (1976). Le protocole de mesure pour les ratios de la longueur des prémolaires par la longueur de la carnassière provient de Van Valkenburgh & Wayne (1994) (Figure 12) :

- longueur maximale (DMD) de la carnassière inférieure (m1) par rapport à la longueur des prémolaires (p1, p2, p3 et p4) ;
- longueur maximale (DMD) de la carnassière supérieure (P4) par rapport à la longueur des prémolaires (P1, P2, P3).

2. 3. Mesures postcrâniennes

Les mesures postcrâniennes suivent le protocole de mesure selon Von Den Driesch (1976) (Figure 12). Il s'agit des mesures physiologiques générales :

- DAPp : diamètre antéro-postérieur de l'extrémité proximale ;
- DTp : diamètre transverse de l'extrémité proximale ;
- DAP diaphyse : diamètre antéro-postérieur situé au milieu de la diaphyse ;

Espèce	Référence
C. africanus	Pohle 1928 ; Geraads 2011
Xenocyon falconeri & *Xenocyon lycaonoides*	Rook 1994 ; Bartolini-Lucenti & Spassov 2022 ; Jiangzuo *et al.* 2022
Canis lupus	Miller 1912 ; Bonifay 1971 ; Argant 1991 ; Viranta *et al.* 2017
Homotherium crenatidens	Ballesio 1963
Acinonyx pardinensis	Kurtén & Crusafont Pairo 1977 ; Blanc 1984 ; Cherin *et al.* 2014
Lynx issiodorensis	Kurtén 1978 ; Blanc 1984
Puma concolor	Del Campana 1915 ; Testu 2006
Lynx lynx	Miller 1912 ; Valensi 1994 ; Testu 2006
Pachycrocuta brevirostris	Howell & Petter 1980 ; Martinez-Navarro 1992 ; Turner 2001

Tableau 5. Liste de références des données utilisées pour les graphiques.

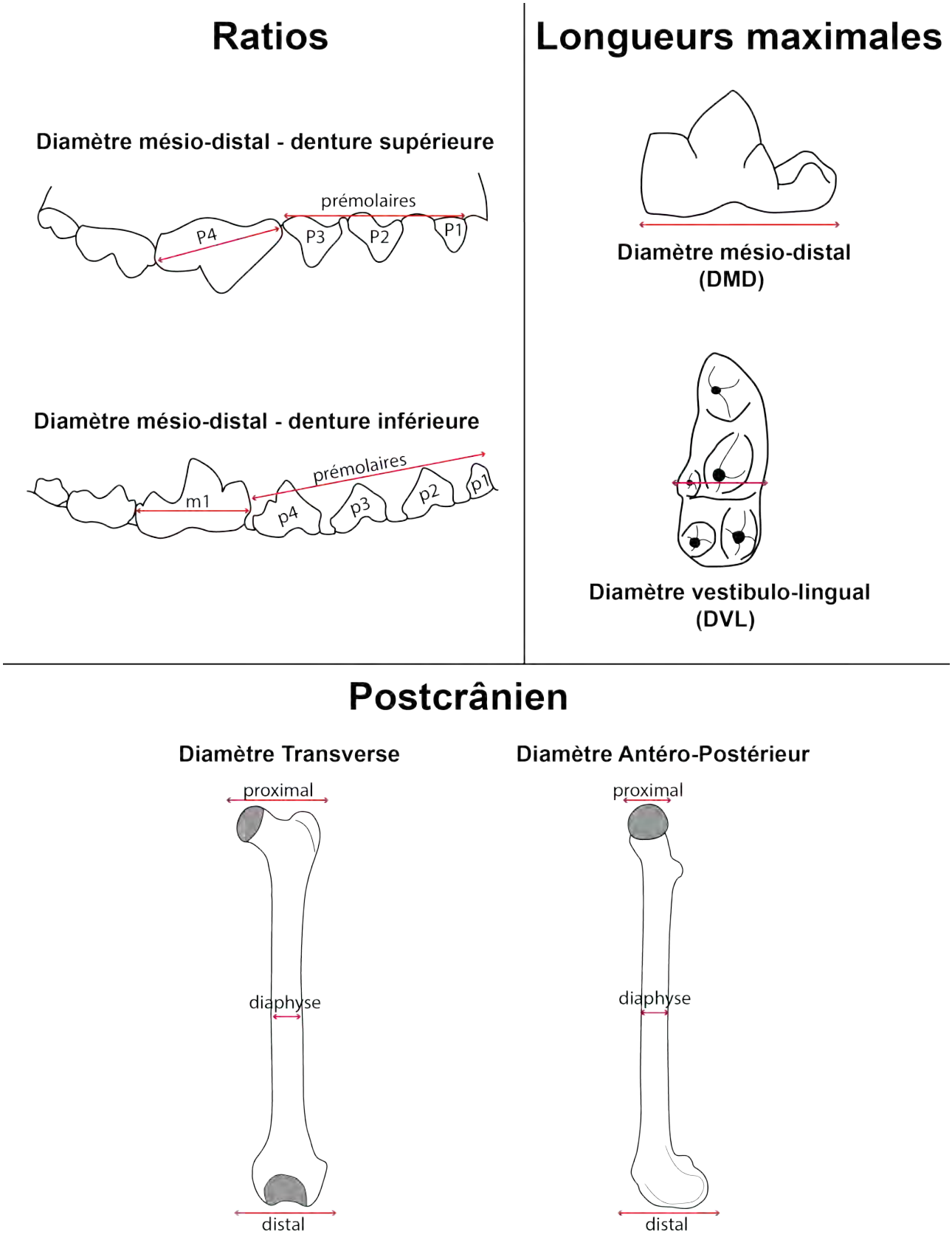


Figure 12. Schémas des mesures utilisées pour le matériel cranio-dentaire et postcrânien.

- DT diaphyse : diamètre transverse situé au milieu de la diaphyse ;
- DAPd : diamètre antéro-postérieur de l'extrémité distale de la diaphyse ;
- DTd : diamètre transverse de l'extrémité distale de la diaphyse.

Dans certains cas particulier (i.e. ulna, talus et calcanéum), les variables acquises ont été adaptées car spécifiques à la conformation de l'élément anatomique :

- DAP incisure ulnaire : diamètre antéro-postérieur de la partie centrale de l'incisure ulnaire ;
- Hauteur incisure ulnaire : hauteur depuis l'incisure trochléaire jusqu'au bord distal du processus ancôné ;
- DT processus coronoïde de l'ulna : diamètre transverse depuis le processus coronoïde latéral jusqu'au processus coronoïde médial ;
- DAPp du talus : diamètre antéro-postérieur de la trochlée (ou corps) du talus ;
- DTp du talus : diamètre transverse de la trochlée (ou corps) du talus ;
- DAPd du talus : diamètre antéro-postérieur de la tête du talus ;
- DTd du talus : diamètre transverse de la tête du talus ;
- DAPp du calcanéum : diamètre antéro postérieur du *tuber calcanei* ;
- DTp du calcanéum : diamètre transverse du *tuber calcanei* ;
- DAPd du calcanéum : diamètre antéro-postérieur de la facette du cuboïde ;
- DTd du calcanéum : diamètre transverse de la facette du cuboïde.

2. 4. Analyse morphologique

L'analyse morphologique repose sur un vocabulaire spécifique adapté aux éléments odontologiques d'une part et ostéologiques d'autre part.

2. 4. 1. Les faces

En odontologie, la désignation des faces d'une dent repose sur la ligne médiane qui sépare la moitié droite de l'arcade dentaire et la moitié gauche (Hillson 2005) (Figure 13) :

- La face mésiale est située vers l'avant de l'arcade dentaire ;
- La face distale est située vers l'arrière de l'arcade dentaire ;
- La face buccale ou vestibulaire est située vers la joue ;
- La face linguale est située vers la langue ;
- La face occlusale est la face correspondant à la surface de mastication de la dent.

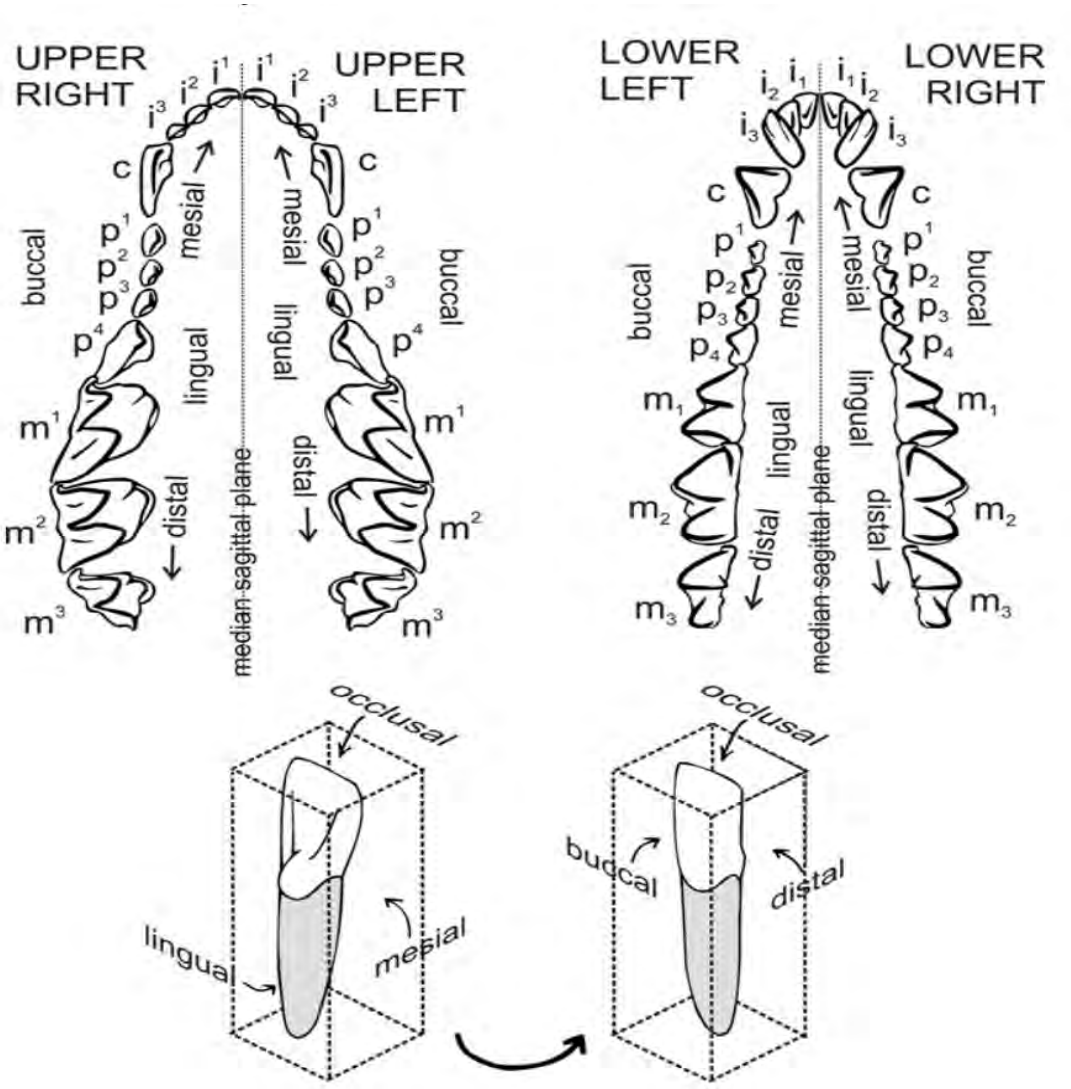


Figure 13. Arcade dentaire et vocabulaire des faces dentaires d'après Hillson 2005 (Fig. 1.2. : p. 11).

En ostéologie, la désignation des faces d'un élément anatomique repose sur la ligne médiane qui sépare la moitié gauche et la moitié droite du corps (White *et al.* 2011) (Figure 14) :

- La face médiale est tournée vers la ligne médiane ;
- La face latérale est opposée à la ligne médiane ;
- La face antérieure est celle de devant ;
- La face postérieure est celle de derrière ;
- L'extrémité proximale est celle située le plus près du haut du corps ;
- L'extrémité distale est celle située le plus loin du haut du corps.

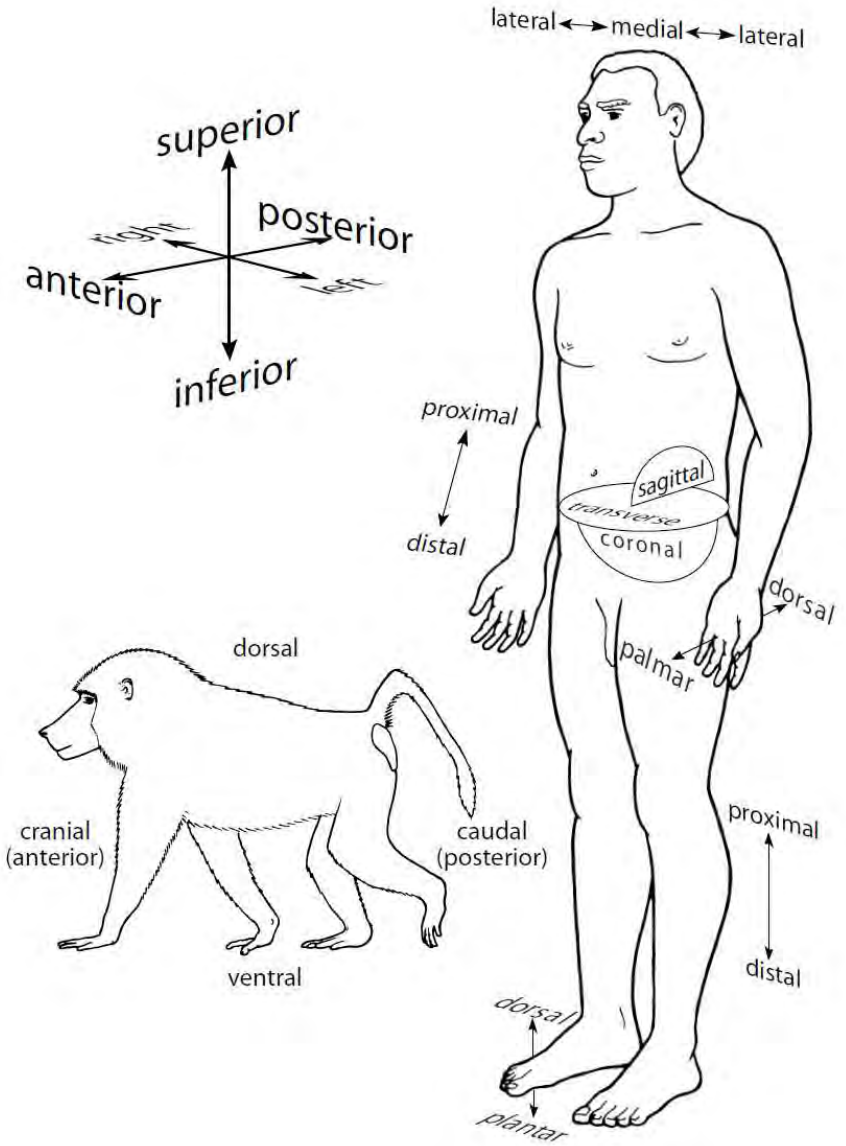


Figure 14. Représentation des faces utilisées pour le matériel postcrânien d'après White *et al.* 2011 (Fig. 2.1. : p. 12).

2. 5. Odontologie

Le vocabulaire utilisé pour les cuspides suit les nomenclatures de Hillson (2005) et Scott *et al.* (2018) tandis que le vocabulaire pour les cristas et cristids provient des travaux de Williamson *et al.* (2014) et Ducrocq (2020) (Figure 15) ; (Figure 16) ; (Figure 17).

2. 6. Ostéologie

Le vocabulaire utilisé pour les éléments postcrâniens repose sur les travaux de White *et al.* (2011) et Barone (1976) (Figure 18).

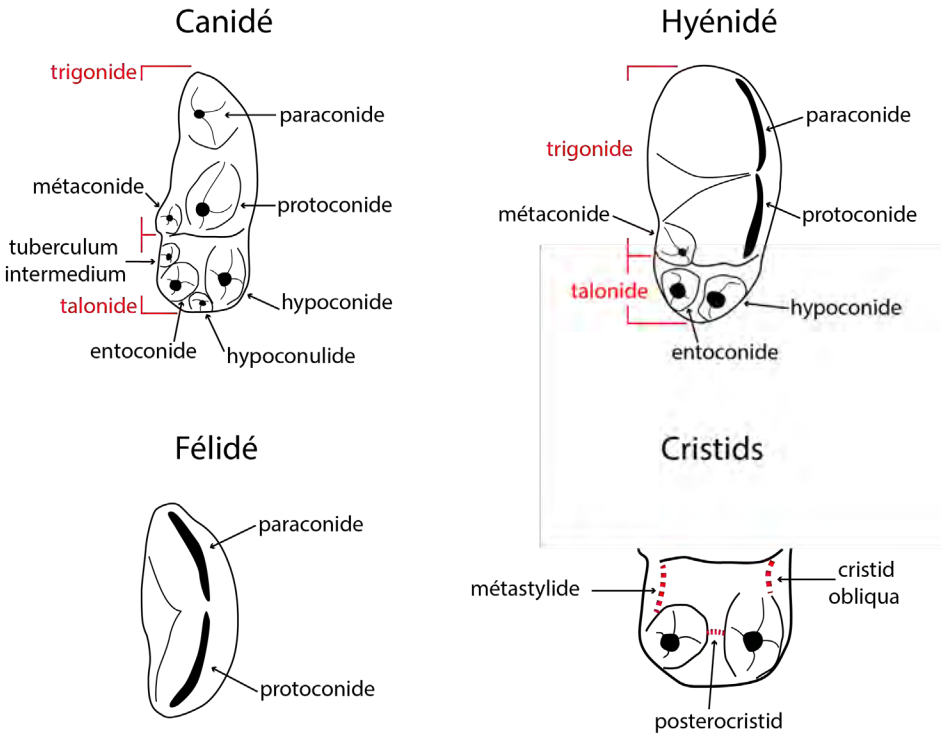


Figure 15. Vocabulaire de la m1.

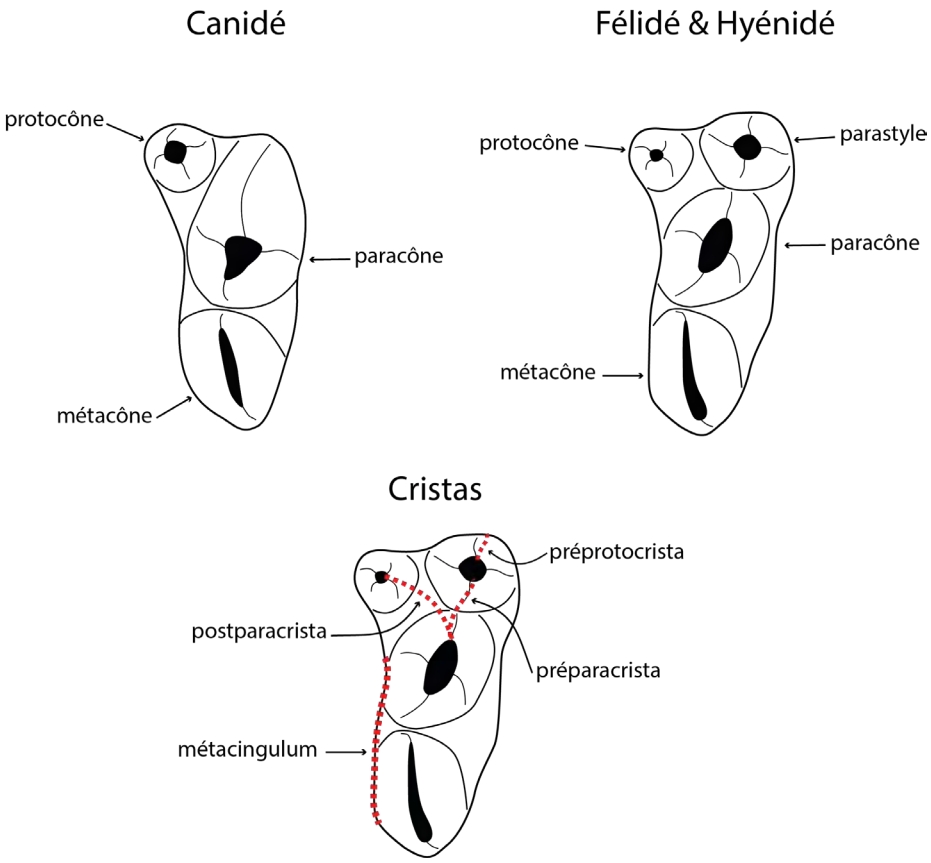


Figure 16. Vocabulaire de la P4.

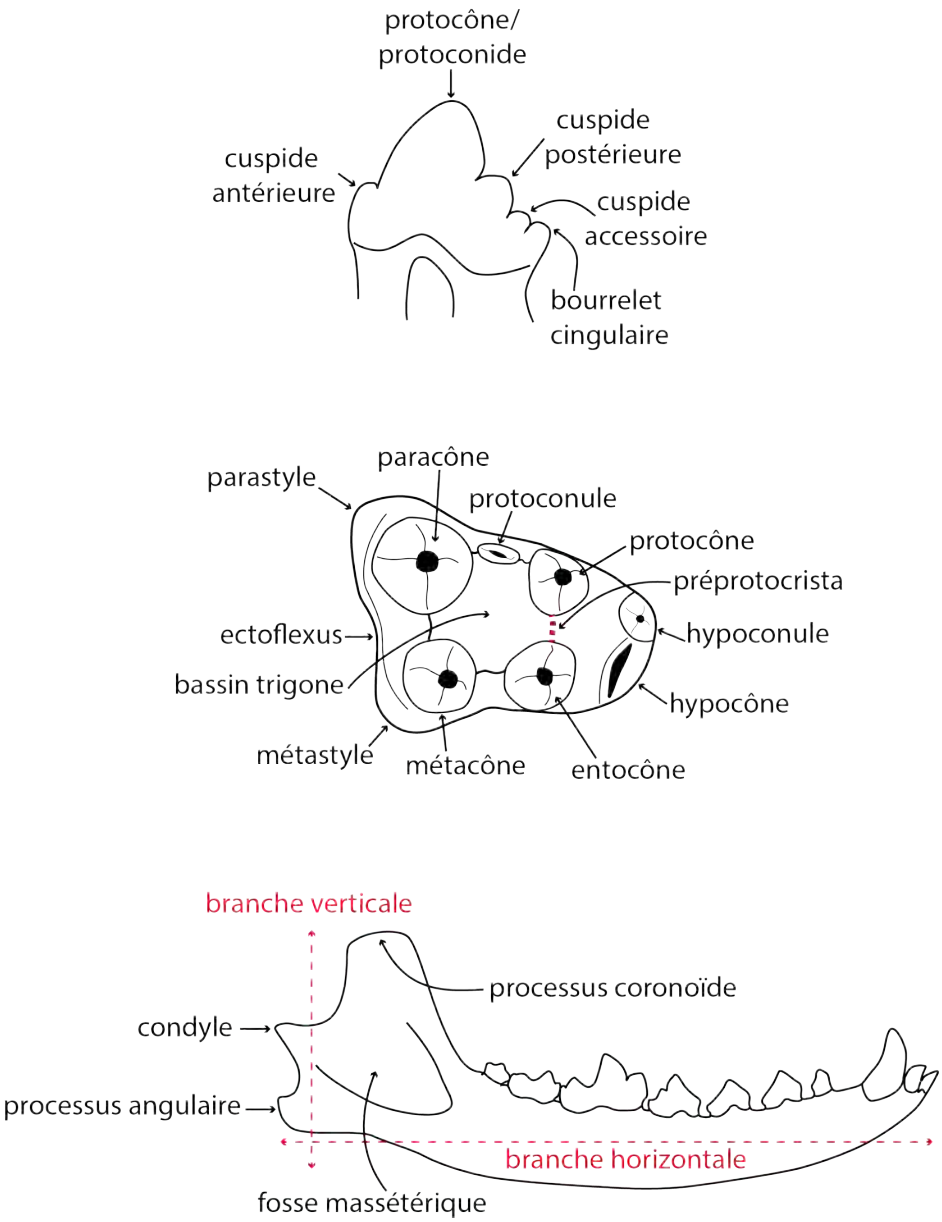


Figure 17. Vocabulaire pour les prémolaires, la M1 et la mandibule.

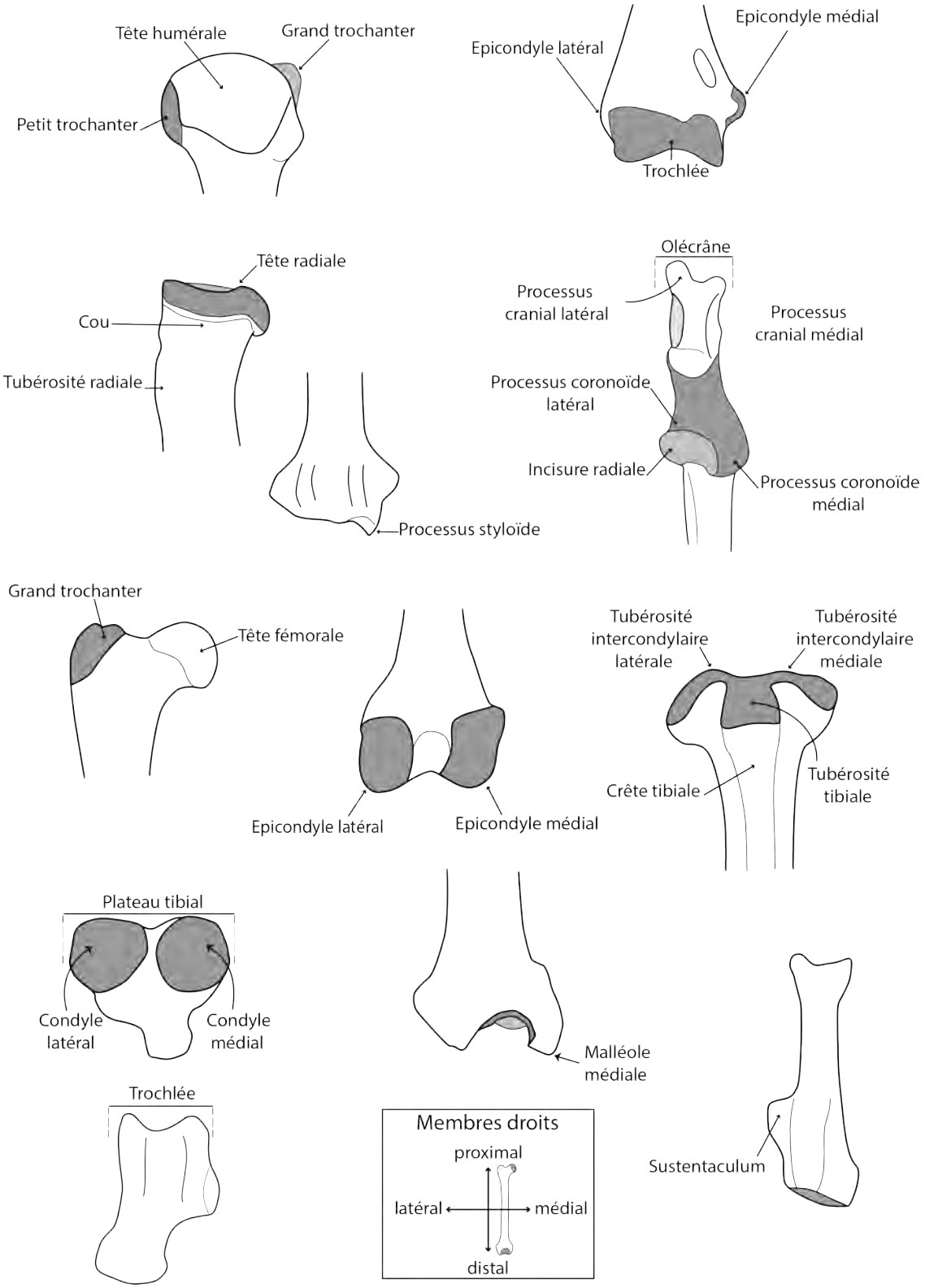


Figure 18. Vocabulaire des éléments postcrâniens.

2. 7. Quantification des éléments squelettiques

Les éléments squelettiques décrits dans cette étude sont les éléments cranio-dentaires et le squelette appendiculaire à l'exception de certains os ou portions composants les autopodes qui ne sont pas considérés comme diagnostiques ou difficilement identifiables en l'état : phalanges, sésamoïdes et parties distales des métapodes. Le squelette axial n'est pas étudié considérant les difficultés d'attribution de ces éléments à un niveau d'identification générique ou spécifique. Les carpes et les tarses ne sont pas réévalués dans le cadre de ce travail en l'absence de données de comparaisons suffisantes (à l'exception des calcanéums et des talus pour les canidés). Les identifications issues de la littérature pour ces éléments sont maintenues avec une mention confère.

L'ensemble de ces éléments est pris en compte lorsqu'ils sont associés à un squelette sub-complet ou des ossements diagnostiques. Le cas échéant, ils sont comptabilisés mais classés en catégorie indéterminée, par classe de taille lorsque c'est possible. A partir de l'ensemble de ces éléments squelettiques sont calculés les deux unités de quantification utilisées pour ce travail : le Nombre de Reste (NR et NRDt) et le Nombre Minimum d'Individus (NMI).

2. 7. 1. Le Nombre de Restes Déterminés anatomiquement par Taxon (NRDt)

Le Nombre de Restes Déterminés anatomiquement par Taxon (ou *Number of Identifed Specimen*, NISP) est une unité de quantification permettant d'estimer le nombre d'éléments squelettiques déterminés pour un taxon donné (Lyman 2008). Il ne prend pas en compte le taux de fragmentation car un même os fragmenté comptera pour plusieurs restes et non pour un seul élément anatomique. Ainsi, plus la fragmentation est importante et plus le NRDt va augmenter, provoquant une surreprésentation d'un taxon par rapport à un autre, ou d'un élément anatomique par rapport aux autres éléments squelettiques de l'assemblage (Lyman 2008). Le NRDt est l'une des premières étapes de quantification qui est complétée par d'autres indices permettant de pallier le biais de la surreprésentation.

2. 7. 2. Le Nombre Minimum d'Individus de combinaison (NMI)

Le Nombre Minimum d'Individu de combinaison (NMI) correspond au NMI tel que défini par Lyman (2008) en appariant les éléments gauches et droits de l'élément anatomique le plus abondant, auquel se rajoute un critère de classe d'âge. Le NMI correspond alors à la somme des NMI de fréquence des différents groupes obtenus selon les classes d'âge (Bökönyi 1970 dans Parmentier 2010).

Les classes d'âges ont pu être utilisées pour la majorité des espèces car les éléments les plus fréquents sont les dents jugales (prémolaires et molaires). Elles sont identifiées à partir des jugales selon 5 stades d'usure (Figure 19) :

Figure 19. Planche des stades d'usure dentaire pour les canidés, félidés et hyénidés (de gauche à droite).

- Classe 1 (lactéale) : correspond à l'ensemble des dents non définitives, peu importe leur stade d'usure ;
- Classe 2 (non usée) : correspond aux dents venant d'érupter ;
- Classe 3 (peu usée) : correspond aux dents dont seulement l'apex de la cuspide la plus haute comporte une trace d'usure ;
- Classe 4 (usée) : correspond aux dents dont l'ensemble des cuspides ont des traces d'usure ;
- Classe 5 (très usée) : correspond aux dents arrasées.

L'ensemble des classes d'âge et des latéralités sont figurées dans les inventaires (Annexe 1 à Annexe 3).

3. Paléoécologie : méthodes pour l'étude des communautés

3. 1. Mise en forme du corpus d'étude

3. 1. 1. Formatage des listes fauniques

La première étape de la mise en forme des données analysées consiste à uniformiser les différentes listes fauniques entre elles afin de pouvoir les comparer en limitant les incohérences liées aux différents degrés de confiance identifiés pour un même taxon d'un site à l'autre.

Pour les carnivores, le choix est fait de ne pas incrémenter les données de la littérature pour les sites étudiés afin de ne pas biaiser les identifications, au risque d'avoir un échantillon moins conséquent (NR) que dans certaines études (p. ex. : Brain 1981). En effet, les collections historiques conservées au Ditsong et à l'ESI ne font malheureusement pas l'objet d'inventaires et certains fossiles/boîtes égarés n'ont pas pu être retrouvés. Nous faisons le choix de garder notre échantillon d'étude seulement afin de ne pas produire un échantillon constitué de doublons et de pièces dont nous n'avons pas pu vérifier l'identification. La seule exception est le site de Cooper's. Nous avons étudié les carnivores des localités A et B (COA, COB, KA2) conservés au Ditsong Museum qui sont peu nombreux. Le choix a été fait d'incrémenter ces spécimens à ceux de Cooper's D dont la liste faunique est produite par J.-B. Fourvel dans Hanon *et al.* (2022). Bien que la collection de Cooper's D ne figure pas dans l'analyse paléontologique, nous avons néanmoins eu l'accès afin de vérifier les identifications. Ainsi, nous sommes en accord avec la liste proposée.

Les identifications pour les autres groupes taxinomiques sont issues de la littérature et les listes figurent en annexe (Annexe 4 à Annexe 12). Nous avons choisi de ne pas additionner les différents niveaux de confiance pour une même espèce disponibles dans différents travaux car cela ne serait pas représentatif d'une réalité écologique.

Afin de ne pas surestimer artificiellement la richesse taxinomique des assemblages étudiés, différents regroupements sont fait (Annexe 13) :

- Lorsqu'une seule espèce est présente dans un site (p. ex. : *Gorgopithecus major*) et que la présence de son genre est également rapportée en nomenclature ouverte (*Gorgopithecus* sp.), alors les deux attributions sont regroupées.
- Les différentes sous-espèces sont regroupées au sein d'un unique taxon de rang spécifique (ex. *Parapapio hamadryas robinsoni* → *P. hamadryas*). Idem, lorsqu'il n'y a pas de consensus concernant la valeur spécifique ou sous-spécifique d'un taxon donné : les différentes attributions sont regroupées par défaut au sein d'une même espèce (p. ex. : *P. robinsoni* = *P. hamadryas robinsoni* → *P. hamadryas*).
- Lorsque dans un même site un taxon spécifique est rapporté avec différents niveaux de confiance (p. ex. : « cf. » ou « aff. »), les différentes déterminations sont regroupées par défaut au sein d'une seule catégorie (p. ex. : *D. aronoki*, *D.* cf. *aronoki* ou cf. *D. aronoki*).

Afin de ne pas surestimer artificiellement ou biaiser l'estimation de l'abondance (NMI) d'un taxon, certaines catégories sont supprimées des listes fauniques :

- Pour les carnivores et les primates, le niveau d'identification est suffisamment précis pour conserver les identifications faites au rang spécifique, le cas échéant au rang générique. Si un genre indéterminé est présent seul dans un échantillon, il est pris en compte. Si un genre indéterminé est présent à côté d'une seule espèce du genre, alors par défaut les deux taxons sont associés. En revanche, si le genre indéterminé est présent aux côtés de plusieurs espèces faisant partie de ce même genre, il est supprimé pour ne pas biaiser la représentation de l'abondance des espèces dans l'échantillon.
- La difficulté à identifier au niveau spécifique et générique les bovidés fait que les identifications sont conservées à partir de la tribu si et seulement si un genre appartenant à cette tribu n'a pas déjà été identifié dans l'échantillon. Si une tribu indéterminée est présente avec un seul genre, alors par défaut les deux taxons sont associés. En revanche, si une tribu indéterminée est présente aux côtés de plusieurs genres faisant partie de cette même tribu, elle est supprimée pour ne pas biaiser la représentation de l'abondance des genres dans l'échantillon.

3. 1. 2. Structuration des groupes d'étude

Le choix est fait de comparer directement des groupes de sites selon la présence connue des hominiinés plutôt que de comparer les sites les uns aux autres, afin de sortir du cas particulier. L'on sait déjà que les archives paléontologiques, en particulier dans les contextes karstiques d'Afrique du Sud, sont des données moyennées dans le temps résultant de palimpsestes. Les spécimens « contemporains » car retrouvés dans le même assemblage, n'appartenaient pas nécessairement à

la même communauté vivante. Interpréter les données de manière groupée n'enlève pas de précision à l'interprétation et permet au contraire de faire émerger des tendances générale (Stiner 2012 ; Faith *et al.* 2021).

Les sites d'étude sont classés en trois groupes selon la présence des taxons d'homininés :

- Le groupe « AUSTRALO » des sites pliocènes, qui sont les plus anciens où le genre *Australopithecus* est reconnu (*A. africanus* et *A. prometheus*), composé de Makapansgat Mb.3 (MAKA-MB3-4) et Sterkfontein Mb.4 (STERK-MB4) ;
- Le groupe « PARAN » des sites pléistocènes inférieur où *Paranthropus robustus* est attesté, comportent les localités de Cooper's (COOPERS) et Kromdraai B (KB). Nos analyses rapprochent le site de Kromdraai A et le mining dump KD (KA-D) de ce groupe et le choix a été fait de l'y inclure.
- Le groupe « P+H » des sites pléistocènes inférieur où sont retrouvés en association *Paranthropus robustus* et *early Homo*, représentés par Swartkrans Mb.1 (SK-MB1), Mb.2 (SK-MB2) et Mb.3 (SK-MB3) ainsi que le Membre 2 de Kromdraai (KROM-MB2).

3. 2. Définitions

3. 2. 1. La « structure » de la communauté

La structure d'une communauté correspond à son organisation. L'étudier a pour but de comprendre comment les différentes populations qui la composent interagissent entre elles. C'est donc à cette échelle que l'on étudie les relations interspécifiques.

Les écosystèmes sont hiérarchiquement organisés : individu, population et communauté, où chaque entité est un sous-ensemble de l'entité sus-jacente (Releyea & Ricklefs 2018). L'individu est l'unité de base. Un ensemble d'individus appartenant à la même espèce et vivant dans le même milieu compose la population. Puis l'ensemble des populations vivant dans une zone déterminée constitue une communauté (Releyea & Ricklefs 2018).

Ainsi nous parlerons ici de la communauté des grands mammifères au sein desquelles nous essaierons de comprendre les dynamiques prédateurs-proies-homininés, au travers du prisme de la guilde des carnivores. Cette communauté de grands mammifères est subdivisée en guildes, c'est-à-dire sous-ensembles trophiques, communément utilisés pour en étudier son organisation.

Deux acceptions distinctes du concept de guilde sont utilisées et ce sont ces deux gradients organisationnels qui définissent la structure des communautés dans le cadre de ce travail :

- La guilde taxinomique : groupement d'espèces compétitrices et sympatriques, consommant la même ressource de la même manière, reflétant alors un lien taxinomique proche (Simberloff & Dayan 1991). La guilde des carnivores suit cette définition et comprend ici les espèces appartenant à l'ordre des Carnivora. Cette guilde correspond de fait à celle des mammifères prédateurs.
- La guilde fonctionnelle : groupement d'espèces qui consomment un même type de ressource sans considération pour la façon dont elle est exploitée, et qui ne reflète donc pas forcément la taxinomie des groupes (Simberloff & Dayan 1991). La guilde des herbivores suit cette définition car elle comprend des espèces de l'ordre des Certatiodactyla, des Perissodactyla et des Proboscidea. Cette guilde correspond aux proies, ou consommateurs primaires

3. 2. 2. Niche écologique & relations interspécifiques

L'ensemble des exigences écologiques d'une espèce, c'est-à-dire tous les facteurs biotiques et abiotiques qui lui sont nécessaires pour survivre, constituent sa niche écologique (Tilman 1982). De nombreuses définitions existent pour la définir car il s'agit d'un concept central pour décrire le fonctionnement des communautés et le choix dépend des objectifs de l'étude.

Ce travail cherchant à caractériser la façon dont les carnivores se structurent et interagissent avec les autres populations, la « niche d'exploitation des ressources » selon MacArthur & Levins (1967) est utilisée. Elle est définie comme **l'ensemble des ressources utilisées par l'espèce et la façon dont elle les exploite, dans un contexte de compétition interspécifique** (Levin 2009).

Cette définition de la niche écologique se base sur le principe suivant : « deux espèces n'ont pas exactement les mêmes niches, car chacune possède des attributs distincts comme les formes et fonctions qui déterminent les conditions qu'elle peut tolérer, la manière dont elle se nourrit et dont elle échappe à ses ennemis » (Releyea & Ricklefs 2018). La mise en compétition de deux espèces amène alors à deux scénarios d'interactions possibles : l'exclusion compétitive lorsque l'une des deux espèces chasse l'autre, la conduisant à disparaître ou se déplacer (Gause 1934) ; et la coexistence lorsque les deux espèces se partagent la même ressource, en l'exploitant de manière différente ou lorsque l'une des deux espèces a la capacité de changer de ressource (Tilman 1982).

Ces relations interspécifiques relèvent de mécanismes prédateurs-prédateurs qui permettent de caractériser leur niche écologique. On distingue ici classiquement les relations interspécifiques négatives telles que la compétition, la prédation intraguilde, les relations agressives (pour l'accès aux carcasses) et le kleptoparasitisme ; mais aussi les relations interspécifiques positives telle que la facilitation dans le cas de production de carcasses par un prédateur qui bénéficiera à un autre (Valeix 2020).

3. 3. Evaluer les biais d'un échantillon

Estimer la richesse d'un écosystème passé amène à se confronter au problème des espèces rares qui sont nombreuses dans les assemblages fossiles. Cette rareté est le fait de phénomènes d'accumulations au cours du temps (p. ex. palimpsestes) ou bien le reflet d'une réalité écologique, telle qu'on peut l'observer dans des systèmes hyperdivers actuels (Marcon 2015). Un assemblage fossile correspond donc à un échantillonnage et ne permet pas d'observer l'ensemble des espèces rares présentes dans le milieu d'origine. Ainsi, des estimateurs de richesse sont développés pour estimer la richesse réelle à partir d'un échantillonnage incomplet (Marcon 2015).

3. 3. 1. Chao-1 estimator

L'estimateur Chao-1 (Chao 1984) repose sur le principe que les espèces observées une fois (i.e., un seul spécimen identifié dans l'échantillon) auraient pu ne pas l'être. Il permet ainsi d'estimer le nombre d'espèces non échantillonnées à partir de celles observées un petit nombre de fois (singletons et doubletons) (Marcon 2015) :

$$S_{chao1} = S + (\frac{n-1}{n})\frac{F_1^2}{2F_2}$$

où F_1 = nombre d'espèces représentées par des singletons, i.e., des espèces identifiées sur la base d'un seul spécimen échantillonné ;

F_2 = nombre d'espèces représentées par des doubletons, i.e., des espèces identifiées sur la base de seulement deux spécimens échantillonnés.

Interprétation. Lorsque Chao-1 est proche du nombre d'espèces observées cela indique un bon échantillonnage. En revanche, lorsque Chao-1 est largement supérieur au nombre d'espèces observées, alors l'échantillonnage n'est probablement pas suffisant : il existe de nombreuses espèces rares non détectées au sein de l'échantillon.

Apports. En proposant une estimation du nombre d'espèces non encore échantillonnées à partir de celles déjà échantillonnées mais rares, cet indice permet la comparaison du niveau d'intensité d'échantillonnage de différents assemblages : quel que soit S, différents assemblages avec des rapports semblables correspondent à des intensités d'échantillonnages similaires et peuvent donc être directement comparés (Brayard *et al.* 2009).

Limites. S_{chao1} est sensible aux espèces rares et a tendance à surestimer la richesse spécifique réelle (Magurran 2004). Néanmoins, il ne faut pas plus d'un tiers de singletons dans l'échantillon car au-delà la sous-estimation est importante (Brose *et al.* 2003). Autrement dit, il faut moins d'un tiers de singletons dans l'échantillon pour conclure que l'échantillon est représentatif de la richesse spécifique originelle (Marcon 2015).

3. 3. 2. Les courbes de raréfaction

Une courbe de raréfaction illustre la relation entre la taille de l'échantillon (i.e. le nombre de spécimens échantillonnés) et la richesse spécifique (nombre d'espèces). Les courbes croissent rapidement au début car les espèces communes sont rapidement échantillonnées puis elles tendent vers une asymptote lorsque les espèces rares sont prises en compte.

Interprétations. Les courbes de raréfactions donnent le nombre d'espèces attendues (richesse spécifique) à partir du tirage aléatoire au sein du plus grand échantillon (ex. n= 1000) du nombre d'espèces égal au plus petit échantillon (ex., n= 100) ce qui permet de comparer les échantillons « tout effort d'échantillonnage égal par ailleurs » (Tipper 1979; Hammer & Harper 2008). Autrement dit, pour deux échantillons A et B où $N_A > N_B$, la courbe de raréfaction permet d'estimer la richesse spécifique de A à partir du nombre d'espèces de l'échantillon B, ce qui permet une comparaison avec un effort d'échantillonnage égal.

Apports. Les courbes de raréfaction estimant la richesse spécifique de tous les échantillons à partir de celui contenant le plus petit nombre d'espèces. Elles permettent de comparer des échantillons avec la même richesse spécifique, supprimant alors les différences d'effort d'échantillonnage et donc les biais de représentation.

Limites. Contrairement à d'autres estimateurs, une courbe de raréfaction n'estime pas la richesse totale d'un échantillon (c'est-à-dire richesse échantillonnée + non encore observée) car le nombre réel d'espèces obtenues pour une taille d'échantillon est en partie déterminé par la structure de la population mais aussi en partie par le hasard : « Considérons [...] un site contenant un million de fossiles appartenant à 50 espèces. Si vous collectez 100 spécimens vous pourrez peut-être trouver environ 20 espèces, tandis qu'il vous faudra probablement recueillir des milliers de fossiles pour parvenir à toutes les identifier [...]. » (Hammer & Harper 2008).

3. 4. Mesurer la biodiversité

La diversité biologique correspond à « la variété et l'abondance des espèces dans une unité d'étude définie » (Magurran 2004). Ainsi, elle peut être résumée en deux composantes : la richesse spécifique et l'équitabilité. La richesse spécifique correspond au nombre d'espèces contenues au sein d'un assemblage. L'équitabilité est une mesure de la régularité de la distribution d'abondance des espèces : le Nombre Minimum d'Individus représentés au sein d'une espèce par rapport au nombre total d'individus représentés dans l'assemblage (Magurran 2004).

Il existe trois types de diversité : deux niveaux emboîtés l'un dans l'autre correspondant à la diversité locale dite alpha (α) qui s'emboîte dans la diversité régionale dite gamma (γ) ; tandis que la diversité bêta (β) mesure le degré d'emboîtement des diversités alpha et gamma (Whittaker *et al.* 2001).

L'étude de la biodiversité des assemblages fossiles se concentrera d'une part sur la diversité locale, c'est-à-dire la diversité au sein d'un échantillon unique ; et d'autre part sur la diversité bêta qui est exprimée comme la variation de la composition taxinomique entre les échantillons (Marcon 2015). Pour se faire, différents indices mesurant la diversité, propres à chaque type de diversité (α ou β), seront utilisés.

3. 4. 1. La richesse spécifique

L'indice le plus simple utilisé pour mesurer la diversité alpha est la richesse spécifique, à savoir le nombre *S* d'espèces contenue dans un échantillon. La richesse spécifique est calculée à partir de données d'occurrence (présence/absence) (Hammer & Harper 2008).

Apports. Cette méthode ne nécessite pas l'obtention d'un NMI pour chacun des groupes taxinomiques.

Limites. La richesse spécifique augmente lorsque la taille de l'échantillon (à savoir le nombre de spécimens) augmente car plus on l'échantillon est grand, plus la probabilité de trouver des espèces rares est grande. De plus, cet indice traite de la même manière les espèces abondantes et les espèces rares (Magurran 2004).

La richesse spécifique indique le nombre d'espèces présentes au sein d'un échantillon sans prendre en compte leur abondance, à savoir que certaines espèces sont rares et d'autres communes (Magurran 2004). Les indices de diversités sont développés afin de prendre également en compte la notion d'abondance. Ils sont classés en différentes catégories d'indices qui calculent des aspects distincts de la diversité :

- Les **indices d'hétérogénéité** : plus l'indice est élevé, plus les espèces de l'échantillon sont nombreuses et leurs abondances diversifiées. L'indice de Shannon (1948) sera utilisé pour cette étude.
- Les **indices de dominance** : ils déterminent si l'échantillon est dominé par certaines espèces, ainsi plus l'indice est élevé plus la diversité est faible. L'indice de Simpson (1949) sera utilisé pour cette étude.
- Les **indices d'équitabilité** : les indices d'hétérogénéité et de dominance doivent s'interpréter au regard d'indices d'équitabilité qui permettent de nuancer certains biais inhérents aux calculs. L'équitabilité mesure l'écart entre la distribution observée et une distribution uniforme. Elle décrit alors la régularité de la distribution pour un échantillon donné (Marcon 2015). L'indice de Piélou (1966) sera utilisé pour cette étude.

3. 4. 2. L'indice d'hétérogénéité de Shannon

L'indice de Shannon (H') est créé en 1948 et compare les structures d'abondances des communautés en prenant en compte le nombre d'espèces (richesse spécifique) et la façon dont les individus sont répartis entre ces diverses espèces (équitabilité). Il suppose que les individus sont échantillonnés aléatoirement à partir d'une population infinie et que toutes les espèces sont représentées (Magurran 2004) :

$$H' = \sum_{i=1}^{S} p_i \ log_2 \ p_i$$

où H' = indice de Shannon

i : espèce de l'échantillon

S : richesse spécifique

P_i = abondance qui se calcule de la façon suivante :

$$p(i) = n_i/N$$

où n_i est le nombre d'individus pour une espèce et N le nombre total d'individus de l'échantillon.

Interprétation. L'indice de Shannon mesure la perte d'information due à la perte d'un individu. Si tous les individus appartiennent à une même espèce (H' = 0), alors il n'y a pas de perte d'information. A l'inverse, si tous les individus appartiennent à des espèces différentes, la perte d'information due à la perte d'un individu est grande (Pavoine 2005). H' varie de 0 pour les communautés ne comptant qu'un seul taxon, à des valeurs élevées pour les communautés comportant de nombreux taxons aux abondances équitablement réparties (Hammer 2024). La valeur de l'indice se situe généralement entre 1,5 et 3,5 et dépasse rarement 4 (Margalef 1972 dans Magurran 2004).

Apports. Dans des échantillons où il y a de nombreuses espèces rares et quelques espèces abondantes, l'indice reflète d'avantage la diversité « réelle » que d'autres indices qui donnent plus de poids aux espèces abondantes, comme l'indice de Simpson (Magurran 2004). En outre, il s'agit d'un indice communément utilisé dans la littérature, ce qui facilite les comparaisons (Magurran 2004).

Limites. Le fait que l'indice soit contraint (entre 1,5 et 3,5 la plupart du temps) peut rendre son interprétation difficile (Magurran 2004).

L'indice de Shannon est sensible aux espèces rares, c'est-à-dire qu'il tient compte des espèces peu abondantes dans son calcul de la diversité et que la valeur de l'indice en est directement impactée : plus une communauté a des espèces rares et plus l'indice augmente, indiquant une diversité élevée et inversement, moins une communauté a des espèces rares et plus l'indice est faible (Magurran

2004). En conséquence, plus un échantillon possède de taxons, moins l'indice de Shannon est sensible aux différences d'abondance entre les espèces. La mesure de diversité est alors très proche de la richesse (Pavoine 2005). Piélou a développé une méthode de correction de biais lorsque de nombreux relevés de petite taille sont disponibles, il s'agit de l'indice d'équitabilité de Piélou (Marcon 2015).

3. 4. 3. L'indice d'équitabilité de Piélou

L'indice de Piélou (J') est développé en 1966, à partir de l'indice de Shannon et permet de mesurer la régularité de la répartition des individus entre les espèces au sein d'un échantillon, « toute richesse spécifique étant égale par ailleurs » (Marcon 2015) :

$$J = \frac{H'}{H'_{max}} = \frac{H'}{\ln_2(S)}$$

où J : indice de Piélou

H' : indice de Shannon

$H'_{max} = \ln_2(S)$ = logarithme du nombre d'espèces

Interprétation. L'indice varie de 0 si une seule espèce comprend la totalité des individus (domination d'une espèce) à 1 si toutes les espèces ont le même nombre d'individus (répartition homogène) (Marcon 2015).

Apports. Il permet de mettre en évidence des déséquilibres dans l'abondance des espèces que ne permet pas l'indice de Shannon (qui dépend également du nombre d'espèces *S*).

Limites. Comme l'indice de Shannon, il est sensible aux espèces rares, et donc à l'effort d'échantillonnage.

3. 4. 4. L'indice de dominance de Simpson

L'indice de Simpson (D) ou indice de dominance créé par Simpson en 1949 permet de mesurer la probabilité que deux individus tirés au hasard dans un échantillon appartiennent à la même espèce. Cet indice mesure le degré de concentration des individus classés par catégories (Marcon 2015) :

$$D = \sum_{i=1}^{S} p_i^2$$

où *D* : indice de Simpson

p_i : représente l'abondance proportionnelle de l'espèce

S = richesse spécifique

Interprétation. L'indice varie entre ~0 lorsque tous les taxons sont également présents (dans ce cas, D tend vers 0 lorsque S tend vers l'infini) à 1 lorsqu'un taxon domine complètement l'échantillon (Hammer 2024).

Apports. Cet indice donne plus de poids aux espèces abondantes par rapport aux espèces rares. Ainsi, l'ajout d'une espèce rare dans un échantillon aura peu d'incidence sur la valeur de l'indice (Marcon 2015).

3. 5. Comparer la biodiversité

3. 5. 1. Les méthodes d'ordination

La diversité béta (hétérogénéité de compositions spécifiques entre sites de diversité alpha) se quantifie grâce au degré de (dis)similarité (la distance) et à l'association entre les échantillons. Pour se faire, des matrices de distance sont produites et visualisées sous forme de graphe avec des analyses multivariées.

Parmi les méthodes d'analyses multivariées, les méthodes d'ordination permettent de résumer les données issues de plusieurs variables en minimisant la déperdition de l'information contenue dans une matrice de distance (Kakaï *et al.* 2016).

Il est important de choisir une matrice adéquate en fonction de l'échantillon (présence ou absence des espèces rares) car elle va augmenter ou réduire la similarité entre les différents jeux de données (Pavoine 2005).

3. 5. 1. 1. La matrice de (dis)similarité de Bray-Curtis

Cette distance s'exprime sous forme de matrice de similarité (d) ou de dissimilarité (1-d). La distance de Bray-Curtis est une mesure adaptée aux données d'abondance d'espèces (NMI) :

$$d_{jk} = 1 - \frac{\sum_i \left| x_{ji} - x_{ki} \right|}{\sum_i (x_{ji} + x_{ki})}$$

Où x_{ji} et x_{ki} sont les NMI de l'espèce n° i dans les échantillons n° j et k, respectivement.

Apports. Cette distance ne prend pas en compte les doubles absences, ainsi la même espèce absente dans deux échantillons différents ne sera pas considérée comme une similarité (Oksanen *et al.* 2025). En outre, il s'agit d'une distance largement utilisée en (paléo)écologie et (paléo) biogéographie, ce qui facilite les comparaisons avec d'autres travaux issus de la littérature.

Limites. Cette distance est sensible à l'effort d'échantillonnage et donne plus de poids aux espèces abondantes qu'aux espèces rares (Bray & Curtis 1957).

3. 5. 1. 2. L'analyse en coordonnées principales (PCoA)

La diversité béta mesure la variation de composition taxinomique entre les échantillons (Marcon 2015). L'un des moyens de visualiser les similitudes compositionnelles entre sites est l'analyse en coordonnées principales (PCoA) avec la matrice de (dis)similarité de Bray Curtis. Cette méthode d'ordination permet de visualiser les ressemblances et différences compositionnelles entre les sites d'étude. La PCoA projette les objets dans un espace graphique de telle sorte que la distance entre chaque paire soit aussi proche que possible de la distance dans la matrice de dissimilarité (Kakaï *et al*. 2016).

Interprétation. Le graphe représente les échantillons dans un espace où la distance entre les points reflète les (dis)similarités de composition taxinomique des échantillons analysés.

3. 5. 1. 3. L'analyse factorielle de correspondance (AC)

L'analyse factorielle des correspondances est une méthode d'ordination dont le but est de décrire les relations entre les individus (lignes) et les variables (colonnes) (Kakaï *et al*. 2016). La projection illustre les nuages de points-lignes et points-colonnes issus du tableau de contingence qui enregistre les NMI de chaque espèce pour chaque site.

Il s'agit d'un tableau de comptage obtenus par le croisement de deux variables nominales qui donne un poids identique aux lignes et aux colonnes (Lebart *et al*. 1995). Le tableau de contingence se fonde sur une distance du Chi^2 et prend en compte l'ensemble des variables composant le jeu de données (i.e. aucune variable n'est illustrative).

Interprétation. Les catégories (i.e. espèces-sites) comportant des similitudes compositionnelles (i.e. des listes taxinomiques très semblables) apparaissent proches les unes des autres tandis que celles qui sont différentes sont éloignées. L'AC permet de mettre en évidence des associations caractéristiques d'espèces selon leur contribution à la construction des axes principaux pour les sites étudiés.

3. 5. 2. Les tests statistiques

3. 5. 2. 1. One-way Analysis of Similarity (ANOSIM)

L'ANOSIM est un test non paramétrique développé par Clarke en 1993 qui se base sur une matrice de distance (Hammer 2024). La distance choisie pour cette étude est Bray-Curtis. L'ANOSIM permet d'évaluer s'il existe des différences compositionnelles significatives entre deux groupes de sites définis à priori en comparant les distances intergroupes et intragroupes (Hammer 2024) :

$$R = \frac{r_b - r_w}{N(N-1)/4}$$

Interprétation. Si les différences compositionnelles entre les deux groupes sont significatives, la p-value est inférieure à 0,05 ($p < 0,05$) et une analyse SIMPER peut être faite (Hammer 2024). Le cas échéant, aucune analyse supplémentaire n'est entreprise.

3. 5. 2. 2. SIMPER : Similarity Percentage

L'analyse SIMPER est une méthode développée par Clarke en 1993 permettant d'évaluer quels sont les taxons principalement responsables d'une différence de composition taxinomique entre deux groupes de sites (Hammer 2024). La contribution des espèces aux groupes comparés est calculée à partir de la distance de Bray-Curtis.

Interprétation. L'analyse calcule différentes contributions qui permettent d'interpréter les différences de composition (Hammer 2024) :

- % *Average dissimilarity :* contribution moyenne absolue d'une espèce à la dissimilarité compositionnelle entre les deux groupes de sites ;
- % *Contribution :* contribution relative d'une espèce par rapport à la dissimilarité totale entre les deux groupes de sites ;
- % *Cumulative :* somme des contributions relatives ;
- *Mean group :* Abondance relative dans chacun des groupes comparés, exprimée selon l'unité de décompte (NMI).

3. 6. Caractériser l'écologie des carnivores

3. 6. 1. La masse corporelle

Les masses corporelles sont attribuées au niveau spécifique. Lorsqu'un genre est identifié dans une localité sans être associé à d'autres espèces de ce même genre, alors la moyenne de l'ensemble des masses corporelles des espèces de ce genre est utilisée.

Les masses corporelles de l'ensemble des groupes, exceptés les carnivores, sont issues de la littérature (Tableau 6). Les masses minimales et maximales, qui correspondent généralement aux masses des femelles pour les valeurs minimales et aux masses des mâles pour les valeurs maximales sont prises en compte, puis moyennées pour obtenir la valeur utilisée dans le cadre de ce travail (Annexe 24).

Taxons	Références
Artiodactyles actuels	Myers et al., 2025
Périssodactyles actuels	Myers et al., 2025
Proboscidiens actuels	Myers et al., 2025
Artiodactyles fossiles	Organista et al., 2016; Pickford, 2013; Reed, 1996)
Périssodactyles fossiles	Reed, 1996
Proboscidiens fossiles	Christiansen, 2004

Tableau 6. Références utilisées pour les masses corporelles des grands mammifères.

Les masses corporelles des carnivores fossiles sont calculées selon les équations proposées par Legendre & Roth (1988). Les auteurs formulent une équation de régression à partir de la relation allométrique entre l'aire de la carnassière inférieure (Longueur x largeur) et la masse corporelle moyenne des carnivores actuels (Annexe 25). La m1 est choisie car elle représente la dent avec la plus faible variabilité biométrique et la plus forte corrélation avec la masse corporelle.

L'équation pour obtenir la masse corporelle des félidés (Ntaxa= 40 ; r= 0,994) en kilogrammes est la suivante (Legendre & Roth 1988) :

$$Body\ mass\ (kg) = \frac{\exp\left(2{,}95063 + 1{,}53532 \times \ln(L_{m1} \times l_{m1})\right)}{1000}$$

L'équation pour obtenir la masse corporelle des carnivores hors félidés et ursidés (Ntaxa= 116 ; r= 0,982) en kilogrammes est la suivante (Legendre & Roth 1988) :

$$Body\ mass\ (kg) = \frac{\exp\left(1{,}91309 + 1{,}53691 \times \ln(L_{m1} \times l_{m1})\right)}{1000}$$

Cette dernière équation ne s'applique pas pour *Pachycrocuta brevirostris* car il n'y a pas de relation allométrique entre la masse corporelle de ce hyénidé et l'aire de sa carnassière inférieure. La valeur moyenne utilisée provient de la littérature (Palmqvist *et al.* 2011). Une masse corporelle de 110 kg environ est obtenue à partir d'une équation de régression qui établit une relation allométrique entre la masse corporelle et la longueur de l'humérus (Palmqvist *et al.* 2011).

3. 6. 2. La classe de taille des proies

La gamme de taille estimée des proies est basée sur une relation allométrique entre la masse des prédateurs actuels et la masse des proies préférentielles chassées, selon leur technique de prédation : chasse en groupe ou solitaire (Van Valkenburgh *et al*. 2016) :

- Proie préférentielle minimale chasse solitaire : $y = 15{,}74 \times ln(M) - 33{,}749$
- Proie préférentielle minimale chasse en groupe : $y = 0{,}6869 \times (M) + 2{,}4044$
- Proie préférentielle maximale chasse solitaire : $y = 2{,}2425 \times (M) - 19{,}49$
- Proie préférentielle maximale chasse en groupe : $y = 204{,}78 \times ln(M) - 279{,}59$

Selon la stratégie optimale de recherche de la nourriture (*Optimal Foraging Theory*) les prédateurs vont chercher à capturer des proies dont le rapport entre la quantité d'énergie (valeur calorique et masse corporelle) et l'énergie dépensée pour la capture et la consommation sera le plus élevé possible (Stephens & Krebs 1987). C'est pourquoi la gamme de taille préférentielle (valeurs minimale et maximale) permet d'évaluer quelles sont les proies les plus rentables pour les prédateurs fossiles : la valeur minimale indique la masse en-deçà de laquelle il n'est plus énergétiquement rentable de capturer une proie ; tandis que la masse maximale indique la taille au-delà de laquelle les risques de blessure et d'échec ne justifient plus la capture.

Toutefois, selon la pression de compétition, il peut s'avérer plus rentable pour un prédateur de chasser des proies au-delà de la gamme de taille préférentielle dans le but d'éviter une compétition trop forte ou même une prédation intraguilde. C'est pourquoi les tailles maximales chassées sont également calculées. Il s'agit de la masse corporelle des proies au-delà de laquelle, le prédateur ou groupe de prédateurs, est physiquement en incapacité de les capturer. Cette masse maximale est calculée à partir de la relation allométrique entre la masse des prédateurs actuels et la masse des proies maximales chassées, selon leur technique de prédation : chasse en groupe ou solitaire (Van Valkenburgh *et al*. 2016) :

- Proie maximale chasse solitaire : $y = 504{,}74 \times ln(M) - 1166{,}6$
- Proie maximale chasse en groupe : $y = 22{,}781 \times (M) - 92{,}089$

3. 6. 3. Les ratios proies-prédateurs

Les ratios sont calculés de deux façons différentes :

- à partir du NMI pour estimer le nombre d'individus proies par rapport au nombre d'individus prédateurs, ce qui permet d'apprécier la biomasse disponible. Il est obtenu en additionnant l'ensemble des individus de proies et de prédateurs puis en divisant le premier par le second :

$$Ratio\ NMI = \frac{total\ individus\ proies}{total\ individus\ prédateurs}$$

- à partir du nombre d'espèce (= N taxa) par sites pour estimer le nombre d'espèces proies par rapport au nombre d'espèces carnivores, ce qui permet d'apprécier des rapports de richesse spécifique entre les deux groupes trophiques. De plus, le nombre de taxons permet de mettre en évidence des conservations différentielles et il permet alors de nuancer l'interprétation faite à partir du NMI. Il est obtenu à partir de la moyenne des espèces pour chacun des groupes afin de ne pas comptabiliser deux fois la présence d'un taxon et obtenir une richesse spécifique surestimée :

$$Ratio\ N\ taxa = \frac{moyenne\ taxons\ proies}{moyenne\ taxons\ prédateurs}$$

3. 6. 4. Les biomasses

Afin de pouvoir interpréter les ratios proie-prédateur plus finement, les biomasses brutes et biomasses estimées de chaque site sont calculées.

La biomasse sert à estimer la masse totale (en kilogrammes) d'herbivores et de carnivores sur une aire déterminée. Pour l'obtenir, il faut multiplier la densité, à savoir le nombre d'individus/km^2, par leur masse corporelle.

Calcul de la densité des herbivores

Pour les herbivores, l'équation de Damuth (1981) est utilisée. Elle décrit la relation allométrique entre la densité de population et la masse corporelle des consommateurs primaires (herbivores *sensu lato*) à partir d'un échantillon de 10 espèces d'un milieu de savane arborée. Les spécimens proviennent du Transvaal lowveld, zone géographique correspondant à l'emplacement des sites d'étude. L'équation de régression (r= -0,93) est la suivante :

$$Log(D) = -0{,}61 \times log(M) + 3{,}78$$

où Log(D) est la densité (individus/km^2) et Log(M) est la masse corporelle (kg)

Calcul de la densité des carnivores

Pour les carnivores, l'équation de Damuth (1993) est utilisée. L'équation est construite à partir d'un échantillon de 12 espèces de carnivores africains provenant d'un environnement ouvert de type savane et plaine herbeuse :

$$Log(D) = -0{,}64 \times log(M) + 2{,}23$$

où log (D) est la densité (individus/km^2) et Log (M) est la masse corporelle (kg)

Les statistiques sont faites à partir d'une équation de régression qui utilise la méthode des moindres carrés : r = -0,60.

Calcul de la biomasse

Une fois les densités estimées obtenues pour chaque espèce, elles sont multipliées par la masse corporelle puis les résultats sont additionnés afin d'obtenir une biomasse totale par km^2 (Rodriguez-Gomez *et al.* 2012) :

$$Biomasse\ totale\ herbivore\ ou\ carnivore = \sum_{i=1}^{n} M_i \times D_i$$

où M_i est la masse corporelle de l'espèce i et D_i est la densité de l'espèce i.

La biomasse « brute » est également calculée à partir du NMI de chaque espèce. Elle permet de comparer les biomasses issues des modèles d'allométries et les biomasses issues des assemblages.

Afin de s'assurer que les biomasses fossiles estimées à partir des équations de régression soient représentatives d'une réalité écologique, la « loi des 10% de Lindeman » est utilisée. Cette « loi » empirique issue des travaux de Lindeman (1942) modélise l'intensité des transferts d'énergie au sein d'un écosystème (Odum 1971). Elle stipule l'existence, au sein d'une pyramide trophique, d'un rapport moyen d'un dixième environ (ordre de grandeur) entre l'énergie totale (biomasse) d'un niveau trophique donné et celle du niveau trophique immédiatement inférieur.

Ainsi, pour les (super-)prédateurs, le ratio de biomasse attendu vis-à-vis des herbivores est d'environ 1%, même si, dans la pratique, une forte variabilité (± 1 ordre de grandeur) est observée autour de cette valeur empirique :

- Consommateurs primaires (herbivores) → consommateurs secondaires (généralement omnivores) : ~1/10 = ~10%
- Consommateurs secondaires → consommateurs tertiaires (carnivores) : ~1/10 = ~10%
- Consommateurs primaires (herbivores) → consommateurs tertiaires (carnivores) : ~10% × ~10% = ~1%

Ratio de la biomasse des proies et des prédateurs

Selon le modèle de Carbone & Gittleman (2002) développé pour estimer la variation de la densité de population au sein de l'ordre Carnivora, 10.000 kg de proies peuvent subvenir aux besoins énergétiques de 90 kg de prédateur dans une aire de 100 km^2, quelle que soit la masse corporelle

du prédateur. Il est alors possible de calculer la valeur nécessaire pour 1 kg de carnivore en divisant la biomasse des proies par la biomasse des carnivores :

$$Ratio\ besoins\ énergétiques\ Carnivora = \frac{10000}{90} = 111{,}11$$

Ce seuil de 111 kg de proie pour 1 kg de prédateur dans une aire de 100km^2 est utilisé pour estimer la pression de compétition au sein des sites d'étude.

Le calcul des densités, biomasses et ratios sont disponibles en annexe (Annexe 30 à Annexe 47).

3. 6. 5. Les histogrammes éthologiques

Les histogrammes éthologiques se basent sur le principe de l'histogramme écologique. Dans son utilisation originelle, l'histogramme écologique a pour but de décrire un type d'environnement à partir des variables adaptatives d'une communauté faunique : composition taxinomique, distribution de masse des taxons et adaptations alimentaires (Andrews *et al.* 1979). Ici, l'histogramme éthologique permet de décrire les adaptations comportementales des carnivores à leur écosystème. Le but est de quantifier des traits comportementaux à l'échelle de la guilde (et non pour une espèce seule) afin d'établir des hypothèses entre variabilité des comportements et structure de la communauté (cooccurrence des espèces et diversité).

Les variables comportementales proviennent d'observations naturalistes pour les espèces modernes, dont le comportement est appliqué aux espèces fossiles suivant le principe d'actualisme. Pour les espèces fossiles, les variables comportementales sont restituées à partir d'étude morpho-fonctionnelles. L'ensemble de ces données sont issues de la littérature.

Les variables utilisées pour créer l'histogramme proviennent des travaux de Margaret Lewis qui déterminent des variables comportementales à partir de la morphologie postcrânienne (Lewis 1997) et des travaux de Blaire Van Valkenburgh (1988) pour la classification des régimes alimentaires :

- **Type de locomotion :**
    - Grimpeur : carnivore spécialisé dans les proies terrestres capable de grimper ;
    - Endurant : carnivore coureur capable de maintenir une vitesse moyenne (au-delà de 65km/h) modérée pendant un laps de temps moyen ;
    - Sprinteur : carnivore capable de courir à grande vitesse (plus de 110 km/h) sur une courte distance ;
    - Coureur généraliste : carnivore coureur capable ni d'endurance, ni de sprint ;

- Polyvalent : carnivore de grande taille capable de grimper et de courir mais qui n'est spécialisé dans aucun des deux types de locomotion ;
- Préhenseur : espèce qui ne court pas et qui ne saute pas mais qui a une capacité de préhension lui permettant d'attraper et immobiliser une proie avec facilité.

- **Type d'acquisition de la ressource :**

  - Chasse à l'affut en solitaire : carnivore qui pratique la chasse en embuscade. Il se rapproche furtivement de sa proie puis attaque avec une course-poursuite rapide (200 m maximum) ;
  - Chasse à l'affut en groupe : groupe de carnivores qui pratique la chasse en embuscade ;
  - Course-poursuite : carnivore solitaire qui course sa proie à grande vitesse sur une courte distance (sprint) ;
  - Chasse en groupe : groupe de carnivore qui poursuit la proie sur de moyennes à longues distances avec une mise à mort souvent collective ;
  - Kleptoparasitisme : carnivore se confrontant à un autre prédateur afin de lui voler la proie avant qu'il n'ait fini de la consommer. Il y a anticipation pour trouver la ressource ;
  - Charognage : carnivore se nourrissant de carcasses trouvées de manière fortuite. Il n'y a pas d'anticipation pour trouver la ressource.

- **Type de consommation :**

  - Hypercarnivore strict : carnivore consommant plus de 70% de tissus mous ;
  - Hypercarnivore mixte : carnivore consommant plus de 70% de viande et qui est capable de consommer des ossements de grande taille ;
  - Mésocarnivore omnivore : carnivore dont 50 à 70% de la diète est constituée de viande complétée par des invertébrés, insectes et fruits, avec la capacité à consommer des os de petite à moyenne taille ;
  - Mésocarnivore durophage : carnivore dont 50 à 70% de la diète est constituée de carcasses n'incluant plus de viande, complétée par des invertébrés et des fruits ;
  - Hypocarnivore : carnivore dont la diète est inférieure à 50% de viande.

- **Type de transport de la ressource :**

  - Aucun transport : le prédateur consomme la proie directement sur le lieu de mise à mort. La proie reste sur le lieu de mise à mort ;
  - Transport de petits volumes avec locomotion habituelle : le prédateur transporte directement dans la gueule avec un mode de locomotion normal un petit volume de la ressource. La proie peut être emmenée sur de longues distances ;

- Transport occasionnel de petits volumes : carnivore de petite taille qui charogne et récupère occasionnellement des petits morceaux de carcasses ;
- Transport de volumes moyens avec locomotion habituelle : le prédateur transporte directement dans la gueule avec un mode de locomotion normal un volume moyen de la ressource. La proie peut être emmenée sur de longues distances ;
- Tirage de carcasse : le prédateur traîne la proie entre ses pattes jusqu'à sa tanière. La proie reste à proximité du lieu de mise à mort ;
- Cache dans les arbres : le prédateur traîne, hisse et stocke sa proie en hauteur dans un arbre. La proie reste à proximité du lieu de mise à mort.

Les NMI sont utilisés pour quantifier les variables (Annexe 48) qui seront exprimées en fréquences (Annexe 49 à Annexe 52).

Chapitre 4 : Paléontologie

L'ensemble des grands carnivores est réévalué avec une attention particulière prêtée aux canidés qui font l'objet de descriptions plus détaillées. En effet, la littérature ne traite que peu de la diversité des canidés, notamment pour les espèces de taille moyenne. Les descriptions des félidés et des hyénidés sont plus concises car ce sont des groupes bénéficiant d'études plus nombreuses. Ainsi, en dépit de réévaluations taxinomiques, le matériel est souvent déjà décrit.

1. Paléontologie des canidés

1. 1. Les canidés de grande taille

1. 1. 1. Canis atrox Broom, 1939

Broom identifie pour la première fois en 1939, sur le site de Kromdraai A, un canidé de grande taille à partir d'une m1 (KA1288) qu'il distingue clairement du genre *Lycaon* Brookes, 1827 (Broom 1939). Il rapproche de ce spécimen une M1 (KA1156) et décrit *Canis atrox* Broom, 1948. Il considère ces dents comme étant représentatives d'un *Canis* vrai, plus grand que *Canis lupus* Linnaeus, 1758 et plus petit que *Canis dirus* Leidy, 1858 de Rancho-la-Brea (Broom 1948). Ewer (1956b) confirme la validité de *C. atrox* en comparant la M1 au spécimen d'Olduvai n° 736 de *Canis africanus* Pohle, 1928 dont la morphologie diffère clairement (morphologie du trigonide de la m1 ; morphologie des paracône et métacône de la M1). Hendey (1974) quant à lui rapproche la m1 à trois spécimens de *Lycaon pictus* Temminck, 1820 d'Elandsfontein (Cape Province), estimant que sa morphologie en est proche. Il considère *C. atrox* comme un lycaon en voie de spécialisation qui se place comme ancêtre de *L. pictus*, remettant alors en cause son attribution au genre *Canis* Linnaeus, 1758. Turner (1986) approuve l'argument d'Ewer (1973) qui oppose le groupe des *Canis-like* au groupe *Lycaon-Cuon-Speothos* qui ont une morphologie dentaire plus adaptée à la consommation de viande et confirme l'appartenance du spécimen de Kromdraai A au genre *Canis*. En revanche, Turner (1986) discrimine très clairement *C. atrox* de *C. africanus* car il rattache ce dernier au genre *Lycaon* tandis qu'Ewer (1973) conserve l'attribution au genre *Canis* pour les deux espèces. Il attribue alors les spécimens de Kromdraai A à *Canis* sp., estimant que le matériel n'est pas suffisant pour décrire une nouvelle espèce (Turner 1986). Torre *et al.* (1992) considère que *C. atrox* et *C. africanus* sont une seule et même espèce qui est conspécifique ou phylogénétiquement proche de *Canis falconeri* Forsyth Major, 1877 sans donner les critères morphologiques le justifiant. Ces mêmes auteurs font du groupe *C.atrox-C.africanus* les ancêtres de *L. pictus* (Torre *et al.* 1992). Cette classification est reprise par Rook (1994) qui rassemble les espèces *C. falconeri* d'Europe, *Canis antonii* Zdansky, 1924 d'Asie et *C. africanus* (incluant donc *C. atrox*) d'Afrique au sein du même groupe *Canis* (*Xenocyon*)

falconeri (Rook 1994). Martinez-Navarro & Rook (2003), en se basant sur les travaux antérieurs, proposent alors d'intégrer l'ensemble des formes fossiles du sous-genre *Xenocyon* au genre *Lycaon* avec trois chrono-espèces : *Lycaon falconeri* pour les formes du Pliocène supérieur d'Eurasie ; *Lycaon lycaonoides* pour les formes du Pléistocène inférieur et du début du Pléistocène moyen d'Europe et d'Afrique ; et *L. pictus* pour les forme du Pléistocène moyen et supérieur jusqu'à la forme actuelle (Martinez-Navarro & Rook 2003). Hartstone-Rose *et al.* (2010) qui adhère au schéma évolutif proposé par Martinez-Navarro & Rook (2003) n'intègre pas les espèces fossiles dans le genre *Lycaon* mais *Xenocyon* et nomme ainsi le spécimen de Kromdraai A *Xenocyon atrox* ; tandis que Bartolini-Lucenti & Spassov (2022) continue d'attribuer les espèces au sous-genre *Canis* (*Xenocyon*) ex gr. *falconeri*. Effectivement, Hartstone-Rose *et al.* (2010) fait la distinction entre le genre *Xenocyon* auquel il intègre le spécimen de Kromdraai A et le genre *Lycaon* puisqu'il décrit une nouvelle espèce fossile sur le site de Gladysvale, *Lycaons sekowei* Hartstone-Rose *et al.* 2010. De plus, il ne met pas le spécimen de Kromdraai A en synonymie avec l'espèce *C. africanus* et le nomme *X. atrox* puis le réfère à *X. falconeri*, laissant une incertitude quant à son attribution spécifique. Que ce soit avec la nomenclature de *Lycaon atrox*, *X. atrox, X. falconeri* ou *C.* (*X.*) *africanus*, le spécimen de Kromdraai A est reclassé au sein de la lignée des *lycaons-like* et exclue de celle des *Canis-like* sans qu'aucune diagnose amendée ne soit produite pour ce spécimen, non seulement pour sa réattribution au genre *Lycaon* ou *Xenocyon*, mais aussi pour la mise en synonymie avec l'espèce Est-Africaine *C. africanus* (voir Hendey 1974 ; Hartstone-Rose *et al.* 2010).

Force est de constater que cette nomenclature proposée par Martinez-Navarro & Rook (2003) réunissant l'ensemble des canidés de grande taille au sein du genre *Lycaon* ne fait pas consensus. Nous suivons la nomenclature proposée par Hartstone-Rose *et al.* (2010) qui reconnait la validité du genre *Xenocyon* afin de le différencier clairement des *Canis* spp. *sensu stricto*. Nous apportons toutefois une modification dans l'acceptation du genre *Xenocyon* car nous reconnaissons son existence pour le registre fossile européen uniquement, considérant qu'il existe deux lignées évolutives distinctes : la lignée *Xenocyon* en Europe et la lignée *Praelycaon-Lycaon* en Afrique (cf. *infra*). Nous rejetons par conséquent l'intégration des espèces eurasiatiques au genre *Lycaon* comme proposé par Martinez-Navarro & Rook (2003).

Matériel :
Kromdraai A : M1 gauche (KA1156) ; m1 droite (KA1288, holotype)
Le NMI est d'un individu car les dents peuvent être appariées et le stade d'usure est similaire avec les deux dents peu usées (Annexe 1).

1. 1. 1. 1. Description de la denture supérieure

La première molaire supérieure gauche KA1156 est complète et peu usée. Elle comporte un trigone développé au regard du talon, avec un paracône plus grand que le métacône. Les cuspides ne sont toutefois que modérément robustes, peu accolées l'une à l'autre, l'ectoflexus est bien marqué et le cingulum buccal est développé. Il y a une forte constriction à la jonction du trigone et du talon. Le talon est comprimé mésio-distalement et allongé bucco-lingualement. Il comporte deux cuspides principales très développées : le protocône et l'hypocône. Ce dernier est suivi de l'hypocônule. L'hypocône est situé à l'angle disto-lingual et est suivi par l'hypocônule sur la face linguale pour former le complexe hypocône-hypocônule. Le protocônule et l'entocône sont présents sous forme résiduelle. Le préprotocrista qui relie le protocône à l'entocône est fortement marqué, délimitant deux bassins distincts. Le bassin du trigone situé entre le paracône, le métacône, le protocônule et l'entocône ; et le bassin du talon qui est plus petit, situé entre le protocône, l'hypocône et l'hypocônule (Figure 20).

1. 1. 1. 2. Description de la denture inférieure

La m1 droite KA1288 est complète et peu usée. Elle a un trigonide robuste qui occupe les deux tiers de la dent. Le protoconide orienté vers l'arrière est significativement plus haut que le paraconide orienté vers l'avant, donnant en vue latérale un aspect tréflé au trigonide. Le métaconide est très peu développé et ne se détache du protoconide qu'à l'apex de la cuspide. Le talonide montre une constriction en face buccale. Il est bicuspide, avec l'hypoconide deux fois plus grand que l'entoconide. En partie mésiale de l'hypoconide se trouve le *cristid obliqua* qui est marqué (Figure 21)

1. 1. 1. 3. Comparaison de la denture supérieure

La M1 KA1156 est plus grande que *L. pictus*, plus petit que *C. africanus*, plus robuste que *L. sekowei* et s'intègre au champ de variation des loups actuels. Elle est également bien plus grande que la forme fossile *Canis hewitti* Fourvel & Frerebeau, 2022 (Figure 22) ; (Tableau 7). Enfin, elle a des proportions qui tendent à se rapprocher de la courbe de régression du genre *Canis* dont la denture est moins sécante tandis que *Xenocyon* spp. et *Praelycaon* spp. sont situés proches de la courbe de régression du genre *Lycaon* dont la denture est spécialisée à la découpe (Figure 22) ; (Tableau 7). Ainsi, le spécimen de Kromdraai A est comparé au niveau générique afin de le rattacher soit à la lignée des *Canis-like* soit à la lignée des *Lycaon-like*. Le genre *Canis* comporte trois cuspides principales sur le talon de la M1 : l'hypocône en face linguale puis le protocône (face mésiale) et l'entocône (face distale). Ces deux dernières cuspides sont reliées par le préprotocrista ce qui créé deux bassins distincts. Le genre *Lycaon* quant à lui ne comporte généralement que deux cuspides principales sur le talon de la M1 : le protocône (face mésiale) qui est plus développé que chez les *Canis* et l'hypocône qui lui est réduit. Contrairement au genre *Canis*, l'hypocône ne s'étend pas sur l'ensemble de la face linguale le long du cingulum mais est confiné à l'angle disto-lingual du talon. L'absence de l'entocône et donc de préprotocrista reliant le protocône à l'entocône fait qu'il n'y a qu'un seul bassin au centre du talon. Chez *L. pictus*, 32% (n= 25) des individus présentent un

entocône résiduel qui n'est relié par aucun *crista* au protocône (Annexe 14). Les *Canis* de grande taille ne sont plus présents sur le continent africain et le seul analogue moderne de *C. atrox* est *C. lupus*. La M1 KA1156 observe une morphologie générale proche du genre *Canis* avec la présence des deux bassins distincts formés par le préprotocrista qui relie le protocône à l'entocône. La différence majeure avec *C. lupus* est la forte réduction de cette dernière cuspide. Elle est présente sous forme résiduelle chez KA1156, tout comme chez *L. pictus*. Chez *C. lupus* elle est présente dans 100% des cas (n= 14) sous forme de cuspide dont la taille peut être égale à celle du protocône (Annexe 14). Ce qui différencie KA1156 du genre *Lycaon* et le rapproche du genre *Canis* n'est donc pas l'entocône résiduel mais la présence du préprotocrista. Il faut toutefois souligner que le premier représentant du genre *Lycaon* connu à ce jour, *L. sekowei*, n'est pas une forme aussi spécialisée que l'actuel *L. pictus* et sa M1 comporte aussi deux bassins. Toutefois, le préprotocrista est significativement moins développé que chez KA1156. A l'instar de son représentant actuel, Hartstone-Rose *et al*. (2010) indiquent que la M1 de *L. sekowei* ne comporte pas de protoconule, contrairement aux espèces du genre *Canis*. Il fait cette observation pour *C. lupus* que nous complétons avec l'observation de l'espèce *C. hewitti* qui comporte un protoconule dans 100% des cas (n= 5) (Annexe 14). Un seul spécimen de *L. pictus* (TM47678) sur l'ensemble de l'échantillon (n= 25) comporte un protoconule résiduel (Annexe 14). Chez *L. pictus* et *L. sekowei*, le protocône est proche du paracône en raison de l'absence de protoconule, tandis que chez les *Canis* qui comporte cette cuspide, le protocône est relativement éloigné du paracône. Même si chez KA1156 le protoconule est présent sous forme résiduelle, le protocône est éloigné du paracône. Hartstone-Rose *et al*. (2010) indiquent que les para- et métastyles se distinguent clairement chez *L. sekowei* tout comme chez *L. pictus*. Nous avons quantifié ce critère pour la présence d'un parastyle et d'un métastyle développé. Le parastyle est présent dans 100% des cas (n= 24) chez *L. pictus* contre 43,7% chez *C. lupus* (n= 16) tandis que le métastyle est présent dans 68% des cas chez *L. pictus* (n= 25) contre 20% des cas chez *C. lupus* (n= 15) (Annexe 14). KA1156 a un parastyle développé et un métastyle presque absent ce qui tend à le rapprocher de *Canis* plutôt que de *Lycaon*.

Hendey (1974) fait du spécimen de Kromdraai A une espèce du genre *Lycaon* en raison de la face distale de la M1 qui adopte une courbure très marquée. Or *C. lupus* observe également une face distale avec une courbure marquée dans 71,4% des cas (n= 14) (Annexe 14). Les spécimens de *C. africanus* n°1949-2-723 d'Aïn Hanech en Algérie (Figure 20) et n°736 d'Olduvai en Tanzanie ont aussi une face distale avec une courbure marquée à la jonction trigone-talon. Ainsi, le critère décrit par Hendey (1974) ne permet pas discriminer le genre *Lycaon* de *Canis*. *C. atrox* a un hypoconule parfaitement détaché de l'hypocône et le complexe hypocône-hypoconule s'étend le long du cingulum du talon. *L. sekowei* n'a pas d'hypoconule et son hypocône, bien que sous forme de cuspide en demi-lune, ne s'étend pas sur l'ensemble du cingulum du talon mais est déjà confiné à l'angle disto-lingual et la moitié inférieure de la face linguale. Le préprotocrista est bien plus marqué chez *C. atrox* que chez *L. sekowei*. De plus, *C. atrox* a un paracône plus développé que le protocône, contrairement à *L. sekowei* et *L. pictus* (Figure 20). Ces différences morphologiques ne permettent donc pas de

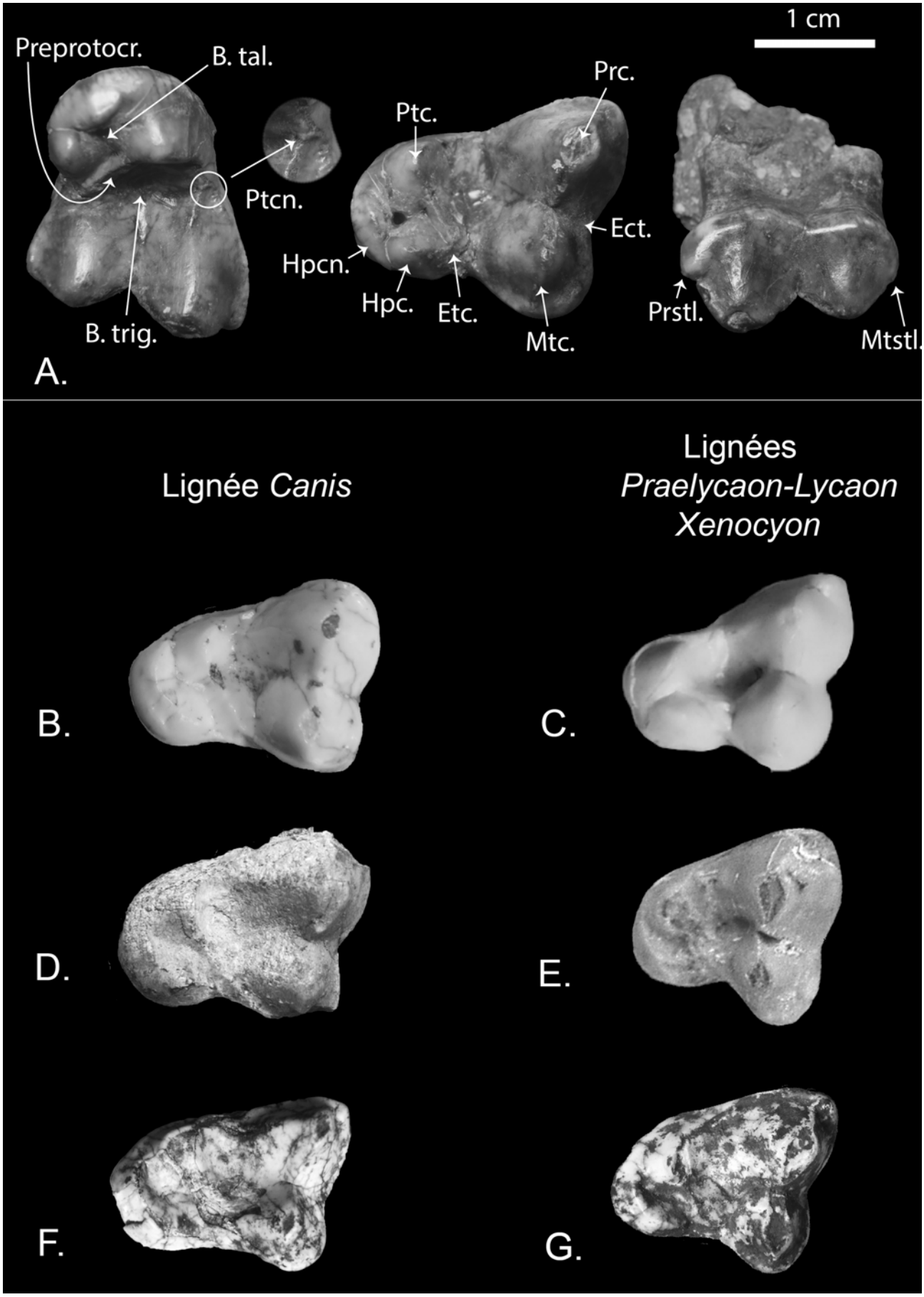


Figure 20. Planche comparative pour la M1 gauche (KA1156) de *C. atrox*.

A. : de gauche à droite : vue linguale, occlusale, buccale de la M1 gauche KA1156 de *C. atrox*. **Preprotocr.**= préprotocrista, **B. tal.**= bassin du talon, **B. trig.**= bassin du trigone, **Ptcn.**= protoconule, **Ptc.**= protocône, **Hpcn.**= hypoconule, **Hpc.**= hypocône, **Etcn.**= entocône, **Mtc.**= métacône, **Ect.**= ectoflexus, **Prc.**= paracône, **Prstl.**= parastyle, **Mtstl.**= métastyle ; **B.** : *C. lupus* (CG6043), Coupe Gorge, France, Pléistocène supérieur ; **D.** : *C. africanus* (1949-2_723), Aïn Hanech, Algérie, ~1,5 – 1,2 Ma (© D.Geraads) ; **F.** : *C. hewitti (*KW9571b), Kromdraai Mb.2 ; **C.** : *L. pictus*, (TM3211, Ditsong Museum), actuel, miroir ; **E.** : *X. falconeri* (VM-7000), Venta Micena, Espagne, ~1,07 Ma (© D.G) ; **G.** : *L. sekowei* (CD8280), Cooper's D, miroir.

M1	Nombre	Range	Moy.	S.D.	Nombre	Range	Moy.	S.D.
	DMD vestibulaire				DVL perpendiculaire			
C. atrox	17,15				19,34			
P. thackerayi	2	15,97-16,27	17,6		2	17,29-17,37	18,9	
P. sekowei	1	17,6			1	18,9		
C. africanus	3	15,7-17,3	16,66	0,85	3	18,6-22	20,36	1,71
C. hewitti	6	13,01-13,76	13 ,37	0,28	6	16,05-16,7	16,37	0,25
Xenocyon spp.	4	14,3-17,7	16,5	1,54	4	16,7-18,6	17,6	0,99
L. pictus	43	14,1-17,5	16,18	0,73	31	15,6-18,43	17,02	0,63
C. lupus († et actuel)	22	14-17,5	16,16	1,06	22	18,3-21,6	19,56	0,95

Tableau 7. Odontométrie comparée de la M1 chez les canidés de grande taille.

rapprocher KA1156 du genre *Lycaon*. Le spécimen de Kromdraai A diffère du *X. falconeri* de Roca-Neyra en France (spécimen IGF863 figuré dans Bartolini-Lucenti & Spassov 2022, Figure 2 : p.4) par un trigone aux cuspides moins robustes, un talon plus comprimé, un protocône significativement plus développé et la présence de l'entocône qui est absent chez ce dernier (Figure 20). *X. falconeri* a un hypocône sous forme de crête et non de cuspide comme le spécimen de Kromdraai A. Le *crista* séparant les deux bassins chez *X. falconeri* n'est pas aussi net que chez KA1156 formant quasiment un grand bassin unique au lieu de deux. Les spécimens de *Xenocyon lycaonoides* d'Appolonia 1 en Grèce (spécimen APL-525 figuré dans Koufos 2014, Figure 2 : p.446) et Jinuyan Cave en chine (spécimen AMNH M164162 figuré dans Jiangzuo *et al.* 2022, Figure 3 : p.5) diffèrent également de KA1156 par une réduction du talon, un trigone encore plus robuste que *X. falconeri* et un protocône moins développé que le spécimen de Kromdraai A. Tout comme chez *X. falconeri* et à l'inverse de KA1156, le préprotocrista est peu marqué ne délimitant que légèrement les deux bassins au profit d'un seul.

Les différents critères morphologiques rapprochent ainsi le spécimen de Kromdraai A du genre *Canis*, tout comme l'ont fait Ewer (1956b) et Turner (1986) même s'ils n'ont pas mis en avant d'arguments morphologiques pour la pièce KA1156. Au sein du genre *Canis*, le spécimen de Kromdraai A diffère

de *C. africanus*, en dépit de la mise en synonymie des deux espèces par Rook (1994). Comme l'a observé Geraads (2011) pour les spécimens de *C. africanus* 1949-2-723 d'Aïn Hanech (Algérie) et Old-74 d'Olduvai (Tanzanie), la M1 comporte des cuspides quasiment subégales. J'observe au contraire que chez *C. atrox* le paracône est plus grand que le métacône. Contrairement à KA1156, le cingulum buccal est peu marqué chez *C. africanus*. L'hypoconule n'est que peu individualisé de l'hypocône tandis que le protocône et l'hypocône sont nettement moins développés que chez KA1156 (Figure 20). Ewer (1956b) estime que la réduction de l'entocône chez *C. atrox* est l'un des critères justifiant son existence car on ne le retrouve pas sur d'autres espèces. Cependant, Geraads (2011) décrit une réduction de l'entocône pour le spécimen d'Aïn Hanech ainsi que le n°736 d'Olduvai, tandis que le spécimen Old-74 n'en comporte pas. Ce trait morphologique est systématiquement présent chez *C. lupus* (n= 14) et chez *C. hewitti* (n= 5) tandis qu'il est systématiquement absent ou présent sous forme résiduelle chez *L. pictus* (n= 25) (Annexe 14). Cette dernière espèce diffère de KA1156 par un talon qui n'est pas comprimé et qui est plus développé chez *C. atrox*, le paracône est plus grand que le métacône, comme observé par Fourvel & Frerebeau (2022) pour *C. hewitti*. Ils décrivent également un hypocône formé par une longue crête fine allant du protocône à l'entocône, ce qui ne ressemble pas au complexe hypocône-hypoconule observé chez KA1156. Hartstone-Rose *et al.* (2010) décrit chez KA1156 une crête disto-linguale (créée par l'hypocône, l'hypoconule et les pré- et post *crista*) qui est plus déjetée que chez n'importe quel autre canidé. Toutefois, KA1156 n'est pas la seule espèce de canidé, comme décrit précédemment, qui comporte un hypocône à l'angle disto-lingual du talon.

1. 1. 1. 4. Comparaison de la denture inférieure

La m1 KA1288 correspond à un canidé ayant une taille quasiment similaire à celle de *C. africanus* (Figure 22) ; (Tableau 8). Elle rentre également dans le champ de variation de *Xenocyon* spp. et de *C. lupus* tandis qu'elle est plus grande que *L. pictus* et *C. hewitti* (Figure 22). De la même manière que pour la M1, ce qui différencie *Canis* de *Lycaon* est le degré de spécialisation de la m1. *Lycaon* a un trigonide occupant les trois quarts de la longueur totale de la dent avec un talonide très réduit, ce qui n'est pas le cas de KA1288 dont le rapport trigonide-talonide indique un développement plus important du talonide que chez *L. pictus*. Le paraconide de *L. pictus* est orienté vers l'avant et le protoconide, robuste à sa base, est orienté vers l'arrière, comme chez KA1288. Le métaconide chez *L. pictus* est très réduit. Il n'est quasiment pas individualisé et est accolé au protoconide sur l'ensemble de sa hauteur, excepté en partie apicale. KA1288 adopte la même morphologie à la seule différence que l'apex de la cuspide est plus rond, légèrement plus individualisé du protoconide et orienté vers l'arrière. Chez *L. pictus*, le talonide est unicuspide avec un hypoconide bien développé et occupant la moitié buccale de la surface du talon. Le talonide est très réduit non seulement dans sa longueur mais aussi dans sa largeur présentant une constriction au niveau de la jonction du trigonide. KA1288 diffère par un talon bicuspide. En revanche, comme chez *L. pictus*, le *cristid obliqua* est bien développé. Hartstone-Rose *et al.* (2010) décrivent le spécimen GV466-1A de *L. sekowei* de Gladysvale comme étant plus bunodonte que *L. pictus* mais l'usure du paracône et du protocône n'est pas prise en compte. Si les cuspides n'étaient pas usées, elles auraient très vraisemblablement

un aspect tout aussi sécant que chez *L. pictus* ou le spécimen KA1288. Comme chez *L. pictus*, *L. sekowei* a un paraconide qui n'est que modérément orienté vers l'arrière tandis qu'il l'est davantage chez KA1288. Le paraconide chez *L. pictus*, et de manière moins marquée chez *L. sekowei*, a le bord mésial bombé, tout comme chez *C. atrox*. Il est, par ailleurs, tout aussi robuste que chez KA1288. Le métaconide de *L. sekowei* semble assez similaire au spécimen de Kromdraai A car il est fusionné au protoconide et, en dépit de l'usure, l'apex de la cuspide semble rond et orienté vers l'arrière, tandis que son orientation est droite chez *L. pictus*. Enfin, GV466-1A comporte un talon bicuspide mais ce dernier n'étant pas complet, il n'est pas possible de le comparer strictement au spécimen KA1288. Harstone-Rose *et al*. (2010) observent un petit métaconulide (ou tuberculum intermedium) chez *C. atrox* qui n'est pas présent sur le spécimen de Gladysvale. Nous n'observons pas cette cuspide en face linguale sur le spécimen de Kromdraai A qui a en revanche un métastylide marqué. En outre, en raison de la mauvaise conservation du talon de GV466-1A, il est compliqué de déterminer ou non la présence de cette cuspide additionnelle. Le genre *Xenocyon* est, quant à lui, caractérisé par une m1 dont le trigonide est développé au regard du talonide qui fait moins de 1/3 de la longueur totale de la dent (Bartolini-Lucenti & Spassov 2022). KA1288 est moins spécialisé et a un talonide plus grand. Le métaconide chez *Xenocyon* est décrit comme réduit (Rook 1994 ; Bartolini-Lucenti & Spassov 2022). Rook (1994) décrit également un petit métaconide pour le spécimen de Kromdraai A, nous précisons que chez ce dernier il reste plus développé et plus individualisé du protoconide que chez *Xenocyon,* chez qui le métaconide se réduit à une petite protubérance accolée au protoconide. Rook (1994) décrit chez *Xenocyon* un hypoconide plus grand que l'entoconide tandis que Bartolini-Lucenti & Spassov (2022) précisent que l'entoconide est réduit. KA1288 a également un hypoconide plus grand que l'entoconide. Cependant, contrairement à *Xenocyon* il est fusionné au cingulum, lui donnant un aspect massif. Sur le spécimen FSL211493 de *X. falconeri* de Rocca-Neyra (Figure 21), l'hypoconide est une cuspide robuste et piquante qui est séparée du bourrelet cingulaire. De plus, cette cuspide tant à avoir une position plus centrale sur le talonide tandis qu'elle reste en face buccale chez KA1288. Enfin, l'entoconide de KA1288 est plus développé que chez *Xenocyon* chez qui il est très réduit.

Le spécimen de Kromdraai A montre une morphologie moins spécialisée que celle de *Lycaon* ou *Xenocyon*, bien qu'il le reste plus que son analogue moderne *C. lupus*. Chez ce dernier, la fosse entre le paraconide et le protoconide est réduite et le bord mésial du paraconide est droit (Figure 21). Cette morphologie est typique des représentants actuels du genre *Canis* et l'on ne retrouve pas l'aspect tréflé en vue latérale comme chez KA1288. Le métaconide est bien plus développé que chez KA1288, tandis que la différence de taille entre l'entoconide est bien moins marquée que chez ce dernier. Le spécimen de *C. africanus* d'Olduvai (KNM-ER 895) diffère de KA1288 par une morphologie particulière du trigonide (Figure 21). Le paraconide est très bas par rapport au protoconide et ce dernier est orienté à la verticale. De plus, comme chez *Canis* et contrairement à KA1288, le bord mésial du paraconide de *C. africanus* n'est pas bombé (Figure 21). Tout comme chez KA1288, le métaconide est accolé au protoconide mais reste quelque peu plus développé que pour *Lycaon*. En

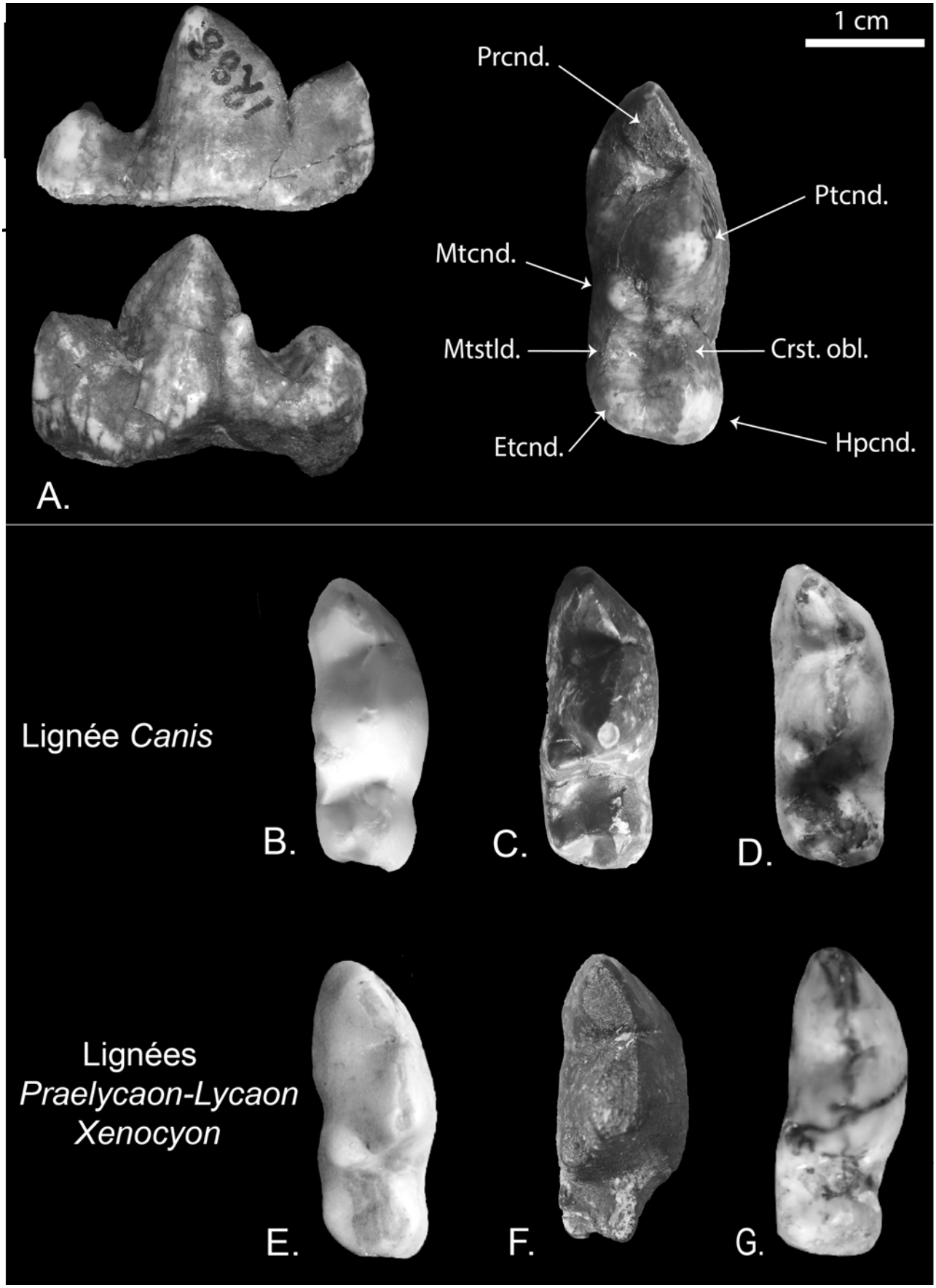


Figure 21. Planche comparative pour la m1 droite KA1288 de *C. atrox*.

A. : de gauche à droite : vue buccale (haut), linguale (bas) et occlusale de KA1288. Prcnd.= paraconide, Mtcnd.= métaconide, Ptcnd.= protoconide, Mtstld.= métastylide, Etcnd.= entoconide, Hpcnd.= hypoconide, Crst. Obl.= *cristid obliqua* ; **B.** : *C. lupus* (sans numéro, TRACES), actuel ; **C.** : *C. hewitti* (KW10728), miroir ; **D.** : *C. africanus* (KNM-ER 895), Olduvaï, Tanzanie (© D. Geraads) ; **E.** : *L. pictus* (CG2007-439, MNHN), actuel (© D. Geraads) ; **F.** : *P. sekowei* (GV466-1A), Gladysvale, ~1,8 Ma, miroir ; **G.** : *X. falconeri* (FSL211493), Rocca-Neyra, France, ~2,6 Ma, miroir.

m1	Nombre	Min. – Max.	Moy.	S.D.	Nombre	Min. – Max.	Moy.	S.D.
	DMD				DVL			
C. atrox	28,03				11,19			
P. sekowei					1	10,91		
C. africanus	2	27,5-28	27,75		2	11,2-11,3	11,25	
C. hewitti	9	21,12-23,7	22,19	0,92	9	8,08-9,4	8,68	0,44
Xenocyon spp.	7	24 ,5-30,7	27,86	2,18	7	9,9-12,6	11,28	1,06
L. pictus	48	22,32-26,66	24, 42	1,03	48	8,5-11,08	9,73	0,62
C. lupus († et actuel)	320	22,2-35	28,56	2,04	312	8,4-14	11,45	0,92

Tableau 8. Odontométrie comparée de la m1 chez les canidés de grande taille.

revanche, *C. africanus* a une réduction du talonide plus importante que KA1288 indiquant un trigonide plus développé. De plus, contrairement à KA1288 et comme pour *Xenocyon*, *C. africanus* comporte un hypoconulide. Enfin, *C. africanus* n'a pas de cristids (métastylide et *cristid obliqua*) aussi marqué que *C. atrox*. L'ensemble de ces différences ne permettent pas de rattacher KA1288 à l'espèce *C. africanus*. Il diffère également de *C. hewitti* chez qui le bord du paraconide est droit et dont la fosse entre le paraconide et le trigonide est peu marquée. Le métaconide de *C. hewitti* est robuste et de taille importante, contrairement à KA1288. Le talonide est bien plus long et aucune constriction en face buccale n'est observée comme chez KA1288. De plus, *C. hewitti* comporte un hypoconulide qui est absent chez KA1288. Fourvel & Frerebeau (2022) utilise la présence du *tuberculum intermedium* comme élément de diagnose pour différencier *C. hewitti* qui en comporte un sur l'holotype KW9571 contrairement à *C. atrox* qui en est dépourvu. Toutefois, nous émettons des réserves sur la fiabilité de ce critère en raison de la grande variabilité de son occurrence chez les canidés.

1. 1. 1. 5. Diagnose amendée

C. atrox est donc un *Canis* spécialisé de grande taille avec une M1 dont le talon comporte deux bassins bien distincts, négatif de la carnassière inférieure bicuspide. Elle a une morphologie propre à l'espèce avec le complexe hypocône-hypoconule où l'hypoconule est très développé. La m1 montre une morphologie simple (absence de cuspide additionnelle) avec le *cristid obliqua* et le métastylide bien marqués. Le trigonide, en vue buccale, a un aspect tréflé.

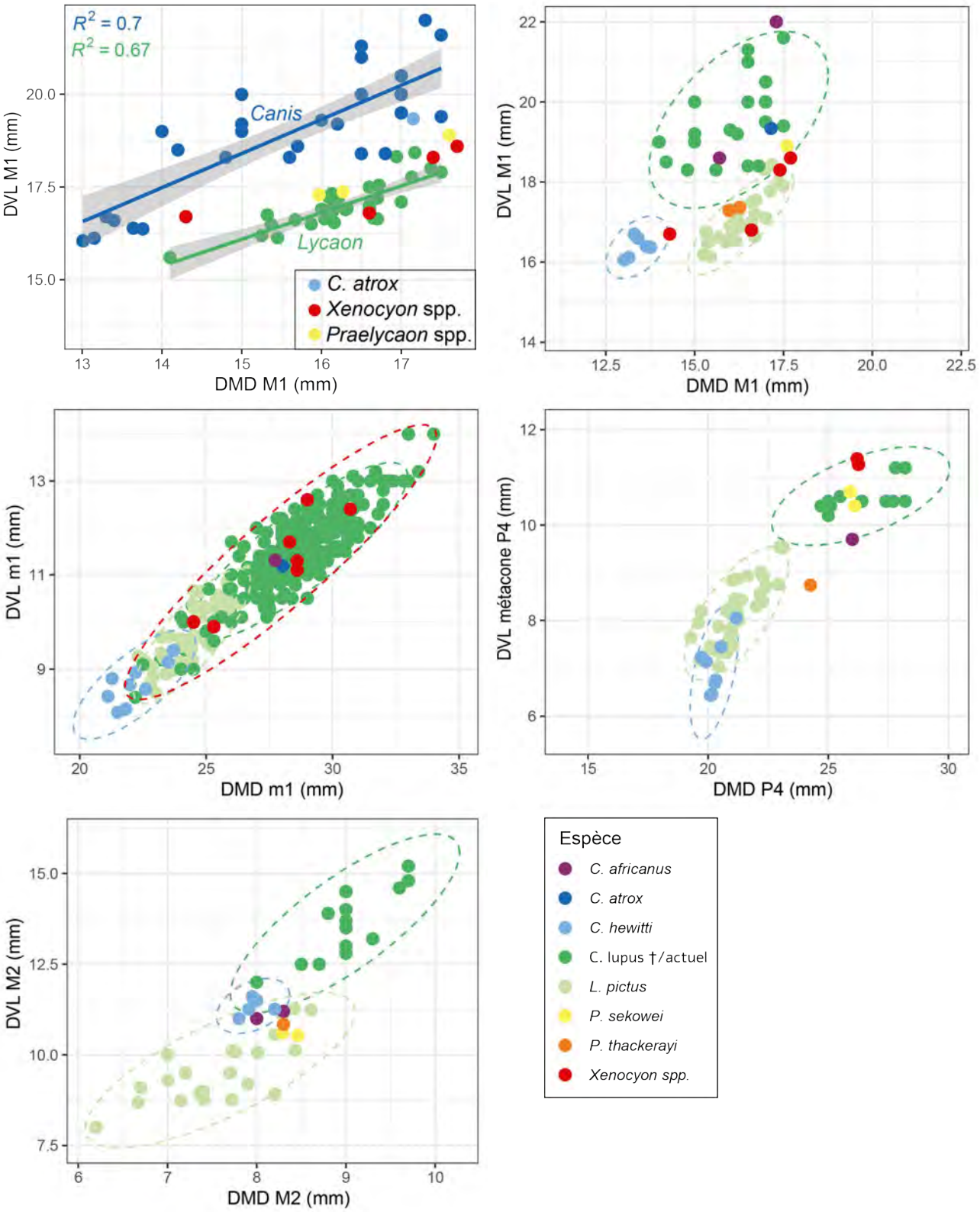


Figure 22. Diagrammes bivariés pour la denture supérieure (P4, M1, M2) et inférieure (m1) des canidés de grande taille.

1. 1. 2. Praelycaon nov. gen. *thackerayi* nov. sp.

Etymologie : le nom de genre *Praelycaon* vient du latin « prae » signifiant « devant, avant » afin de marquer l'antériorité par rapport au genre *Lycaon*. Le nom d'espèce *thackerayi* vient de John F. Thackeray, paléontologue et découvreur de l'ensemble du matériel.
Localité type : Kromdraai D (Kromdraai A mining dump), ~1,8 Ma, province du Gauteng, Afrique du Sud
Holotype : M1 droite (KD1343)
Paratypes : M1 gauche (KD107.1) ; P4 droite (KD1257) ; M2 droite (KD107.2)
Le matériel ayant mené à la diagnose du genre *Praelycaon* provient des prospections du mining dump de Kromdraai A (KD) menées par John F. Thackeray ainsi que d. Ces pièces sont inédites. Le NMI est d'un individu car tous les éléments peuvent être appariés et les stades d'usures sont similaires avec des dents peu usées (Annexe 1).

1. 1. 2. 1. Description de la denture supérieure

La P4 droite KD1257 est sub-complète car seuls le protocône et la racine mésiale ne sont pas conservés. Le paracône et le métacône ne sont que modérément robustes tandis que la fosse à la jonction des deux cuspides est profonde. Le cingulum bucco-mésial est développé formant une sorte de méplat en vue occlusale, sans que le parastyle ne soit présent. Le préparacrista est développé, formant une crête le long du paracône.

Les M1s gauche KD107.1 et droite KD1343 sont complètes et bien conservées. Les deux spécimens ont une morphologie strictement comparable. Le trigone est fortement développé avec un paracône et un métacône très robustes. Les cuspides sont arrondies et robustes en leur base. Le cingulum buccal est légèrement développé avec les para- et métastyles bien développés. La constriction à la jonction du trigone et du bassin n'est présente qu'en face distale, donnant à la dent une forme générale en haricot. Le protocône est développé. Le protoconule est absent et l'entocône est très réduit. Ce dernier est relié au protocône par un *crista*, formant ainsi un second bassin au talon. L'hypocône est présent sous une forme particulière. La cuspide est située en partie disto-linguale tandis qu'une forte arête se poursuit le long de la face linguale, donnant une morphologie « intermédiaire » avec une cuspide à part entière qui pourtant se poursuit par une arête fortement développée.

La M2 droite KD107.2 est complète. Elle est de forme sub-rectangulaire avec une légère constriction en face distale à la jonction trigone-talon. Le paracône est sensiblement plus grand que le métacône.

COMPARAISON. La P4 a des proportions intermédiaires à *C. hewitti* et *L. sekowei* ainsi que *C. africanus* ces deux derniers étant plus grands (Figure 22) ; (Tableau 9). KD1257 adopte une morphologie simple qui la rend difficilement diagnostique au sein des canidés. KD1257 comporte un préparacrista qui est bien développé sur l'ensemble de la face mésiale du paracône, depuis son apex

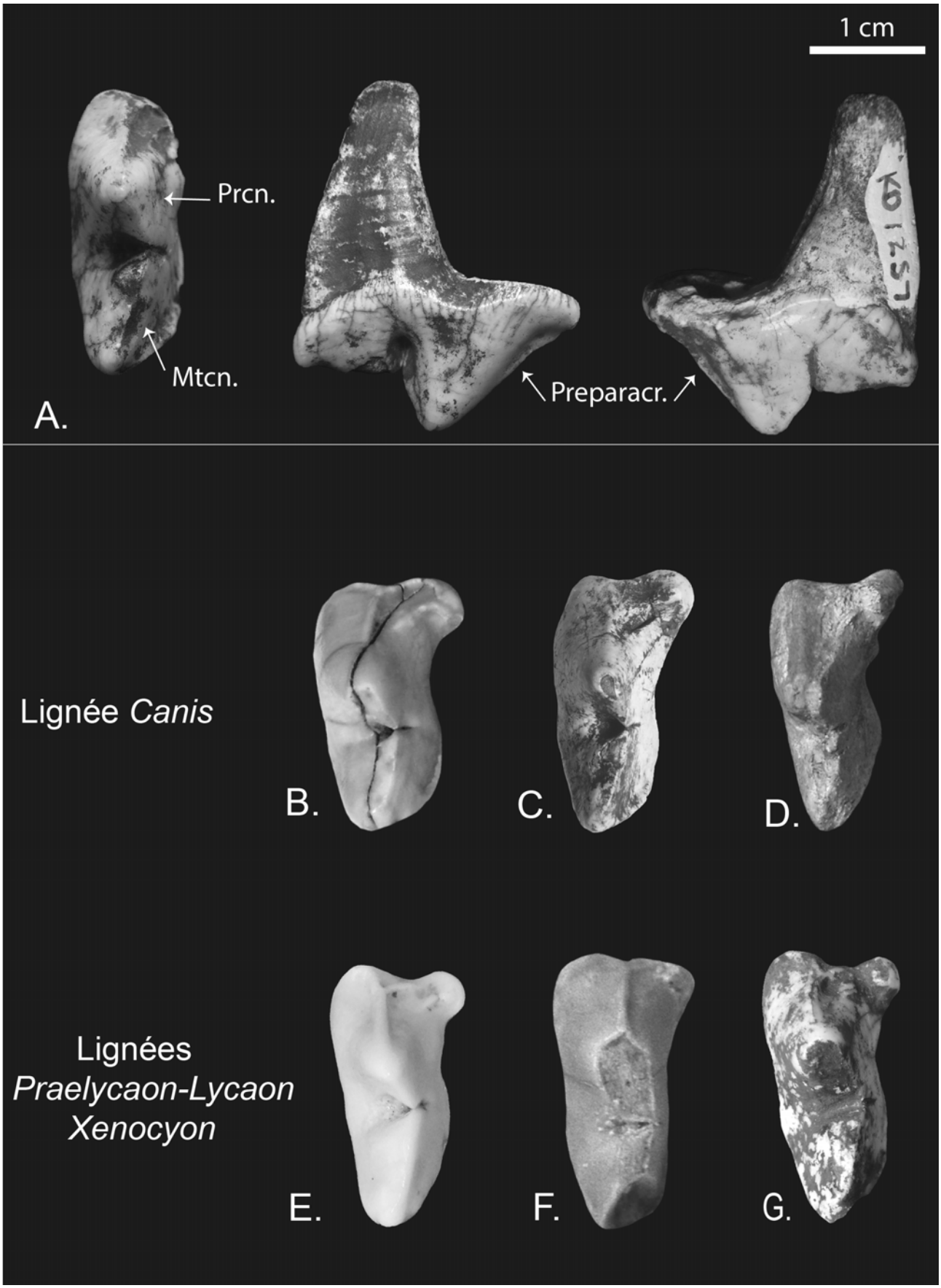


Figure 23. Planche comparative pour la P4 droite (KD1257) de *P. thackerayi*.

A. : de gauche à droite : vues occlusale, buccale et linguale de la P4 droite KD1257 de *P. thackerayi*. Prcn.= paracône, Mtcn.= métacône, Preparacr.= préparacrista ; **B.** : *C. lupus* (sans informations), actuel ; **C.** : *C. hewitti* (KW10865), miroir ; **D.** : *C. africanus* (1949-2_723), Aïn Hanech, Algérie, ~1,5 – 1,2 Ma (© D.Geraads) . **E.** : *L. pictus* (OM7424, Nairobi Museum), actuel ; **F.** : *X. falconeri* (VM-70000), Venta Micena, Espagne, ~1,07 Ma (© D.G) ; **G.** : *P. sekowei* (CD8280), miroir.

P4	Nombre	Min. – Max.	Moy.	S.D.	Nombre	Min. – Max.	Moy.	S.D.
	DMD vestibulaire				DVL métacône			
P. thackerayi	24,26				8,74			
P. sekowei	2	25,9-26,1	26		2	10,4-10,7	10,55	
C. africanus	2	26 - 27	26,5		1	9,7		
C. hewitti	9	19,71-21,17	20,35	0,47	8	6,44-8,05	7,03	0,55
Xenocyon spp.	2	26,2-26,26	26,23		2	11,27-11,39	11,33	
L. pictus	47	19,28-24,36	21,31	1,06	14	7,05-9,54	8,18	0,62
C. lupus († et actuel)	44	14-28,2	24,91	2,78	12	10,2-12,1	10,72	0,53

Tableau 9. Odontométrie comparée de la P4 chez les canidés de grande taille.

jusqu'à la base. Cette morphologie se retrouve chez *L. pictus* ainsi que *L. sekowei*. Le genre *Canis* n'a pas de préparacrista aussi développé. Chez *C. lupus*, ce dernier est non seulement moins saillant, mais il ne se poursuit pas jusqu'à l'apex de la cuspide car il n'est présent que sur la moitié inférieure (Figure 23). Cette morphologie semble également se retrouver sur le spécimen MNHN-1949-2-723 de *C. africanus* d'Aïn Hanech, tout comme sur les spécimens de *C. hewitti* (Figure 23). Hartstone-Rose *et al.* (2010) observe également un préparacrista marqué pour *Xenocyon*. Nous observons au contraire une tendance à la réduction du préparacrista chez le genre *Xenocyon*. Le spécimen de *X. falconeri* IGF-863 (figuré dans Bartoloni & Spassov 2022, Figure 2 : p.4) ne comporte quasiment pas de préparacrista. *X. lycaonoides* comporte un préparacrista légèrement plus saillant mais qui reste faiblement développé par rapport à *Lycaon*, comme en témoigne le spécimen DJPJ191018-285 provenant du site chinois de Jinyuan (figuré dans Jiangzuo *et al.* 2022, Figure 4 : p.6). Le spécimen de *X. lycaonoides* APL-525 du site d'Apollonia 1 en Grèce (figuré dans Jiangzuo *et al.* 2022, Figure 4 : p.6) comporte un préparacrista légèrement plus saillant dont le développement est similaire à celui de *C. lupus*. KD1257 est distinctement plus petit que *L. sekowei*, *Xenocyon* spp. et *C. africanus*. Plus grand que *C. hewitti*, il a une taille se rapprochant de celle des lycaons actuels. Il se trouve ainsi dans une gamme de taille intermédiaire à *L. sekowei* et *C. hewitti* (Figure 22).

1. 1. 2. 2. Comparaison de la denture supérieure

Les spécimens KD107.1 et KD1343 sont distinctement plus petits que *C. atrox*, *C. africanus*, *L. sekowei* et *X. falconeri*. Ils sont également plus grand que *C. hewitti* et s'intègrent au champ de variation de l'actuel *L. pictus* (Figure 22) ; (Tableau 7). *C. lupus* a un rapport de proportions différent

des spécimens de Kromdraai D et la longueur est comparable tandis que la largeur du métacône est nettement plus grande (Figure 22) ; (Tableau 7). Ce rapport indique une dent plus comprimée bucco-lingualement chez la lignée *Lycaon* et *Xenocyon* tandis qu'elle est plus longue chez la lignée *Canis*. Les spécimens de Kromdraai D se rapprochent très largement de la droite de régression de la lignée *Lycaon*. Leur morphologie se rapproche aussi du genre *Lycaon* avec un ectoflexus marqué, comme chez 88 % des L. pictus (n= 25) contre seulement 18,8% de C. lupus (n= 16) (Annexe 14). L'ectoflexus est également marqué chez *L. sekowei*. Le trigone comporte des cuspides dont la robustesse est comparable à celle de *C. atrox* qui est un *Canis* spécialisé. Il est toutefois plus robuste que chez *C. hewitti* et plus gracile que chez *L. sekowei*. Le talon ne comporte pas de constriction en face mésiale au niveau de la jonction trigone-talon comme c'est le cas chez *L. pictus* et dans une moindre mesure *L. sekowei* (Figure 25). Le cingulum buccal est développé, à l'instar des *Canis* actuels et fossiles et contrairement à *L. sekowei* et *L. pictus*. Effectivement chez *C. lupus* il est développé dans 66,6% des cas (n= 16) et 100% des cas chez *C. hewitti* (n= 4) contre seulement 29,2% chez *L. pictus* (n= 24) (Annexe 14). Le parastyle est développé, ce qui est le cas pour l'ensemble de l'échantillon de *L. pictus* (n= 24) contre seulement 43,7% des *C. lupus* (n= 16). De plus, le métastyle est lui aussi bien développé ce qui est le cas chez seulement 20% des *C. lupus* alors qu'il est présent dans 68% des cas chez *L. pictus* (Annexe 14). Tout comme chez *L. pictus* et *L. sekowei*, KD107.1 et KD1343 n'ont pas de protoconule et le protocône tend à se rapprocher du paracône. A l'inverse, chez les *Canis*, le protocône et le paracône observent un écart plus grand en raison de la présence du protoconule. Les spécimens de Kromdraai D ont un entocône réduit mais qui n'est pas résiduel comme chez *C. atrox* et *C. africanus*. Il reste légèrement plus développé que chez *L. sekowei* mais il ne tend pas à être de taille égale au protocône comme chez *C. lupus* ou *C. hewitti* (Figure 25). Enfin, contrairement à l'ensemble des *Canis* fossiles et actuels, le préprotocrista n'est pas aussi fortement marqué et se rapproche du développement de celui de *L. sekowei*. Le protocône chez *L. pictus* est une cuspide conique très développée occupant à elle seule presque la moitié du talon. Elle est située à l'angle mésio-lingual et s'étend le long de la face mésiale jusqu'à la jonction avec le paracône, ainsi que sur la face linguale. Toujours chez *L. pictus*, l'hypocône est également une cuspide conique qui fait face au protocône, occupant l'angle disto-lingual. Chez *L. sekowei*, le protocône n'est pas encore positionné à l'angle mésio-lingual car l'hypocône qui a une forme de demi-lune occupe l'angle disto-lingual ainsi que la face linguale à l'exception du dernier tiers. Cette cuspide observe une réduction car elle ne remonte pas jusqu'à l'angle mésio-lingual comme c'est le cas chez les *Canis*. La morphologie des spécimens de Kromdraai D se rapproche du genre *Lycaon* car l'hypocône est situé à l'angle-disto lingual. Toutefois, il n'a ni la forme conique de *L. pictus*, ni la forme en demi-lune de *L. sekowei* mais une morphologie mixte avec une cuspide dont la forme est conique à l'angle disto-lingual pour continuer sous forme de crête sur l'ensemble de la face linguale. La cuspide de KD107.1 et KD1343 n'est pas confinée à l'angle disto-lingual (Figure 25). De plus, comme chez *L. sekowei*, le protocône est plus proche de la face linguale que chez les *Canis*. Enfin, *X. falconeri* et *X. lycaonoides* diffèrent des spéciemens de Kromdraai D par une constriction du talon plus marquée, un protocône très réduit, une absence de l'entocône ainsi qu'un hypocône sous forme de crête.

C'est le déplacement progressif de l'hypocône sur le talon en direction de l'angle disto-lingual qui permet de mettre en évidence une tendance évolutive vers une spécialisation au sein de la lignée des lycaons (Figure 24). La morphologie actuelle, qui est la plus spécialisée, est représentée par *L. pictus* dont l'hypocône de forme conique est à l'angle disto-lingual. Les Lycaons vrais apparaissent au Pléistocène moyen avec *Lycaon magnus* Ewer & Singer, 1956. En effet, le spécimen TER-2054 de Tighenif rapporté à *L. magnus* comporte un protocône et un hypocône qui sont déjà presque positionnés respectivement à l'angle mésio-lingual et à l'angle disto-lingual (Figure 24). De plus, la constriction du talon à la jonction trigone-talon est dorénavant bien marqué en face mésiale chez *L. magnus*. Il a un hypocône qui reste néanmoins quelque peu plus développé et le protocône n'est pas encore strictement en face linguale, montrant un état moins spécialisé que l'espèce actuelle *L. pictus*. La morphologie antérieure à *L. magnus*, est représentée par *L. sekowei* dont l'hypocône en forme de demi-lune occupe encore les 2/3 de la face linguale en plus de l'angle disto-lingual (Figure 24). La constriction du talon en face mésiale apparaît avec cette espèce mais reste encore très peu marquée. Enfin, les spécimens de Kromdraai D représentent la morphologie la moins spécialisée avec une absence de constriction du talon ainsi qu'un hypocône à la morphologie « mixte » formé par une cuspide conique à l'angle disto-linguale qui se poursuit par une crête sur l'ensemble de la face linguale. La M1 permet d'observer la spécialisation progressive de la lignée *Lycaon* au travers du déplacement du protocône et de l'hypocône ainsi que de la réduction et la constriction du talon.

La morphologie de la M2 est intermédiaire à *L. pictus* et *L. sekowei* dont le paracône et le métacône sont de taille subégale avec une absence de constriction en face distale ; et *C. lupus* ou *C. hewitti* dont le paracône est plus grand que le métacône avec une constriction en face distale (Figure 25).

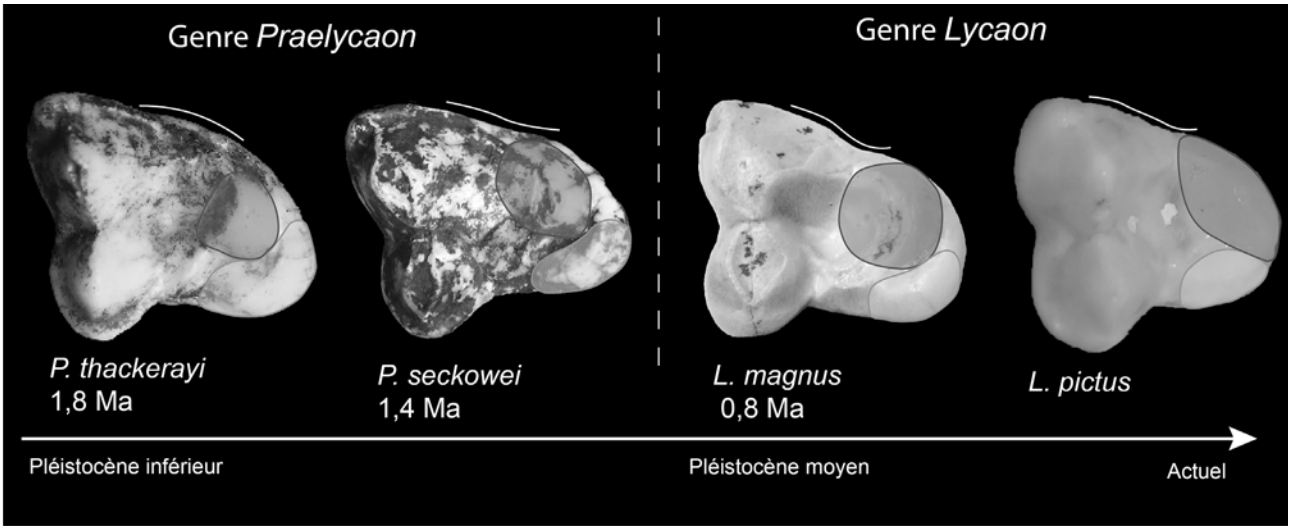


Figure 24. Evolution progressive de la M1 de la lignée *Praelycaon-Lycaon*.

De gauche à droite : KD1343 (*P. thackerayi*, droite), CD8280 (*P. sekowei*, droite), TER-2054 (*L. magnus*, Tighenif, Algérie, droite), NO_LABEL_2 (*L. pictus*, Nairobi Museum, droite).

De plus, contrairement au genre *Canis*, la dent est beaucoup plus comprimée bucco-lingualement indiquant une réduction du talon. La M2 s'intègre au champ de variation de *L. pictus* et *L. sekowei* ainsi que des *Canis* spécialisés (*C. africanus* et *C. hewitti*) tandis que *C. lupus* est distinctement plus grand, ne montrant aucun champ de recouvrement avec les espèces spécialisées (Figure 25) ; (Tableau 10). Il n'est pas étonnant que l'ensemble de ces espèces aient des valeurs similaires pour la M2, car elles ont toutes une denture spécialisée avec une réduction des arrières-molaires, et notamment de la M2. En revanche, la taille de la P4 et de la M1 s'intègre au champ de variation du lycaon actuel (Figure 22).

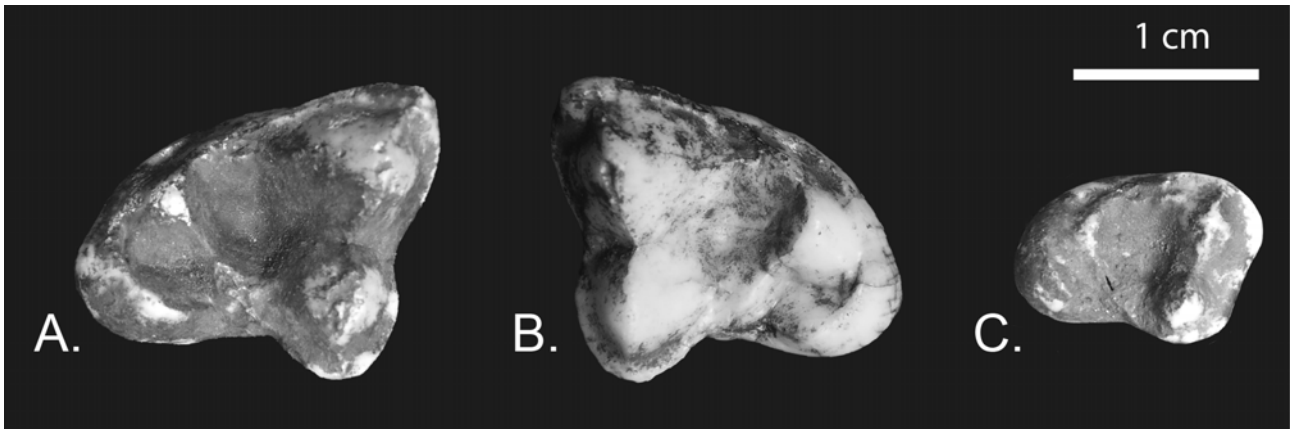


Figure 25. Molaires supérieures de *P. thackerayi*.

A. : M1 gauche KD107.1 ; **B.** : M1 droite KD1343 ; **C.** M2 gauche KD107.2

M2	Nombre	Range	Moy.	S.D.	Nombre	Range	Moy.	S.D.
	DMD vestibulaire				DVL perpendiculaire			
P. thackerayi	8,3				10,84			
P. sekowei	2	8,29	8,37		2	10,54	10,57	
C. africanus	2	8-8,3	8,15		2	11-11,2	11,1	
C. hewitti	5	6,3-8,2	7,64	0,76	4	11-11,5	11,25	0,21
L. pictus	22	6,2-8,61	7,59	0,65	22	8-11,27	9,58	0,91
C. lupus († et actuel)	16	7-9,7	8,89	0,66	16	11,6-15,2	13,52	1,06

Tableau 10. odontométrie comparée de la M2 chez les canidés de grande taille.

1. 1. 2. 3. Diagnose

Diagnose pour le genre. Les spécimens de Kromdraai D sont ainsi considérés comme les premiers représentants de la lignée des lycaons en raison d'un nombre important de critères morphologiques propres au genre. La P4 comporte un préparacrista développé depuis l'apex jusqu'à la base. La M1 comporte des para- et métastyles développés, un ectoflexus marqué, le protoconule est absent, le préprotocrista est peu marqué et la morphologie de l'hypocône est en voie de spécialisation car l'on observe déjà une réduction de ce dernier. Nous proposons alors, sur la base de cet élément, d'intégrer

les spécimens de Kromdraai D au sein d'un nouveau genre – *Praelycaon* – car leur morphologie n'est pas assez dérivée pour les rattacher au genre actuel *Lycaon*. Il s'agit d'une forme ancestrale encore trop peu spécialisée pour les intégrer aux lycaons vrais qui apparaissent au Pléistocène Moyen avec l'espèce *L. magnus*. Nous proposons par conséquent d'intégrer l'espèce *L. sekowei* au genre *Praelycaon* car sa morphologie est proche des spécimens de Kromdraai D. Ces derniers représentent une forme ancestrale et moins spécialisée de *L. sekowei* avec un hypocône plus développé et une taille plus petite.

Diagnose pour l'espèce. Les spécimens de Kromdraai D sont significativement plus petits que *P. sekowei* et sont donc rapportés à la nouvelle espèce *P. thackerayi*. Outre la taille, la P4 ne comporte pas de critère diagnostique permettant de la différencier de *P. sekowei*. En revanche, la M1 a une morphologie moins spécialisée que *P. sekowei* et diffère de ce dernier par un hypocône plus développé, un entocône qui reste davantage en position centrale sur le bassin et un bord mésial qui n'a pas encore de constriction à la jonction trigone-talon. Ainsi, j'estime que les spécimens de Kromdraai D ont une morphologie moins spécialisée et sont suffisamment différents de *P. sekowei* pour avoir une valeur spécifique.

1. 1. 3. cf. *Praelycaon thackerayi*

Matériel :
Kromdraai B : métacarpe 4 proximal droit (KB2888)

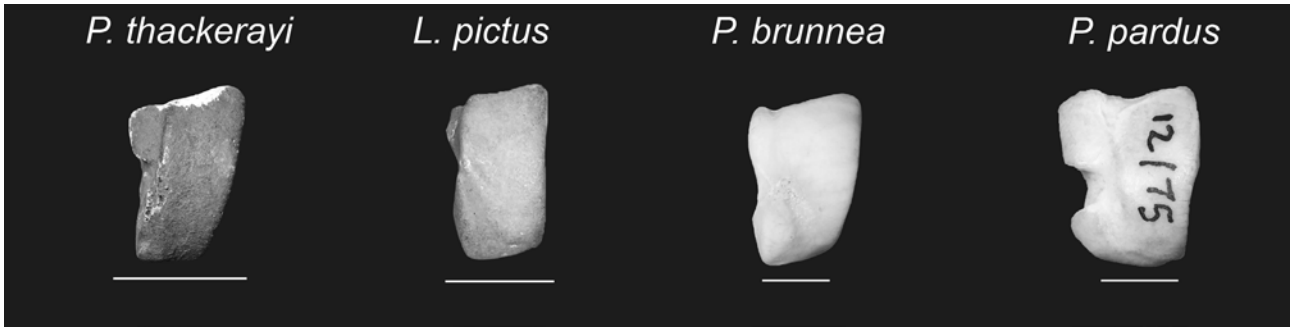


Figure 26. Planche comparative pour le métacarpe 4 droit KB2888 de cf. *P. thackerayi*. Echelle = 1cm.

De gauche à droite : KB2888 (*P. thackerayi*, droit), JAC1902-629 (*L. pictus*, droit, miroir), AZ305 (*P. brunnea*, droit, miroir), BPI-12-75 (*P. pardus*, droit).

1. 1. 3. 1. Description du MC4

La facette articulaire proximale du métacarpe 4 forme un rectangle orienté antéropostérieurement et il comporte une seconde petite facette articulaire rectangulaire à l'angle antéro-mésial.

1. 1. 3. 2. Comparaison du MC4

La morphologie de la facette articulaire chez les hyénidés diffère des canidés par une forme trapézoïdale, la face postérieure étant moins large que l'antérieure. De plus, une très légère encoche est présente en face mésiale que l'on ne retrouve pas chez les canidés. Cette encoche est extrêmement marquée chez les félidés, et la forme générale de la facette est sub-carrée avec un rapport de longueur et de largeur assez similaire (Figure 26). Le spécimen KB2888 est donc rapporté à cf. *P. thackerayi* en comparant avec les mesures dentaires : l'espèce intègre le champ de variation de *L. pictus* tandis qu'elle est significativement plus grande que *L. mesomelas* (Figure 27).

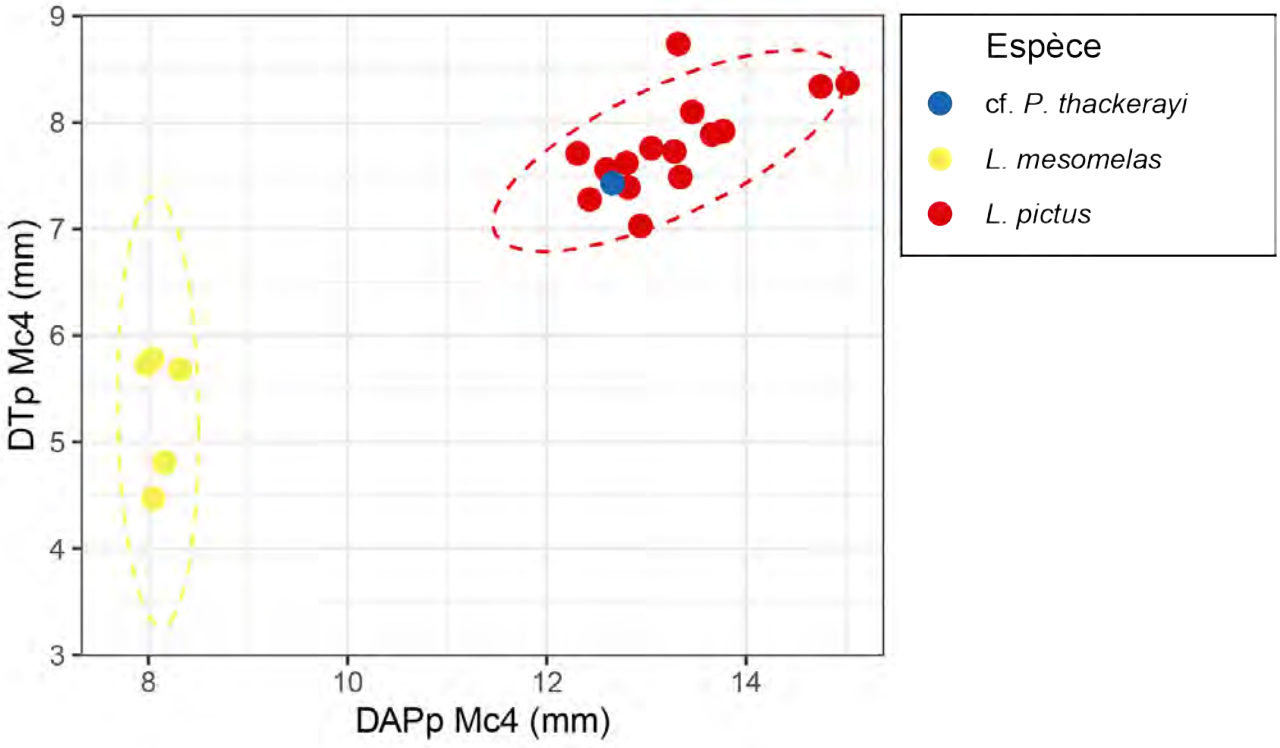


Figure 27. Diagramme bivarié du métacarpe 4 pour les canidés.

1. 1. 4. Canis hewitti Fourvel & Frerebeau, 2022

C. hewitti est identifié sur le site de Kromdraai Membre 2 par Fourvel & Frerebeau (2022) avec un total de 27 éléments crâniens et postcrâniens (31 avec la sous-numérotation effectuée dans le cadre de la révision). Il a été diagnostiqué à partir de l'holotype KW9571 en mettant en évidence des caractères mixtes de la denture : des adaptations à la carnivorie tout en conservant une morphologie générale broyeuse.

Aux 31 éléments identifiés sur le site de Kromdraai Mb. 2, j'ajoute 37 restes cranio-dentaires et 8 éléments post-céphaliques pour un total de 76 spécimens de *C. hewitti*. Parmi ces fossiles, 44 sont des pièces qui n'ont jamais été recensées dans la littérature ou alors ayant eu d'autres identifications :

L. mesomelas, *L. cf. mesomelas*, *L. mesomelas pappos*, Canidae indet. (Ewer 1956b ; Brain 1981, 1993). Certains des spécimens de Swartkrans Mb.1 et Mb.3 ainsi que Sterkfontein Mb.4 ont été attribuées à *L. mesomelas pappos*, une sous-espèce de chacal identifiée par Ewer (1956b) sur le site de Kromdraai A. Ewer propose cette distinction sous-spécifique en raison d'une taille moyenne plus importante des individus fossiles par rapport à l'espèce actuelle *L. mesomelas*. Ainsi, certains des spécimens étaient déjà identifiés comme étant de grande taille par rapport au chacal à chabraque.

Matériel :

Forme type :

Kromdraai Mb. 2 : maxillaire édenté droit (KW9071.2) ; maxillaire droit portant P3, P4 (KW10887.1) ; maxillaire droit portant M2 (KW9571c) ; maxillaire gauche portant M1, M2 (KW9571b, KW9598.4) ; maxillaire gauche portant P4, M1, M2 (KW10881) ; I3 droite (KW9571h, KW9570.1) ; I3 gauche (KW9071b) ; C droite (KW9570.2, KW9071c) ; C gauche (KW10189c) ; canine indéterminée (KW9571.11) ; P1 droite (KW10887.2) ; P1 gauche (KW8743.2) ; P2 droite (KW9571g) ; P2 gauche (KW9571f) ; P3 droite (KW9571e) ; P3 gauche (KW9571d) ; P4 droite (KW9598.1, KW10886) ; P4 gauche (KW10865B, KW9598.2) ; P4 indéterminée (KW9571.12) ; M1 droite (KW9598.3, KW7940) ; mandibule édentée indéterminée (KW9071a) ; mandibule gauche portant p1 à m2 (KW9571a) ; mandibule droite portant p3, p4 (KW6970) ; mandibule gauche portant m1 (KW8743.1) ; (i2 droite (KE9880.2) ; i3 droite (KW9570.3, KE9880.1) ; p3 droite (KW9887) ; m1 droite (KW10109) ; m1 gauche (KW10728, KW9071.1) ; m3 droite (KW10172), fragment indéterminé de racine (KW9571.10, KW9570.4) ; diaphyse droite d'humérus (KW7433) ; diaphyse droite de radius (KW9968E droite) ; diaphyse indéterminée de radius (KW7520 ; KW8352 ; KW6895+KW6889) ; ulna proximal et diaphyse droite (KW9336) ; ulna proximal gauche (KE6411) ; diaphyse droite d'ulna (KW9328) ; fémur distal droit (KW9670) ; naviculaire gauche (KW7415) ; métatarse 5 proximal gauche (KW9150) ; métatarse proximal indéterminé (KW8276)

Le NMI est calculé à partir de la m1 et correspond à cinq individus : une m1 droite peu usée (KW10109) qui est associée à quatre m1 gauches usées (KW9571a, KW10728, KW8743.1, KW9071.1) (Annexe 1).

Swartkrans Mb.1 : mandibule gauche portant p3, p4, m1, m2 (SK362) ; C droite (SK363) ; P1 droite (SK4940) ; P1 gauche (SK4939) ; M1 gauche (SK370) ; mandibule gauche portant p2 à m1 (SK361) ; diaphyse de métapode (KW7609)

Le NMI est de deux individus et est calculé à partir de deux mandibules gauches (SK361, SK362) (Annexe 1).

Swartkrans Mb.2 : P4 gauche (SKX1136a)

Kromdraai B : P4 droite (KB5211), m2 droite (KB2679)

Le NMI est de deux individus car les stades d'usure sont différents : la P4 (KB5211) est usée tandis que la m2 (KB2679) est peu usée (Annexe 1).

Cooper's B : m2 droite (COB105)

Sterkfontein Mb.4 : maxillaire droit portant P4, M1, alvéoles M2 (STS141), p4 droite (STS2089)
Le NMI est de deux individus car les stades d'usures sont différents : les dents du maxillaire (STS141) sont usées tandis que la p4 (STS2089) est peu usée (Annexe 1).
Forme évoluée :
Swartkrans Mb.3 : maxillaire droit portant P3, P4 (SK29887+SK29986) ; mandibule gauche portant m1, m2 (SK34254+SK34255) ; p3 gauche (SK30832) ; m1 gauche (SK37056) ; m1 indéterminée (SK27871) ; m2 droite (SK21513) ; ulna proximal gauche (SK32140 ; SK36247) ; diaphyse droite d'ulna (SK38147) ; métacarpe 3 proximal droit (SK37843) ; diaphyse de tibia indéterminée (SK38439)
Le NMI est de deux individus et est calculé à partir des m1 gauches (SK34254+SK34255, SK37056) (Annexe 1).
Forme indéterminée :
Swartkrans Membre indéterminé : mandibule droite portant p3 (SK10979) ; p3 gauche (SK2022.17)
Le NMI est d'un individu car tous les éléments peuvent être appariés (Annexe 1).

1. 1. 4. 1. Description de la denture supérieure : forme type

Les I3 sont des dents uniradiculées et caniniformes avec un fort cingulum distal. Les canines ont une section ovalaire et sont légèrement renflées au milieu de la longueur. Les incisives et les canines ont une morphologie typique des canidés sans traits diagnostiques propres à *C. hewitti*. Les P2 et P3 sont longues et fines avec un protocône également fin et orienté à l'aplomb de la couronne. Il est flanqué d'une cuspide postérieure bien développée. Le cingulum est épais, formant un bourrelet qui remonte sur le talon. La P4 comporte un protocône fortement développé en forme de téton tandis que le paracône est haut et orienté vers l'arrière. Le préparacrista présent sur la moitié inférieure du paracône est peu marqué tandis que le postparacrista est développé, formant une légère fosse sur la partie linguale qui relie le paracône au protocône. Le métacône est robuste et le métacingulum en face linguale est largement développé. Ce dernier ne forme pas de bourrelet mais s'étend en-deçà de la base de la couronne. Si les prémolaires ont une morphologie sécante se rapprochant de celle du genre *Lycaon*, la M1 est typique du genre *Canis* avec un talon comportant deux bassins (négatifs du talonide bicuspide). Le paracône fait environ deux fois la taille du métacône. Les para- et métastyles sont généralement peu développés au regard de la taille des cuspides du trigone. Le protocône et l'entocône sont de taille subégale tandis que l'hypocône est une cuspide sous forme de crête occupant l'ensemble de la face linguale, qui est suivie d'une cuspide additionnelle, l'hypoconule, dont la présence est variable. L'hypocône est également flanqué d'un cingulum bien développé à la base de la couronne. La M2 a un hypocône dont la morphologie est similaire à celle de la M1 avec une cuspide sous forme de crête fine longeant la face linguale.

1. 1. 4. 2. Description de la denture inférieure : forme type

La mandibule a une branche horizontale haute et robuste avec un arc dentaire légèrement incurvé tandis que la fosse massétérique est profonde et commence sous la m3 (Fourvel & Frerebeau 2022). Les incisives inférieures sont des dents uniradiculées adoptant une forme de palette avec une petite cuspide en position antéro-buccale. Les prémolaires, très fines et longues, ont une couronne qui est également haute et fine (Fourvel & Frerebeau 2022). Elles ont une morphologie sécante se rapprochant de celle du genre *Lycaon*. Effectivement, les p2 et p3 comportent une cuspide postérieure qui est peu développée et accolée au protoconide. La p4 peut avoir une cuspide accessoire antérieure, et comporte systématiquement une cuspide postérieure largement développée et individualisée du protoconide ainsi qu'une cuspide accessoire postérieure accolée au denticule postérieur. Pour l'ensemble des prémolaires le cingulum est fortement développé, formant un bourrelet qui remonte sur le talon (Fourvel & Frerebeau 2022).

La m1 et les arrières-molaires ont une morphologie broyeuse qui se rapproche de celle du genre *Canis*. La m1 est constituée d'un trigonide occupant les 2/3 de la couronne. Le métaconide est relativement dissocié du protoconide, notamment la partie apicale qui est orienté vers l'arrière (Fourvel & Frerebeau 2022). Le bord mésio-buccal est fortement renflé, formant un angle marqué. L'hypoconide est deux fois plus grand que l'entoconide et les deux cuspides sont reliées par un cristid, le posterocristid. Les auteurs intègrent dans la diagnose *de C. hewitti* la présence d'un *tuberculum intermedium* sur le bord lingual, entre l'entoconide et le métaconide. Il s'agit néanmoins d'un trait morphologique dont la présence est fortement variable avec seulement la moitié des spécimens qui en sont pourvus (n= 6) (Annexe 14). Il est également mentionné dans la diagnose un hypoconulide réduit pour l'holotype KW9571a tandis que les spécimens KW9071a et KW8743 sont décrits sans hypoconulide. Nous considérons l'hypoconulide comme systématiquement absent chez *C. hewitti*. En dépit de l'usure de l'holotype, l'hypoconide et l'entoconide sont observables, ce qui n'est pas le cas pour l'hypoconulide. La m2 est triangulaire car le trigonide, composé du protoconide et du métaconide, est plus large que le talonide composé de l'hypoconide et de l'entoconide (Fourvel & Frerebeau 2022). La m3 est ronde, entourée d'un large cingulum, et est composée de deux cuspides principales reliées par un cristid.

1. 1. 4. 3. Description de la denture inférieure : forme évoluée

Sur le site Swartkrans Mb.3, daté à ~0,9 Ma une forme évoluée de *C. hewitti* est identifiée à partir de la m1, et plus particulièrement en raison de l'absence de renflement à l'angle mésio-buccal.

Le reste des éléments dentaires identifiés (P3, P4, m2) ne diffèrent pas de la forme type mais sont de fait rattaché à la forme évoluée. Les individus intègrent les valeurs basses de la forme type.

1. 1. 4. 4. Description du matériel postcrânien

Les radius sont représentés par des fragments de diaphyses proximales et une diaphyse conservée sur quasiment l'ensemble de sa longueur (KW6895+KW6889). La face antérieure est bombée et la face postérieure est plate, conférant à l'os une section en demi-lune. La diaphyse est droite sur toute sa longueur.

La proximale de l'ulna chez *C. hewitti* comporte un olécrâne déjeté vers l'arrière. Bien qu'émoussées, les tubérosités crâniale et médiale semblent avoir un développement similaire. En vue antérieure, le processus anconé est dévié en direction du bord latéral par rapport à l'olécrâne qui reste centré, tandis qu'en vue de profil il se développe en avant de ce dernier. L'incisure radiale de l'ulna déborde sur la face mésiale tandis que le processus coronoïde n'est que peu développé sur la face latérale. La tubérosité ulnaire est modérément marquée.

Le métacarpe 3 a les bords émoussés mais la forme générale de la surface articulaire est rapportée aux canidés. La partie postérieure forme une pointe étroite qui s'élargie jusqu'en partie antérieure, conférant à la surface articulaire une forme triangulaire. Le bord mésial a une encoche marquée en son milieu tandis que le bord latéral est droit depuis la pointe postérieure jusqu'au début de l'élargissement antérieur.

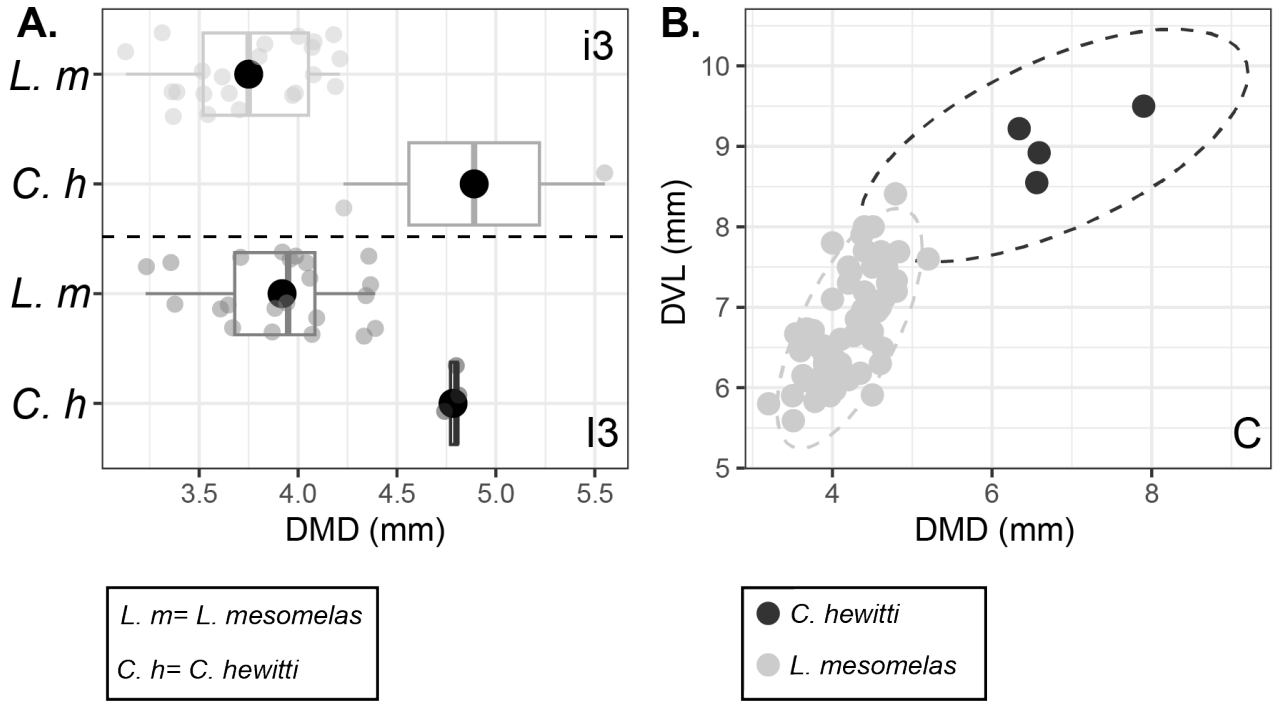


Figure 28. Graphiques des incisives et canines supérieures de *C. hewitti*.

A. Boxplot des incisives inférieures et supérieures (mm) de *C. hewitti* et *L. mesomelas* actuel (L. m : *L. mesomelas* ; C. h : *C. hewitti*) ; **B.** diagramme bivarié des canines supérieures (mm) de *C. hewitti* et *L. mesomelas* actuel.

La distale du fémur a deux condyles (latéral et médial) au développement similaire. Ils sont orientés de biais par rapport à l'axe de la diaphyse. L'épicondyle latéral est plus épais que le médial. La surface articulaire de la patella est modérément marquée et remonte largement le long de la diaphyse.

Le fragment de diaphyse de tibia correspond à la partie centrale car il n'y a pas le début de la crête tibiale en partie proximale ni la section carrée correspondant à la partie distale. Droite, elle a deux insertions marquées sur les côtés de la face postérieure.

Enfin, une diaphyse d'humérus (KW7433), un naviculaire (KW7415) ainsi qu'un métatarse 5 (KW9150) sont identifiés par Fourvel & Frerebeau (2022) or il s'agit de matériel auquel nous n'avons pas eu accès dans le cadre de ce travail. Les pièces sont donc attribuées par défaut à *C. hewitti*.

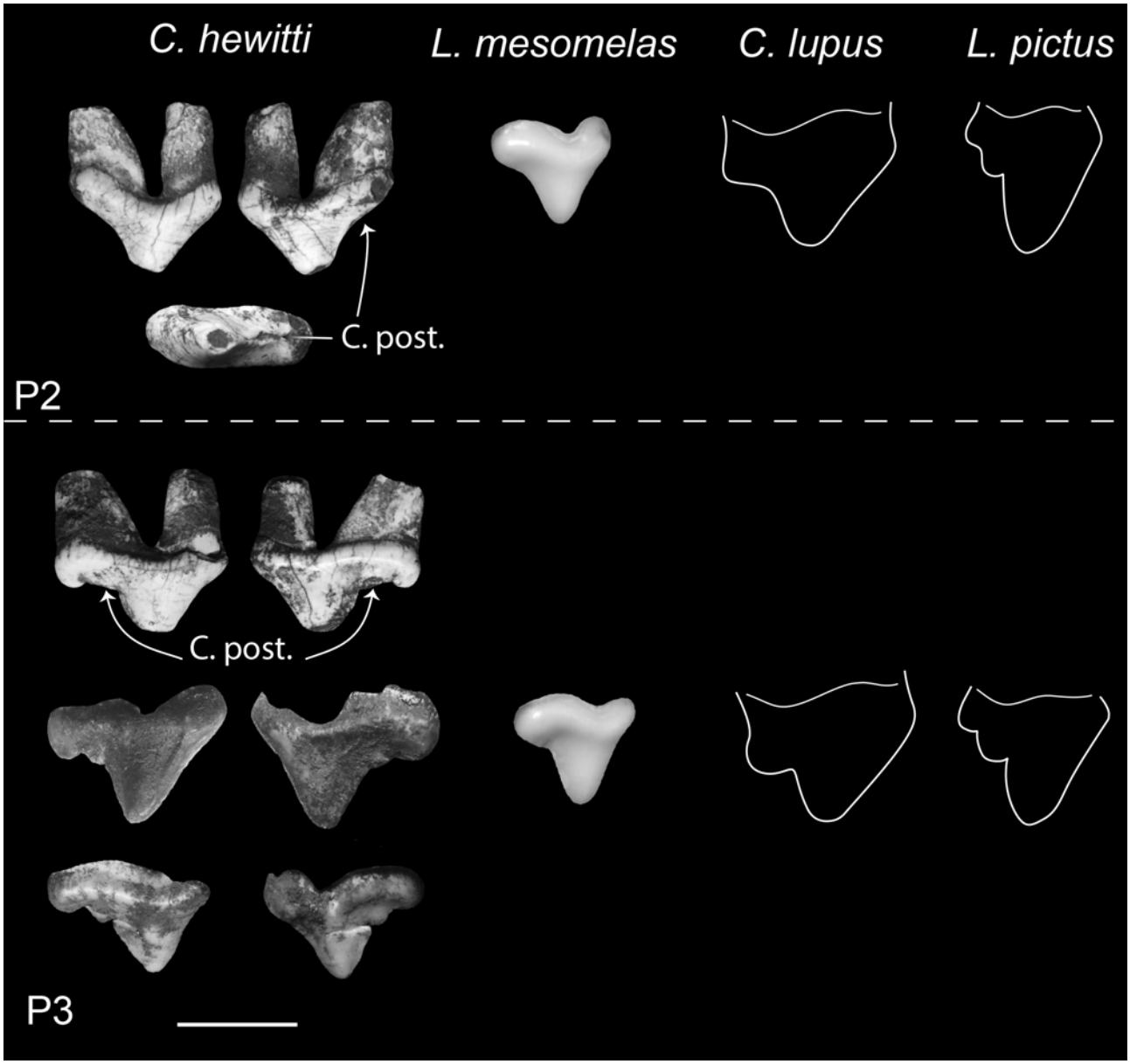


Figure 29. Planche comparative pour la P2 et P3 de *C. hewitti*. Echelle = 1cm.
De haut en bas : P2 gauche KW9571f, P3 gauche KW9571d, P3 gauche KW10881, P3 gauche KW10887.1 ; **C. post**= cuspide postérieure.

1. 1. 4. 5. Comparaison des prémolaires

C. hewitti est un canidé de taille intermédiaire à celle des chacals et des lycaons actuels, dépassant les valeurs hautes de *L. mesomelas* et n'atteignant pas les valeurs basses de *L. pictus*. Enfin, il est significativement plus petit que *Praelycaon* spp. et *C. atrox* (Figure 28) ; (Figure 31) ; (Figure 33) ; (Figure 35) ; (Figure 37) ; (Tableau 11) ; (Tableau 12) ; (Tableau 13) ; (Tableau 14). Sa morphologie est comparée à celle de *L. mesomelas* en raison de la cooccurrence des deux espèces. La morphologie de *C. hewitti* est ensuite comparée à celle de *C. lupus* et *L. pictus* en raison de sa morphologie mixte comportant à la fois des adaptations broyeuses et sécantes.

La morphologie des incisives, tout comme celle des canines est similaire pour l'ensemble des canidés, seule la taille distinguant *C. hewitti* des chacals (Figure 28).

Les prémolaires (p1 à p4 et P1 à P3) chez *L. mesomelas* sont proportionnellement plus larges par rapport à la longueur que chez *C. hewitti* chez qui elles ont un aspect fin et allongé. De plus, chez ce dernier, elles présentent la même largeur tout le long de la dent tandis que chez *L. mesomelas*, la prémolaire s'élargie en partie centrale avant de se réduire à nouveau au niveau du talon (Figure 29). Enfin, la cuspide principale des prémolaires (protoconide et protocône) chez *L. mesomelas* est située en partie mésiale tandis qu'elle est centrée chez *C. hewitti* (Fourvel & Frerebeau 2022). Cette

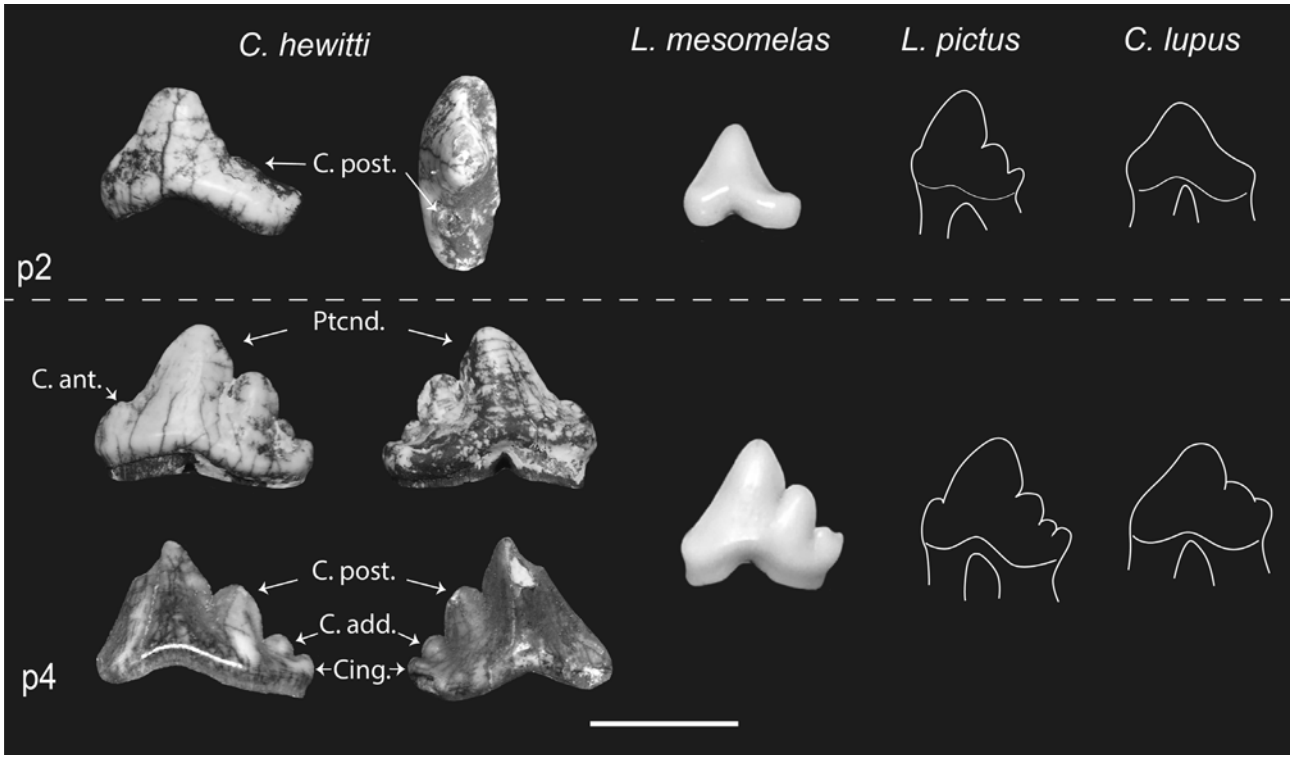


Figure 30. Planche comparative pour la p2 et p4 de *C. hewitti*. Echelle = 1cm.

De haut en bas : p2 gauche KW9571a, p4 gauche KW9571a, p4 gauche STS2089
C. post.= cuspide psotérieure, **C. ant.**= cuspide antérieure, **C. add.**= cuspide additionnelle, **Cing.**= cingulum, **Ptcnd.**= protoconide.

morphologie se retrouve chez *L. pictus* qui a des prémolaires sécantes dont la cuspide principale est centrée et haute tandis que chez *C. lupus* la cuspide est plus basse. De plus, tout comme chez *L. pictus*, la cuspide principale des prémolaires a une orientation strictement verticale depuis la base de la couronne tandis qu'elle est orientée vers l'arrière chez *C. lupus* (Figure 29).

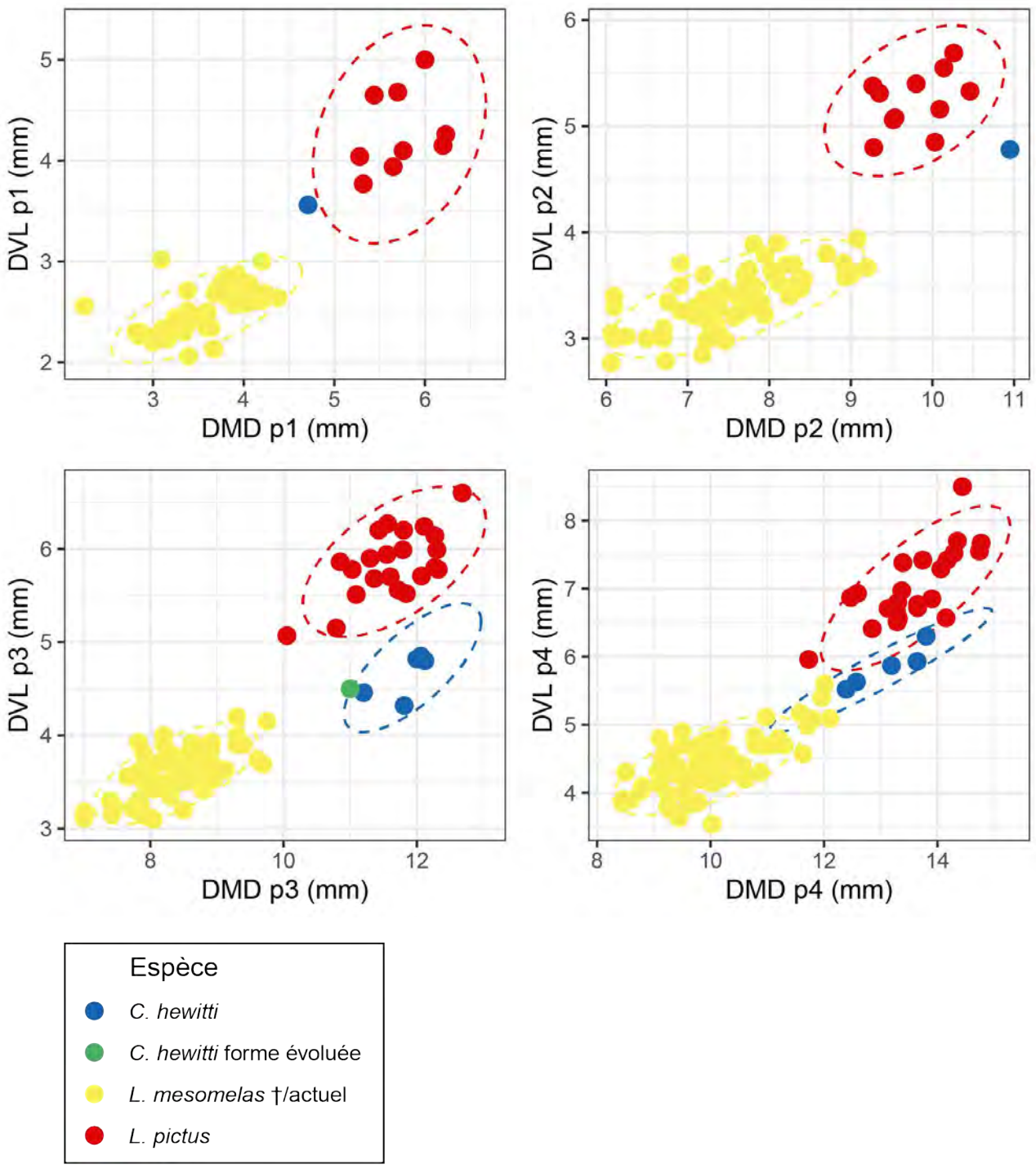


Figure 31. Diagrammes bivariés des prémolaires inférieures des canidés de grande à moyenne taille.

Chez *L. mesomelas*, la P2 ne comporte jamais de cuspide postérieure (n= 84) tandis qu'elle est présente sur les deux spécimens de *C. hewitti*. La P3 de *L. mesomelas* peut comporter une cuspide postérieure qui est présente dans 12,9% des cas (n= 85) tandis qu'elle semble systématiquement présente chez *C. hewitti* (n= 3) (Annexe 14). De plus, lorsque la cuspide postérieure est présente chez *L. mesomelas*, elle n'est pas aussi bien développée et individualisée du protocône que chez *C. hewitti*. Il s'agit ici d'un caractère sécant que l'on retrouve chez *L. pictus* avec 100% des individus dont les P2 (n= 20) et P3 (n= 22) comportent une cuspide postérieure. Chez *C. lupus* (n= 5), la cuspide postérieure est également présente mais sous forme résiduelle avec une cuspide peu développée pour la P2 tandis que 60% des P3 ont une cuspide postérieure développée (Annexe 14).

L'ensemble des prémolaires inférieures de *L. mesomelas* ne comporte pas de cuspide antérieure (n= 84) (Annexe 14). Chez *C. hewitti*, les prémolaires sont également dépourvues de cuspide antérieure à l'exception de la p4. Toutefois, ce critère ne semble pas systématique car on le retrouve seulement chez le spécimen type KW9571a tandis que les fossiles STS2089 et KW6970 n'en ont pas (Figure 30). Malheureusement, les deux autres p4 rapportées à *C. hewitti* (SK361 et SK362) ne sont pas

Prémolaires inférieures	Nombre	Range	Moy.	S.D.	Nombre	Range	Moy.	S.D.
	DMD p1				DVL p1			
C. hewitti	2	3,04-4,71	3,87		1	3,56		
L. pictus	14	5,14-6,74	5,85	0,47	13	3,77-5	4,26	0,38
C. lupus († et actuel)	5	5-7	6,06	0,76	4	3,9-4,9	4,5	
L. mesomelas († et actuel)	74	2,24-4,8	3,62	0,52	50	2,2-3,02	2,53	0,22
	DMD p2				DVL p2			
C. hewitti	5	7,78-10,95	9,77	1,33	2	3,67-4,78	4,23	
L. pictus	16	9,17-10,46	9,75	0,43	16	4,66-5,71	5,2	0,31
C. lupus († et actuel)	7	11,3-13,6	12,07	0,93	6	5-6,6	5,73	0,66
L. mesomelas († et actuel)	81	6,06-9	7,43	0,67	78	2,77-3,9	3,34	0,26
	DMD p3				DVL p3			
C. hewitti	10	10,55-12,12	11,37	0,58	8	3,8-4,85	4,45	0,38
L. pictus	29	9,66-13,15	11,6	0,73	29	4,84-6,6	5,75	0,44
C. lupus († et actuel)	9	12,3-15	13,62	0,93	9	5,5-7,4	6,54	0,66
L. mesomelas († et actuel)	88	7,01-9,4	8,28	0,54	85	3,09-4,5	3,57	0,26
	DMD p4				DVL p4			
C. hewitti	6	11,53-13,8	12,85	0,86	5	5,52-6,3	5,85	0,31
L. pictus	30	11,73-14,77	13,53	0,73	30	5,96-8,5	6,95	0,58
C. lupus († et actuel)	9	12,7-17	15,46	1,25	9	6-9	7,66	0,83
L. mesomelas († et actuel)	91	8,2-11,8	9,81	0,67	88	3,54-5,08	4,34	0,31

Tableau 11. Odontométrie comparée des prémolaires inférieures des canidés de grande à moyenne taille.

Prémolaires supérieures	Nombre	Range	Moy.	S.D.	Nombre	Range	Moy.	S.D.
	DMD P1				DVL P1			
C. hewitti	4	5,45-5,97	5,68		4	3,49-3,8	3,6	
L. pictus	14	6,04-7,33	6,62	0,45	14	4,42-6,11	5,06	0,58
C. lupus († et actuel)	9	6,3-11	7,95	1,35	8	4-6,5	5,52	0,69
L. mesomelas († et actuel)	70	3,64-5,72	4,53	0,55	48	2,36-3,51	2,82	0,27
	DMD P2				DVL P2			
C. hewitti	2	11,28-11,44	11,36		2	4,2-4,29	4,25	
L. pictus	15	8,55-11,24	10,22	0,77	15	4,6-6	5,31	0,38
C. lupus († et actuel)	11	13,6-15,3	14,26	0,51	11	5,8-6,5	6,19	0,24
L. mesomelas († et actuel)	83	6,41-10,3	7,91	0,94	80	2,53-4,2	3,17	0,37
	DMD P3				DVL P3			
C. hewitti	3	12,7-14,02	13,21		3	5,1-5,83	5,37	
L. pictus	14	11,71-13,97	12,67	0,77	15	5,33-6,92	6,08	0,46
C. lupus († et actuel)	13	12,4-17,5	15,85	1,38	13	5,2-8	6,93	0,82
L. mesomelas († et actuel)	83	7,26-12,03	8,91	0,89	80	2,77-4,9	3,67	0,38

Tableau 12. Odontométrie comparée pour les prémolaires supérieures (mm) des canidés de grande à moyenne taille.

suffisamment bien conservées pour observer clairement la présence ou l'absence de cette cuspide. Concernant les cuspides postérieures chez *L. mesomelas*, elle est présente sur la p2 dans seulement 15,5% des cas (n= 84), dans 72,3% des cas pour la p3 (n= 83) et elle est systématiquement présente pour la p4, avec une cuspide additionnelle dans 76,8% des cas (n= 82) (Annexe 14). Ainsi, la présence de cette cuspide est principalement discriminante pour la p2 car chez *C. hewitti* cette dent en comporte systématiquement une. Toutefois, chez *L. mesomelas* la cuspide postérieure, au regard du protoconide, n'est pas aussi développée ni individualisée que chez *C. hewitti*. De plus, elle n'a pas cette morphologie haute et ronde que l'on retrouve chez *C. hewitti*. Enfin, contrairement à *L. mesomelas*, la cuspide additionnelle de la p4 est systématiquement présente chez *C. hewitti*.

1. 1. 4. 6. Comparaison des carnassières

La P4 chez *L. mesomelas* est bien plus frêle, notamment pour le métacône, tandis que le paracône est significativement plus bas que chez *C. hewitti*. Le métacône de *C. hewitti* est robuste par rapport à *L. mesomelas* et tombe dans les valeurs de *L. pictus* mais il reste beaucoup moins robuste que *C. lupus* (Figure 33). Le préparacrista n'est pas développé chez *C. hewitti* mais l'est pour 47,7% des individus de *L. mesomelas* (n= 86), ce qui ne rend pas ce critère diagnostique (Annexe 14). Il en va de même pour le postparacrista qui est peu marqué chez *C. hewitti*, tout comme chez *L. mesomelas* où seulement 25,6% des individus ont ce *crista* développé (Annexe 14). Si le postparacrista ne semble pas être développé chez *L. pictus* et *C. lupus*, le préparacrista est fortement marqué dans

95,6% des cas chez le lycaon (n= 23) (Annexe 14). La morphologie particulière du protocône, large à la base et se comprimant en partie apicale pour former un téton, est quant à elle propre à *C. hewitti* car on ne la retrouve ni chez les genres *Lycaon* et *Lupulella*, ni chez les autres espèces du genre *Canis* (Figure 32).

La m1 de *L. mesomelas* comporte un métaconide développé par rapport à la taille du trigonide et qui est individualisé du protoconide depuis la base jusqu'à la partie apicale. Chez *C. hewitti*, le métaconide est proportionnellement plus petit par rapport au trigonide et il n'est individualisé du protoconide qu'en partie apicale (Figure 34). Ce trait est propre au genre *Lycaon* avec 100% des individus (n= 13) dont le métaconide est peu développé et fusionné au protoconide tandis qu'aucun des *C. lupus* (n= 10) n'a cette cuspide réduite et fusionnée (Annexe 14). L'autre différence

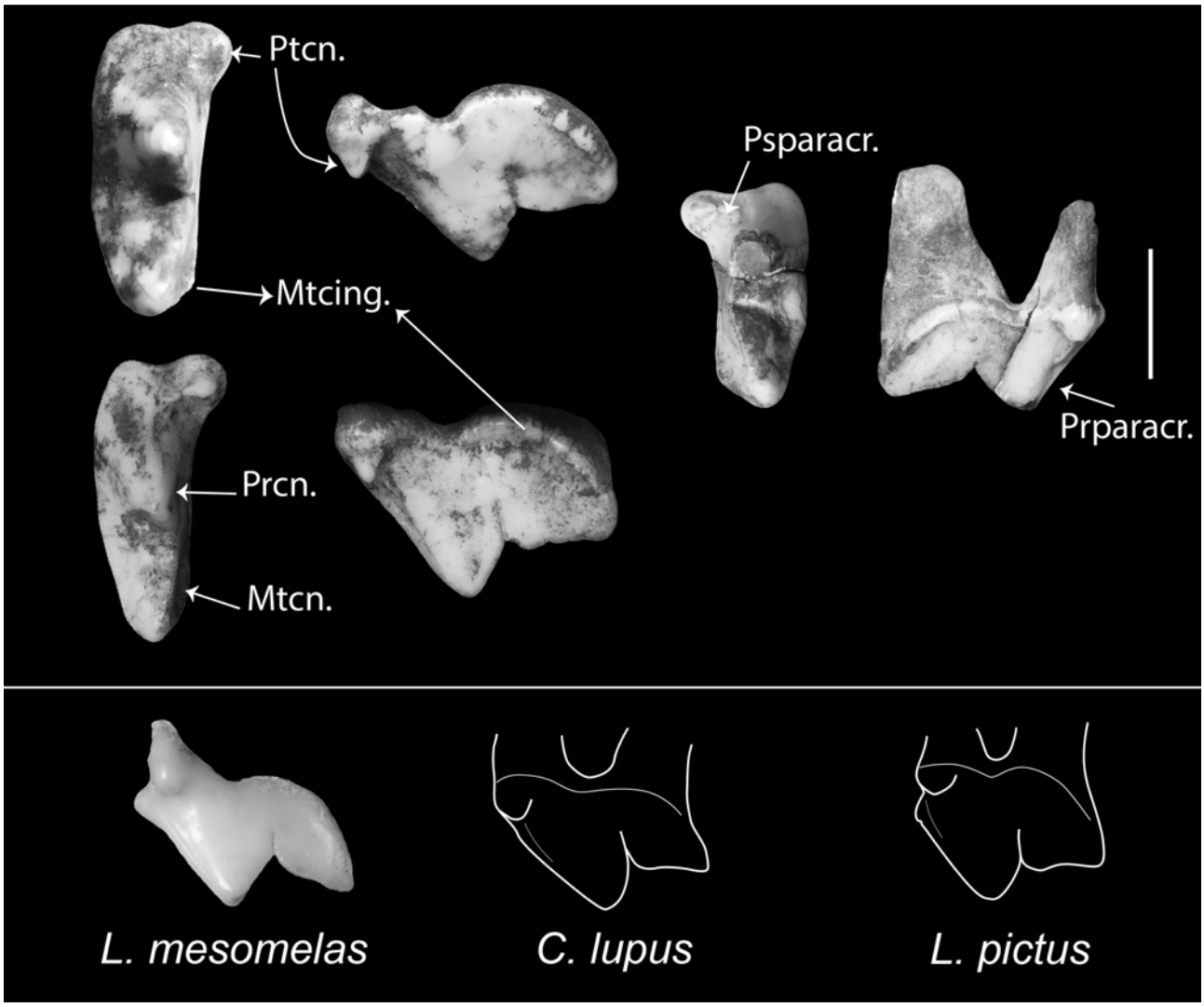


Figure 32. Planche comparative pour la P4 de *C. hewitti*. Echelle = 1cm.

De gauche à droite P4 droite KW10887.1 (haut), P4 droite KW9598.1 (bas), P4 gauche SK1136A
Ptcn.= protocône, **Prcn.**= paracône, **Mtcn.**= métacône, **Mtcing.**= métacingulum, **Psparacr.**= postparacrista, **Prparacr.**= préparacrista.

manifeste avec *L. mesomelas* est son absence de renflement à l'angle mésio-buccal. Ce critère est également absent pour l'ensemble des *L. pictus* où la m1 est fine et élancée, tandis qu'on le retrouve chez l'ensemble des *C. lupus* dont la carnassière est plus robuste (Figure 34). Il faut noter que ce renflement n'est pas présent pour la forme évoluée de *C. hewitti*. Cela peut s'expliquer par une spécialisation accrue où la dent se rapproche de celle des lycaons avec une m1 plus fine, traduisant

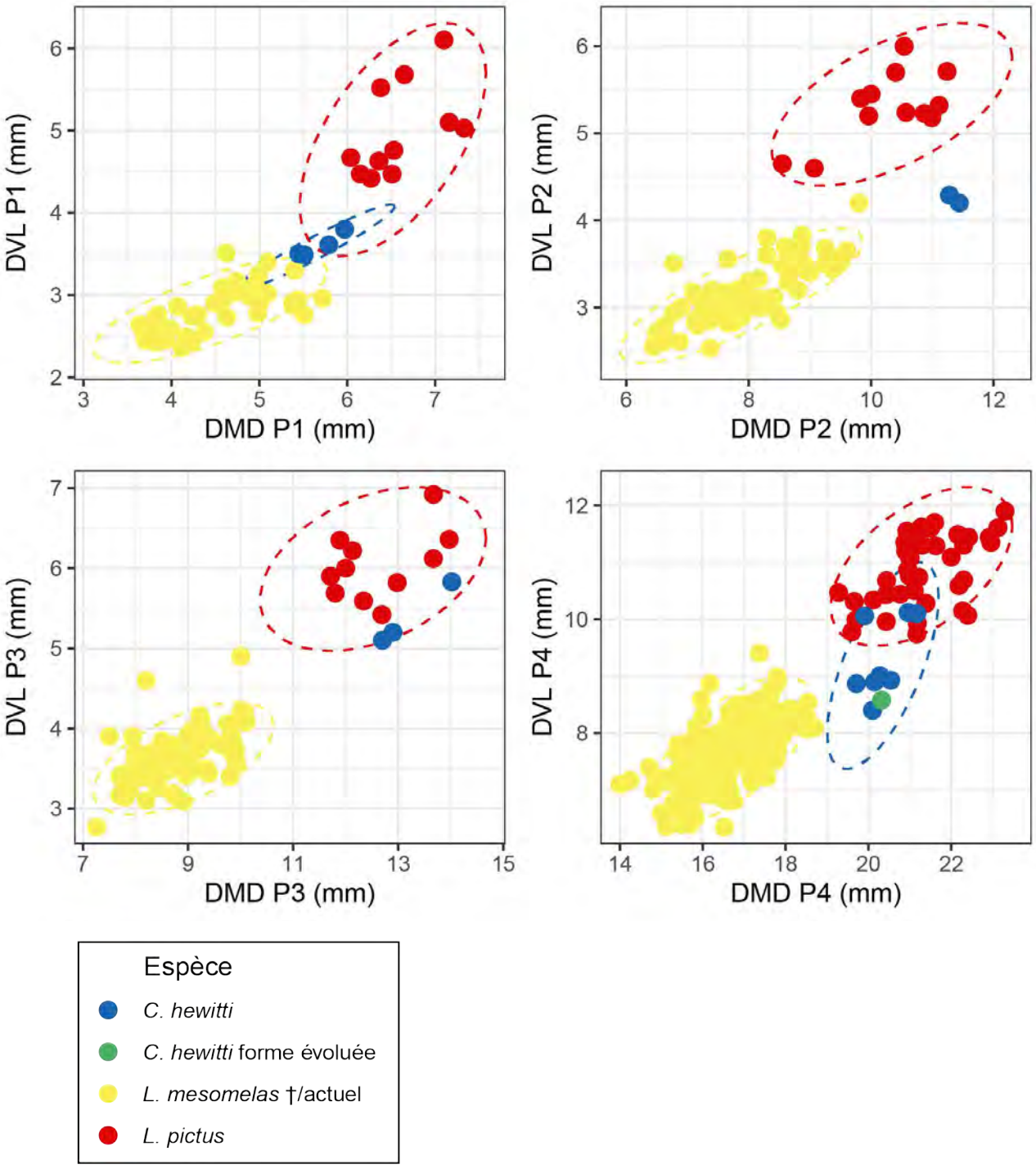


Figure 33. Diagrammes bivariés des prémolaires supérieures des canidés de grande à moyenne taille.

alors un plus fort degré de carnivorie (Figure 34). Le second critère différenciant la forme évoluée de la forme type est la constriction du talonide en face buccale. Pour la forme type, le talonide est dans le prolongement du trigonide tandis que pour la forme évoluée, une constriction est présente, à l'instar des lycaons (Figure 34). Le trigonide est également différent chez *L. mesomelas* car l'hypoconide, bien que plus petit que l'entoconide, ne fait pas le double de ce dernier, contrairement à *C. hewitti*. Ainsi, la morphologie du talonide de *C. hewitti* est similaire à celle de *C. lupus* (Figure 34). Le lycaon quant à lui a un entoconide extrêmement réduit (ou absent) au profit d'un hypocône très développé occupant la majeure partie du talonide. D'autres différences chez *L. mesomelas* sont présentes sur le talonide, comme la présence de l'hypoconulide qui est absent chez *C. hewitti*. Il est également absent chez *L. pictus* tandis qu'il est présent pour *C. lupus*. Enfin, 51,2% des *L. mesomelas* ont un tuberculum intermedium (n= 86), tout comme la moitié des spécimens de *C. hewitti* (n= 6). Cette cuspide additionnelle n'est pas présente ni chez *L. pictus*, ni chez *C. lupus* (Annexe 14).

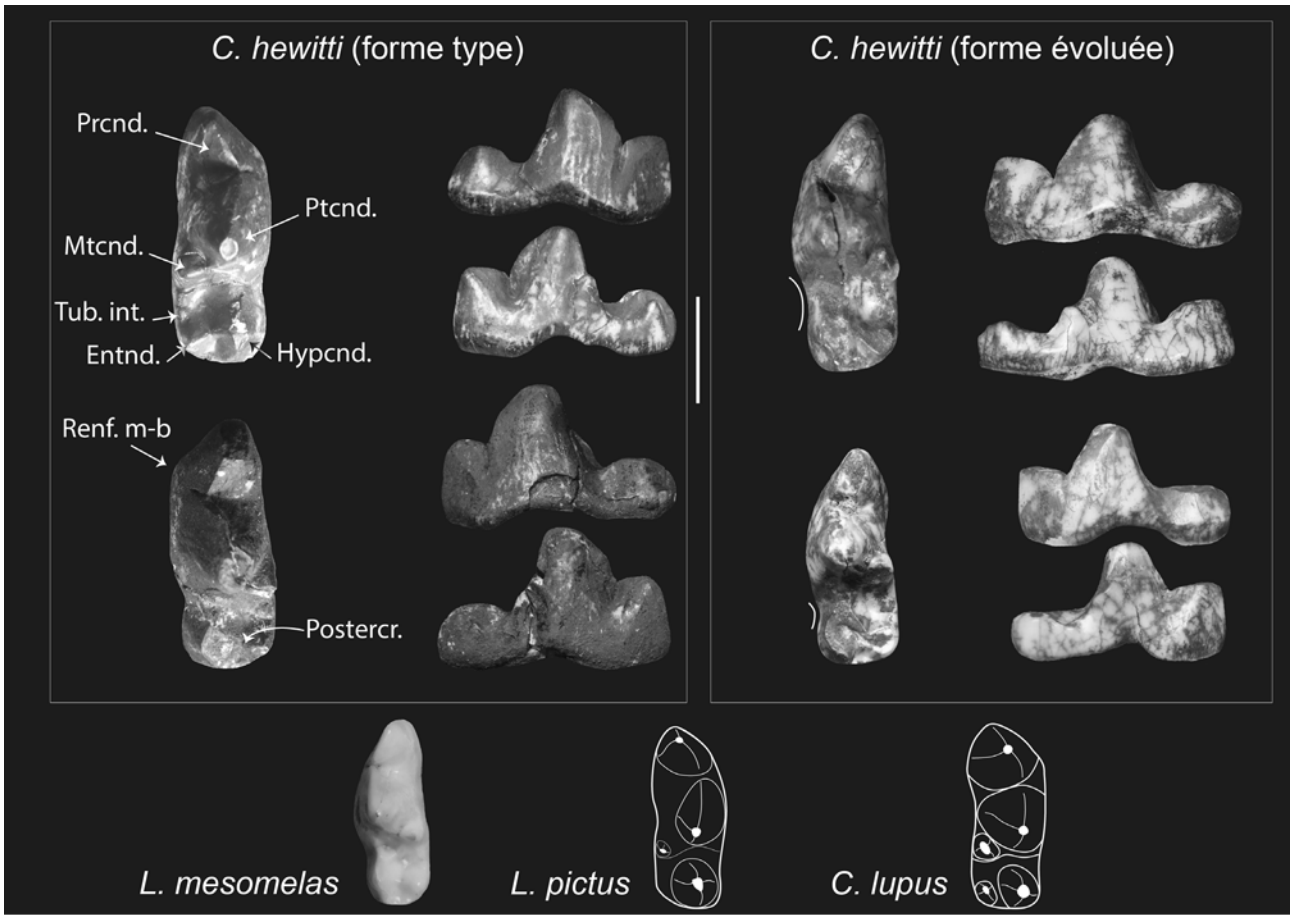


Figure 34. Planche comparative pour la m1 de *C. hewitti*. Echelle = 1cm.

C. hewitti forme type : m1 droite KW10109 (haut), m1 gauche KW10728 (bas) ; *C. hewitti* forme évoluée : m1 gauche SK34254+SK34255 (haut), m1 gauche SK37056 (bas).
Prcnd.= paraconide, **Mtcnd.**= métaconide, **Tub. Int.**= *tuberculum intermedium*, **Entnd.**= entoconide, **Hypcnd.**= hypoconide, **Ptcnd.**= protoconide, **Renf. M-b**= renflement mésio-buccal.

1. 1. 4. 7. Comparaison des arrières-molaires

Les m2 et m3 chez *C. hewitti* ont une morphologie similaire à celle des autres espèces du genre *Canis* ainsi que *Lupulella*, et seule la taille permet de les discriminer (Figure 35).

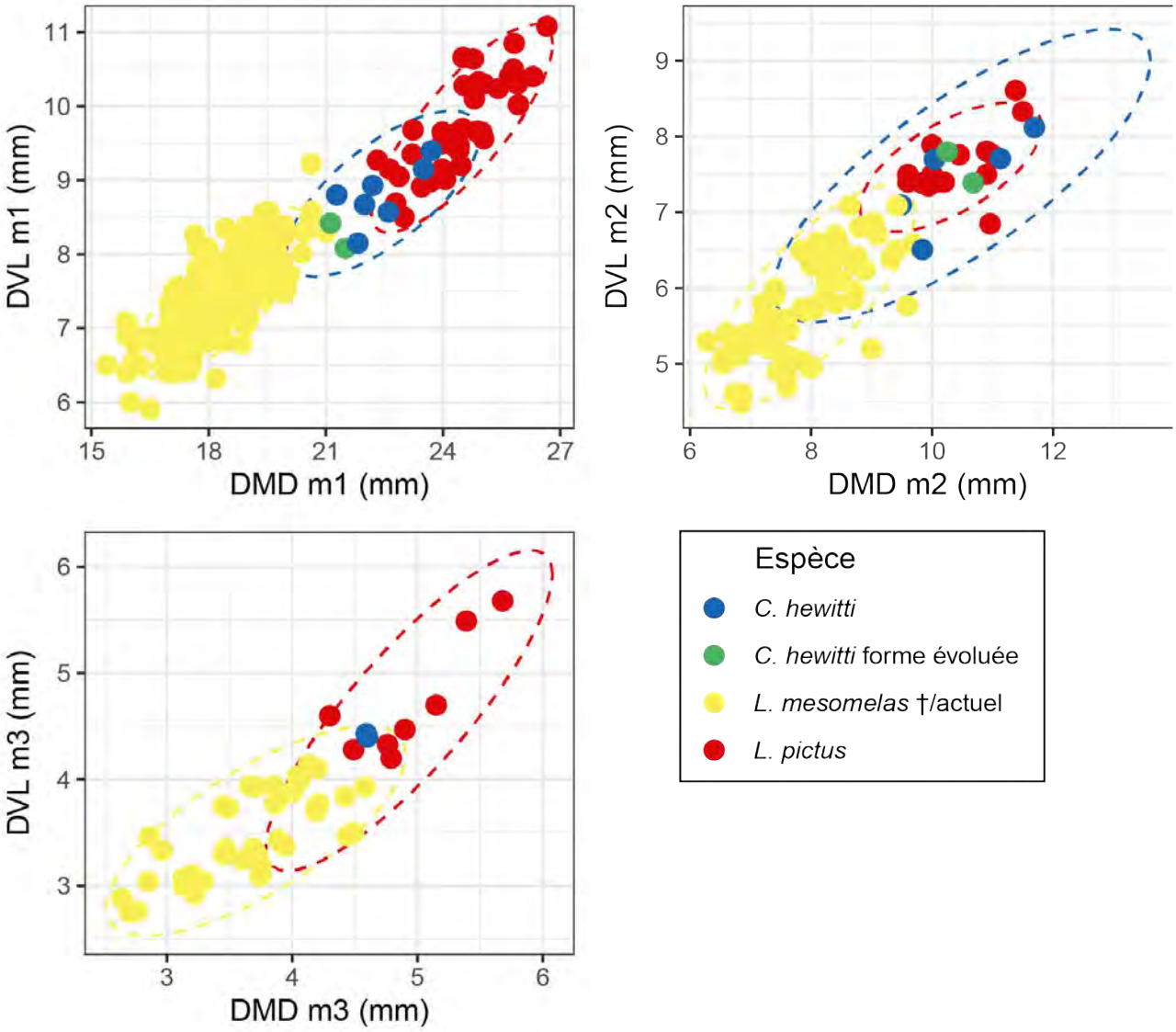


Figure 35. Diagramme bivarié des molaires inférieures pour les canidés de grande à moyenne taille.

La M1 chez *L. mesomelas* comporte un paracône plus large que le métacône, comme chez *C. hewitti*. En revanche, l'entocône est sensiblement plus petit que le protocône tandis que ces deux cuspides sont de taille égale pour les spécimens de *C. hewitti* (Figure 36). Les cas où la taille du paracône est plus importante que celle du métacône sont minoritaires chez *L. pictus* (25%, n= 24) et chez *C. lupus* (37,5%, n= 16) (Annexe 14). De plus, *C. lupus* a toujours un entocône de taille très réduite au regard de la taille du protocône. La morphologie de l'hypocône chez *C. hewitti* est propre à l'espèce car *L. mesomelas* a un hypocône sous forme de cuspide large et robuste dont seule la partie apicale

Molaires inférieures	Nombre	Range	Moy.	S.D.	Nombre	Range	Moy.	S.D.
	DMD m2				DVL m2			
C. hewitti	9	9,49-11,69	10,45	0,66	7	6,51-8,12	7,47	0,53
L. pictus	22	9,5-11,5	10,24	0,61	22	6,57-8,61	7,44	0,49
C. lupus († et actuel)	21	7-13,9	11,78	1,45	20	6-10,5	8,52	0,93
L. mesomelas († et actuel)	83	5,88-9,9	7,92	0,84	84	4,22-9,48	5,83	0,77
	DMD m3				DVL m3			
C. hewitti	4	4,59-4,83	4,66		2	4,4-4,43	4,42	
L. pictus	13	3,89-5,68	4,74	0,54	13	3,42-6,65	4,64	0,84
C. lupus († et actuel)	4	4,8-6,4	5,97	0,78	4	4,4-5,8	5,33	0,64
L. mesomelas († et actuel)	48	2,64-5	3,72	0,63	47	2,33-5,06	3,49	0,52

Tableau 13. Odontométrie comparée des molaires inférieures pour les canidés de grande à moyenne taille.

forme une crête. De plus elle n'est pas orientée strictement le long de la face linguale comme chez *C. hewitti* mais à l'angle disto-linguale (Figure 36). Comme décrit précédemment l'hypocône chez *L. pictus* est fortement développé tandis que chez *C. lupus* la morphologie se rapproche de celle de *L. mesomelas* avec une cuspide large et robuste se développant à l'angle disto-linguale du talon. Enfin, 3 spécimens sur 5 comportent un hypoconule. Chez *L. mesomelas* il est présent dans seulement 9,2% des cas (n= 87) et dans 26,6% des cas chez *C. lupus* (n= 16) tandis qu'il est complètement absent chez *L. pictus* (Annexe 14). Le dernier caractère propre à *C. hewitti* est le cingulum fin se développant le long de la face linguale, à la base du collet (Figure 36). Ce dernier ne se retrouve pas chez *L. mesomelas* qui ne comporte aucun cingulum et dont la face linguale est très bombée, tout comme chez *C. lupus* et plus encore chez *L. pictus*. Le même critère diagnostique pour l'hypocône

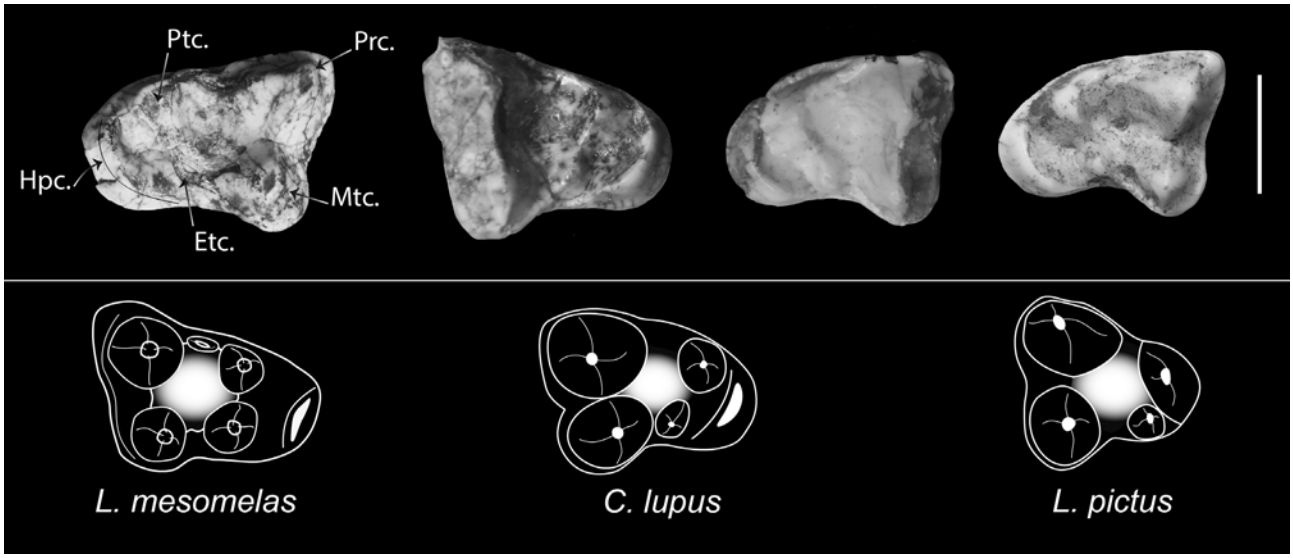


Figure 36. Planche comparative pour la M1 de *C. hewitti*. Echelle = 1cm.

De gauche à droite : M1 gauche KW9571B, M1 droite STS141, M1 gauche SK370, M1 gauche KW9598.

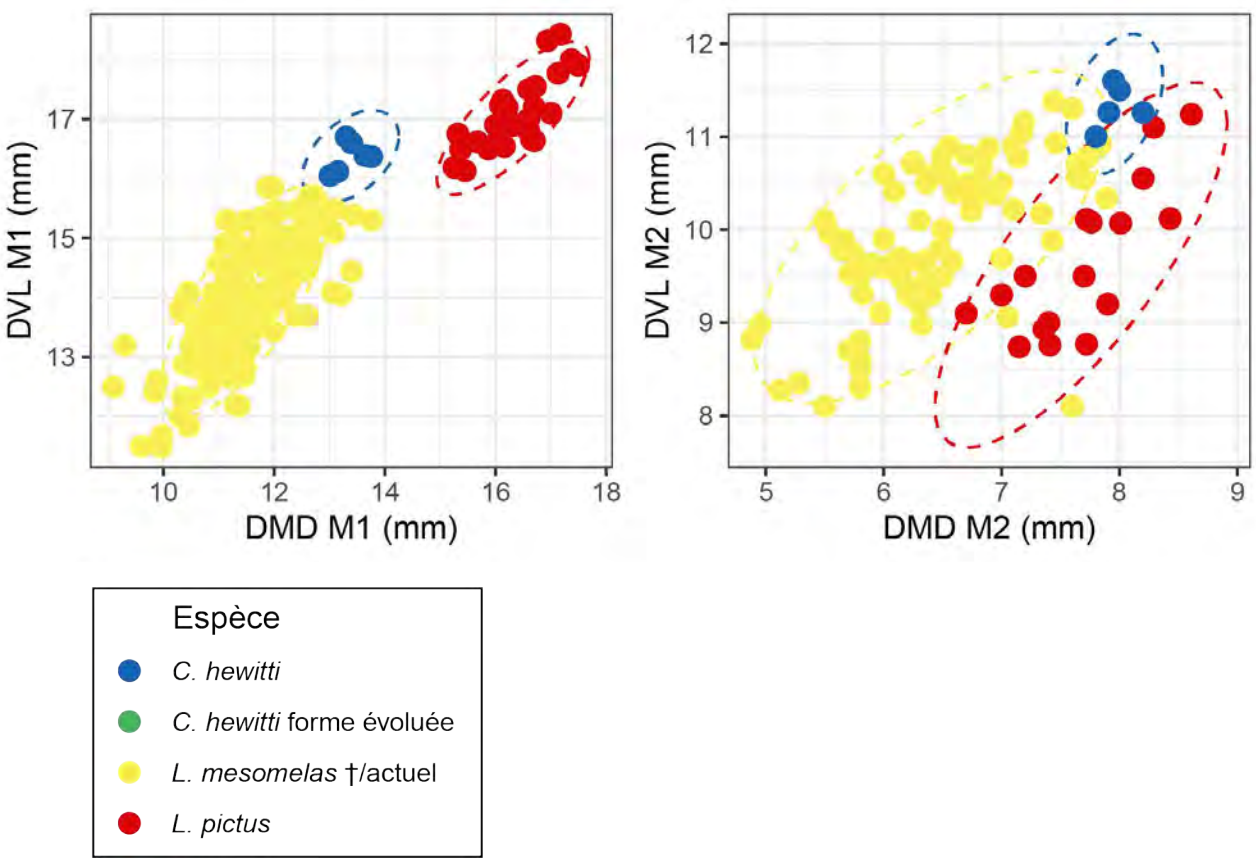


Figure 37. Diagrammes bivariés des molaires supérieures pour les canidés de grande à moyenne taille.

se retrouve sur la M2 de *C. hewitti* avec une cuspide fine et longeant la face linguale, permettant de le discriminer des autres espèces du genre *Canis* tandis que les lycaons ont une M2 très comprimée bucco-lingualement avec un bassin extrêmement réduit.

1. 1. 4. 8. Comparaison du matériel postcrânien

Le matériel postcrânien est diagnostique des canidés et l'identification spécifique est faite sur la base de la métrique, les ossements étant de taille intermédiaire à *L. mesomelas* et *L. pictus* (Figure 40). La diaphyse du radius chez *L. pictus*, tout comme pour les spécimens fossiles, est bombée en face antérieure et la section n'est pas aussi plate que chez les hyénidés (Figure 38). Contrairement aux hyénidés, les spécimens de *C. hewitti* ont une diaphyse droite sur l'ensemble de la longueur (Figure 38). Enfin, contrairement aux félidés qui ont une section ovalaire en partie proximale de la diaphyse, elle reste en demi-lune chez *C. hewitti* (Figure 38).

L'ulna a un olécrâne complètement déjeté vers l'arrière chez les canidés, donnant un profil arqué à l'os, ce qui est le cas de *C. hewitti*. Chez les félidés l'olécrâne est droit et dans l'axe de la diaphyse tandis qu'il n'est que légèrement déjeté vers l'arrière chez les hyénidés qui n'ont pas ce profil arqué (Figure 38). Les deux tubérosités crâniales (médiale et latérale) chez les canidés sont de hauteur et de taille subégales. Proches l'une de l'autre, elles forment une encoche étroite sur l'olécrâne, comme

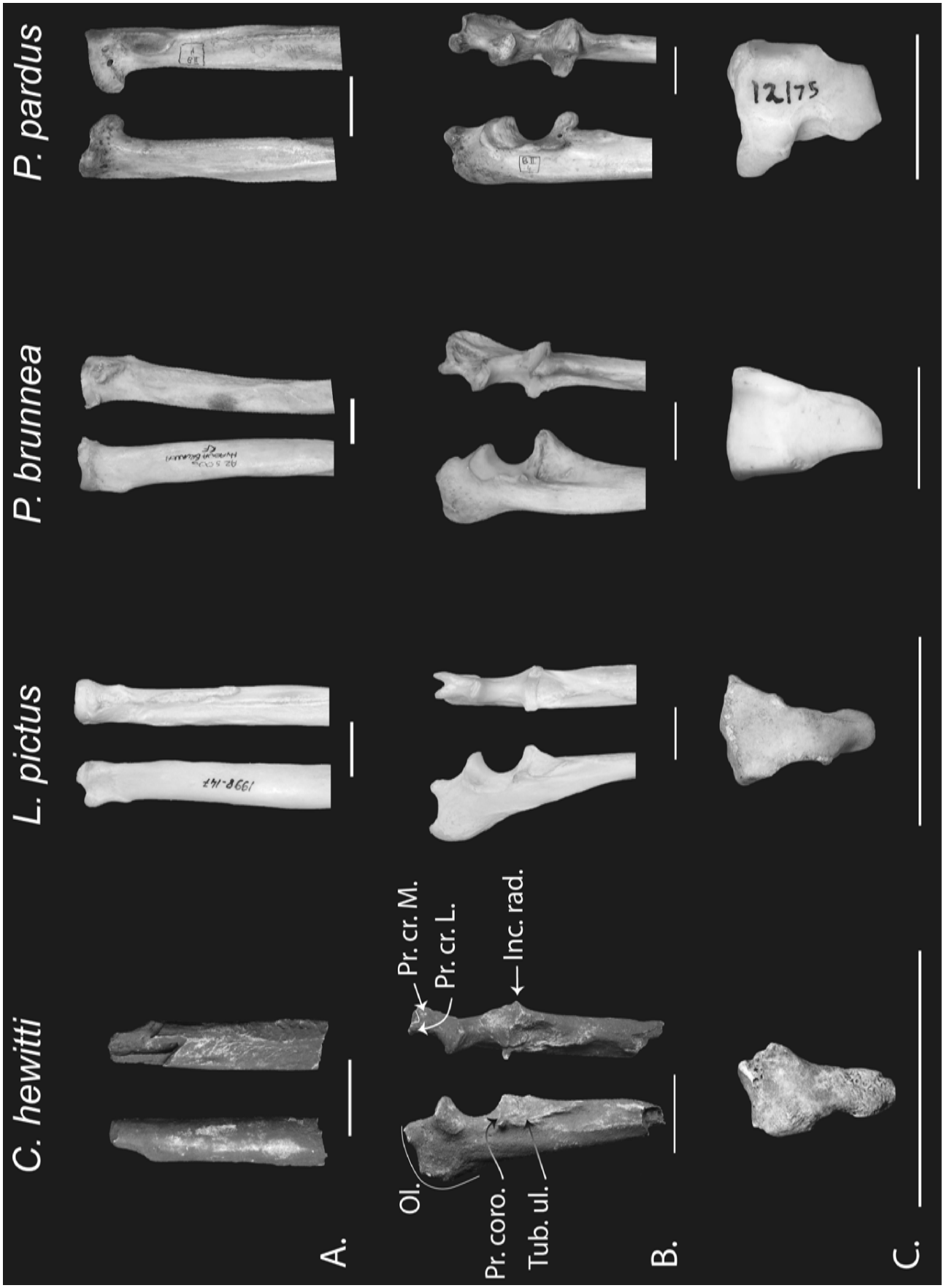


Figure 38. Planche comparative pour le membre supérieur de *C. hewitti*. Echelle = 1cm.

A. : vue antérieure et postérieure de radius droit ; **B.** : vue latérale et antérieure d'ulna droit ; **C.** : vue proximale de métatarse 3 droit.
C. hewitti : **A.** diaphyse de radius indéterminée KW9968E ; **B.** ulna droit KW9336 ; **C.** métatarse 3 droit SK37843.
L. pictus : **A., B.** spécimen CG1998-147 (actuel, MNHN) ; **C.** spécimen JAC1902-629 (actuel, MNHN)
P. brunnea : **A., B.** spécimen AZ3006 (actuel, Ditsong Museum) ; **C.** spécimen AZ2305 (actuel, Ditsong Museum).
P. pardus : **A., B**. spécimen BII4C (actuel, MNHN) ; **C.** spécimen BPI-C-12-75 (actuel, ESI).

chez *C. hewitti*. Au contraire, chez les hyénidés, le processus latéral est plus développé et plus haut que le processus médial. Cette dissymétrie est encore plus marquée chez les félidés. L'incisure radiale de l'ulna (face mésiale) ne déborde presque pas du bord de la diaphyse chez les canidés et *C. hewitti*. A l'inverse, elle est très développée mésialement chez les hyénidés tandis que chez les félidés l'incisure s'étale distalement. Chez les canidés et *C. hewitti*, le processus coronoïde (face latérale) est étroit transversalement, tandis qu'il est large chez les félidés et les hyénidés (Figure 38). La surface articulaire de ce processus est également fine chez les canidés tandis qu'elle est épaisse entre la marge supérieure et inférieure chez les félidés, et dans une moindre mesure chez les hyénidés. Enfin, *C. hewitti* ressemble aux canidés par la morphologie de la tubérosité ulnaire. Cette dernière est intermédiaire aux félidés chez qui elle est quasiment absente et aux hyénidés chez qui elle est très marquée (Figure 38).

La proximale du métacarpe 3 chez les canidés et *C. hewitti* est longue antéropostérieurement et étroite en partie postérieure, formant une pointe. Chez les hyénidés le rétrécissement postérieur est bien moins marqué. Chez les félidés, la proximale du métacarpe 3 a un rapport de longueur et de largeur quasi égal et la pointe postérieure reste très large. De plus, les canidés et *C. hewitti* ont une encoche bien moins marquée que chez les félidés en face mésiale tandis qu'elle n'est pas présente chez les hyénidés (Figure 38).

Concernant le tibia, les deux insertions latérale et mésiale marquées en face postérieure permettent de le rattacher *C. hewitti* aux canidés (Figure 39). Chez les hyénidés et les félidés ces insertions sont situées au centre de la diaphyse. Celle-ci étant d'ailleurs légèrement arquée chez les félidés et plus robuste chez les hyénidés (Figure 39).

Les deux condyles (latéral et médial) des fémurs de canidé sont de taille subégale tout comme chez *C. hewitti* tandis que chez les hyénidés le condyle médial est plus large que le condyle latéral (Figure 39). En revanche chez les canidés, l'épicondyle latérale est plus épais que le médial tandis que chez les hyénidés les deux sont fins. Enfin, la surface articulaire de la patella n'est pas aussi marquée chez les hyénidés que chez les canidés (Figure 39). Les félidés ont une morphologie qui diffère largement

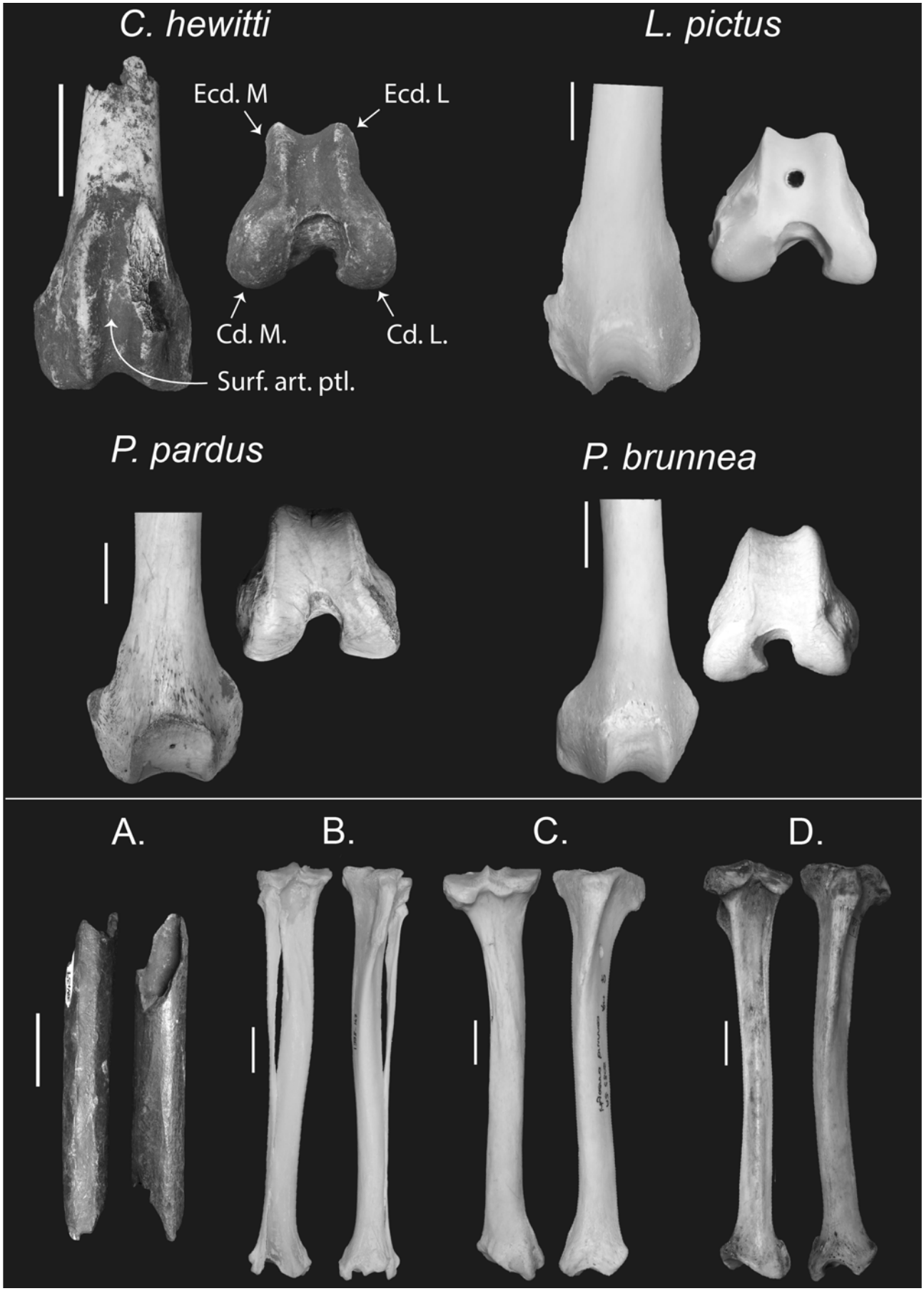


Figure 39. Planche comparative pour le membre inférieur de *C. hewitti*. Echelle = 1cm.

Vue antérieure et distale du fémur droit de *C. hewitti* KW9670, L. pictus (CG1998-1981, actuel, MNHN), *P. pardus* (BII4C, actuel, MNHN), *P. brunnea* (AZ2305, actuel, Ditsong Museum).
Vue antérieure et postérieure de tibia : **A.** *C. hewitti* (SK38439, latéralisation indéterminée) ; **B.** *L. pictus* (CG1998-147, actuel, MNHN, droit) ; **C.** *P. brunnea* (AZ3006, actuel, Ditsong Museum, droit) ; **D.** *P. pardus* (BII4C, actuel, MNHN, droit).

de *C. hewitti* avec un rapport de longueur et de largeur égal. Les condyles sont très symétriques et ne sont pas orientés de biais comme chez les canidés. Enfin, la surface articulaire de la patella est bien plus développée transversalement (Figure 39).

Postcrânien	Nombre	Range	Moy.	S.D.	Nombre	Range	Moy.	S.D.
	DAP diaphyse radius				DT diaphyse radius			
C. hewitti	3	7,4-8,63	8,03		3	12,5-14,03	13,42	
L. pictus	18	8,9-12,92	9,87	0,96	18	13,95- 17,41	16,03	0,95
L. mesomelas	8	4,81-6,38	5,83	0,55	8	8,31-10,94	9,78	1,08
	DAP incisure ulna				Hauteur incisure ulna			
C. hewitti	5	10,73-15,2	12,23	1,79	2	16,12-16,43	16,27	0,22
L. pictus	16	14,81-18,54	17	1,12	16	17,34-22,93	20,77	1,71
L. mesomelas	9	9,68-11,81	10,82	0,83	9	11,76-14,61	12,74	0,93
	DT processus coronoïde ulna							
C. hewitti	5	11,95-16,8	13,72					
L. pictus	16	17,83-21,51	19,64					
L. mesomelas	9	11,34-13,73	12,73					
	DAP diaphyse ulna				DT diaphyse ulna			
C. hewitti	5	7,9-11,95	10,24	1,47	5	5,85-8,95	6,92	1,23
L. pictus	10	8,44-12,16	10,31	1,31	10	6,91-11,94	9,67	1,78
L. mesomelas	5	5,17-6,74	5,91	0,74	5	4,51-6,33	5,66	0,71
	DAPd fémur				DTd fémur			
C. hewitti	1	33,43			1	28,18		
L. pictus	15	37,68-47,72	41,67	3,23	15	33,14-38,8	35,59	1,92
L. mesomelas	8	26,48-31,59	29,52	1,72	8	22,65-25,57	24,39	0,89
	DAP diaphyse tibia				DT diaphyse tibia			
C. hewitti	1	12,43			1	13,19		
L. pictus	15	12,79-17,5	15,58	1,64	15	11,8-16,23	14,46	1,36
L. mesomelas	6	9,1-11,75	10,23	1,03	6	8,6-10,63	10,11	0,75

Tableau 14. Ostéométrie comparée pour les canidés de grande à moyenne taille.

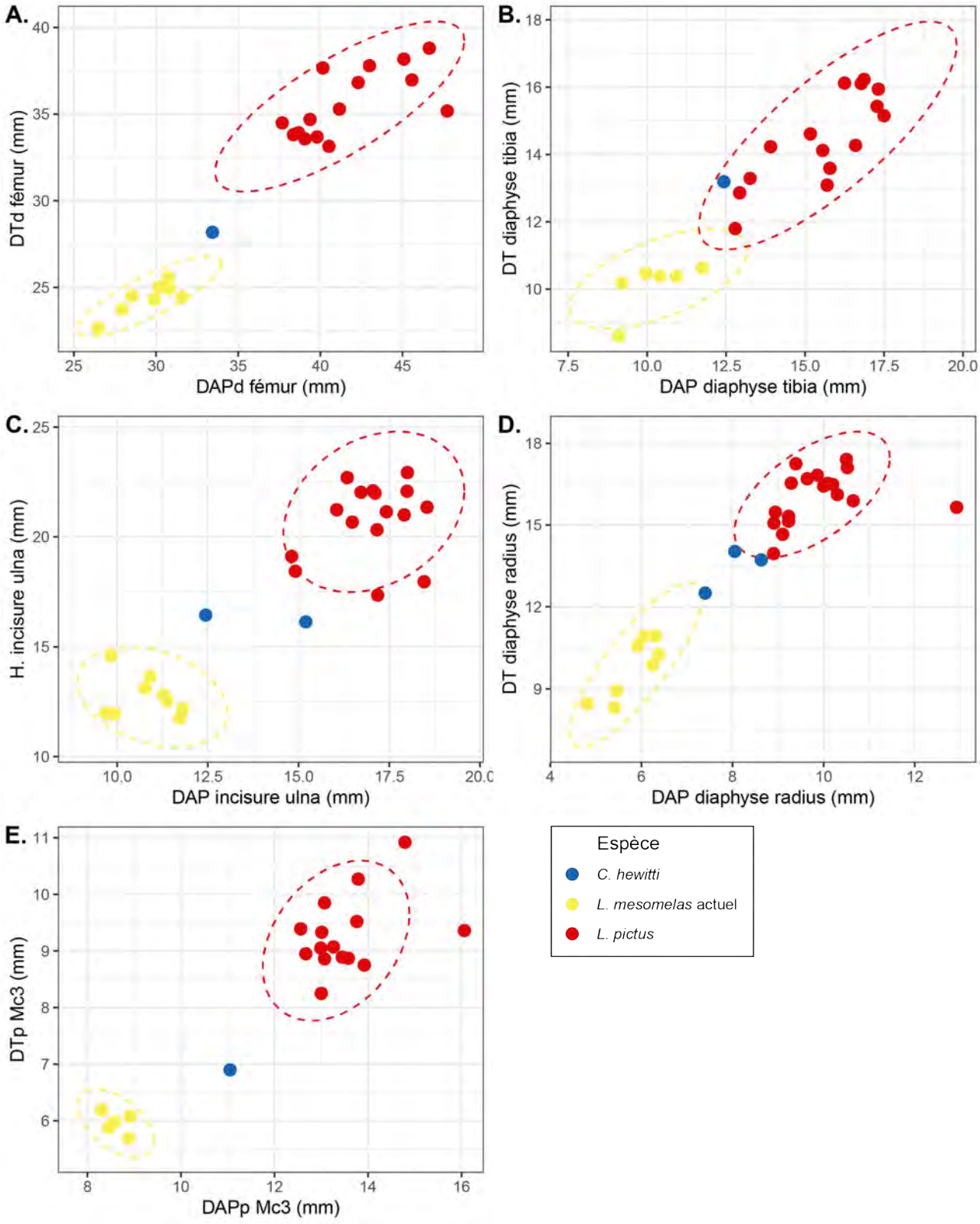


Figure 40. Diagrammes bivariés pour les éléments postcrâniens des canidés de grande à moyenne taille.

1. 1. 4. 9. Diagnose amendée de la forme type

Comme décrit par Fourvel & Frerebeau (2022), *C. hewitti* est un *Canis* de taille intermédiaire à *L. mesomelas* et *L. pictus*. Sa denture met en évidence une morphologie mixte. La partie sécante de la denture est composée des prémolaires dont les cuspides sont centrées sur la couronne, hautes, fines, avec des denticules postérieurs développés. La partie broyeuse de la denture est composée des arrières-molaires et de la m1 qui a un talon bicuspide. Le métaconide est relativement réduit et fusionné au protoconide. La M1 au talon bien développé avec deux bassins. Le cingulum en face linguale est marqué. Le protocône de la P4 de *C. hewitti* est large à la base de la couronne et pincé en partie apicale, formant une cuspide en forme de téton.

1. 1. 4. 10. Diagnose amendée de la forme évoluée

La forme évoluée de *C. hewitti* est reconnu à Swartkrans Membre 3 (~0,9 Ma) à partir de la m1. Une constriction du talonide en face buccale et l'absence de renflement à l'angle mésio-buccal la différencie de la forme type. Ces éléments diagnostiques tendent à indiquer une spécialisation accrue de la carnassière à la consommation de viande. Ces différences ne sont toutefois pas suffisamment marquées et l'échantillon n'est pas assez conséquent pour lui attribuer une valeur sous-spécifique.

1. 2. Les canidés de taille moyenne

1. 2. 1. Le genre *Lupulella* Hilzheimer, 1906 : distinction cranio-dentaire entre *L. mesomelas* (Schreber, 1775) et *L. adusta* (Sundevall, 1847) dans le registre actuel

Les restes de canidés de taille moyenne sont abondants dans les assemblages plio-pléistocènes du *Cradle of Humankind* (p. ex., De Ruiter 2003 ; Fourvel *et al.* 2018 ; Hanon *et al.* 2022). Quant à Makapansgat, les Canidae sont peu nombreux dans l'assemblage (<1%) mais uniquement représentés par des taxons de taille moyenne, à l'exception de *Vulpes chama* (7 restes) (Reed 1996). L'espèce dominante est le chacal à chabraque (*L. mesomelas*), tant en termes de NR que de NMI, au détriment du chacal à flancs rayés (*L. adusta*) et du chien viverrin (*Nyctereutes* spp.) (p. ex., Swartkrans (Brain 1993 ; De Ruiter 2022) ; Kromdraai (Fourvel *et al.* 2018) ; ou Cooper's (Hanon *et al.* 2022)). En dépit de cette prépondérance, les restes de *jackal-like* restent peu étudiés et les identifications spécifiques se limitent souvent au genre ou rapportent les restes par défaut à l'espèce la plus représentée (Thabard & Fourvel 2025). Cette absence d'identification dans le registre fossile peut en partie s'expliquer par une absence de description de la morphologie des deux espèces de chacal africain dans la littérature. Si des études morpho-fonctionnelles ont été menées afin d'étudier l'incidence de la compétition interspécifique sur la morphologie cranio-dentaire (Van Valkenburgh & Wayne 1994), peu de travaux, excepté la publication d'Ewer (1956b) sur les canidés du *Cradle of Humankind*, visent à identifier des critères de diagnose dans le but de discriminer les deux espèces d'un point de vue strictement morphologique.

Cette partie est issue de la publication suivante : Thabard C. & Fourvel J.-B. 2025. – Comparative cranio-dental morphometry between the black-backed jackal and the side-striped jackal, *Historical Biology* : 1-15. DOI. 10.1080/08912963.2024.2436914.

Un travail d'anatomie comparée et de métrique est mené dans le but de faciliter la diagnose entre *L. mesomelas* et *L. adusta* à partir d'un large échantillon de spécimens cranio-dentaires provenant du MNHN de Paris (France) et du Ditsong Museum de Pretoria (Afrique du Sud) : 87 individus pour *L. mesomelas* et 16 individus pour *L. adusta*. Une recension et révision des quelques critères de la littérature est faite ainsi que la définition de nouveaux critères et quantification de leur occurrence.

1. 2. 1. 1. Morphologie du crâne

Huit critères crâniens sont révisés ou diagnostiqués :

- **Critère 1** Le premier critère a été identifié par Skinner & Chimimba (2005) qui évoquent un crâne plus plat chez *L. adusta* et dont la différence de hauteur entre le nasal et le frontal est moins importante que chez *L. mesomelas*. Nous avons quantifié et testé la validité de ce critère en mesurant le pendage du rostre, depuis l'infradentale jusqu'au frontal. Selon nos observations, l'angle est plus grand chez *L. mesomelas* (n = 12 ; moy. = 16,5°, min.= 15°, max. = 19°) que chez *L. adusta* (n = 13 ; moy. = 14,4°, min.= 10,5°, max. = 18,5°). Toutefois cette observation faite par Skinner & Chimimba (2005) est difficilement observable sans mesures et n'est pas très diagnostique en raison d'un large champ de recouvrement entre les deux espèces. Nous reconnaissons malgré tout deux conformations propre à l'angle du rostre.

    - **Critère 1a :** le rostre accuse une pente qui tend à être marquée lorsque la droite rejoignant l'infradental au frontal forme un angle supérieur à 15° au croisement de la droite tirée parallèlement au niveau des frontaux, conférant un aspect bombé au crâne.
    - **Critère 1b :** le rostre accuse une pente peu marquée lorsque la droite rejoignant l'infradental au frontal forme un angle inférieur à 15° au croisement de la droite tirée parallèlement au niveau des frontaux, conférant un aspect plat au crâne en vue latérale.

- **Critère 2** Le second critère, identifié par Ewer (1956b), décrit un nasal qui s'étend légèrement plus en arrière par rapport à l'extrémité postérieure du maxillaire chez *L. adusta* que chez *L. mesomelas*. Afin de vérifier ce critère, nous avons comparé l'emplacement de la suture nasale par rapport à la suture maxillaire. Nous pouvons retenir de nos observations deux conformations (critère 2a et 2b, voir ci-après). Cependant, qu'il s'agisse de *L. mesomelas* ou de *L. adusta*, la suture nasale tend à être située soit à l'avant de la suture maxillaire, soit à l'arrière de celle-ci, sans qu'aucune tendance n'en ressorte. La suture nasale se situe à l'avant de la suture maxillaire dans 47% des cas chez *L. adusta* et dans 53,8% des cas chez *L. mesomelas*. Ainsi, la morphologie décrite par Ewer (1956b) selon laquelle *L. adusta* comporte un nasal plus long que celui de *L. mesomelas* ne peut être retenue comme un critère de diagnose.

- **Critère 2a :** le nasal est davantage en arrière par rapport à l'extrémité postérieure du maxillaire lorsque la suture nasale se situe en arrière de la suture maxillaire.
- **Critère 2b :** le nasal est davantage en avant par rapport à l'extrémité postérieure du maxillaire lorsque la suture nasale se situe au même niveau que la suture maxillaire ou à l'arrière de celle-ci.

– **Critère 3** Le troisième critère concerne la constriction des maxillaires au niveau des orbites. Ce critère est relativement diagnostique puisque 73,6% des *L. mesomelas* montre un rostre plus épais sans constriction (critère 3a), et lorsque cette dernière est présente elle est nettement moins marquée que chez *L. adusta* chez qui elle est présente dans 100% des cas (critère 3b) à l'exception d'un individu (JAC1921-226). Ce trait diagnostique a également été constaté par Geraads (2011) qui décrit « an inflation of the fronto-nasal area in front of the orbits » (Geraads, 2011: p. 438).

- **Critère 3a :** le rostre a un aspect large lorsque la constriction des maxillaires à hauteur des orbites est absente. Les maxillaires ne présentent pas de dépression en cet endroit ce qui confère un aspect arrondi et épais au rostre (Figure 41).
- **Critère 3b :** le rostre a un aspect fin lorsque la constriction des maxillaires à hauteur des orbites est marquée. Cette dernière est formée par une gorge dans le prolongement de l'arcade zygomatique ainsi que dans le prolongement de l'entorbitale, formant une dépression au centre de chacun des maxillaires, conférant au rostre un aspect pincé (Figure 41).

– **Critère 4** Deux principales conformations des sinus frontaux sont identifiées. Soit ces sinus sont renflés (Critère 4a), soit ils sont relativement plats (Critère 4b), ces morphotypes ayant des incidences sur la conformation de l'os frontale. *L. mesomelas* comprend 66,6% des individus dont les sinus frontaux sont bombés contre seulement 33,3% dont les sinus frontaux sont relativement plats ; tandis que 100% des *L. adusta* ont des sinus frontaux plats.

- **Critère 4a :** les sinus frontaux sont renflés lorsque la suture forme un sillon marqué, créant une dépression au milieu du frontal en vue dorsale. Ce renflement s'observe également en vue latérale avec le frontal qui forme un bombement surplombant légèrement le pariétal (Figure 41).
- **Critère 4b :** les sinus frontaux sont plats lorsque la suture n'est que peu prononcée, formant une surface presque plane sur l'ensemble du frontal en vue dorsale. Cette absence de renflement s'observe également en vue latérale avec le frontal qui est à la même hauteur que le pariétal. Ce critère contribue aussi à l'aspect général plat du crâne (Figure 41).

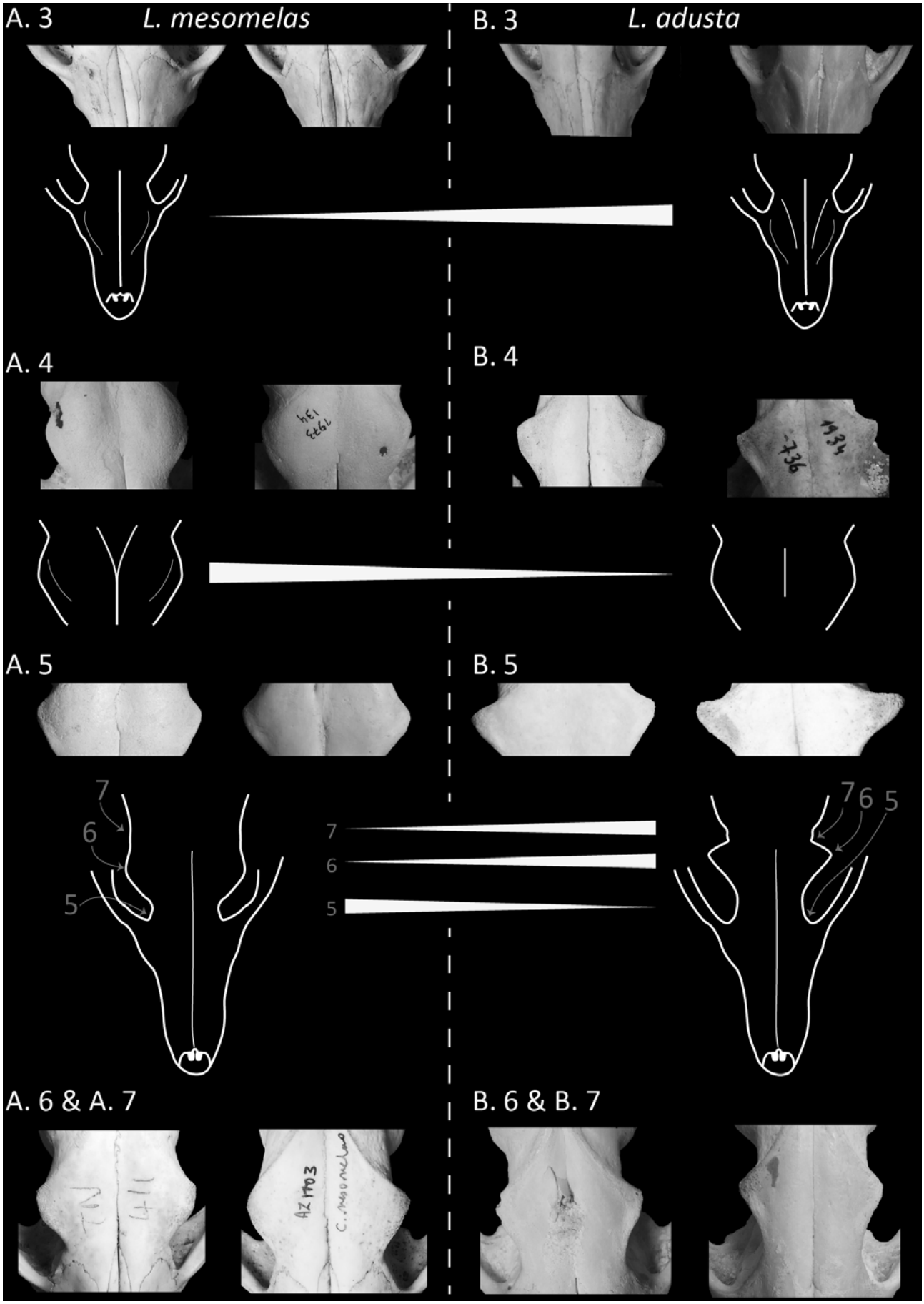


Figure 41. Critères de la morphologie crânienne de *L. mesomelas* et *L. adusta*.

- **Critère 5** Les ectorbitaux adoptent deux morphotypes : peu développés et de forme arrondi (critère 5a) ou développés et d'aspect apointé (critère 5b). Ce critère est diagnostique puisque 88,5% de l'échantillon de *L. mesomelas* montre des ectorbitaux peu développés contre seulement 8,7% avec des ectorbitaux développés. De plus leur développement reste légèrement moins marqué en comparaison à *L. adusta*. L'ensemble de l'échantillon de *L. adusta* comporte des ectorbitaux développés.

    - **Critère 5a :** les ectorbitaux sont peu développés lorsque leur bord est courbe et forme un arrondi. Ils sont en revanche plus développés antéro-postérieurement et ont une morphologie plus étalée (Figure 41).
    - **Critère 5b :** les ectorbitaux sont développés lorsque leur bord est saillant et forme une pointe. Ils sont en revanche moins développés antéro-postérieurement et sont plus comprimés (Figure 41).

- **Critère 6** La constriction entorbitaire est aussi une zone dont la conformation est diagnostique puisque 100% des *L. mesomelas* observent une forte constriction entorbitaire avec un angle fermé à la jonction avec les ectorbitaux (Critère 6a) tandis que 100% des *L. adusta* ont un angle ouvert et une constriction entorbitaire large (Critère 6b).
- **Critère 6a :** la constriction entorbitaire est marquée lorsqu'elle forme un angle fermé à la jonction avec les ectorbitaux (Figure 41).
- **Critère 6b :** la constriction entorbitaire n'est pas marquée lorsqu'elle forme un angle ouvert à la jonction avec les ectorbitaux (Figure 41).
- **Critère 7** L'aspect plus ou moins marqué de la constriction post-orbitaire a une incidence sur la morphologie de la partie postérieure de l'os frontal, celui-ci sera plus ou moins étroit selon que la constriction est marquée (critère 7b) ou non (critère 7a). Ce critère nous apparait tout à fait diagnostique puisque l'ensemble des individus de *L. mesomelas* a une constriction post-orbitaire large tandis que l'ensemble des individus de *L. adusta* a une constriction post-orbitaire étroite.

    - **Critère 7a :** la constriction post-orbitaire est large lorsque les bords du frontal, en vue dorsale, reliant la boîte crânienne aux ectorbitaux sont relativement droits, conférant alors un aspect large à la partie postérieure du frontale. Cette dernière forme un angle ouvert à la jonction avec les ectorbitaux. De plus, lorsque la constriction est large, elle est également courte antéro-postérieurement, c'est-à-dire que les ectorbitaux et la boîte crânienne sont relativement proches (Figure 41).

- **Critère 7b :** la constriction post-orbitaire est marquée lorsque les bords du frontal reliant la boîte crânienne aux ectorbitaux sont concaves, conférant alors un aspect étroit à la partie postérieure du frontal. Cette dernière forme un angle fermé à la jonction avec les ectorbitaux. De plus, lorsque la constriction est fine, elle est également allongée antéro-postérieurement, c'est-à-dire que les ectorbitaux et la boîte crânienne sont relativement éloignés (Figure 41).

– **Critère 8** Le développement relatif de la crête sagittale semble spécifiquement diagnostique. La crête sagittale tend à être développée (critère 8b) chez *L. adusta* avec 78,6% des individus qui présentent une crête marquée. Il y a deux individus qui présentent un développement intermédiaire, avec un léger renflement au niveau de la suture supra-occipitale et seulement un individu dont la crête sagittale n'est pas développée. Chez *L. adusta*, le développement de la crête sagittale semble être lié aux stades de fusion de la suture puisque les trois individus ne présentant pas une crête développée ont une suture soit ouverte (critère 8a), soit en cours de fusion. Pour l'échantillon de *L. mesomelas*, 78,1% des individus n'ont pas de crête sagittale marquée, 20,7% ont une crête sagittale avec un développement intermédiaire et seulement un individu comporte une crête sagittale marquée. Contrairement à *L. adusta*, l'ontogénie ne semblent pas avoir d'impact sur le développement de la crête puisqu'elle n'est pas ou peu développée pour l'ensemble des stades de fusion de la suture supra-occipitale (ouverte, en cours de fusion ou fusionnée).

  - **Critère 8a :** la crête sagittale est ténue lorsque la suture supra-occipitale, bien que visible, ne montre pas de relief à partir de la fin de la protubérance se terminant à l'arrière du pariétal, jusqu'à sa jonction avec les ectorbitaux.
  - **Critère 8b :** la crête sagittale est développée lorsque la suture supra-occipitale forme un relief de 2 à 3 mm, depuis la protubérance occipitale jusqu'à sa jonction avec les ectorbitaux.

L'os mandibulaire ne présente aucun critère permettant une diagnose entre *L. mesomelas* et *L. adusta*. En revanche, des critères sont identifiés pour la denture inférieure et supérieure.

1. 2. 1. 2. Morphologie des prémolaires inférieures

Les prémolaires inférieures chez *L. mesomelas* et *L. adusta* ont une morphologie générale commune avec un protoconide centré sur la dent qui est légèrement orienté vers l'arrière ainsi qu'un cingulum qui remonte en partie distale formant un talon relativement marqué. Chez les deux espèces, la p1 est composée d'un unique protoconide situé sur la moitié antérieure de la couronne. Nous ne retrouvons aucune différence significative entre les deux espèces. Les autres prémolaires sont des dents longues, à deux racines, composées d'un protoconide haut et flanqué de cuspides postérieures plus ou moins développées. La p2 adopte une morphologie simple où le protoconide est centré sur la dent et la présence de la cuspide postérieure varie. Seulement 15,5% (n= 84) des *L. mesomelas* ont une cuspide postérieure et 100% (n= 15) des *L. adusta* en sont dépourvus (Figure 42). La p3 observe également une morphologie simple sans cuspide postérieure dans 27,7% (n= 83) des cas chez *L. mesomelas*

et dans 86,6% (n= 15) chez *L. adusta* (Figure 42). Lorsqu'elle est présente, la cuspide postérieure de la p2 et p3 est fusionnée au protoconide sur la moitié de sa hauteur et relativement peu développée bien que distinctement visible. Concernant la p4, la cuspide postérieure est systématiquement présente. Elle est moins fusionnée au protoconide, plus grand, que pour la p2 et p3. En outre, dans certains cas elle peut comporter une cuspide additionnelle surplombant le bourrelet cingulaire postérieur. Cette dernière est peu développée et basse mais complètement individualisée de la cuspide postérieure et du cingulum. Elle est d'avantage présente chez *L. mesomelas* avec 76,8% des individus (n= 82) qui en sont pourvus contre seulement 26,6% des *L. adusta* (n= 15) (Figure 42). Si l'on croise les observations faites pour les différentes prémolaires, on notera que chez *L. mesomelas* la denture tend à comporter davantage de cuspides additionnelles avec des variations individuelles où les cuspides supplémentaires sont dédoublées : la p3 du spécimen AZ1816 comporte une cuspide additionnelle entre la cuspide postérieure et le cingulum et la p4 des spécimens AZ1797 et AZ1299 comportent deux cuspides additionnelles au lieu d'une seule (Figure 42).

En résumé, il est observé une tendance à une morphologie plus simple avec l'absence de cuspide postérieure pour les p2 et p3 ainsi que l'absence d'une cuspide additionnelle pour la p4 chez *L. adusta* avec 86,6% des individus (n= 15) qui adoptent cette morphologie contre seulement 28,4% des *L. mesomelas* (n= 81) (Figure 42).

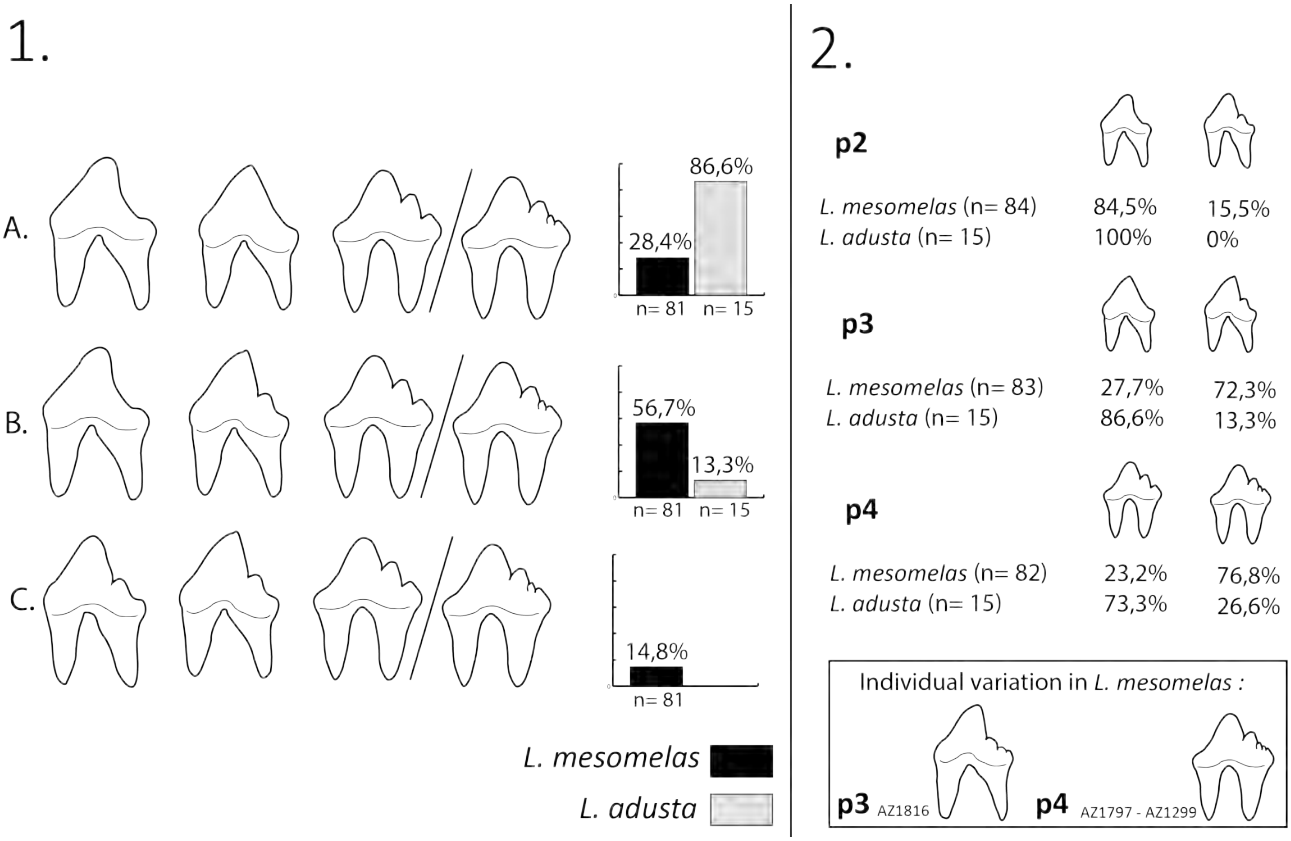


Figure 42. Schéma des cuspides postérieures et additionnelles des prémolaires inférieures de *L. mesomelas* et *L. adusta*.

1. Occurrence des cuspides par rangée dentaire. **2.** Occurrence des cuspides par dents isolées.

1. 2. 1. 3. Morphologie de la m1

La morphologie générale de la m1 est en tout point similaire chez *L. mesomelas* et *L. adusta*. Elle est composée d'un trigonide comportant le paraconide, le protoconide et le métaconide ainsi que d'un talonide composée de l'entoconide et de l'hypoconide. La différence entre les deux espèces porte sur la présence plus récurrente du *turberculum intermedium* chez *L. mesomelas* avec 66,7% des individus (n= 84) qui en sont pourvus contre seulement 26,3% chez *L. adusta* (n= 15) (Figure 43). Cette cuspide additionnelle située en face linguale entre le métaconide et l'entoconide peut adopter différentes morphologies : soit il s'agit d'une cuspide simple et relativement développée même si elle reste plus basse que l'entoconide, soit il s'agit de deux petites cuspides accolées l'une contre l'autre. Le premier morphotype est le plus courant avec 51,2% des *L. mesomelas* (n= 84) et 20% de *L. adusta* (n= 15) tandis que le second morphotype est plus marginal avec seulement 15,5% de *L. mesomelas* (n= 84) et 6,6% de *L. adusta* (n= 15) (Figure 43).

1. 2. 1. 4. Morphologie des arrières-molaires

La morphologie générale de la m2 est également similaire chez les deux espèces de chacal. Elle est composée d'un protoconide et d'un métaconide en partie mésiale ainsi que de l'hypoconide, l'hypoconulide et l'entoconide en partie distale. La principale différence entre *L. mesomelas* et *L. adusta* porte sur la présence de cuspides additionnelles situées soit en face buccale entre le métaconide et

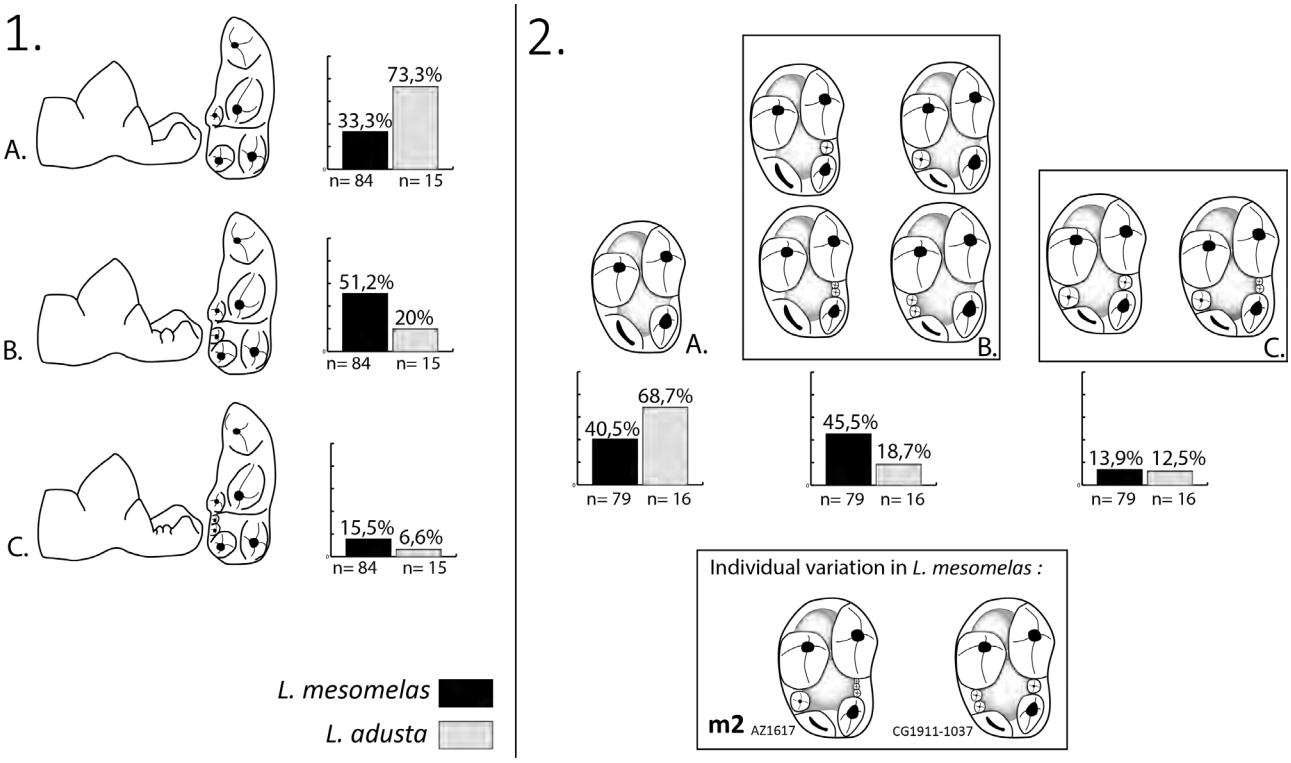


Figure 43. Cuspides additionnelles des prémolaires inférieures chez *L. mesomelas* et *L. adusta*.

1. schéma du *tuberculum intermedium* (métaconulide). **2.** schéma des cuspides additionnelles de la m2.

l'entoconide, soit en face linguale entre le protoconide et l'hypoconide. Pour la face linguale comme pour la face buccale, deux morphotypes sont identifiés : dans le premier cas on note la présence d'une seule cuspide développée, dans le second on retrouve deux petites cuspides accolées (Figure 43). Lorsque les cuspides additionnelles sont présentes, elles ne le sont généralement que sur une seule des deux faces : dans 45,5% des cas chez *L. mesomelas* (n= 79) contre 18,7% des cas chez *L. adusta* (n= 16) (Figure 43). Elles se retrouvent sur les deux faces à la fois dans seulement 13,9% (n= 79) des cas pour le premier et 12,5% (n= 16) des cas pour le second (Figure 43). Deux spécimens de *L. mesomelas* montrent des variations individuelles : le spécimen AZ1617 comporte trois cuspides additionnelles successives en face linguale tandis que le spécimen CG1911-1037 comporte deux cuspides additionnelles en face buccale associées à une cuspide additionnelle en face linguale (Figure 43).

1. 2. 1. 5. Morphologie des molaires supérieures

Les critères de diagnose concernant la denture supérieure se font plus rares. Les prémolaires supérieures ne semblent pas permettre de diagnose spécifique sur la seule base de leur morphologie à l'exception de la première molaire supérieure. De la même manière que pour les incisives et canines inférieures, les supérieures ne sont pas prises en compte car aucun critère morphométrique ne permet de les distinguer.

La M1 est composée d'un trigone et d'un talon. Le trigone est lui-même composé de deux cuspides : le paracône (cuspide mésiale) et le métacône (cuspide distale). Un premier bassin se situe entre le trigone et le talon. Ce dernier comporte en partie mésiale le protoconule, en partie centrale le protocône et en partie distale l'entocône. S'en suit un second bassin plus petit, puis en face linguale se trouve l'hypocône. La M1 n'observe pas strictement la même morphologie entre *L. mesomelas* et *L.*

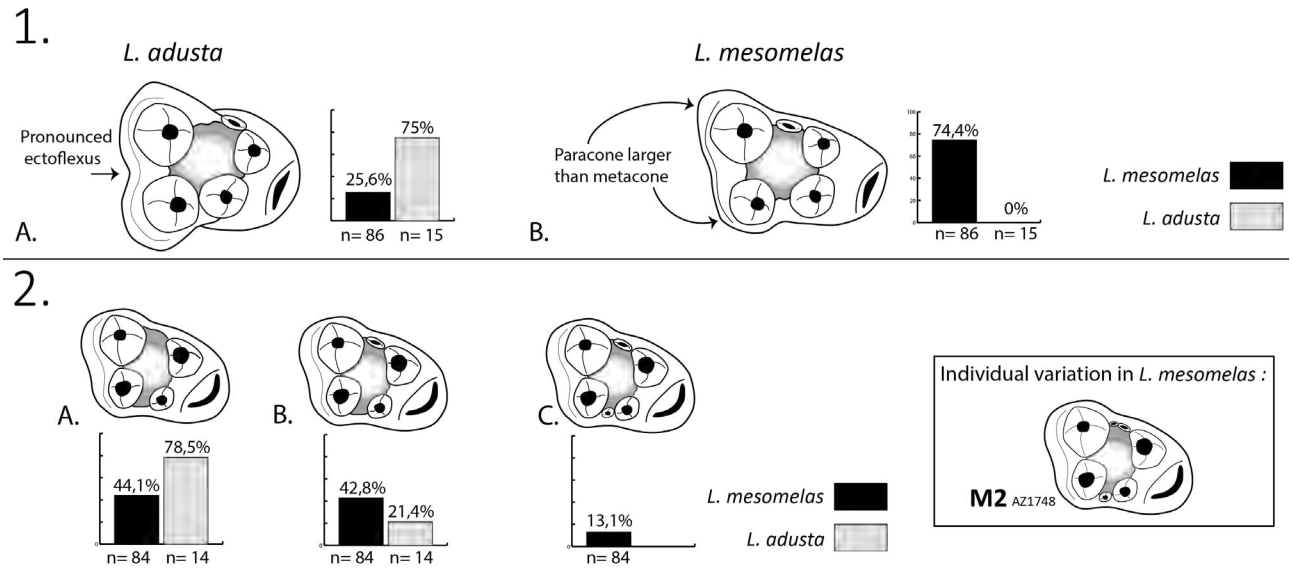


Figure 44. Cuspides additionnelles des molaires supérieures chez *L. mesomelas* et *L. adusta*.

1. schéma des cuspides additionnelles de la M1. **2.** schéma des cuspides additionnelles de la M2.

adusta. Les deux critères de diagnose identifiés concernent le trigone (Figure 44). Chez *L. adusta*, le paracône et le métacône sont dans 100% des cas (n= 15) de taille subégale tandis que chez *L. mesomelas* les deux cuspides ne le sont que dans 25,6% des cas (n= 86). *L. mesomelas* a un paracône qui tend à être plus développé que le paracône dans 74,4% des cas (n= 86). Le deuxième critère concerne l'ectoflexus qui est marqué dans 75% des cas (n= 15) chez *L. adusta* tandis que seulement 24,3% (n= 86) de l'échantillon de *L. mesomelas* comporte un ectoflexus marqué. Effectivement 75,7% des individus (n= 86) observent seulement une légère encoche à la jonction du paracône et du métacône. De plus, chez *L. mesomelas*, la dent a une forme générale qui tend à se rapprocher du triangle isocèle car elle est plus allongée bucco-lingualement que chez *L. adusta* chez qui elle se rapproche d'avantage d'un triangle équilatérale (Figure 44).

La M2 peut être discriminée à partir de l'occurrence des cuspides additionnelles situées en face mésiale entre le paracône et le protocône ainsi qu'en face distale entre le métacône et l'entocône. Toutefois les différences d'occurrence sont moins marquées que pour les autres éléments dentaires puisque la M2 comporte une cuspide additionnelle en face mésiale pour 42,8% des individus (n= 84) de *L. mesomelas* et 21,4% des individus (n= 14) de *L. adusta* (Figure 44). En revanche, la présence de deux cuspides additionnelles, à la fois en face mésiale et distale n'est présente que chez *L. mesomelas* et il s'agit de seulement

	N		Moy.		Max.		Min.		SD	
	L. mesomelas	*L. adusta*	*L. mesomelas*	*L. adusta*	*L. mesomelas*	*L. adusta*	*L. mesomelas*	*L. adusta*	*L. mesomelas*	*L. adusta*
Condylobasal L.	216	47	153,14	150,43	166,2	170,1	127	127,91	8,48	9,37
Bizygomatic W.	223	48	82,47	77,73	92,09	86,8	67,34	62,9	4,82	6,42
Postorbital W.	197	33	33,5	27,9	38,1	36,9	28,9	21,3	1,8	4,2
Ectorbital W.	195	31	43,2	36,5	50,6	46,2	34,1	27,8	3	5,8
Entorbital W.	52	29	28,4	24,9	34,7	29,6	22,3	20,3	2,8	3
Zygomatic h.	44	22	7,5	5,8	9,6	7,9	5,4	4,1	0,9	1

Tableau 15. Mesures crâniennes chez *L. mesomelas* et *L. adusta* (actuels).

13,1% des cas (n= 84) (Figure 44). Une variation individuelle est observée sur le spécimen AZ1748 de *L. mesomelas* qui présente deux cuspides additionnelles en face mésiale et une cuspide additionnelle en face distale (Figure 44).

1. 2. 1. 6. Analyse métrique

Des différences métriques sont également constatées entre les deux espèces de chacal. La taille des carnassières (m1 et P4), des arrières-molaires inférieures (m2 et m3) et supérieures (M1 et M2) accusent des différences d'une espèce à l'autre.

L'ensemble des prémolaires inférieures (p1, p2, p3, p4) ainsi que des prémolaires supérieures (P1, P2, P3), à l'exception de la P4 (complexe carnassier), ont des longueurs et largeurs maximales moyennes approchantes avec des champs de variations se recoupant largement. Toutefois, *L. mesomelas* est en moyenne plus grand que *L. adusta* (Figure 45) ; (Tableau 15) ; (Tableau 16) ; (Tableau 17). Ces résultats appuient une première observation faite par Ewer (1956b) qui mentionnent un corps mandibulaire similaire chez les deux espèces mais des prémolaires plus petites chez *L. adusta* et donc plus espacées les unes des autres. Nous avons ainsi quantifié la présence d'un diastème pour la rangée des prémolaires inférieures et supérieures et il s'avère qu'il est effectivement présent dans 100% des cas (n= 15) pour la denture inférieure et 78,5% des cas (n= 11) pour la denture supérieure chez *L. adusta*. Quant à *L. mesomelas*, les prémolaires supérieures ne présentent un diastème que dans 22,5% des cas. En revanche, le critère de Ewer (1956b) ne se vérifie pas pour les prémolaires inférieures puisque 61,9% des individus de *L. mesomelas* (n= 84) présentent un diastème.

Des différences métriques sont également constatées pour les deux carnassières m1 et P4 avec des longueurs maximales sensiblement plus grandes chez *L. mesomelas* (Figure 45). Il en va de même pour la M1 dont la longueur et la largeur sont en moyenne plus grandes chez *L. mesomelas* (Figure 45). A l'inverse, les m2 et m3 ainsi que la M2 sont en moyenne plus grandes chez *L. adusta* (Figure 45). En conséquence, les comparaisons des longueurs maximales ne permettent pas de discriminer de manière certaine *L. mesomelas* et *L. adusta* en raison du champ de recouvrement commun aux deux espèces.

1. 2. 2. Lupulella mesomelas VS *Lupulella adusta* : application des critères cranio-dentaires au registre fossile

L'ensemble des restes cranio-dentaires identifiables sont au total de 148 éléments. Parmi eux, 53 sont rapportés *à L. mesomelas* et *L.* cf. *mesomelas* tandis que 22 sont attribués à *L. adusta* et *L.* cf. *adusta*. 73 identifications restent à l'échelle du genre en raison de la mauvaise préservation des fossiles, ou des éléments non diagnostiques (incisives, canines, prémolaires supérieures, P4). Cela concerne l'identification spécifique entre les deux espèces de chacals (*L. mesomelas* et *L. adusta*) ainsi que l'identification générique entre les différents canidés de taille moyenne (*Lupulella* et *Nyctereutes*).

	N		Moy.		Max.		Min.		SD	
	L. mesomelas	*L. adusta*	*L. mesomelas*	*L. adusta*	*L. mesomelas*	*L. adusta*	*L. mesomelas*	*L. adusta*	*L. mesomelas*	*L. adusta*
P1 L.	70	49	4,5	3,9	5,7	4,7	3,6	3,1	0,5	0,3
P1 W.	48	28	2,8	2,5	3,5	3	2,4	1,9	0,3	0,2
P2 L.	81	47	7,9	7,3	9,8	8,4	6,4	5,9	0,9	0,5
P2 W.	78	47	3,1	2,8	4,2	3,2	2,5	2,1	0,4	0,3
P3 L.	79	49	8,8	8,6	10,1	9,7	7,3	6,4	0,7	0,7
P3 W.	76	50	3,6	3,1	4,9	3,8	2,8	2,4	0,3	0,3
P4 L.	212	28	16,7	13,7	18,7	15,8	13,6	10,6	0,9	1,3
P4 W.	227	54	7,7	7,1	9,4	8,4	6,2	5,4	0,6	0,8
M1 L.	227	60	11,5	11	13,3	13,3	9,1	8,4	0,7	0,9
M1 W.	196	51	13,9	12,5	16,6	14,9	11,5	10	1	1
M2 L.	80	52	6,3	7,3	7,8	8,6	4,9	5,1	0,7	0,7
M2 W.	80	52	9,8	9,5	11,3	11,9	8,1	6,7	0,8	1,1

Tableau 16. Odontométrie comparée de la denture supérieure chez *L. mesomelas* et *L. adusta* (actuels).

	N		Moy.		Max.		Min.		SD	
	L. mesomelas	*L. adusta*	*L. mesomelas*	*L. adusta*	*L. mesomelas*	*L. adusta*	*L. mesomelas*	*L. adusta*	*L. mesomelas*	*L. adusta*
P1 L.	70	49	4,5	3,9	5,7	4,7	3,6	3,1	0,5	0,3
P1 W.	48	28	2,8	2,5	3,5	3	2,4	1,9	0,3	0,2
P2 L.	81	47	7,9	7,3	9,8	8,4	6,4	5,9	0,9	0,5
P2 W.	78	47	3,1	2,8	4,2	3,2	2,5	2,1	0,4	0,3
P3 L.	79	49	8,8	8,6	10,1	9,7	7,3	6,4	0,7	0,7
P3 W.	76	50	3,6	3,1	4,9	3,8	2,8	2,4	0,3	0,3
P4 L.	212	28	16,7	13,7	18,7	15,8	13,6	10,6	0,9	1,3
P4 W.	227	54	7,7	7,1	9,4	8,4	6,2	5,4	0,6	0,8
M1 L.	227	60	11,5	11	13,3	13,3	9,1	8,4	0,7	0,9
M1 W.	196	51	13,9	12,5	16,6	14,9	11,5	10	1	1
M2 L.	80	52	6,3	7,3	7,8	8,6	4,9	5,1	0,7	0,7
M2 W.	80	52	9,8	9,5	11,3	11,9	8,1	6,7	0,8	1,1

Tableau 17. Odontométrie comparée de la denture inférieure chez *L. mesomelas* et *L. adusta* (actuels).

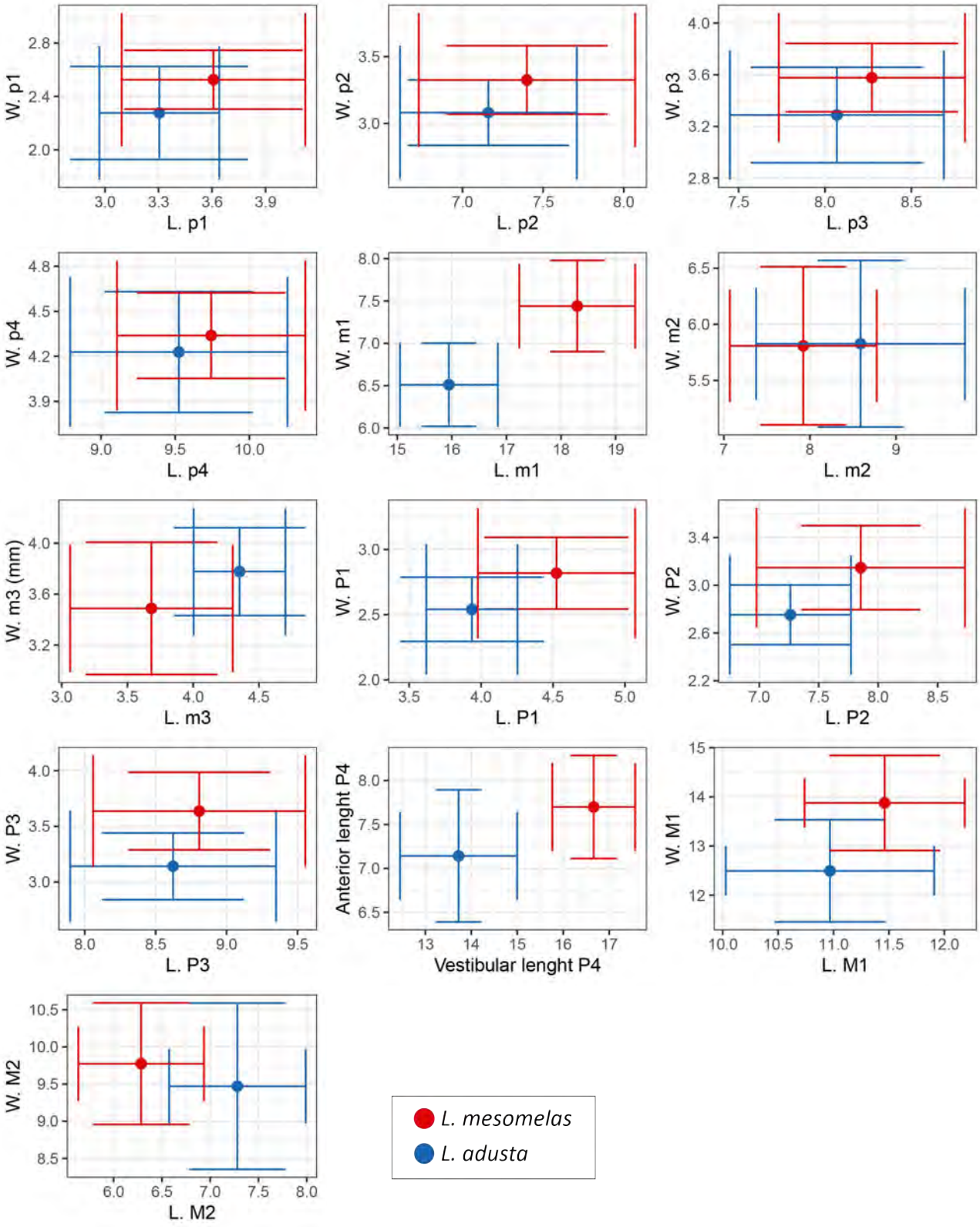


Figure 45. Diagrammes bivariés pour la denture supérieure et inférieure de *L. mesomelas* et *L. adusta*.

Matériel :

Kromdraai Mb.2 :

L. mesomelas : maxillaire droit portant M1, M2 (KW9857.1, KW9008.1) ; maxillaire gauche portant M1, M2 (KW9008.2) ; M1 gauche (KW8913, KW9878.1)

L. cf. *mesomelas :* mandibule gauche portant p2, p4 (KW9893+KW9886) ; M2 gauche (KW8148)

Le NMI est de trois individus, calculé à partir des M1 : cinq dents usées dont trois gauches et deux droites (KW8913, KW 9878.1, KW 9857.1, KW 9008.1, KW 9008.2) (Annexe 1).

Kromdraai A et Kromdraai D (mining dump de KA) :

L. mesomelas : crâne complet (KA71.1) ; crâne conservé avec prémaxillaires, maxillaires, palais portant P1, P3, P4, M1, M2 droites et P3 gauche (KA691) ; maxillaire gauche portant P4, M1 (KA85, KA1151) ; maxillaire droit portant P3, P4, M1 (KA77) ; M1 gauche (KA2291) ; mandibule droite portant p1 à m3 (KA71.2)

L. cf. *mesomelas :* mandibule gauche portant c, p1, p2, p3, p4, m2 (KA73.2) ; mandibule portant p2, p3, p4 (KA73.1) ; mandibule droite portant p4, m1, m2, m3 (KA74) ; mandibule gauche portant p4, m1, m2, m3 (KA1456) ; mandibule gauche portant p4, m1 (KA6) ; p4 gauche (KA219) ; m1 droite (KA73.3 ; KA2854) ; m1 droite (KD1626) ; m1 gauche (KA76 ; KA7)

Le NMI est de six individus, calculé à partir des m1 : quatre dents peu usées dont trois gauches et une droite (KA74, KA2854, KA7, KA6) associées à quatre dents usées dont trois droites et une gauche (KA71.1, KA71.2, KA73.3, KA74, KA1456) (Annexe 1).

Swartkrans Mb.2 :

L. mesomelas : maxillaire gauche portant M1 (SKX10529) ; M1 droite (SKX115, SKX11484)

L. cf. *mesomelas :* mandibule gauche portant p4, m1(SKX4035) ; mandibule droite (SKX1637) ; p4 droite (SKX1085) ; p4 gauche (SK52) ; m1 droite (SK2772 ; SKX11312)

Le NMI est de trois individus, calculé à partir des m1 : une dent très usée droite (SK2772) associée à deux dents peu usées dont une droite et une gauche (SKX11312, SKX4035), associée à une dent droite usée (SKX1637) (Annexe 1).

Swartkrans Mb.3 :

L. mesomelas : M1 gauche (SK30825, SK32890, SK30829)

L. cf. *mesomelas :* mandibule gauche portant p2, p4 (SK16228+SK16231) ; p4 gauche (SK1436) ; m1 droite (SK28800+SK28801 ; SK34988) ; M2 droite (SK30060) ; M2 gauche (SKX29038)

Le NMI est de trois individus, calculé à partir de trois M1 gauches (SK30825, SK32890, SK30829) (Annexe 1).

Cooper's :

L. mesomelas : crâne sub-complet avec palais, et côté gauche manquant portant P4, M1 droites (KA2_81.1) ; maxillaire droit portant M1, M2 (COB106)

L. cf. *mesomelas :* mandibule gauche portant p1 à m2 (KA2-72) ; mandibule droite portant p4, m1, m2 (COA598 ; KA2-81.2) ; m1 droite (COA1180)

Le NMI est de quatre individus, calculé à partir des m1 : deux dents droites très usées (COA598, KA281.2) associées à une dent gauche usée (KA272), associée à une dent droite peu usée (COA1180) (Annexe 1).

Kromdraai B :

L. cf. *mesomelas :* m1 gauche (KB2947)

Swartkrans Membre indéterminé :

L. cf. *mesomelas :* m1 gauche (SK24620) ; M2 gauche (SK10215)

***L. adusta* :**

Makapansgat Mb.3 :

L. adusta : M1 droite (M8921) ; M1 gauche (M2140)

L. cf. *adusta :* mandibule gauche portant p3 (M2420) ; mandibule gauche portant p2, p3 (M2418) ; mandibule droite portant p3, p4 (M285)

Le NMI est de trois individus, calculé à partir des p3 : une dent droite peu usée (M285) associée à deux dents gauches usées (M2418, M2420) (Annexe 1).

Swartkrans Mb.1

L. adusta : complet (SK375)

L. cf. *adusta :* mandibule gauche portant p3, m2 (SK14107)

Le NMI est de 1 individu en appariant le crâne avec la mandibule qui ont tous les deux les dents usées (Annexe 1).

Swartkrans Mb.2 :

L. adusta : maxillaire droit portant P4, M1 (SKX367) ; maxillaire gauche portant P4, M1 (SKX368) ; M1 gauche (SKX11823)

L. cf. *adusta :* maxillaire gauche portant P4, M1 (SKX2771) ; mandibule gauche portant p2, p3, p4 (SK6902) ; mandibule droite portant p3 (SK11426) ; M2 droite (SK749)

Le NMI est de trois individus, calculé à partir des M1 : une dent gauche usée (SKX2771) associée à trois dents peu usées dont une droite et deux gauches (SKX367, SKX368, SKX11823) (Annexe 1).

Swartkrans Mb.3

L. adusta : maxillaire droite portant P4, M1 (SK36349) ; M1 gauche (SK36080) ; M1 gauche (KA79)

Le NMI est de un individu car les stades d'usures sont identiques et les éléments sont appariés (Annexe 1).

Kromdraai A

L. adusta : crâne conservant jugal, maxillaires, prémaxillaires, palais, portant P4, M1, M2 (KA2-83 .1)

Sterkfontein Mb.4

L. cf. *adusta :* crâne conservant squamosal, frontal, pariétal, occipital, portant P4, M2 (STS142)

Lupulella sp. :

Sterkfontein Mb.4 : mandibule édentée gauche (STS139)

Kromdraai Mb.2 : branche montante gauche de mandibule (KW10854) ; radius proximal droit (KW8353) ; radius proximal gauche (KW10724) ; diaphyse de radius indéterminée (KW9967C)

Le NMI est de un individu car tous les éléments peuvent être appariés (Annexe 1).

Swartkrans Mb.1 : M1 droite (SK3284) ; radius gauche (SK9542) ; mt4 gauche (SK4793) ; mt5 droit (SK13131) ; calcanéum gauche (SK5864)

Le NMI est de un individu car tous les éléments peuvent être appariés (Annexe 1).

Swartkrans Mb.2 : maxillaire droit portant M1 fragmentée (SKX1136) ; M2 gauche arasée (SKX3990) ; mandibule édentée droite (SK10456 ; SK10997) ; m1 gauche (SKX11815) ; talonide de m1 gauche (SK2616) ; mandibule droite portant m1, m2 (SK7275)

Le NMI est de trois individus, calculé à partir des m1 : une dent gauche non usée (SKX11815) associée à une dent gauche usée (SK2616) associée à une dent droite peu usée (SK7275) (Annexe 1).

Swartkrans Mb.3 : humérus distal gauche (SK33412) ; radius distal gauche (SK4585) ; radius proximal droit (SK22448) ; diaphyse de radius (SK38137) ; radius proximal gauche (SK46724 ; SK36247) ; MC1 gauche (SK35136 ; SK33263) ; MC2 gauche (SK36429 ; SK38567+SK38571) ; MC3 droit (SK33689 ; SK26812) ; MC5 droit (SK27354+SK27447) ; MC5 gauche (SK29490, SK27979, SK26193, SK22964, SK27354+SK27447) ; MT2 gauche (SK39406) ; MT4 droit (SK31872) ; MT4 gauche (SK36903)

Le NMI est de quatre individus, calculé à partir des quatre métacarpes 5 gauches (Annexe 1).

Kromdraai A : mandibule édentée droite (KA2661 ; KA2694) ; mandibule édentée gauche (KA986 ; KA75) ; p2 gauche (KA220)

Le NMI est d'un individu car tous éléments peuvent être appariés (Annexe 1).

Kromdraai B : mandibule droite portant d4 (KB5030) ; mandibule gauche portant d4 (KB5029) ; maxillaire gauche portant D2, D3 (KB5027)

Le NMI est d'un individu car tous les éléments peuvent être appariés (Annexe 1).

1. 2. 2. 1. Description du crâne et de la denture supérieure et inférieure

Le matériel cranio-dentaire est identifié sur la base de la morphologie, tel que décrit dans la partie précédente pour les échantillons actuels (cf. *supra*). Aucune différence morphologique n'apparait, ni pour *L. mesomelas*, ni pour *L. adusta*, entre les échantillons fossiles et les échantillons de comparaison actuels autorisant l'application des critères identifiés précédemment. Concernant la métrique, les spécimens de *L. mesomelas* fossiles sont légèrement plus grand que l'espèce actuelle tandis que les spécimens de *L. adusta* fossiles sont significativement plus grand que leurs analogues actuels, sans pour autant atteindre les valeurs de *L. mesomelas* (Figure 48) ; (Figure 49) ; (Tableau 19) ; (Tableau 20).

1. 2. 2. 2. Comparaison de la denture supérieure et inférieure

Ewer (1956b) fait des *L. mesomelas* fossiles du *Cradle of Humankind* une sous-espèce, *L. mesomelas pappos,* estimant que certaines différences sont suffisantes pour leur attribuer une valeur sous-générique. Elle base sa diagnose sur un échantillon de plusieurs spécimens de Sterkfontein Mb.4 (STS136, STS138, STS140 à STS142), Swartkrans Mb.1 et Mb.2 (SK361 à SK365, SK367 à SK371, SK374), Cooper's (K2-81 à K2-84), Minaars (TM1582 et TM1583) et Kromdraai A (le spécimen type KA71, KA72 à KA74, KA76 à K78, KA85). Elle base sa diagnose sur la longueur des prémolaires qui est plus importante que celle des chacals actuels par rapport à la longueur de la carnassière, tout en reconnaissant une certaine hétérogénéité de l'échantillon. Outre l'importante variabilité inhérente aux chacals, cette hétérogénéité peut s'expliquer par la présence de *L. adusta* (SK368) et d'un chien viverrin (*Nyctereutes* spp.) (K2-82) parmi les spécimens attribués à *L. mesomelas pappos* (cf. *infra*). Le ratio d'Ewer (non figuré dans sa publication) est testé pour l'ensemble des spécimens de *L. mesomelas* identifiés dans les sites du *Cradle of Humankind*, et la longueur des prémolaires par rapport à celle de la carnassière n'est pas plus grande que pour l'espèce actuelle. Ainsi, les spécimens fossiles n'ont pas de rapport de proportion indiquant une longueur des prémolaires supérieure à celle des représentants modernes, ni ne semblent plus hétérogènes que l'espèce actuelle puisqu'ils intègrent son champ de variation (Figure 46) ; (Tableau 18).

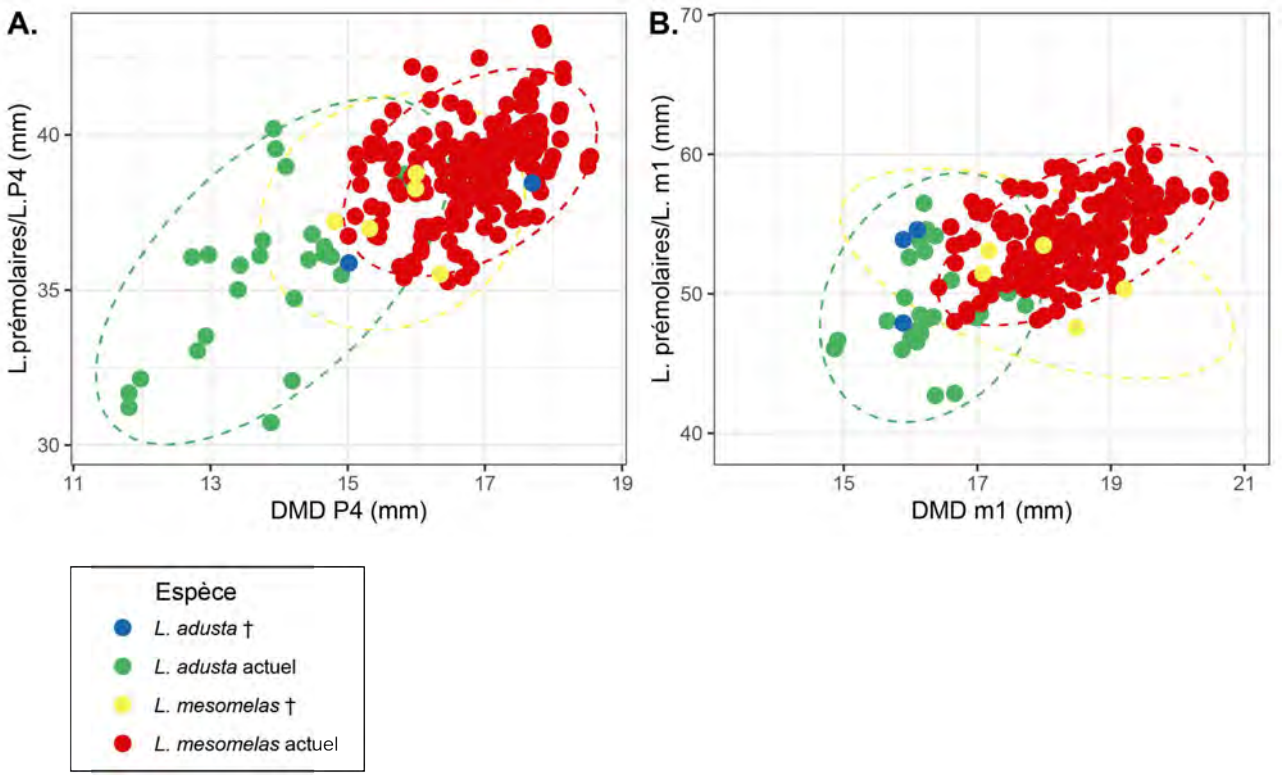


Figure 46. Diagrammes bivariés du ratio des carnassières (P4, m1) comparé à la longueur des chacals fossiles et actuels.

A. Ratio de la longueur de la P4 comparée à la longueur des prémolaires. **B.** ratio de la longueur de la m1 comparée à la longueur des prémolaires.

Rangées dentaires	Nombre	Range	Moy.	S.D.
	Longueur des prémolaires inférieures			
L. mesomelas †	6	32,35 – 41,22	35,67	3,41
L. mesomelas	194	29,9 – 37,68	34,06	1,63
L. adusta †	2	29,49 – 33,17	31,33	
L. adusta	33	23,12 – 38,87	32,8	3,27
	Longueur des prémolaires supérieures			
L. mesomelas †	5	39,8 – 46,04	42,98	2,88
L. mesomelas	188	37,78 – 47,53	43,09	2,21
L. adusta †	3	41,32 – 46,01	43,06	2,56
L. adusta	31	20,64 – 45,17	38,21	5,05

Tableau 18. Odontométrie comparée de la longueur des prémolaires chez les chacals fossiles et actuels.

Ewer (1956b) observe aussi que le nasal ne s'étend pas au-delà de l'extrémité postérieure du maxillaire. En plus de ne constater ce critère que sur un nombre très réduit de spécimens (les crânes KA71 et K2-81), la suture nasale tend à être située soit à l'avant de la suture maxillaire, soit à l'arrière de celle-ci pour *L. mesomelas* sans qu'aucune tendance n'en ressorte (cf. *supra*). Au regard de ces différents éléments, nous n'accordons pas de valeur sous-spécifique aux spécimens fossiles du *Cradle of Humankind*. A titre d'exemple, le crâne complet KA71 qu'Ewer (1956b) mentionne comme représentatif de *L. mesomelas pappos*, est strictement similaire au chacal à chabraque actuel : constriction post-orbitale large ; ectorbitaux arrondis et peu développés ; crête sagittale peu marquée ; M1 longue avec un paracône plus grand que le métacône ; présence de la cuspide postérieure et de la cuspide additionnelle pour les prémolaires et présence du *tuberculum intermedium* (Figure 47).

Parmi les restes déjà attribués au chacal à chabraque (Ewer 1956b ; Hendey 1973; Brain 1981, 1993), la présence de 28 restes de *L. mesomelas* ou *L.* cf. *mesomelas* est confirmée. Cette réévaluation du matériel se base sur la morphologie des molaires supérieures (M1 et M2), des prémolaires inférieures (p2, p3, p4) et de la m1. Les incisives, canines inférieures et supérieures tout comme les prémolaires supérieures ne présentent aucun caractère distinctif. Ainsi, l'ensemble des restes crâniens comportant une M1 (K2-81.1, SK29038, SK30060, KA71.1, KA85, KA691, KA77, SKX1115, SKX11484, SK30825, SK32890, SK30829) sont rattachés à *L. mesomelas* de manière certaine car chez ce dernier le talon est systématiquement plus développé bucco-lingualement que chez *L. adusta* (Thabard & Fourvel 2025). Deux M2 isolées (SK29038, SK30060) sont attribuées à *L.* cf. *mesomelas* en raison du protoconule qui est absent dans la majorité des cas chez *L. adusta* avec seulement 21,4% des individus qui en ont un (Thabard & Fourvel 2025). Les m1 (dents isolées SK2772, SKX11312, SK28800+SK28801, KB2947, KA73.3, KA76, SK34988) et une mandibule (SKW1637) ont toutes un *tuberculum intermedium* et sont ainsi rattachées à *L.* cf. *mesomelas* avec 66,7% de fiabilité, ce dernier étant présent chez *L. adusta* dans seulement 26,6% des cas (Thabard & Fourvel

2025). Les p4 (SKX11085, SKX4035, SK 16228+SK16231, KA71.2, KA73.1, KA73.2, KA74, KA1456) sont rattachées à *L.* cf. *mesomelas* ave une fiabilité de 86,6% en raison de la cuspide postérieure à laquelle est accolée une cuspide additionnelle (Thabard & Fourvel 2025).

L'application de ces critères morphologiques, pour la denture inférieure et supérieure, mène à l'identification de six nouveaux spécimens de *L. mesomelas* (KW8913, KW9878.1, KW9857.1, KW9008.1, KW9008.2, KW2022.1) et 19 de *L.* cf. *mesomelas* (KW9893+KW9886, KW8148, COB106, COA598, KA2-81.2, KA2-72, COA1180, SK24620, SK10215, SK10529, SK52, SK1536, KD1626, KA1151, KA219, KA2854, KA7, KA6, KA2291, STS137.1) répartis sur les sites de Kromdraai Mb.2, Cooper's, Swartkrans et Kromdraai A.

Parmi ces spécimens, K2-81 et K2-72 sont mentionnés par Reynolds (2012) comme rattachés à *N. terblanchei,* sans préciser l'auteur de ces attributions. Elle se fonde, entre autres, sur ces fossiles pour invalider la présence de *Nyctereutes* dans le *Cradle of Humankind*, rattachant les fossiles à une variation propre au genre *Canis* (Reynolds 2012). Toutefois, nous démontrons que les spécimens K2-81 et K2-72 utilisés pour invalider la présence de *Nyctereutes* ne sont effectivement pas des chiens viverrins. Le crâne K2-81 observe une morphologie typique de *L. mesomelas* avec des ectorbitaux très arrondis, une constriction post-orbitale large et l'absence de crête sagittale développée tandis que le genre *Nyctereutes* montre à l'inverse des ectobitaux fins et appointés, une constriction post-orbitale très étroite et une crête sagittale développée (cf. *infra*) (Figure 47). La mandibule K2-72 est également typique du genre *Lupulella* avec un corps mandibulaire fin qui ne comporte pas de lobe et d'angle sub-angulaires, contrairement à *Nyctereutes* spp (cf. *infra*). C'est la présence de la cuspide postérieure sur la p3 et de la cuspide additionnelle sur la p4 qui permet de le rattacher à l'espèce *L. mesomelas*. Enfin, la révision du spécimen de *Canis brevirostris* (STS137) réattribue la mandibule à *L.* cf. *mesomelas* (cf. *supra*).

Quant à *L. adusta*, Ewer (1956b) n'en identifie pas dans le registre fossile. Elle considère que la plupart des restes de canidés de taille moyenne pour les sites sud-africains appartiennent à *L. mesomelas pappos*. Ce constat est bien traduit par Brain (1981) qui fournit une synthèse exhaustive de l'ensemble du matériel identifié pour les sites de Kromdraai, Sterkfontein et Swartkrans sans qu'aucune mention de *L. adusta* ne soit faite. Brain (1993) évoque la difficulté à distinguer *L. mesomelas* de *L. adusta* à partir de restes fragmentaires mais justifie l'attribution de l'ensemble du matériel du site de Swartkrans à *L. mesomelas* en raison de la taille moyenne plus importante des carnassières (P4 et m1) et des arrières-molaires (Brain 1993).

S'il est vrai que le ratio L. prémolaires/L. carnassière (pour la denture supérieure et inférieure) proposé par Ewer (1956b) est un bon outil pour discriminer *L. mesomelas* de *L. adusta* (Figure 46), il est difficilement applicable au registre fossile car la majorité des restes sont des éléments dentaires isolés (Figure 50). De plus, il est compliqué de baser une diagnose entièrement sur la taille pour un groupe montrant une variabilité aussi importante. Le spécimen TM1583 de Minaars' Cave, réattribué

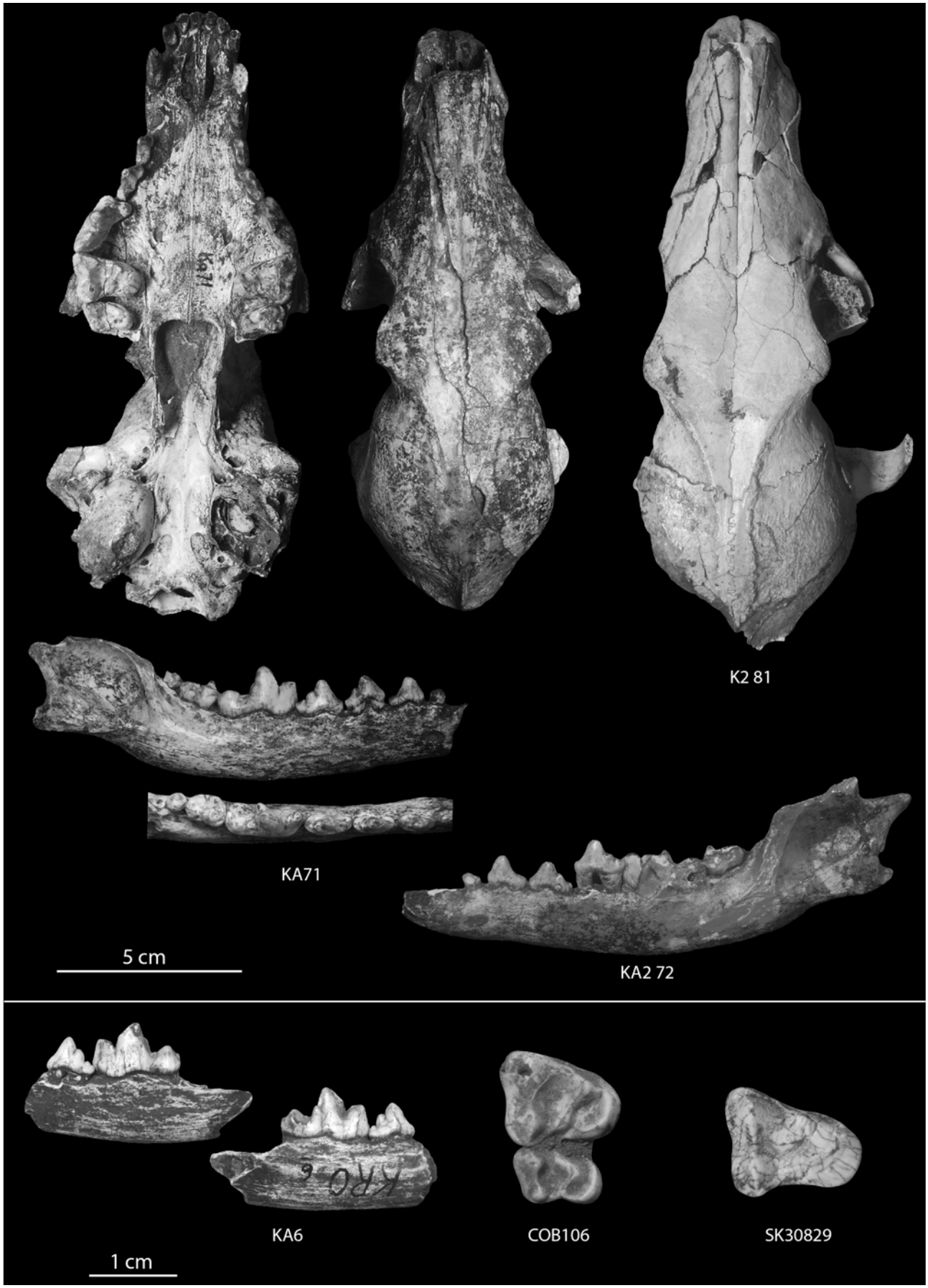


Figure 47. Planche du matériel cranio-dentaire de *L. mesomelas* et *L.* cf. *mesomelas*.

KA71. Crâne et mandibule droite ; **KA281.** Crâne ; **KA72.** Mandibule gauche ; **KA6.** mandibule droite portant p4 et m1 ; **COB106.** M1 et M2 droites ; **SK30829.** M1 droite.

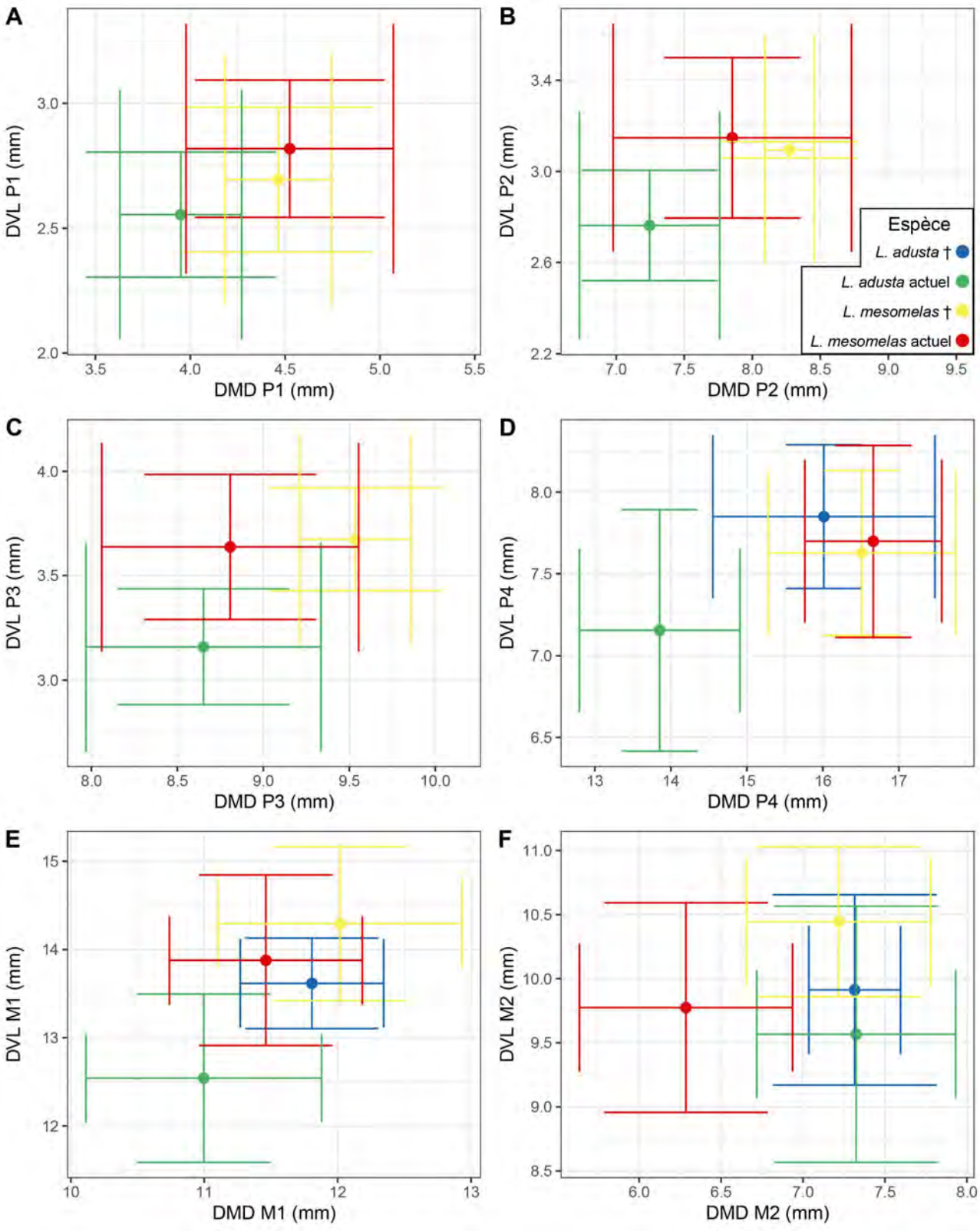


Figure 48. Moyenne et écart-type pour la denture supérieure des chacals fossiles et actuels.

Denture supérieure	Nombre	Range	Moy.	S.D.	Nombre	Range	Moy.	S.D.
	DMD C.				DVL C.			
L. mesomelas †	2	4,47-4,50	4,48		3	6,71-8,23	7,29	0,82
	DMD P1				DVL P1			
L. mesomelas †	3	4,17-4,73	4,46	0,28	2	2,49-2,9	2,69	
L. adusta †	3	4,67-5,41	4,93	0,42				
	DMD P2				DVL P2			
L. mesomelas †	3	8,07-8,41	8,27	0,18	2	3,07-3,12	3,09	
L. adusta †	3	8,58-9,57	8,96	0,53				
	DMD P3				DVL P3			
L. mesomelas †	5	9,04-9,89	9,49	0,34	4	3,44-3,74	3,58	0,14
L. adusta †	3	9,5-9,94	9,66	0,25				
	DMD P4				DVL P4			
L. mesomelas †	7	14,81-17,12	16,37	1,12	6	7,01-8,59	7,71	0,65
L. adusta †	4	15,02-17,69	16,4	1,42	4	7,52-8,35	7,83	0,36
	DMD M1				DVL M1			
L. mesomelas †	21	10,46-13,76	11,97	0,89	21	13,08-15,48	14,44	0,77
L. adusta †	10	10,74-12,58	11,59	0,62	10	13-14,27	13,53	0,43
	DMD M2				DVL M2			
L. mesomelas †	8	6,18-7,89	7,11	0,64	7	9,31-10,54	9,94	
L. adusta †	3	7,04-7,7	7,35	0,33	3	9,29-10,8	10,12	0,76

Tableau 19. Odontométrie comparée de la denture supérieure des chacals fossiles et actuels.

à *L. adusta* (cf. *infra*) en est un très bon exemple : le ratio d'Ewer indique des valeurs propres à *L. adusta* pour la denture inférieure et propre à *L. mesomelas* pour la denture supérieure (Figure 46) ; (Tableau 18). Or les critères morphologiques permettent d'exclure un rattachement à *L. mesomelas* en soulignant des similitudes avec *L. adusta*, permettant de justifier cette réévaluation (Thabard & Fourvel 2025) (Figure 50).

En outre, la diagnose basée sur la taille comme proposée par Ewer (1956b) et Brain (1981) à partir d'éléments isolés ne peut être considérée comme un critère suffisant pour discriminer les deux espèces. Si ce constat fonctionne – en partie – pour les espèces actuelles, avec *L. mesomelas* en moyenne plus grand que *L. adusta*, la différence dans le registre fossile est bien moins marquée avec un champ de recouvrement encore plus conséquent (Figure 48) ; (Figure 49). Effectivement, les *L. adusta* fossiles tendent à être significativement plus grand que leurs représentants actuels et intègrent largement le champ de variation des *L. mesomelas* (actuels comme fossiles), ne permettant alors plus d'observer de différence de taille. La seule exception est la m1 qui n'a pas de champ de recouvrement entre les deux espèces, actuelles comme fossiles (Figure 49).

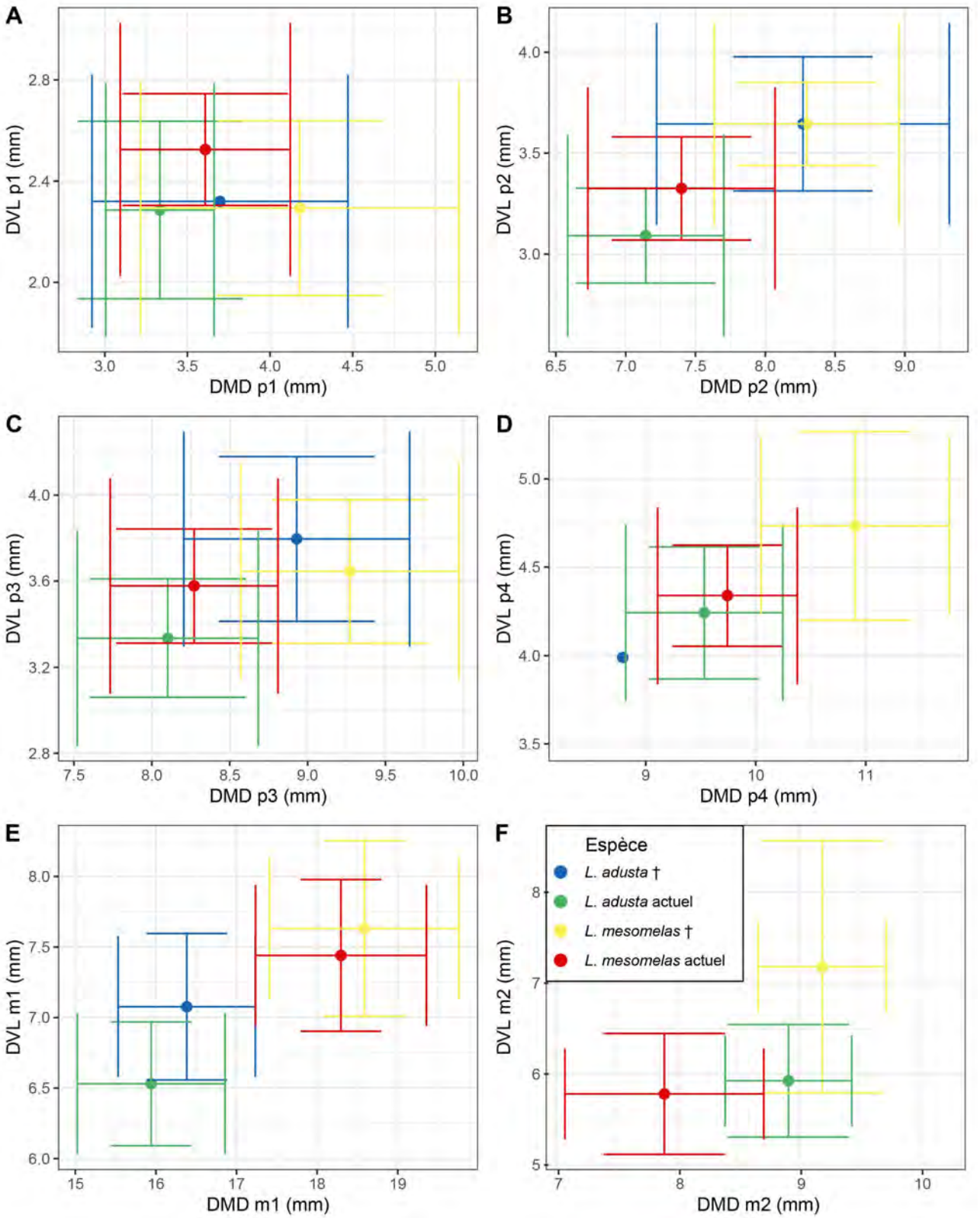


Figure 49. Moyenne et écart-type pour la denture inférieure des chacals fossiles et actuels.

Denture inférieure	Nombre	Range	Moy.	S.D.	Nombre	Range	Moy.	S.D.
	DMD c.				DVL c.			
L. mesomelas †	1		6		1		7,76	
L. adusta †								
	DMD p1				DVL p1			
L. mesomelas †	5	3,67-4,09	3,8	0,27	3	2,06-2,69	2,29	0,35
L. adusta †	3	3,21-4,59	3,69	0,77	1		2,32	
	DMD p2				DVL p2			
L. mesomelas †	7	7,54-9,08	8,44	0,68	6	3,34-3,94	3,61	0,22
L. adusta †	3	7,11-9,15	8,27	1,05	2	3,41-3,88	3,65	
	DMD p3				DVL p3			
L. mesomelas †	5	8,95-9,75	9,41	0,34	3	3,53-4,15	3,79	0,32
L. adusta †	5	7,73-9,64	8,93	0,73	5	3,48-4,45	3,79	0,38
	DMD p4				DVL p4			
L. mesomelas †	13	10,07-12,1	11,03	0,75	13	4,32-5,6	4,88	0,41
L. adusta †	1		8,79		1		3,99	
	DMD m1				DVL m1			
L. mesomelas †	17	16,25-20,45	18,54	1,24	15	6,49-8,39	7,61	0,55
L. adusta †	3	15,89-16,1	15,96	0,12	2	6,6-7,0	6,8	
	DMD m2				DVL m2			
L. mesomelas †	4	8,70-9,9	9,34	0,49	3	5,85-7,09	6,44	0,62
L. adusta †	1		9,72					

Tableau 20. Odontométrie comparée de la denture inférieure des chacals fossiles et actuels.

Le seul site où des restes de *L. adusta* sont reconnus est Makapansgat Mb.3 (Reed 1996) pour lequel l'auteur identifie le crâne M8915, la mandibule M8918 et les deux m1s M2336 et M2337 (cependant voir *infra*). Elle attribue également à *L. adusta* une canine et une mandibule édentée. Ces dernières pièces sont laissées comme canidé indéterminé en raison de l'absence de critère diagnostique et du caractère trop fragmentaire de la mandibule. Enfin, le reste du matériel dentaire qu'elle attribue à *L. adusta* est réattribué soit à *L. adusta* (M2418), soit à *L. cf. adusta* (M282, M2420).

Ainsi, à partir des critères morphologiques mentionnés pour le registre actuel, 14 restes de *L. adusta* (M2140, M8921, M2418, K283.1, SK375, SKX367, SKX11823, SK36349, SK36080, KA79, TM1582.1, TMM1582.2, TM1583) et 8 restes de *L. cf. adusta* (STS142, M285, M2420, SK14107, SKX2771, SK11426, SK6902, SK749) sont identifiés pour les sites du *Cradle of Humankind*. Parmi eux, deux mandibules portant les prémolaires sont des spécimens inédits (SK11426, SK6902). Le reste du matériel a été réévalué au regard des nouveaux critères morphologiques précédemment décrits, car la majorité des spécimens étaient attribuée à *L. mesomelas* ou *L. cf. mesomelas* (STS142, M2140, SK375, SK14107, SKX367, SKX368, SKX11823, SK749, SK36349, SK36080, KA79). L'identification à *N. terblanchei* du spécimen KA2-83 faite par Ewer (1956b) est considérée comme peu sûre par l'auteur elle-même

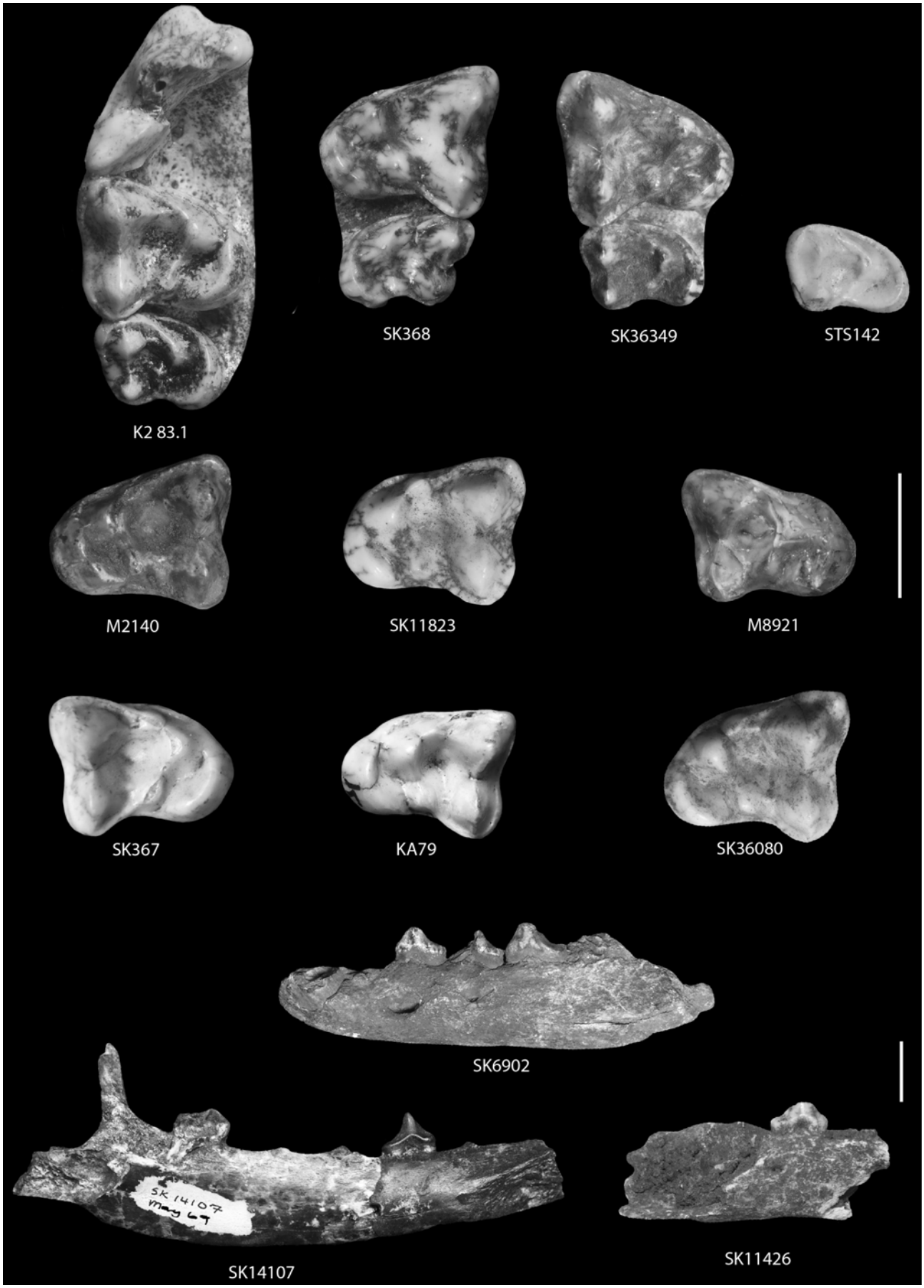


Figure 50. Planche du matériel cranio-dentaire de *L. adusta* et *L.* cf. *adusta*.

K283.1. maxillaire droit portant P4, M1, M2 ; **SK368.** maxillaire gauche portant M1 et M2 ; **SK6349.** maxillaire droit portant M1 et M2 ; STS142. M2 droite ; **M2140.** M1 gauche ; **SK11823.** M1 gauche ; **M8921.** M1 droite ; **SK367.** M1 droite ; **KA79.** M1 gauche ; **SK36080.** M1 gauche ; **SK6902.** mandibule gauche portant p2, p3, p4 ; **SK14107.** mandibule droite portant p3, m2 ; **SK11426.** Mandibule portant p3.

en raison du caractère partiel de la pièce. Effectivement, nous réattribuons cette pièce à *L. adusta* grâce à la M1 dont la morphologie diffère du genre *Nyctereutes*. Contrairement à *Nyctereutes* spp., le cingulum mésial n'est pas développé, le protocône est quasiment deux fois plus grand que l'entocône et la face distale comporte une constriction. Pour finir, l'identification du spécimen de *C. antiquus* de Minaars (TM1582.1, TM1582.2, TM1583) est réattribuée à *L. adusta* (cf. *supra*).

1. 2. 3. Révision de *Canis antiquus* Broom, 1937

Cette partie est issue de la publication suivante : Thabard C. & Fourvel J.-B. 2025. – Reassessment of the taxonomic status of *Canis antiquus* (Carnivora, Canidae) from the Early Pleistocene site of Minnaar's Cave (Gauteng, South Africa), *Geobios*. DOI. *10.1016/j.geobios.2024.02.005*.

Le matériel que nous réévaluons ici est tout d'abord identifié comme *Thos antiquus* Broom, 1937 à partir des deux hémi-mandibules TM1582. Broom place les chacals dans le genre *Thos* Oken, 1816 avant de lui accorder une valeur sous-générique, estimant que la diagnose entre le genre *Thos* et le genre *Canis* basée sur la taille relative des dents n'est pas claire lorsque l'on prend en compte la variabilité (Heller 1914). Ewer (1956b) attribue finalement les chacals identifiés par Broom au sein du genre *Canis*. Broom (1937) fournit une description du spécimen type de *C. antiquus* mais il ne figure l'hémi-mandibule droite que dans une publication postérieure (Broom & Schepers 1946). Broom (1939) ajoute à *C. antiquus* deux autres crânes dont il ne précise pas les spécimens, l'un de Sterkfontein et l'autre de Kromdraai, sans en faire de description morphologique et pour lesquels les conclusions restent ambiguës : « *this jackal is a little smaller than Thos antiquus* » (Broom 1939). Broom (1948) réattribue finalement le crâne de Kromdraai, KA1290, reconnu comme *Thos terblanchei* (rapporté par la suite au genre *Canis* par Ewer (1956b) puis finalement à *Nyctereutes* par Ficarelli *et al.* (1984)). Il compare les dimensions du crâne de *N. terblanchei* à celles de *C. antiquus* en faisant directement référence au spécimen TM1583 qu'il figure dans la monographie de 1946 (Broom & Schepers 1946). En définitive ne sont retenu comme spécimens de *C. antiquus* que les holotypes TM1582.1 et TM1582.2 ainsi que le crâne TM1583 de Minaars (Broom & Schepers 1946). Reynolds (2012) mentionne le fossile STS136 comme faisant partie du type de *C. antiquus* sans description du spécimen, or ce même fossile est attribué à *L. mesomelas pappos* par Ewer (1956b) et à *L. mesomelas* par Brain (1981). L'attribution spécifique de *C. antiquus* n'a jamais fait l'objet d'une réévaluation taxinomique basée sur une diagnose comparative, bien que des doutes

soient émis concernant la validé du taxon (Ewer 1956b). Il est réattribué au chacal à chabraque sans qu'aucune description ne soit faite, n'apportant alors aucun critère morphologique afin de justifier cette révision (Brain 1981 ; Gommery *et al*. 2012).

Matériel :

Minaars : crâne sub-complet portant les séries jugales droite et gauche (TM1583) ; hémi-mandibule droite conservant la branche horizontale avec i2, i3 et c, p1, p2, p3, p4, m1, m2 en cours d'éruption (TM1582.1) ; hémi-mandibule gauche conservant la branche horizontale avec i2, i3, c et p1 partiellement sorties, m3 en cours d'éruption (TM1582.2)

Le NMI est de deux individus en raison des stades différents stades d'usure : le spécimen TM1582 a une denture non usée tandis que le spécimen TM1583 a un stade d'usure plus avancé.

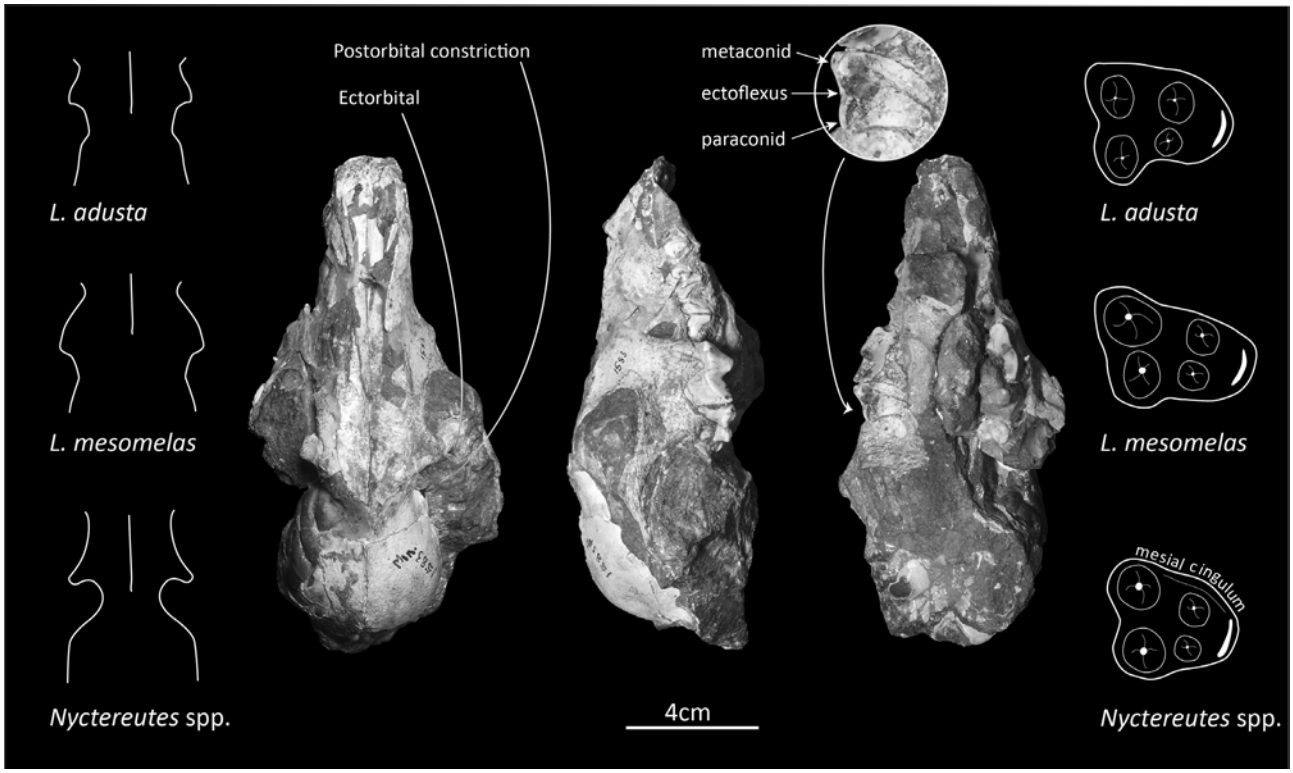


Figure 51. Planche comparative du crâne et de la denture supérieure de *L. adusta* TM1583.

Gauche : Morphologie des ectorbitaux et de la constriction postorbital. Droite : morphologie de la M1.

1. 2. 3. 1. Description de la denture supérieure

TM1583 est un crâne sub-complet partiellement dégagé d'un bloc de brèche dure (Figure 51) ; (Tableau 21). En vue dorsale, nous pouvons observer que les prémaxillaires sont conservés intégralement, tout comme l'os nasal, bien qu'il soit partiellement désolidarisé et enfoncé. Le maxillaire droit est conservé tandis que le gauche est manquant, à l'exception d'une petite portion accolée au prémaxillaire. Le rostre est long et fin. L'os frontal, dans le prolongement du nasal, a également été

partiellement écrasé, créant ainsi une légère déformation au niveau de la suture du frontale qui s'est légèrement affaissée sur elle-même. Les ectorbitaux sont relativement développés et apointés. La constriction postorbitale est sensiblement développée, tout comme la crête sagittale qui dépasse les 3mm de haut (Figure 51). La face latérale gauche du crâne est déformée car le maxillaire et la partie de l'os zygomatique formant l'orbite sont déjetés vers l'extérieur. Ce côté du crâne est également pris dans la brèche, depuis la fin du prémaxillaire jusqu'à la boîte crânienne. Sur cette dernière, l'endocrâne est visible pour l'ensemble de la partie gauche où se situaient initialement l'alisphénoïde, l'os pariétal et l'os temporal. La face latérale droite du crâne est quant à elle bien conservée et sans déformation, bien que la partie du frontal formant l'orbite soit absente.

	TM1583
Condylo-basal L.	142,89
Palate L.	25,03
Ectorbital W.	38,19
Postorbital W.	24,81
Premolars L.	46,01
Molars L.	18,91
P1 L.	5,41
P2 L.	8,74
P3 L.	9,5
P4 L.	17,69
P4 ant. W.	8,35
M1 L.	11,29
M1 W.	13
M2 L.	7,04
M2 W.	10,25

Tableau 21. Mesures crâniennes et dentaires de *L. adusta* TM1583.

De même, l'os lacrymal, l'alisphénoïde et la partie arrière de l'arcade zygomatique correspondant au squamosal ne sont pas visibles car prises dans la brèche. L'occipital est partiellement conservé en partie postérieure seulement tandis que la partie ventrale est bréchifiée. L'occipital est réduit aux contours du triangle occipital et la protubérance a disparue. L'endocrâne est visible sur l'ensemble de cette partie de la boîte crânienne. Les condyles occipitaux sont partiellement visibles (Figure 51). La face ventrale du crâne est entièrement prise dans la brèche à l'exception d'une portion de bulle tympanique droite qui a été dégagée, tout comme les dents conservées. L'ensemble de la série jugale droite est visible, cependant les P1, P2 et P3 sont partiellement prises dans la brèche alors que les P4, M1 et M2 sont complètement dégagées. Seule la P4 et la M2 sont préservées sur le maxillaire gauche. Les dents montrent un signe d'usure avancée. La P4 droite a le protocône orienté en partie linguale avec une légère usure en partie apicale. Le paracône a une usure très marquée en partie distale tandis que l'usure est marquée en face mésiale pour le métacône. Le cingulum lingual est légèrement marqué. La P4 gauche a la face linguale prise dans la brèche. La M1 droite est extrêmement usée. Les cuspides formant le trigone (paracône et métacône) sont usées jusqu'à leur base. L'ectoflexus est marqué. Le paracône semble toutefois être plus grand que le métacône. Les cuspides constituant le talon ont complètement disparu. Les deux M2, dont la forme générale est en haricot ont également une usure très marquée (Figure 51).

1. 2. 3. 2. Description de la mandibule et de la denture inférieure

L'hémi-mandibule droite TM1582.1 est conservée depuis l'infradental jusqu'à la partie antérieure de la fosse massétérique (Figure 52) ; (Tableau 22). Elle porte i2 et i3, p1 à p4 ainsi que m1 et m3. La branche montante est absente. Le corps mandibulaire a un aspect renflé à sa base en face buccale, notamment au niveau des molaires, en raison de l'ontogénie : il s'agit d'un individu juvénile dont l'os n'a pas encore sa conformation définitive. Le corps mandibulaire est néanmoins fin et courbé avec une hauteur du corps plus marquée au niveau de la m1. En face buccale, le foramen mentionner est visible sous la p1. En face linguale, la symphyse s'étend depuis l'infradental jusqu'à l'arrière de la p2. L'ensemble des dents définitives sont apparentes, à des niveaux d'éruption différents. Les incisives, la m1 et la p1 sont complètement sorties et actives. Les p2, p3 et p4 sont quasiment sorties bien que le cingulum soit encore inclus dans les alvéoles tandis que la canine n'est sortie

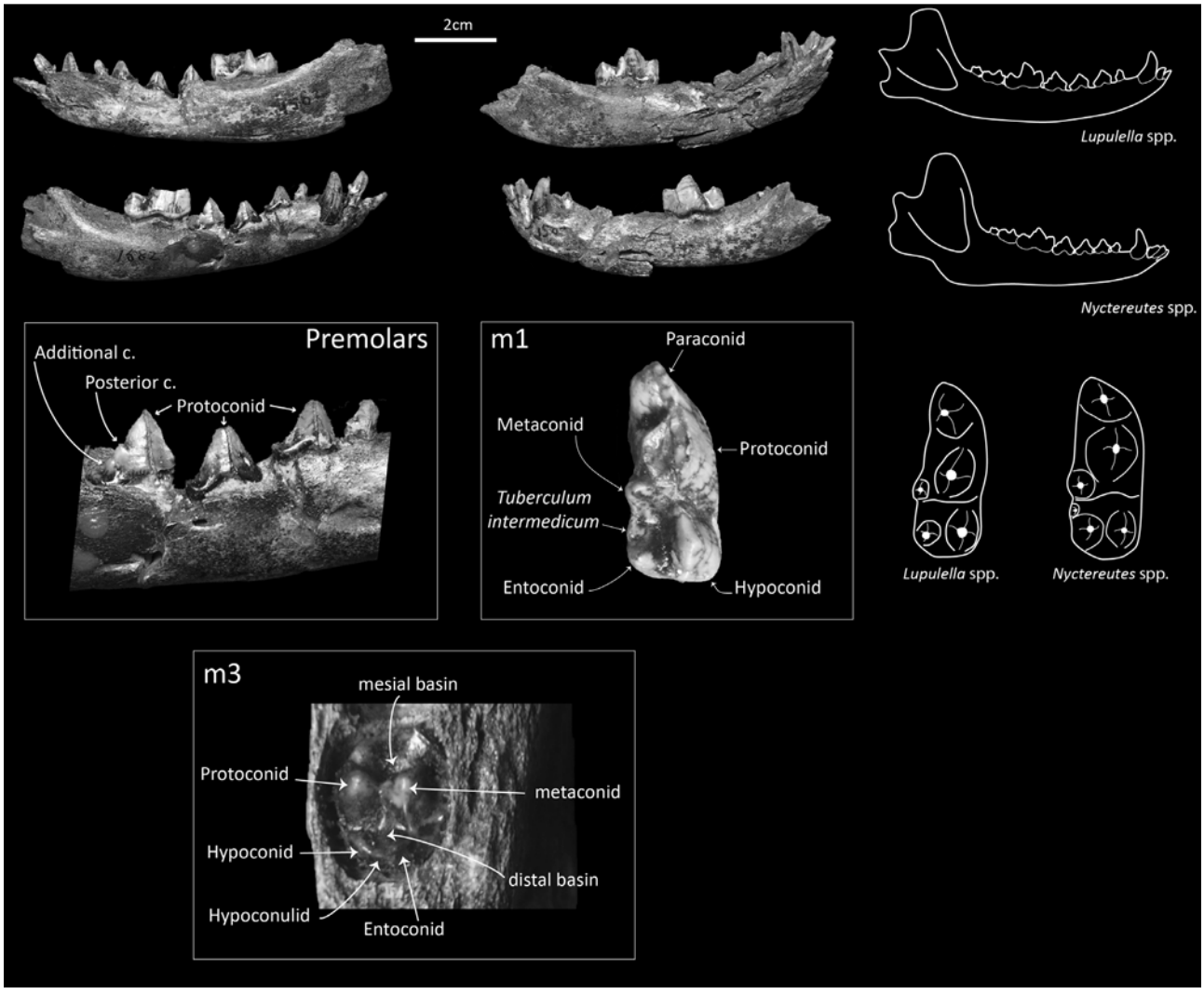


Figure 52. Planche comparative de la mandibule et de la denture inférieure de *L. adusta* TM1582. Droite : morphologie de la mandibule (haut) et de la m1 (bas).

qu'à moitié. La m3, visible en vue occlusale, est encore complètement dans l'alvéole. Un âge supérieur à 15 semaines (moment d'éruption des prémolaires) et inférieur à 25 semaines (moment d'éruption de la p3) est estimé (Lombaard 1971) (Figure 52). Les prémolaires comportent un protoconide légèrement orienté vers l'arrière et le cingulum remonte en partie distale formant un talon marqué. Les p1, p2 et p3 ne comportent aucune cuspide postérieure. La p4 comporte une cuspide postérieure ainsi qu'une petite cuspide additionnelle accolée à cette dernière. La m1 est complète à l'exception du paraconide et du protoconide qui ne sont conservés que sur la moitié de leur hauteur initiale. Le trigonide occupe environ les 2/3 de la longueur totale de la dent. En face buccale, la jonction du trigonide et du talonide est marquée par une gorge relativement profonde. Le métaconide est modérément développé par rapport au trigonide, et séparé du protoconide par une gorge située entre les deux cuspides. Le talonide, de forme carrée, est composé d'un hypoconide occupant l'ensemble du côté buccal et est flanqué d'un hypoconulide en partie distale. En face linguale se trouve l'entoconide, de petite taille par rapport à l'hypoconide. Le *tuberculum intermedium* est présent, situé entre le métaconide et l'entoconide. Les cuspides de la face buccale et linguale sont séparées par un bassin central. La m3, dont seule la face occlusale est visible, est de très grande taille avec un DMD de 5,5 mm. Elle comporte un paraconide et un protoconide bien développés et de taille similaire qui sont centrés sur la dent. Un bassin est situé en partie mésiale. L'hypoconide, l'hypoconulide et l'entoconide forment une crête qui vient fermer le bassin distal (Figure 52).

	TM1582.1	TM1582.2
Premolars L.	29,49	
Molars L.	29,13	28,81
p1 GL.	3,21	3,29
P1 GW.	2,32	
p2 GL.	7,11	
P2 GW.	3,41	
p3 GL.	7,73	
P3 GW.	3,48	
p4 GL.	8,79	
P4 GW.	3,99	
m1 GL.	15,89	16,1
m1 GW.	6,6	7
Trigonid L.	10,09	10,03
m3 GL.	5,5	

Tableau 22. Mesures mandibulaires et dentaires de *L. adusta* TM1582.

L'hémi-mandibule gauche TM1582.2 forme avec l'hémi-mandibule droite TM1582.1 une mandibule appartenant au même individu et les descriptions morphologiques faites pour le côté droit sont valables pour le côté gauche (Figure 52) ; (Tableau 22). La pièce est conservée depuis l'infradental jusqu'à la partie antérieure de la fosse massétérique, la branche montante étant absente. Elle est légèrement déformée en raison de nombreux recollages sur l'ensemble de la longueur du corps. Les deuxième et troisième incisives sont encore présentes, tout comme la canine, la p1, la m1 et la m3 qui sont en cours d'éruption. La m1 a été fissurée mésio-distalement sur l'ensemble de sa longueur avant d'être comblée par du sédiment. Elle a un protoconide complet, excepté pour la partie apicale altérée. Il est orienté vers l'arrière. Le paraconide est également conservé sur une hauteur plus importante s'oriente vers l'avant (Figure 52).

1. 2. 3. 3. Comparaison de la denture supérieure et inférieure

TM1583, TM1582.1 et TM1582.2 correspondent à un canidé de taille moyenne. TM1583 est morphologiquement similaire au genre *Lupulella* caractérisé par un rostre plus long, un palais plus étroit et des zygomatiques plus fins que *Canis*. Le crâne de Minaars a des ectorbitaux saillants et apointés, à l'image de *L. adusta*. Tout comme chez *L. adusta*, le spécimen TM1583 a une constriction postorbitale étroite qui forme un angle fermé à la jonction avec les ectorbitaux (Figure 51). Le ratio permettant d'évaluer la longueur relative de ces deux critères indique que TM1583 se trouve dans les valeurs basses de *L. adusta* et hors du champ de variation de *L. mesomelas* (Figure 53). La crête sagittale chez *L. adusta* tend à être marquée, c'est-à-dire que la suture supra-occipitale forme un relief de 2 à 3mm, comme c'est le cas sur le crâne TM1583. Bien que complètement arasée, la première molaire supérieure de TM1583 présente un ectoflexus marqué, comme c'est le cas chez *L. adusta*. De plus, le talon n'est que modérément allongé bucco-lingualement par rapport à la longueur mésio-distale de la dent, contrairement à *L. mesomelas* chez qui le talon est plus développé (Figure 51). Si les caractères morphologiques de TM1583 rapportent le spécimen au chacal à flancs rayés, les valeurs métriques de la P4 le place hors du champ de variation de *L. adusta* et l'intègre pleinement à *L. mesomelas* (Figure 53).

Les mandibules TM1582.1 et TM1582.2 présentent une conformation similaire au genre *Lupulella* (Figure 52). *L. adusta* tend à avoir une denture plus simple que *L. mesomelas* (cf. *supra*). La p2 de TM1582.1 ne comporte aucune cuspide postérieure, présente dans seulement 14,8% des cas chez *L. mesomelas*. La p3 ne comporte aucune cuspide postérieure comme 86,6% des *L. adusta* et seulement 28,4% des *L. mesomelas*. La p4 a une cuspide additionnelle flanquée entre la cuspide postérieure et le cingulum que l'on ne retrouve que dans 26,6% des cas chez *L. adusta* contre 76,8% des cas chez *L. mesomelas*. Les deux m1s comportent un *tuberculum intermedium*. Celle-ci est présente dans 51,2% des cas chez *L. mesomelas* contre seulement 20% des individus chez *L. adusta*. Enfin, aucune cuspide additionnelle n'est présente sur la m2 ce qui est le cas de 68,7% des *L. adusta* et 40,5% des *L. mesomelas*. Le spécimen de Minaars a donc des caractères mixtes avec la p3 et la m2 se rapprochant de la morphologie de *L. adusta* tandis que la p4 et la m1 indique une morphologie plus proche de celle de *L. mesomelas*. La métrique montre que le spécimen de Minaars fait partie de la minorité de *L. adusta* ayant une morphologie plus complexe avec des cuspides additionnelles. Le ratio m1/L. molaires compare la longueur relative de la m1 par rapport à la longueur de la partie broyeuse (Ewer 1956b). Ce rapport de proportion est plus efficace que les longueurs et largeurs maximales pour différencier les deux espèces de chacal car il réduit grandement le champ de recouvrement entre les deux (Figure 53). Ainsi, les hémi-mandibules TM1582.1 et TM1582.2 tombent dans la variation de *L. adusta* avec une m1 proportionnellement plus petite (Figure 53).

Les spécimens de Minnaars présentent une conformation distincte des chiens viverrins modernes et fossiles. Le crâne TM1583 diffère de *Nyctereutes procyonoides* Gray, 1834 par une taille significativement plus importante et une morphologie distincte. Les chiens viverrins fossiles,

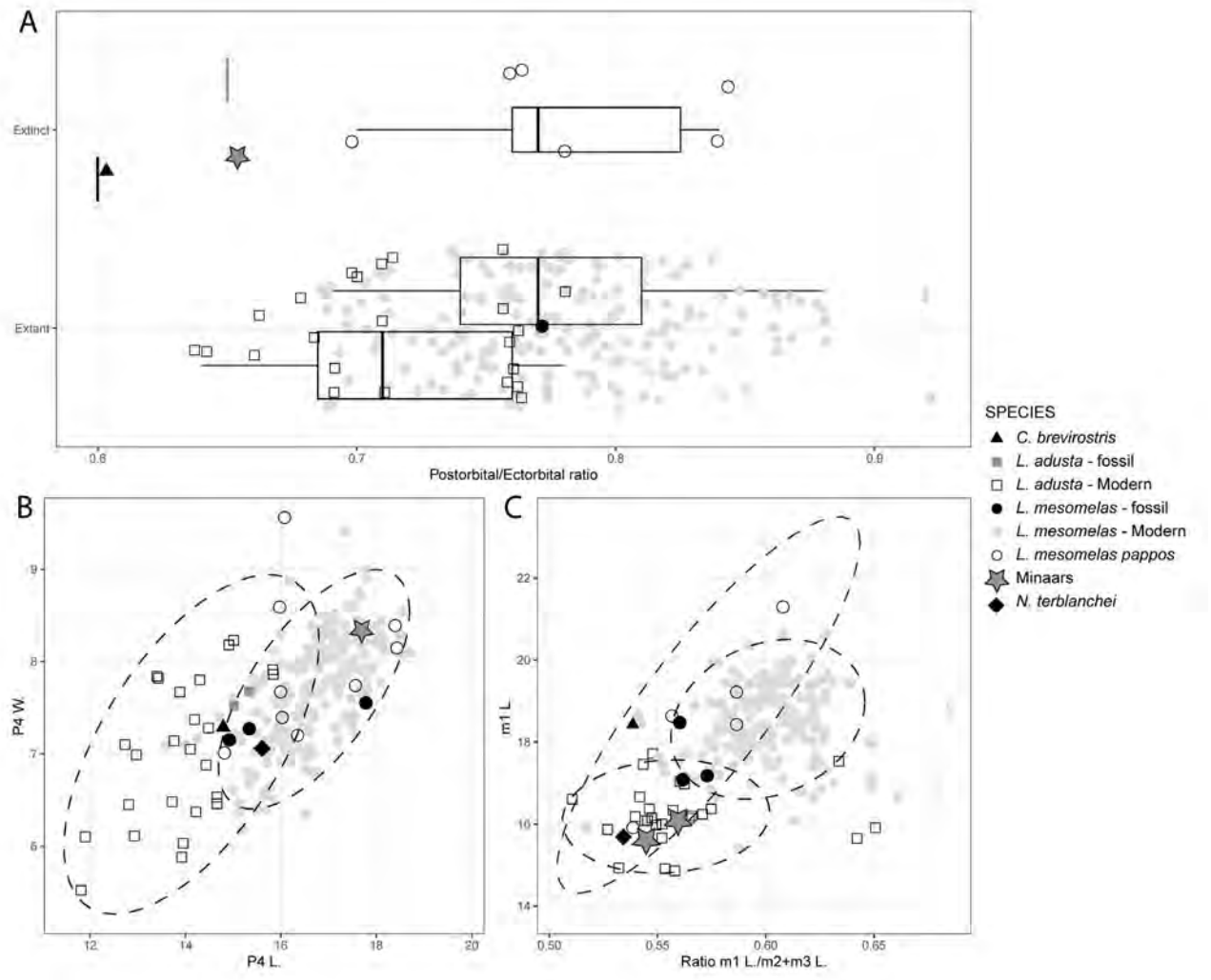


Figure 53. Graphiques des mesures cranio-dentaires de *C. antiquus*.

A. Boxplot du ratio postorbital/ectorbital ; **B.** diagramme bivarié des longueurs maximales de la P4 ; **C.** diagramme bivarié de la carnassière et du ratio L. m1/L. m2+m3.

représentés par *N. terblanchei* et *C. brevirostris* (cf. *infra*) sont en revanche de taille plus grande et s'intègrent dans le champ de *L. adusta*. TM1583 diffère de *N. terblanchei* et *C. brevirostris* par une crête sagittale significativement moins marquée ainsi qu'une boîte crânienne lisse tandis qu'elle a un aspect grumeleux chez les chiens viverrins. Le genre *Nyctereutes* présente une constriction post-orbitale plus étroite ainsi que des ectorbitaux plus développés et plus appointés que chez TM1583. Le ratio ectorbital-postorbital permet d'ailleurs de mettre en évidence la forte corrélation entre des ectobitaux développés et une constriction postorbitale étroite chez *C. brevirostris*, tandis que TM1583 montre une corrélation moins forte rentrant dans le champ de variation de *L. adusta* (Figure 53). La M1 est également caractéristique chez le genre *Nyctereutes* avec un bourrelet donnant lieu à un renflement à la base du cingulum en face mésiale. Ce dernier n'est pas présent sur le spécimen

de Minaars car bien qu'ayant une usure avancée aucun renflement n'est présent, tandis que chez les spécimens KA1290 de *N. terblanchei* et STS137 de *C. brevirostris* qui montrent une usure similaire, la face linguale comporte ce renflement caractéristique.

Les mandibules TM1582.1 et TM1582.2 diffèrent aussi du genre *Nyctereutes* par une morphologie distincte, notamment du corps mandibulaire (Figure 52). En dépit de leur conformation qui n'est pas celle d'un individu adulte, le corps mandibulaire des spécimens de Minnaars est fin et courbé tandis que chez le genre *Nyctereutes* il est épais et droit, c'est-à-dire que les bords inférieurs et supérieurs sont parallèles. Les m1 présentent une constriction à la jonction du talonide et du protoconide en face buccale. Cette constriction est absente chez *Nyctereutes*, les bords lingual et buccal sont droits, donnant un aspect plus robuste au talonide que chez les chacals (Figure 52). Contrairement à Minaars, les *Nyctereutes* ont un métaconide très développé et robuste. Enfin, l'hypoconide et l'entoconide sont de taille subégale chez *Nyctereutes*. Ce caractère est difficilement observable chez *N. terblanchei* (KA1290) de Kromdraai A en raison de l'usure de la dent, en revanche il s'observe aisément sur le spécimen STS187 de Sterkfontein. Minaars diffèrent des différents représentants du genre *Nyctereutes* par un hypoconide dont la taille est deux fois supérieure à celle de l'entoconide, le rattachant aux chacals.

La révision de l'individu de Minnaars permet de le réattribuer au chacal à flancs rayés, invalidant de fait l'existence de l'espèce *C. antiquus*. Les caractères diagnostiques observés et présentés par Broom (1937) ne prennent pas en compte la variabilité des deux espèces de chacals actuels. L'auteur décrit l'entoconide de la m1 comme un élément de diagnose, le considérant comme suffisamment haut et sécant chez les fossiles de Minaars pour le différencier des chacals. Toutefois, nous avons observé chez certains *L. adusta* un entoconide à la morphologie similaire, avec des individus dont l'usure plus avancée n'a pas encore gommé l'aspect haut et sécant. En revanche, cette morphologie n'est pas observée chez *L. mesomelas*, ce qui confirme les observations de Broom (1937) qui constatait déjà que les fossiles de Minaars sont plus proches de *L. adusta* que de *L. mesomelas*. La réévaluation des restes de Minaars au regard d'échantillons de comparaison complets permet de réattribuer l'ensemble du matériel à *L. adusta* avec des degrés de précision différents.

1. 2. 3. 4. Diagnose amendée

Le spécimen TM1587 correspond à *L. adusta* en raison des ectorbitaux relativement apointés ; de la constriction orbitale étroite ; de la crête sagittale développée ; de la M1 avec un ectoflexus marqué et un talon assez peu développé. Le spécimen TM1582 est rapporté à *L.* cf. *adusta* en raison de l'absence de la cuspide additionnelle sur la p2 et la m2 ainsi que l'absence de la cuspide postérieure sur la p3. En revanche la p4 comporte une cuspide additionnelle et la m1 un *tuberculum intermedium*, caractéristiques généralement plus présentes chez *L. mesomelas* que *L. adusta*.

1. 2. 4. Le genre *Nyctereutes* Temminck, 1838

Broom (1937, 1948) identifie dans un premier temps l'holotype KA1290 à l'espèce *C. antiquus*, avant de le réattribuer à *Thos terblanchei*. Ewer (1956b) rapporte le matériel au genre *Canis*, avant que Ficarelli *et al.* (1984) ne le réattribue au genre *Nyctereutes*. L'holotype KA1290, représenté par un crâne écrasé associé aux deux hémi-mandibules, provient de Kromdraai A. Un seul autre site, Cooper's, comporte des restes de *N. terblanchei* (Ewer 1956b). Le matériel provient de blocs de brèche comportant le suffixe « K_2 » ou « KA2 », provenant des fouilles menées par Brain entre 1954 et 1956, dont on ne connait pas la localité précise (Cooper's A ou Cooper's B) (Steininger 2011). Ce matériel a toutefois été réattribué à *Canis* sp. par Reynolds (2012) qui invalide l'existence du genre *Nyctereutes* pour les sites du *Cradle of Humankind*.

À la suite de la révision du matériel, un total de 26 restes sont rapportés au genre *Nyctereutes*, confirmant son existence dans le registre fossile sud-africain. Seuls quatre restes de *N. terblanchei* étaient connus jusqu'alors : l'holotype KA1290 et quatre restes isolés provenant de Cooper's (K281, K282, K283, K23yy). A cela s'ajoute un total de 17 pièces dont l'identification est révisée et qui étaient précédemment attribuées à *C. brevirostris* (STS137, M2139) ; *L. adusta* (M8918, M8915, M2336, M2337) ; *L.* cf. *mesomelas* (SK2792, SK23060, SK19531, SK33689, SK34496d, SK29535, SK40151, SK35770) ou encore *Canis* sp. (M2139) (Brain 1993; Reed 1996). Enfin, 5 pièces inédites (12332M, 2022.16M, 2552M, KA288, KA228) qui ne sont pas mentionnées dans la littérature viennent s'ajouter à l'échantillon.

1. 2. 4. 1. Nyctereutes terblanchei (Broom & Schepers, 1946)

Matériel :
Kromdraai A : crâne sub-complet portant la rangée dentaire droite complète et mandibule droite (KA1290.1) ; M2 droite (KA228) ; mandibule gauche sub-complète portant p1 à m2 (KA1290. 2)
Le NMI est de deux individus, calculé à partir des deux M2 droites (KA228, KA1290.1) (Annexe 1).
Cooper's : mandibule gauche portant p4, m1 (KA2-3yy) ; mandibule gauche portant m1, m2 (KA2-82)
Le NMI est de deux individus car les deux spécimens sont des mandibules gauches (Annexe 1).
Swartkrans Mb.3 : p3 droite (SK35770) ; m1 droite (SK23060)
Le matériel postcrânien des canidés fait l'objet d'une partie à part entière. Pour Swartkrans Mb.3, le NMI est calculé à partir des ulnas car c'est l'élément crânien le plus abondant. Le NMI figure donc en partie 1.2.6 (Annexe 1).

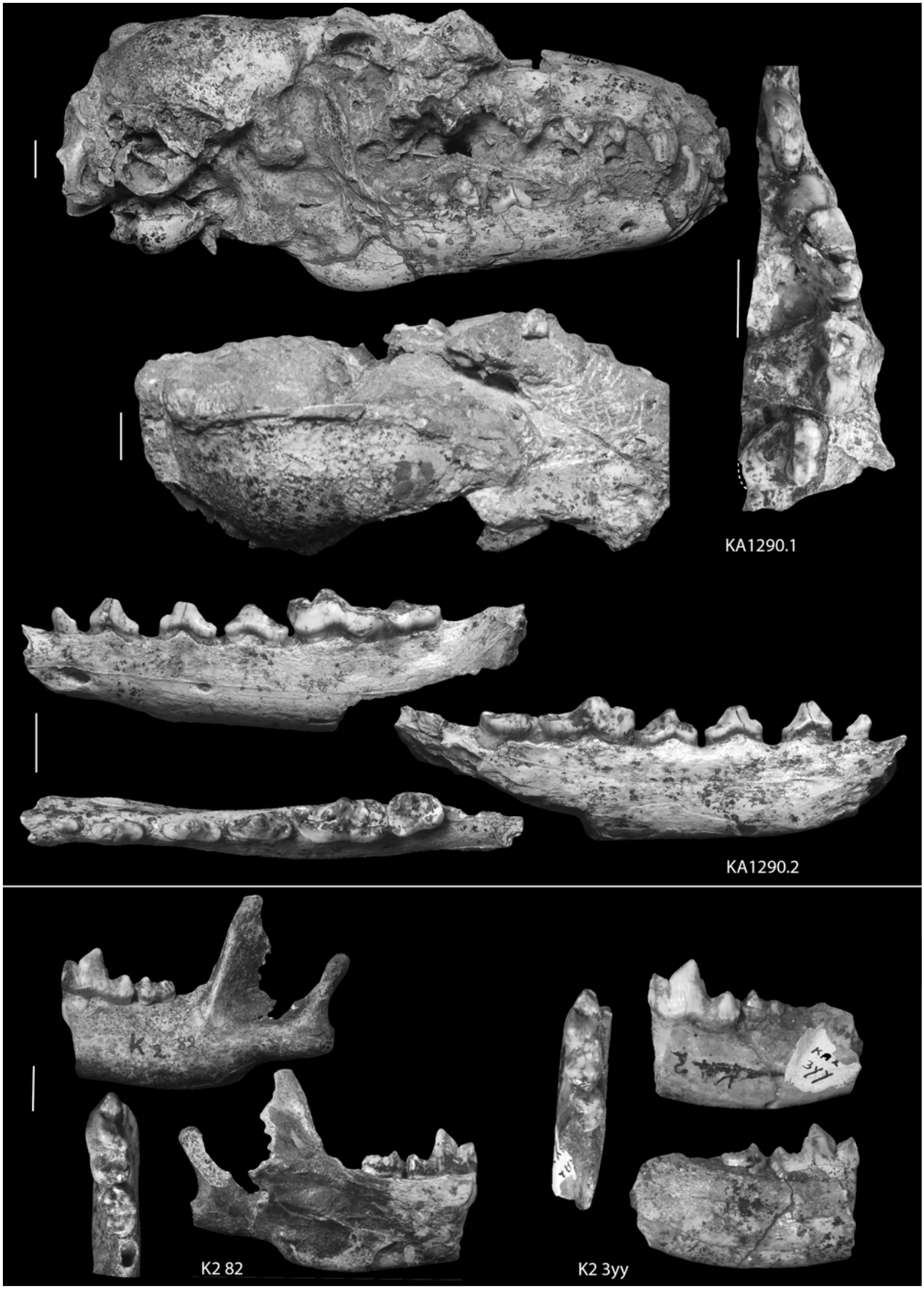


Figure 54. Planche du matériel de *Nyctereutes terblanchei*. Echelle= 1cm.

KA1290.1. crâne et mandibule droite ; **KA1290.2.** mandibule gauche ; **K282.** mandibule gauche portant m1 et m2 ; **K23yy.** mandibule gauche portant m1 et m2.

1. 2. 4. 1. 1. Description du crâne et de la denture supérieure

KA1290.1 est un crâne écrasé dont le côté droit conserve le prémaxillaire, le maxillaire avec une partie du nasal, un fragment d'os frontal qui n'est plus en position anatomique, ainsi que le pariétal formant la boîte crânienne (Figure 54). Le maxillaire et le nasal, qui lui est toujours accolé, ne sont pas déformés et indiquent un rostre haut. Le fragment d'os frontal correspond à la pointe de l'ectorbital qui est fin et orienté vers l'arrière. L'ectorbital est situé en-dessous de la partie supérieure du frontal, dans le prolongement du rostre. La surface de la boîte crânienne présente un aspect grumeleux. La suture supra-occipitale est conservée pour la partie droite, indiquant une crête sagittale haute et épaisse. Toujours du côté droit, la partie arrière du frontale qui fait la jonction avec le pariétal indique une lyre très marquée. La denture est conservée depuis la I3 jusqu'à la M2 (Figure 54). Le côté gauche est plus partiel avec seulement un fragment de prémaxillaire, maxillaire et la partie de l'os jugal formant l'arcade zygomatique. La denture est conservée depuis la I2 jusqu'à la M2. L'arrière du crâne conserve la partie postérieure des os temporaux avec les deux bulles tympaniques et les processus mastoïdiens tandis que la partie postérieure de l'arcade zygomatique est manquante. Le processus mastoïdien droit est partiellement écrasé. L'os occipital est également conservé avec une partie du triangle occipital et le foramen magnum. En vue supérieure, le triangle occipital semble se développer vers l'arrière et se détacher de la boîte crânienne. Les condyles occipitaux de ce dernier sont conservés bien que le côté droit soit fracturé et déplacé (Figure 54).

Les prémolaires supérieures sont biradiculées (à l'exception de la P1) et ont un protocône orienté vers l'arrière qui est centré sur la dent. Elles ne possèdent pas de cuspides additionnelles et le cingulum forme un bourrelet cingulaire qui remonte sur le talon (Figure 54). La P4 montre une morphologie commune aux autres canidés de taille moyenne. Le paracône est légèrement plus long que le métacône tandis que le protocône est bien développé en face linguale. Le métacingulum est marqué en face linguale, tout comme le préparacrista sur le paracône (Figure 54). La M1 est sub-carrée avec le paracône et le métacône qui sont de taille quasiment similaire, ainsi qu'un ectoflexus peu marqué. Le cingulum mésial est très fortement développé formant un bourrelet qui se situe en-deçà du *crista* reliant le protocône au paracône (Figure 54). Bien que la dent soit fortement usée, on peut discerner que le protocône et l'entocône sont de taille similaire. L'hypocône, très large, se développe tout le long du bord lingual formant un fort talon. L'usure ne permet pas d'observer de manière fiable la présence des cuspides additionnelles (protoconule et entoconule). La jonction entre le trigone et le talon est droite et aucune constriction n'est constatée. La M2 est également sub-carrée avec le paracône légèrement plus grand que le métacône. Aucune constriction n'est constatée à la jonction trigone-talon (Figure 54).

1. 2. 4. 1. 2. Description de la mandibule et de la denture inférieure

La seule mandibule complète est le spécimen appartenant au type KA1290, toujours en occlusion (Figure 54). Le corps mandibulaire est robuste et les bords inférieur et supérieur sont sub-parallèles. La hauteur du corps mandibulaire, depuis la partie postérieure jusqu'à la partie antérieure, rétrécit progressivement. La base de la branche montante montre un lobe sub-angulaire distinct, conséquence du processus angulaire qui est situé plus haut que la branche horizontale de la mandibule, ce qui forme un angle marqué en-dessous du processus (Figure 54). Comme le processus angulaire est haut, il est également situé proche du condyle articulaire et l'espace les séparant est réduit. La fosse massétérique semble peu profonde. Le processus coronoïde semble se situer à l'aplomb de la branche verticale qui n'est pas conservée, ainsi l'angle formé depuis la pointe de ce dernier jusqu'à la rangée dentaire tend à former un angle droit (Figure 54).

La canine inférieure ne montre pas de morphologie propre au genre *Nyctereutes* et forme un cône comprimé latéralement. Les p2 et p3 ne comportent pas de cuspide postérieure à l'exception de la p3 SK35770. Les p4 comportent une cuspide postérieure haute, fine et très peu individualisée du protoconide. La forme générale des prémolaires en vue occlusale montre l'arête mésiale du protoconide qui est pincée, comprimant alors la couronne par rapport à la base de la cuspide qui reste plus large (Figure 54). Le protoconide est également orienté perpendiculairement par rapport au collet, formant une pente relativement abrupte jusqu'à la partie mésiale de la dent en vue du profil. Le talon de la dent est quant à lui plus large que la partie mésiale, notamment pour la p4, donnant une forme évasée à la dent en vue occlusale. Le contour du talon forme un replat et le cingulum ne forme pas de bourrelet (Figure 54). La m1 est robuste. Le trigonide est composé d'un paraconide et d'un protoconide de taille similaire tandis que le métaconide est fortement développé. Ce dernier est large et tend à s'orienter en face linguale. Le talonide du type est très usé mais il est possible de supposer un développement subégal de l'hypoconide et de l'entoconide. Aucune constriction n'est observable à la jonction trigonide-talonide. Ce dernier occupe environ un tiers de la longueur totale de la dent (Figure 54). L'angle mésio-buccal est aigu. La m2 est fortement développé proportionnellement à la taille de la m1. Les traces d'usure indiquent la présence d'un protoconide et d'un métaconide en partie mésiale ainsi que d'un hypoconide et d'un entoconide en partie distale (Figure 54).

1. 2. 4. 2. Comparaison du crâne et de la denture supérieure

Les chiens viverrins fossiles eurasiatiques (i.e., *Nyctereutes vulpinus*, *Nyctereutes donnezani, Nyctereutes sinensis*, *Nyctereutes tingi*) comme africains (i.e., *Nyctereutes barryi*, *Nyctereutes lockwoodi*, *Nyctereutes abdelslami*) sont largement plus grands que leur représentant actuel et intègrent le champ de variation des chacals (Figure 55). La métrique ne permet pas de discriminer le genre *Nyctereutes* au sein des canidés de taille moyenne fossiles. En revanche, il est pertinent de comparer la morphologie cranio-dentaire des fossiles à l'espèce actuelle ainsi qu'aux chacals, afin de justifier l'attribution au genre *Nyctereutes* et d'exclure une appartenance au genre *Lupulella*

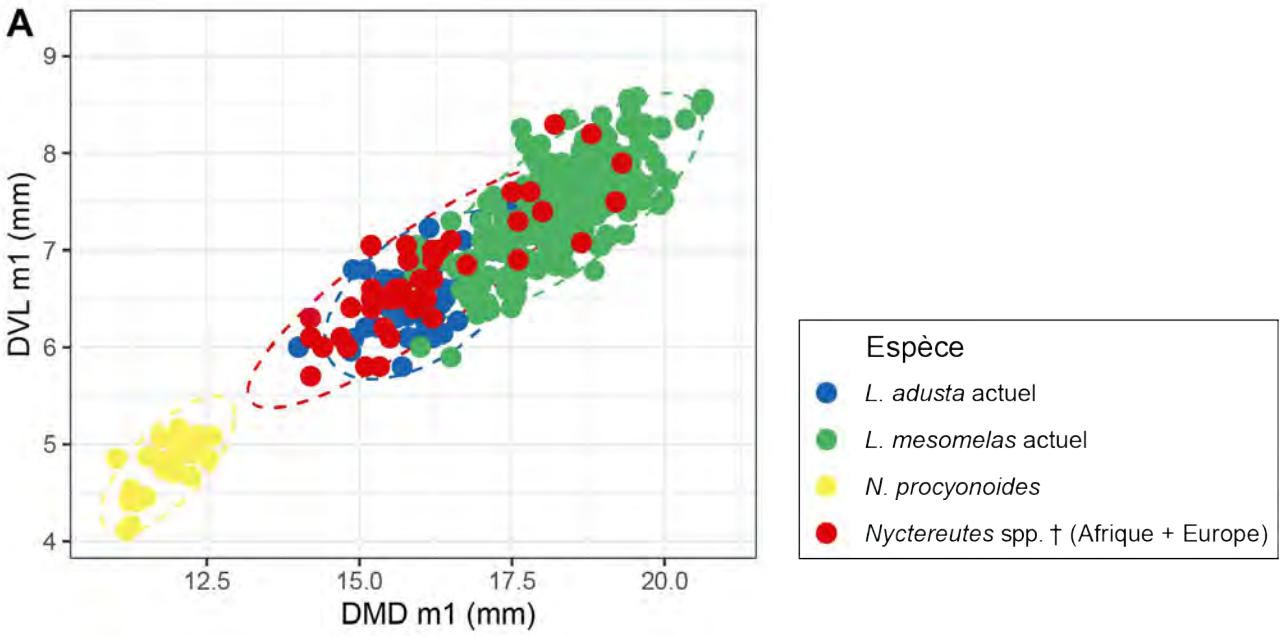


Figure 55. Diagramme bivarié de la m1 des canidés de taille moyenne.

Denture supérieure	Nombre	Range	Moy.	S.D.	Nombre	Range	Moy.	S.D.
	DMD C.				DVL C.			
N. terblanchei	1		5,76					
N. procyonoides	18	2,62-4,08	3,4	1,37	18	4,65-5,97	5,2	2,08
	DMD P1				DVL P1			
N. terblanchei	3	3,13-4,57	3,94	0,74	1		4,33	
N. procyonoides	21	2,9-3,78	3,34	0,25	21	1,94-2,59	2,2	0,16
	DMD P2				DVL P2			
N. terblanchei	3	7,15-7,75	7,5	1,36				
N. procyonoides	20	5,08-6,33	5,43	0,32	20	2,07-2,73	2,39	0,18
	DMD P3				DVL P3			
N. terblanchei	3	8,53-9,06	8,88	0,31				
N. procyonoides	21	5,74-6,81	6,3	0,37	21	2,53-3,15	2,77	0,16
	DMD P4				DVL P4			
N. terblanchei	3	11,32-15,6	13,89	2,27	3	7,10-7,95	7,44	0,45
N. procyonoides	24	8,48-10,76	9,67	0,55	24	4,43-6,11	5,23	0,41
	DMD M1				DVL M1			
N. terblanchei	5	10,96-12,14	11,42	0,46	5	12,99-14,76	13,66	0,69
N. procyonoides	24	4,43-6,11	5,23	0,41	24	3,21-5,05	3,95	0,41
	DMD M2				DVL M2			
N. terblanchei	3	7,37-7,99	7,73	0,32	2	11,06-11,13	11,1	
N. procyonoides	24	3,21-5,05	3,95	0,41	24	9,47-10,76	10,17	0,39

Tableau 23. Odontométrie comparée de la denture supérieure de *N. terblanchei* et *N. procyonoides*.

(Figure 55) ; (Tableau 23) ; (Tableau 24). L'ensemble des espèces de *Nyctereutes* fossiles partagent des caractéristiques distinctives propre au genre qui permettent de les exclure des autres espèces de canidés de taille similaire. Les spécimens du *Cradle of Humankind* sont en revanche comparés aux fossiles africains afin d'en évaluer la valeur spécifique.

La morphologie crânienne et dentaire de l'holotype KA1290.1 n'est pas décrite dans la littérature et la diagnose se base principalement sur la morphologie de la mandibule (Ewer 1956b ; Ficcarelli *et al*. 1984). Chez *N. procyonoides* les ectorbitaux se terminent par une pointe, sont orientés vers l'arrière et sont situés sous le niveau du frontal, tout comme chez KA1290 . *L. adusta* adopte une morphologie se rapprochant d'avantage du genre *Nyctereutes* avec des ectobitaux en forme de pointe. Toutefois, elle n'est pas aussi saillante et les ectorbitaux ne sont pas orientés vers l'arrière mais latéralement. En outre, ils se trouvent à la même hauteur que le reste du frontal. Ces caractéristiques propres à *L. adusta* ne sont pas observables sur le spécimen KA1290.1. La constriction chez *N. procyonoides* est très marquée, à l'instar du spécimen de Kromdraai A. Elle est encore plus étroite que chez *L. adusta*. Chez *N. procyonoides*, la surface de la boîte crânienne est grumeleuse, tout comme chez KA1290.1 tandis qu'elle est lisse pour *L. mesomelas* et *L. adusta*. Chez *N. procyonoides*, la crête sagittale et la lyre sont marquées et forment un relief, plus encore que chez *L. adusta,* tandis qu'elles ne sont

Denture inférieure	Nombre	Range	Moy.	S.D.	Nombre	Range	Moy.	S.D.
	DMD p1				DVL p1			
N. terblanchei	3	3,4-4,1	3,78	0,35	2	2,39-2,97	2,68	
N. procyonoides	21	9,47-10,76	10,17	0,39	21	3,39-4,45	3,9	0,26
	DMD p2				DVL p2			
N. terblanchei	3	7,25-8,53	7,99	0,66	2	3,23-3,63	3,43	
N. procyonoides	21	3,39-4,45	3,9	0,26	21	4,78-5,98	5,22	0,28
	DMD p3				DVL p3			
N. terblanchei	3	8,25-9,58	8,95	0,67	3	3,85-3,9	3,86	0,03
N. procyonoides	22	3,39-4,45	3,9	0,26	22	4,78-5,98	5,22	0,28
	DMD p4				DVL p4			
N. terblanchei	4	9,35-10,86	10,19	0,68	3	4,20-4,74	4,53	0,29
N. procyonoides	22	3,39-4,45	3,9	0,26	22	4,78-5,98	5,22	0,28
	DMD m1				DVL m1			
N. terblanchei	8	15,14-18,64	16,35	1,17	7	6,76-7,25	7,03	0,17
N. procyonoides	23	3,39-4,45	3,9	0,26	23	4,78-5,98	5,22	0,28
	DMD m2				DVL m2			
N. terblanchei	5	8,43-9,46	8,87	0,41	4	5,92-7,29	6,59	0,65
N. procyonoides	22	3,39-4,45	3,9	0,26	22	4,78-5,98	5,22	0,28

Tableau 24. Odontométrie comparée de la denture inférieure de *N. terblanchei* et *N. procyonoides*.

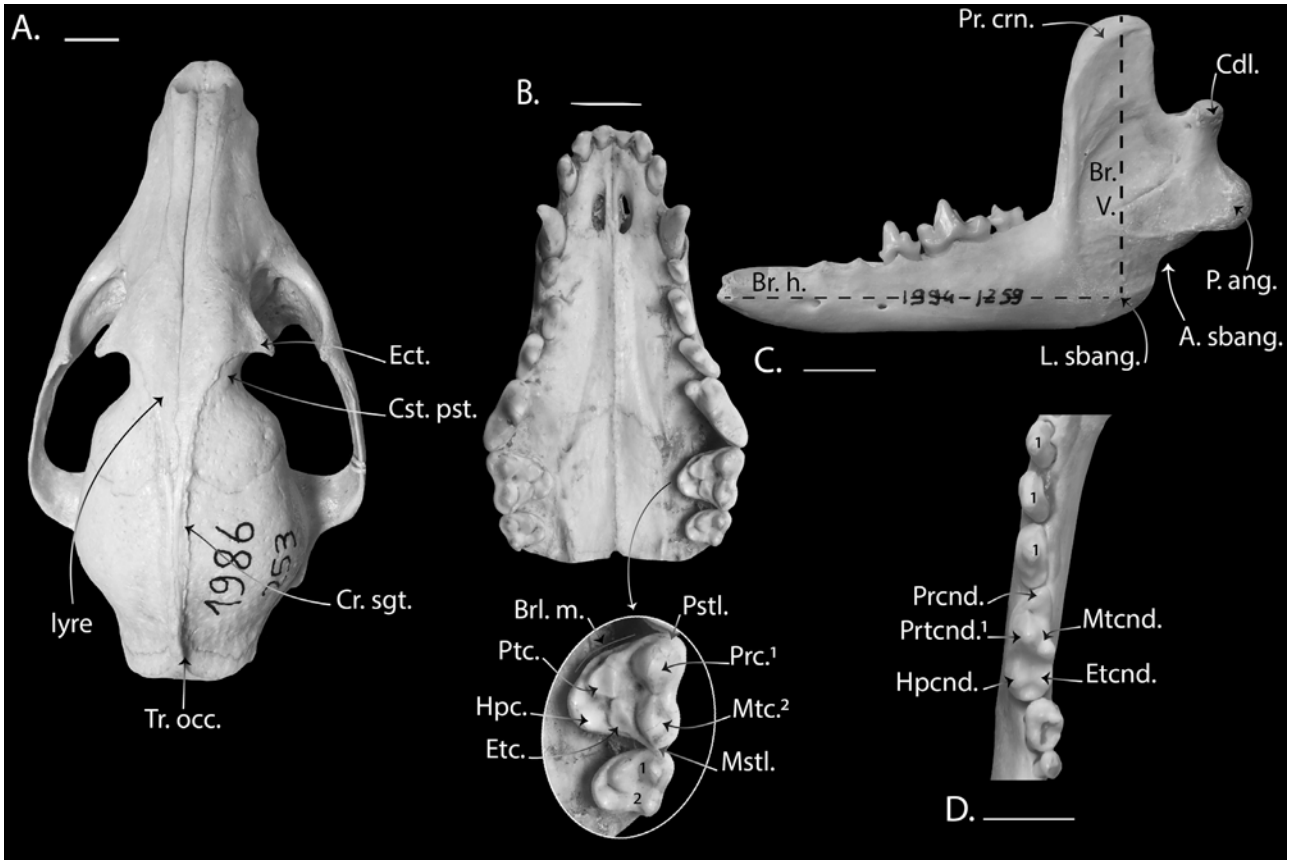


Figure 56. Planche du crâne et de la mandibule de Nyctereutes procyonoides. Echelle= 1cm.

A-B. crâne CG1986-253 (actuel, MNHN), vue dorsale (**A.**) et ventrale (**B.**) ; C-D. mandibule gauche CG1944-1259 (actuel, MNHN), face buccale (**C.**) et vue occlusale (**D**.)
Ect.= ectorbital, **Cst. pst.**= constriction postorbitale, **Cr. sgt.**= crête sagittale, **Tr. occ.**= triangle occipital, **Brl. m.**= bourrelet mésial, **Ptc.**= protocône, **Hpc.**= hypocône, **Etc.**= entocône, **Mstl.**= métastyle, **Mtc.**= métacône, **Prc.**= paracône, **Pstl.**= parastyle, **Prcnd.**= paraconide, **Prtcnd.**= protoconide, **Hpcnd.**= hypoconide, **Mtcnd.**= métaconide, **Etcnd.**= entoconide, **L. sbang.**= lobe sub-angulaire, **A. sbang.**= angle sub-angulaire, **P. ang.**= processus angulaire, **Cdl.**= condyle, **Pr. crn.**= processus coronoïde, **Br. h.**= branche horizontale, **Br. v.**= branche verticale.

pas développées chez *L. mesomelas* (Figure 56). *L. adusta* adopte de nouveau une morphologie intermédiaire avec une lyre marquée mais qui est moins haute que chez *N. procyonoides* et également plus large. Le fragment de lyre conservée sur le spécimen de Kromdraai A est écrasé mais montre quand même un fort relief qui se rapproche de celui de *N. procyonoides*. Ainsi, la morphologie crânienne de KA1290.1 le rapproche du genre *Nyctereutes*. En outre, l'ensemble des caractéristiques décrites pour *N. procyonoides* sont présentes sur le crâne DIK31 de *N. lockwoodi* de Dikika (Awash, Ethiopie, ~3,4 Ma). La seule différence entre *N. lockwoodi* et le spécimen de Kromdraai A est la forme des ectorbitaux. Chez *N. lockwoodi* ils ne sont pas orientés vers l'arrière comme chez KA1290 mais latéralement et ils ne sont pas aussi apointés (Figure 57).

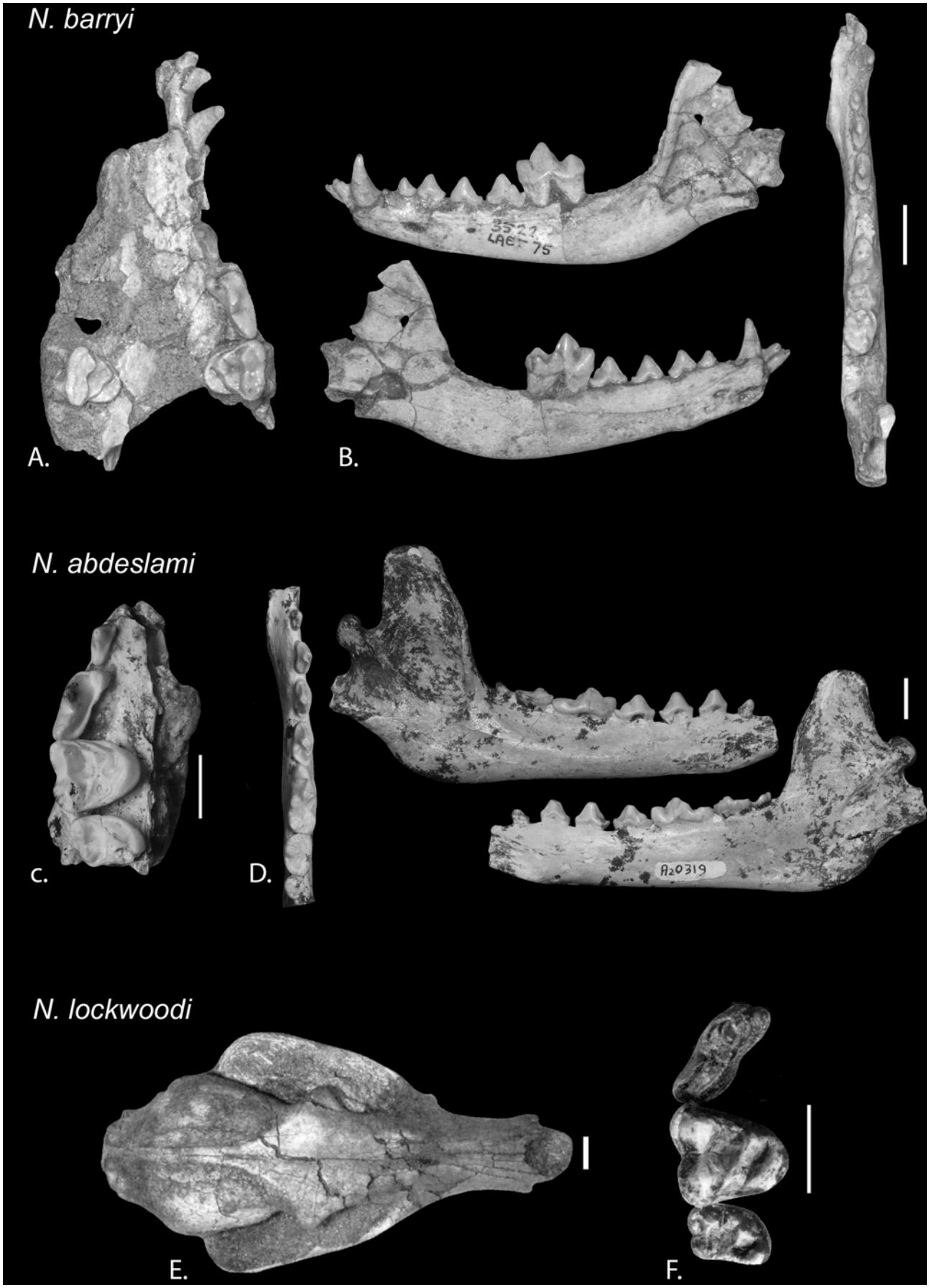


Figure 57. Planche des *Nyctereutes* plio-pléistocènes africains.

N. barryi, Laetoli (Tanzanie), ~3,5 Ma ***:*** A. crâne LAET75-3562, vue palatine ; B. mandibule gauche LAET75-3562, vues buccale, linguale, occlusale (© L. Werdelin).
N. abdeslami, Ahl al Oughlam (Maroc), ~1,8 Ma ***:*** C. maxillaire droit AaO-934, portant P3 à M2, vue palatine ; D. mandibule droite AaO-3198 portant p1 à m2, vues buccale et linguale.
N. lockwoodi**,** Dikika (Ethiopie), ~3,4 Ma ***:*** E. crâne DIK-31, vue dorsale ; F. maxillaire droit DIK-70-2, portant P4 à M2, vue palatine (modifié d'après Geraads *et al*. 2010, Figure 1 : p.982).

Les prémolaires supérieures chez *N. procyonoides* comportent un protocône centré et la partie mésiale de la couronne plane, ce qui n'est pas le cas chez KA1290.1. Ce dernier a une morphologie similaire à celle du genre *Lupulella* avec un protocône situé en partie mésiale dont l'arête commence à la base du collet, ne formant aucune surface plane. *N. barryi* et N. lockwoodi ont des prémolaires supérieures comparable à celles du genre *Lupulella*. La morphologie de la P4 chez les *Nyctereutes* fossiles et l'espèce actuelle est similaire à celle de *Lupulella*. Les *Nyctereutes* fossiles ayant une taille similaire à celle des chacals, cette dent n'est pas considérée comme diagnostique. En revanche, la M1 de *N. procyonoides* diffère largement de *Lupulella*. A l'instar du spécimen de Kromdraai A, elle est sub-carrée avec la longueur qui tend à être égale à celle de largeur. Chez *L. adusta*, même si la dent est moins développée bucco-lingualement par rapport à *L. mesomelas*, elle n'est pas aussi comprimée que *N. procyonoides*. Chez ce dernier, le protocône et l'entocône sont de taille subégale, tout comme chez le spécimen de Kromdraai A tandis que *L. mesomelas* et *L. adusta* ont un protocône plus grand que l'entocône. *Lupulella* ne présentent pas de cingulum mésial développé formant un bourrelet comme chez *N. procyonoides* et KA1290.1. Enfin, la M2 de *Lupulella* est proportionnellement plus petite par rapport à la M1 que chez *N. procyonoides* et KA1290.1. Entre les *Nyctereutes* fossiles, des distinctions morphologiques sur la M1 permettent de discriminer les espèces. *N. lockwoodi* a une M1 plus développée bucco-lingualement que KA1290.1. *N. barryi* diffère de KA1290 par une constriction marquée en face distale à la jonction trigone-talon. De plus, le bourrelet cingulaire de la face mésiale est moins épais que chez KA1290. L'hypocône est également plus fin chez *N. barryi* (Figure 57). Quant à *N. abdelslami* d'Ahl al Oughlam (Maroc), daté aux environs de 2,5 Ma, il diffère du spécimen de Kromdraai A par la forme de l'hypocône. Le bord lingual chez *N. abdelslami* forme une pente douce depuis la partie apicale de la cuspide jusqu'au cingulum. Comme l'hypocône est légèrement décalé en direction buccale, le bord lingual est par conséquent plus haut. Le spécimen KA1290 a un hypocône dont la partie apicale est située à l'aplomb du bourrelet cingulaire et par conséquent le bord lingual est plus bas que chez *N. abdelslami*. De plus chez *N. abdelslami* la M2 n'adopte pas la même conformation que N. terblanchei car elle est plus fine et plus allongée. En outre, la M2 est proportionnellement plus grande que la M1 par rapport à *N. terblanchei* (Figure 57). Ainsi, le crâne KA1290.1 comporte des caractéristiques propres au genre *Nyctereutes* avec une morphologie spécifique qui diffère des autres espèces de *Nyctereutes* africains.

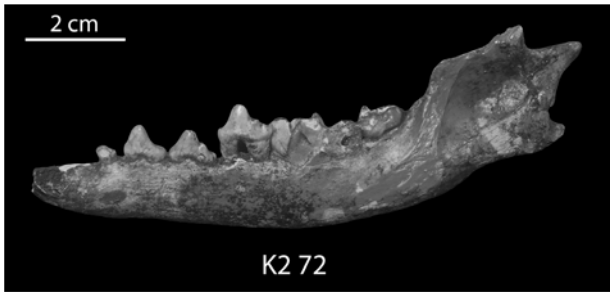


Figure 58. Mandibule gauche K2-72 (vue buccale).

1. 2. 4. 2. 1. Comparaison de la mandibule et de la denture inférieure

Chez *N. procyonoides*, le corps mandibulaire est robuste avec les bords inférieur et supérieur parallèles, tout comme chez KA1290, tandis que *Lupulella* a un corps mandibulaire fin et courbé (Figure 56). Chez *N. procyonoides* et KA1290, la hauteur du corps mandibulaire depuis la partie postérieure jusqu'à la partie antérieure rétrécit progressivement alors que chez *Lupulella* le corps a une hauteur uniforme bien qu'il soit un peu plus haut sous la m1. *N. procyonoides* et KA1290.2 ont un lobe-sub-angulaire distinct, conséquence du processus angulaire situé en hauteur par rapport à la branche horizontale (Figure 56). *L. mesomelas* et *L. adusta* ont le processus angulaire qui est dans le prolongement de la branche horizontal, ne formant pas d'angle sub-angulaire. Reynolds (2012) utilise l'argument de la présence d'une variation morphologique avec un lobe sub-angulaire chez *L. adusta*, ce qui avait été observé par Hendey (1974), pour invalider l'existence du genre *Nyctereutes* en Afrique du Sud. Nous réfutons ces observations car le lobe est la conséquence de l'angle formé par la jonction de la branche horizontale jusqu'au processus angulaire et il est donc toujours présent, comme observé sur le spécimen KA1290. Une certaine variabilité est constatée avec le processus angulaire qui peut être un peu moins haut sur certains individus formant alors un angle, et donc un lobe sub-angulaire, légèrement moins marqué. Il ne fait aucun doute quant à sa présence même s'il peut former un angle plus ouvert sur certains individus. Chez *L. mesomelas* et *L. adusta*, le processus angulaire est dans le prolongement de la branche horizontale et ne forme aucun angle, si ce n'est que le bord inférieur de la mandibule est convexe à cet endroit afin de rejoindre le processus angulaire. De nouveau, une variabilité est constatée avec certains spécimens dont le processus angulaire est situé plus en hauteur, mais jamais au point de former un angle avec la branche horizontale comme on peut l'observer chez le genre *Nyctereutes*. Ainsi, nous ne reconnaissons pas la variation de ce que Reynolds (2012) considère comme un lobe sub-angulaire chez *L. adusta* (Figure 5 : p. 6) et *L. mesomelas* (Figure 4 : p. 6). Elle utilise le fossile K2-72 de Cooper's comme exemple de *N. terblanchei* ayant un lobe sub-angulaire peu marqué, pouvant rentrer dans le champ de variation des chacals. Or ce fossile s'avère effectivement être un chacal (*L. mesomelas*) et le schéma le représentant (Fig.3 : p. 5) figure un lobe sub-angulaire qui n'est en réalité pas présent sur le fossile (Figure 58).

Reynolds (2012) utilise également le spécimen de *N. barryi* de Laetoli afin d'illustrer la variation du lobe sub-angulaire chez le genre *Nyctereutes*, indiquant que ce dernier n'en possède pas. Effectivement, le spécimen LAET75 3562 ne possède pas de lobe sub-angulaire, mais comme chez l'ensemble des représentants du genre *Nyctereutes*, il possède un angle sub-angulaire puisque le processus angulaire est situé au-dessus de la branche horizontale (Figure 57). Cet angle est ici plus ouvert que sur le type KA1290 mais il reste observable car il ne s'agit pas seulement d'une convexité du bord

inférieur de la mandibule. Ainsi, la présence du lobe sub-angulaire chez les canidés de taille moyenne permet de rattacher des spécimens au genre *Nyctereutes*. Toutefois, l'absence de ce dernier ne les en exclue pas et l'élément réellement discriminant est la présence de l'angle sub-angulaire ainsi que le positionnement du processus angulaire, comme l'illustre le spécimen de Laetoli (Figure 57).

Chez les *Nyctereutes* fossiles et actuels, tout comme KA1290, le processus coronoïde est situé à l'aplomb de la branche horizontale formant un angle droit avec la rangée dentaire. En revanche, chez *Lupulella* le processus est orienté vers l'arrière, ce qui tend à former un angle ouvert. Reynolds (2012) discute également ce critère indiquant une forte variabilité dans le registre fossile avec des spécimens dont l'angle est marqué (K2-82 qui est identifié comme *N. terblanchei*) et des spécimens dont l'angle est peu marqué (K2-72, K2-8). Or ces spécimens sont des *L. mesomelas*, le second étant d'ailleurs mentionné comme tel par Ewer (1956b). La morphologie de l'os mandibulaire rapproche donc KA1290 du genre *Nyctereutes*.

Les prémolaires inférieures de *N. procyonoides* diffèrent de KA1290 car le cingulum remonte en partie antérieure de la dent pour former une sorte de petite cuspide. Cette cuspide antérieure se retrouve chez *N. abdeslami* de manière moins marquée que chez *N. procyonoides* tandis qu'elle est absente chez KA1290 (Figure 57) ; (Figure 56). Le cingulum remonte également sur le talonide chez *N. procyonoides* pour former une cuspide postérieure qui est absente chez KA1290 et *N. abdeslami* tandis qu'elle est présente chez *N. barryi* de manière moins marquée que pour l'actuel. En revanche, KA1290 et les *Nyctereutes* fossiles sont similaires à *N. procyonoides* par la morphologie du protoconide des prémolaires. Il est orienté perpendiculairement par rapport au collet, formant une pente relativement abrupte et son arête est pincée avec la base de la cuspide qui est plus large que la couronne (Figure 56). *Lupulella* a une morphologie générale qui diffère de *Nyctereutes* avec un protoconide dont l'arête antérieure forme une pente douce. Le bord buccal de la dent est bombé et il n'y a aucun pincement de la couronne tel que constaté chez les *Nyctereutes fossiles* et *N. procyonoides*. En outre, *Nyctereutes* et KA1290 ont un talon plus large que la partie mésiale, notamment pour la p4. En revanche, *Lupulella* adopte une forme globale de haricot et le talon a une largeur similaire à la partie antérieure de la dent. La m1 de *Nyctereutes* et KA1290 a un talonide développé occupant plus de la moitié de la longueur de la dent. Il n'y a pas de constriction à la jonction trigonide-talonide et le talonide comporte un hypoconide et un entoconide de taille similaire. Enfin, le métaconide est fortement développé par rapport à la taille du protoconide. L'ensemble de ces caractéristiques distinguent *Nyctereutes* de *Lupulella* dont la m1 comporte un trigonide plus développé, un métaconide plus petit et un hypoconide environ deux fois plus grand que l'entoconide. Ce qui différencie KA1290 des autres espèces de *Nyctereutes* fossiles est l'angle mésio-buccal marqué qui est absent chez *N. barryi* et *N. abdelslami* (Figure 57). Enfin, *Nyctereutes,* à l'instar de KA1290, a une m2 dont la taille est développée (avec une surface occlusale importante) par rapport à la longueur des prémolaires et de la m1 (Figure 56).

1. 2. 4. 2. 2. Diagnose amendée

N. terblanchei a un crâne avec des ectobitaux orientés vers l'arrière et très appointés ; une constriction postorbitale très marquée ; une boîte crânienne à l'aspect grumeleux ; une crête sagittale avec une lyre développée. La M1 est sub-carrée avec le paracône et le métacône de taille subégale ; le bourrelet mésial est fortement développé ; la partie apicale de l'hypocône est à l'applomb du bourrelet cingulaire. Les bords inférieur et supérieur de la mandibule sont subparallèles. La mandibule comporte un lobe et un angle sub-angulaire distincts. Les prémolaires inférieures ont un protoconide dont le bord mésial est pincé ; le protoconide est orienté perpendiculairement par rapport au collet de la dent. La m1 a un talonide développé ; l'hypoconide et l'entoconide sont de taille subégale ; la m1 comporte un angle mésio-buccal marqué en vue occlusale. La m2 a une taille développée au regard de la m1.

1. 2. 4. 3. Nyctereutes makapani nov. sp.

Matériel :
Makapansgat Mb.3 : crâne sub-complet (M8915) ; crâne sub-complet portant fragment de P4 droite et fragment de M1, M2 gauche (M8917) ; M1 droite (M2139) ; mandibule droite portant p3, p4, m1 (M8918) ; m1 droite (M2336, M2337)
Le NMI est de trois individus, calculé à partir des trois m1 droites (M8918, M2336, M2337) (Annexe 1).

1. 2. 4. 3. 1. Description du crâne et de la denture supérieure

Le crâne M8917 conserve partiellement son rostre avec le prémaxillaire droit, les maxillaires et la partie postérieure du nasal (Figure 59). Le rostre a un aspect très fin et pincé en raison de la constriction des maxillaires à hauteur des orbites. Les sinus frontaux sont plats. La constriction antorbitale est relativement large tandis que la constriction post-orbitale est au contraire très étroite. Les ectorbitaux sont très apointés et orientés vers l'arrière. La jonction des ectorbitaux avec la partie supérieure du frontal accuse une légère dépression. Les arcades zygomatiques sont robustes et à leur jonction avec le maxillaire, le jugal est presque plat. Ainsi, le bas de l'orbite ne forme pas de relief avec le maxillaire. La partie postérieure du frontal est conservé et indique une lyre marquée et en relief (Figure 59). Le crâne M8915 conserve un frontal dont les ectorbitaux ont la même morphologie que M8917 : apointés, orientés vers l'arrière et formant une légère concavité à leur jonction avec la partie supérieure du frontal (Figure 59). La lyre est également marquée tandis que le pariétal qui forme la boîte crânienne est d'aspect grumeleux. Le triangle occipital est fortement développé vers l'arrière et les côtés forment deux crêtes séparées de la boîte crânienne (Figure 59).

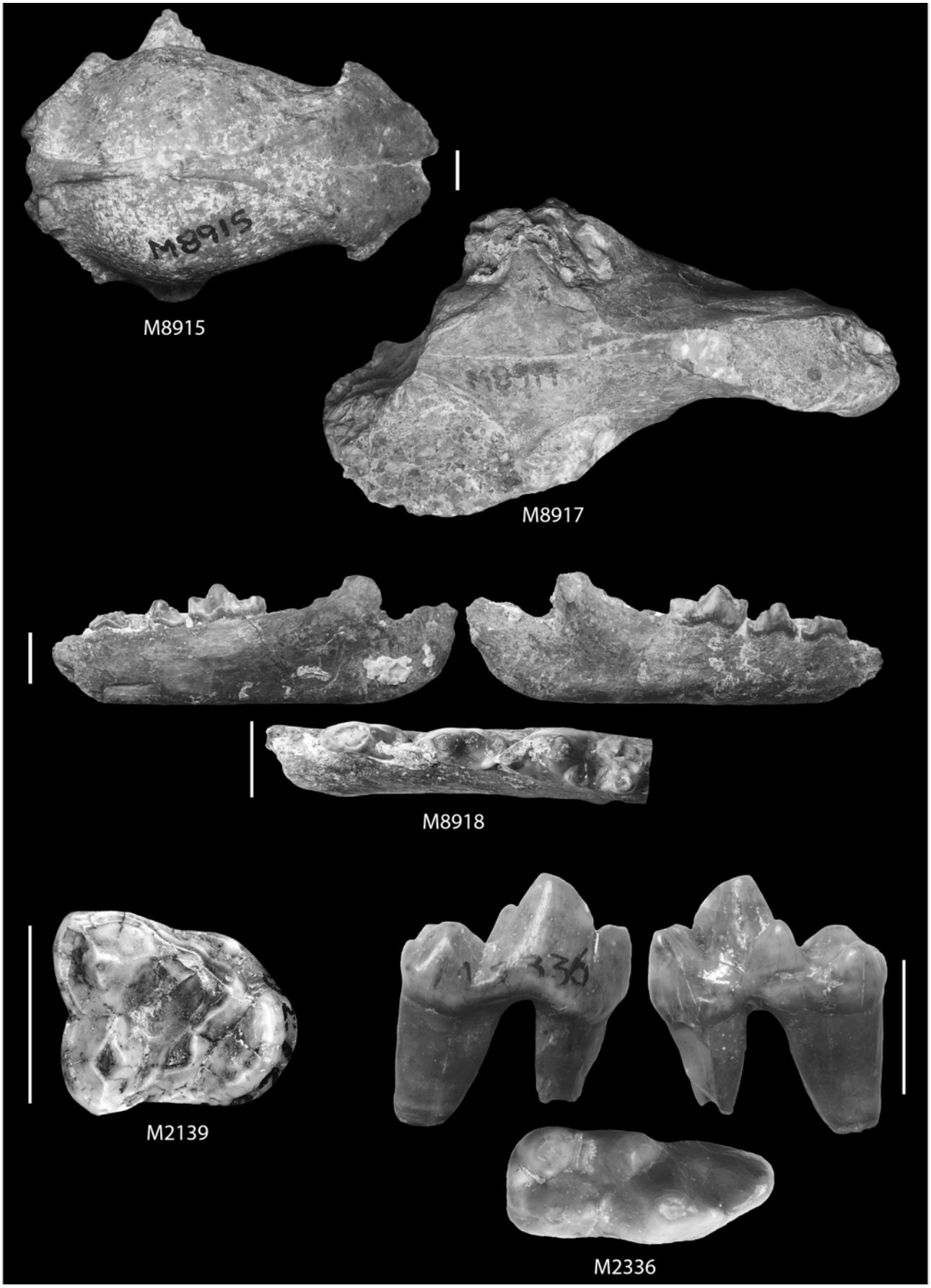


Figure 59. Planche de *Nyctereutes makapani* nov. sp.

M8915. arrière-crâne ; **M8917.** Rostre ; **M8918**. Mandibule droite portant p3 à m1 ; **M2139.** M1 droite ; **M2336.** m1 droite

Le crâne M8917 comporte une M1 conservant le paracône, orienté mésialement, qui est fortement développé par rapport au protocône (Figure 59). La dent est sub-carrée avec une longueur et une largeur quasi similaire. Le paracône et le métacône sont de taille similaire tandis que l'ectoflexus est marqué. Les parastyle et métastyle sont développés, formant une petite pointe courte. Une légère constriction est présente à la jonction trigone-talon. Le protocône, flanqué d'un protoconule, est de taille similaire à l'entocône (Figure 59). L'hypocône, très large, se développe tout le long de la face linguale. Enfin, le bourrelet mésial est fortement développé et situé légèrement en-deçà du *crista* qui relie le protocône, le protoconule et le paracône (Figure 59). La M2 semble de taille relativement petite par rapport à celle de la M1. L'état de conservation ne permet pas d'observer les cuspides. La forme générale en haricot montre un bord distal concave (Figure 59).

1. 2. 4. 3. 2. Description de la mandibule et de la denture inférieure

La mandibule M8918 est robuste avec les bords inférieur et supérieur parallèles. Une légère diminution progressive de la hauteur du corps mandibulaire, depuis la partie postérieure en direction de la symphyse est observée (Figure 59). Un lobe sub-angulaire est présent bien que seul la base de la branche montante soit conservée. Le début de la fosse massétérique est peu marqué et descend très bas, quasiment jusqu'à la limite inférieure de la mandibule, sous la m3 (Figure 59).

Concernant les prémolaires, seule la p4 comporte une cuspide postérieure, haute et fine dont l'arête mésiale est pincée. La cuspide postérieure est également peu individualisée du protoconide (Figure 59). Le protoconide est orienté perpendiculairement par rapport au collet, formant une pente relativement abrupte jusqu'en partie mésiale (Figure 59). Les prémolaires sont évasées en raison du talon plus large que la partie mésiale, notamment pour la p4 (Figure 59). Le contour du talon forme un replat et le cingulum ne comporte pas de bourrelet. La m1 est robuste et aucune constriction n'est présente à la jonction trigonide talonide. Le trigonide est composé d'un paraconide légèrement plus court que le protoconide tandis que le métaconide est fortement développé (Figure 59). Ce dernier est haut, large, arrondi en partie apicale et orienté vers l'arrière. Le talonide a une morphologie simple composé d'un entoconide dont le développement est similaire à celui de l'hypoconide. Un *tuberculum intermedium* peut être présent, sous forme de cuspide additionnelle relativement bien développée et arrondie. Le postcingulid est développé, formant un large bourrelet sur le bord distal (Figure 59).

1. 2. 4. 3. 3. Comparaison du crâne et des dentures supérieure et inférieure

La morphologie crânienne et la taille des spécimens de Makapansgat n'est pas distincte de *N. terblanchei* (Tableau 25). En revanche, la M1 M2139 l'est suffisamment pour justifier une distinction spécifique. La différence majeure est la légère constriction à la jonction entre le trigone et le talon

N. makapani	N	Range	Moy.	S.D.
DMD P4	1		11,32	
DVL P4	1		7,95	
DMD M1	2	11,36-11,54	11,42	
DVL M1	2	12,99-13,72	13,66	
DMD p3	1		9,03	
DVL p3	1		3,85	
DMD p4	1		9,93	
DVL p4	1		4,66	
DMD m1	3	15,14-17,19	16,14	0,93
DVL m1	3	6,76-7,25	7,02	0,21

Tableau 25. Mesures crâniennes et dentaires de *N. makapani*.

N. brevirostris - STS 137.2	
L. prémolaires supérieures	35,31
L. molaires supérieures	19,18
DMD/DVL C	5,76-7,84
DMD/DVL P1	4,33-3,13
DMD P2	7,15
DMD P3	8,53
DMD/DVL P4	14,77-7,28
DMD/DVL M1	12,14-14,76
DMD/DVL M1	7,37-11,13

L. cf. *mesomelas* - STS 137.1	
DMD/DVL p1	3,85-2,97
DMD/DVL p2	7,25-3,63
DMD/DVL p3	8,25-3,9
DMD/DVL p4	9,35-4,20
DMD/DVL m1	18,64-7,08
DMD/DVL m2	8,77-6,98
DMD/DVL m3	4,55-3,64

Tableau 26. Mesures crâniennes et dentaires de STS137.2 (*N. brevirostris*) et STS137.1 (*L.* cf. *mesomelas*).

de la dent chez M2139 que l'on ne retrouve pas sur le spécimen KA1290 (Figure 54). En outre, le spécimen de Makapansgat a un trigone tréflé en raison des métastyle et parastyle bien développés, formant une pointe à chaque angle (bucco-mésial et bucco-distal). Le spécimen KA1290 ne conserve que le métastyle qui est moins développé, ne formant pas de pointe à l'angle bucco-distal (Figure 54). De plus, l'ectoflexus est fortement marqué chez M2139 tandis que le bord buccal chez *N. terblanchei* montre un ectoflexus peu marqué. La M1 de Makapansgat diffère également de *N. lockwoodi*, *N. abdeslami* et *N. barryi* car aucune de ces espèces n'a un trigone tréflé et cette forme arrondie pour le talon (Figure 57).

A l'instar du matériel crânien, la mandibule est similaire aux autres espèces de *Nyctereutes* fossiles. Il en va de même pour la morphologie des prémolaires. La m1 est similaire à *N. abdelslami* et *N. barryi* en raison de l'absence de l'angle bucco-mésial qui est présent chez *N. terblanchei*.

1. 2. 4. 3. 4. Diagnose

N. makapani nov. sp. se caractérise par une M1 dont le talon est arrondi, et la constriction à la jonction trigone-talon est marquée sur les deux faces mésiale et distale. Le trigone a un aspect tréflé en raison du développement en pointe des parastyle et métastyle. La m1 est fine et ne présente pas d'angle bucco-mésial.

1. 2. 4. 4. Révision de *Canis brevirostris* Ewer, 1956

C. brevirostris est décrit par Ewer (1956b), à partir du crâne et de la mandibule STS137, comme étant une espèce de chacal fossile de

taille relativement petite (Tableau 26). Identifié dans le Membre 4 de Sterkfontein, aucune mention n'en a jamais été faite ailleurs, exceptée une affiliation à l'espèce dans le Membre 3 de Makapansgat Limeworks (Reed 1996) (cette dernière est finalement rapportée à *N. makapani*, cf. *supra*).

Ewer (1956b) affirme que le crâne et la mandibule appartiennent à un seul individu car l'occlusion est parfaite. Après révision du matériel, il semble au contraire que le crâne appartienne à un individu de plus petite taille que la mandibule. Lorsque l'on met les deux éléments en occlusion la canine supérieure arrive au niveau de l'alvéole de la p1 alors qu'elle devrait se trouver devant celle-ci avec en plus un diastème entre les deux (Figure 60). De plus, le talon des molaires supérieures indique

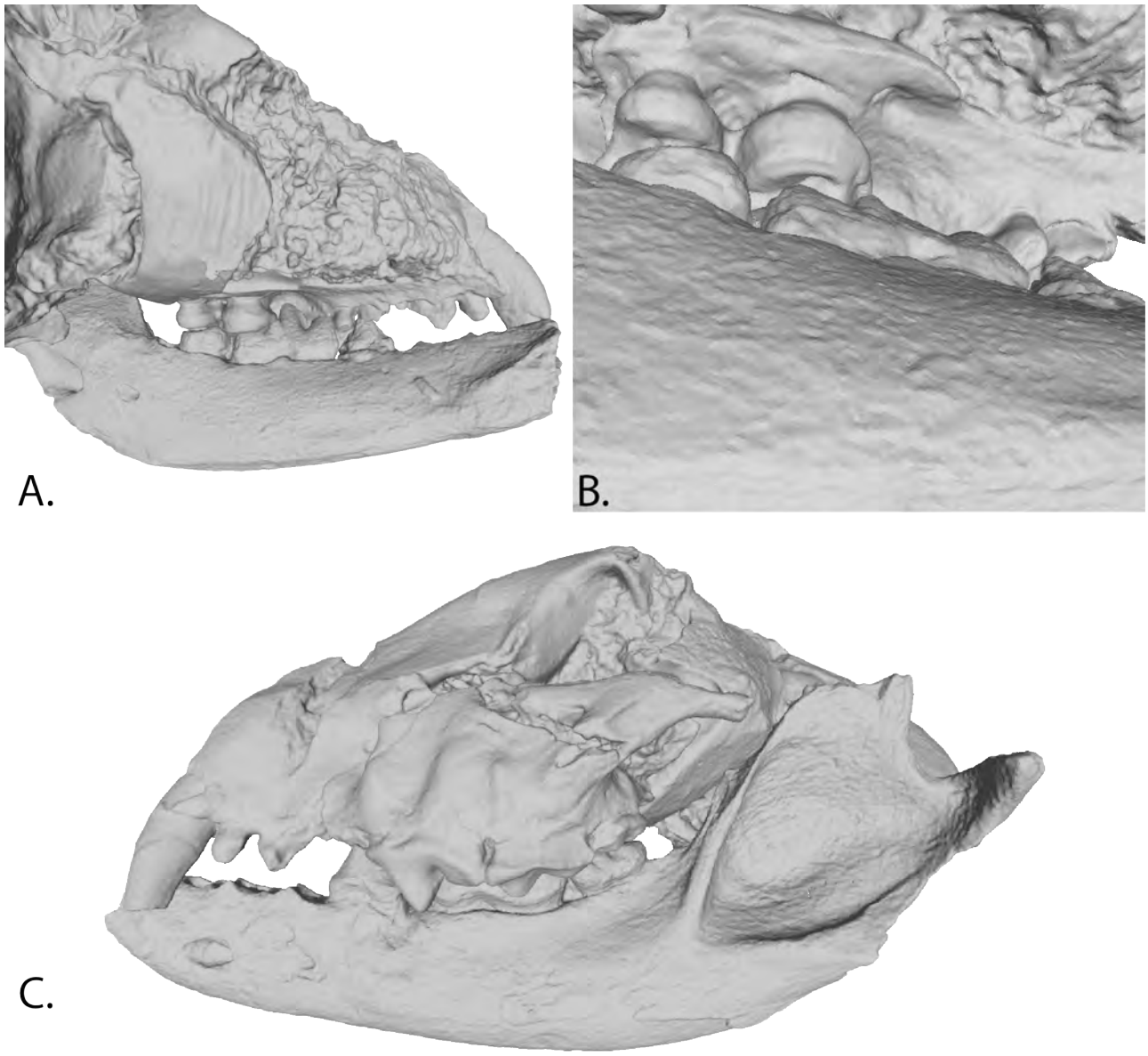


Figure 60. Scan du spécimen STS137 (©Adams *et al*., 2015, www.morphosource.org).

A. face linguale de la mandibule gauche **B.** détail de l'occlusion de la denture inférieure et supérieure ; **C.** face buccale de la mandibule gauche et face gauche du crâne.

un décalage avec le talonide de la m1 et la m2 car ils dépassent largement du bord lingual des dents inférieures. Ils devraient au contraire parfaitement s'imbriquer l'un dans l'autre puisque les bassins des molaires supérieures sont le négatif des cuspides inférieures (Figure 60). Le crâne étant déformé, il est compliqué d'observer d'autres éventuels rapports de proportion entre ce dernier et la mandibule. Toutefois, la rangée dentaire supérieure n'accuse aucune déformation et l'occlusion avec la rangée dentaire inférieure devrait correspondre parfaitement s'il s'agissait du même individu, ce qui ne semble pas être le cas (Figure 60).

Matériel :
Sterkfontein Mb.4 : crâne sub-complet portant P1, P2, P3, P4, M1, M2 gauche (STS137.2) ; mandibule gauche portant p4, m1, m2 (STS137.1)
Le NMI est de deux individus car les stades d'usure ne correspondent pas entre le crâne dont les dents sont très usées et la mandibule dans les dents sont usées (Annexe 1).

1. 2. 4. 4. 1. Description du crâne et de la denture supérieure

Le rostre du crâne STS137.2 conserve son côté gauche avec le maxillaire portant la canine et l'ensemble de la série jugale (Figure 61). Un fragment de jugal correspondant au départ de l'arcade zygomatique est conservé. De profil, le museau semble très court mais cela est dû à une déformation du crâne avec le frontal qui vient s'écraser sur le maxillaire, raccourcissant la longueur entre les deux . De plus, la partie antérieure du crâne (maxillaire, jugal, frontal, palais) et la partie postérieure (pariétal, occipital, temporal, basisphénoïde) ont été recollées l'une contre l'autre alors qu'il manque une partie intermédiaire (partie postérieure du frontal), donnant également l'impression d'un crâne court (Figure 61). En vue supérieure, le frontal est un peu déformé au niveau de l'ectorbital gauche. La constriction entorbitale est peu marquée, l'ectobital droit est apointé, orienté vers l'arrière et forme une dépression à sa jonction avec la partie supérieure du frontal. La morphologie de la constriction post-orbitale ne peut pas être observée car manquante (Figure 61). Le pariétal formant la boîte crânienne est conservé des deux côtés. La surface osseuse du pariétal est grumeleuse et la crête sagittale est épaisse et haute. La partie de la lyre rejoignant la crête sagittale est conservée et cette dernière semble fortement marquée car en relief (Figure 61). L'occipital n'est représenté que par la pointe supérieure du triangle occipital qui indique que ce dernier se développait en arrière de la boîte crânienne. Le côté droit est conservé et forme une crête développée (Figure 61). En vue inférieure, seul le maxillaire gauche est conservé aux côtés de la partie centrale du basisphénoïde.

Le protocône de la P1 est orienté vers l'arrière et aucune cuspide additionnelle n'est présente. La P4 comporte un paracône légèrement plus long que le métacône tandis que le protocône est bien développé, formant une petite cuspide ronde orientée lingualement (Figure 61). La M1 est sub-complète, seul manque l'angle bucco-distal du métacône. Le paracône et le métacône sont subégaux et il n'y a pas d'ectoflexus entre les deux, le bord buccal étant même particulièrement droit (Figure 61).

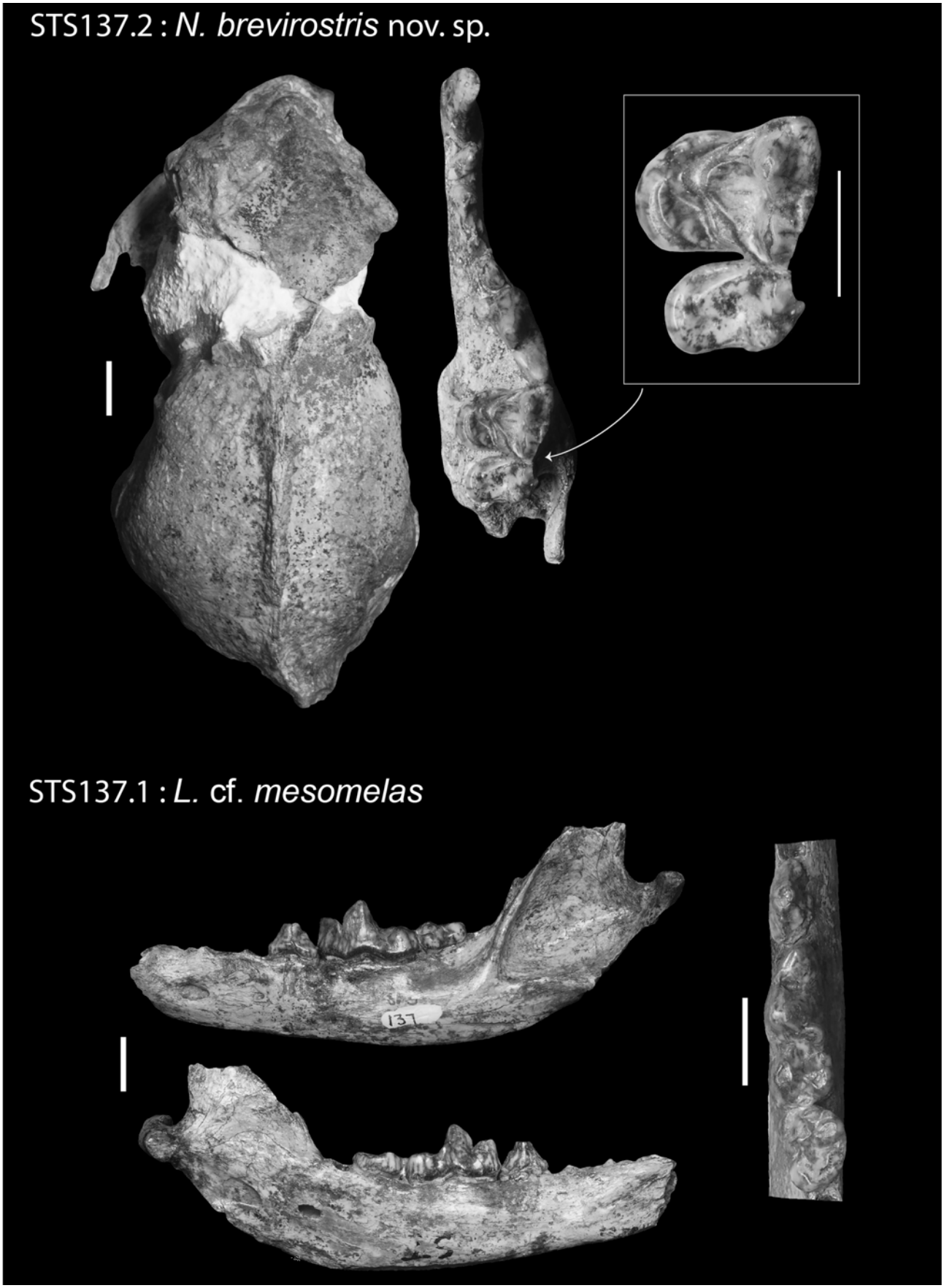


Figure 61. Planche des spécimens STS137.1 (mandibule droite, *L.* cf. *mesomelas*) et STS137.2 (crâne, *N. brevirostris* nov. sp.).

Les parastyle et métatstyle sont développés mais peu appointés. La dent comporte une constriction à la jonction trigone-talon. Les cuspides du talon sont usées mais le protocône et l'entocône semblent de taille subégale tandis que l'hypocône, épais, se développe sur le bord lingual de la dent (Figure 61). Un entoconule est situé entre l'entocône et le métacône. Le cingulum mésial forme un épais bourrelet qui est situé en-deçà du *crista* reliant le métacône, l'entocône et l'entoconule (Figure 61). La M2 est grande proportionnellement à la taille de la M1. Elle est composée d'un paracône plus grand que le métacône tandis que le bourrelet mésial est développé (Figure 61).

1. 2. 4. 4. 2. Description de la mandibule et de la denture inférieure

L'hémi-mandibule droite STS137.1 a un corps mandibulaire épais conservé sur toute sa longueur et porte p4, m1, m2 (Figure 61). La branche verticale est sub-complète avec la pointe du processus coronoïde et le processus angulaire manquants. La fosse massétérique est relativement marquée (Figure 61).

La p4 comporte un protoconide flanqué d'une cuspide postérieure. La dent est cassée en partie distale et il n'est pas possible d'observer la présence éventuelle d'une cuspide additionnelle (Figure 61). La m1 a un trigonide occupant les 2/3 de la dent. Le protoconide est plus développé que le paraconide tandis que le métaconide est peu développé. Une constriction en face buccale est présente à la jonction trigonide-talonide. L'hypoconide est deux fois plus grand que l'entoconide et un *tuberculum intermedium* est présent en face linguale (Figure 61). La m2 comporte un protoconide et un métaconide en partie mésiale ainsi qu'un hypoconide et un entoconide en partie distale tandis qu'une cuspide additionnelle est présente en face buccale entre le protoconide et l'hypoconide (Figure 61).

1. 2. 4. 4. 3. Comparaison du crâne et de la denture supérieure

La boîte crânienne du spécimen STS137 comporte des caractéristiques propres au genre *Nyctereutes* telles que décrites pour *N. terblanchei* et *N. makapani* (cf. *supra*) : surface du pariétal qui grumeleuse, crête sagittale et lyre fortement développées, ectorbital fin, apointé, orienté vers l'arrière et situé en-dessous de la partie supérieure du frontal (Figure 54) ; (Figure 59). Ewer (1956b) produit une analyse métrique pour caractériser *C. brevirostris*, indiquant que le ratio P4/molaires place le spécimen parmi le champ de variation de *L. adusta*. En effet, STS137.2, à l'instar de l'ensemble des espèces de *Nyctereutes* fossiles, adopte un rapport de longueur entre les parties sécante et broyeuse de la denture similaire à celui de *L. adusta* (Figure 62).

La première molaire supérieure de STS137.2 comporte les caractéristiques propres au genre *Nyctereutes* présentes pour *N. terblanchei* et *N. makapani* : bourrelet cingulaire mésial, développement subégal du protocône et du paracône, hypocône épais (Figure 54) ; (Figure 59). Toutefois, des différences morphologiques qui semblent propre au spécimen ne permettent pas de le rattacher aux deux espèces de *Nyctereutes* du *Cradle of Humankind*. Tout comme pour *N. makapani*, STS137.2

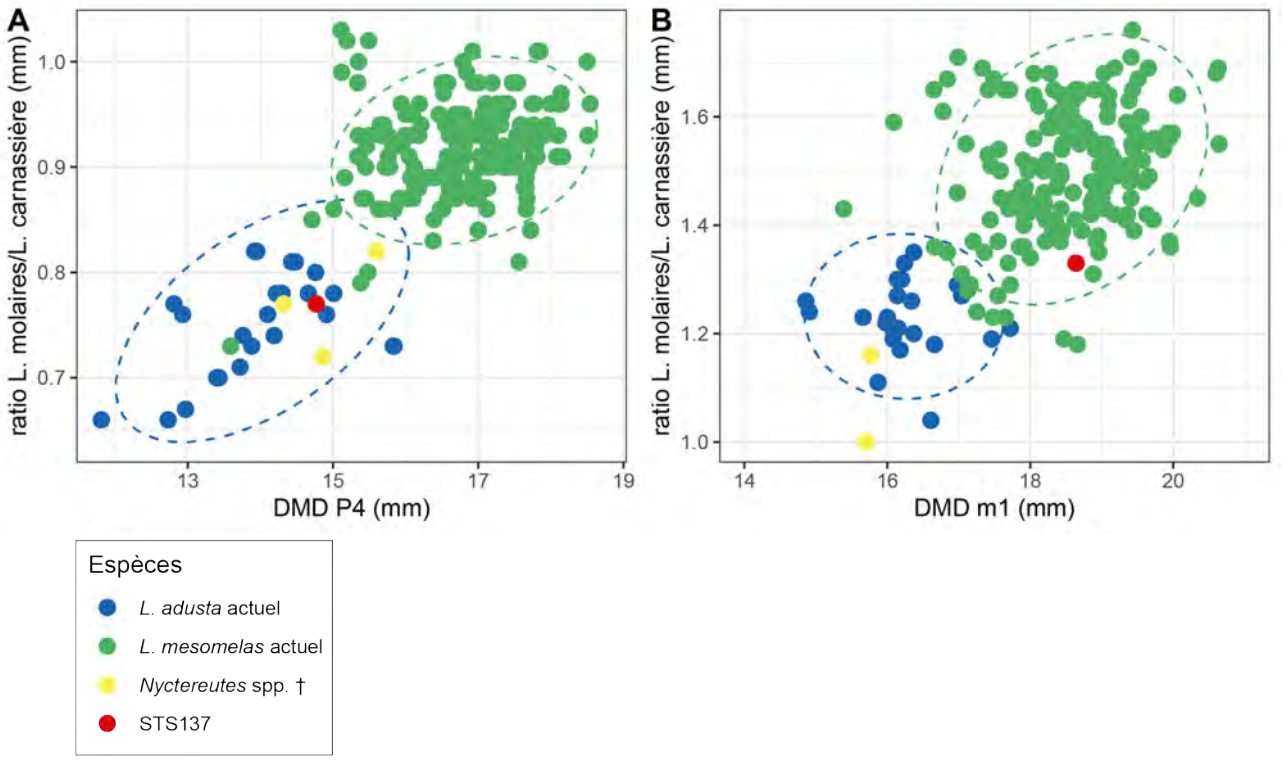


Figure 62. Diagrammes bivariés du ratio des carnassières (P4, m1) comparé à la longueur des chacals fossiles-actuels, et des chiens viverrins fossiles.

comporte une légère constriction à la jonction trigone-talon mais le talon est plus allongé et moins arrondi que pour le spécimen de Makapansgat, tandis que *N. terblanchei* ne comporte aucune constriction (Figure 54). De plus, le bord buccal de la M1 est rectiligne avec une absence complète d'ectoflexus tandis que ce dernier est fortement marqué chez *N. makapani* et peu marqué chez *N. terblanchei* (Figure 54) ; (Figure 59). La constriction marquée du talon diffère de la morphologie de *N. abdeslami* et *N. lockwoodi* (Figure 57). En revanche, la morphologie générale de *N. barryi* se rapproche davantage de STS137.2, ce qui pourrait d'ailleurs expliquer la première identification du spécimen de Laetoli par Barry en 1987 à *Canis* aff. *brevirostris* (Werdelin & Sanders 2010). *N. barryi* comporte des métastyle et parastyle relativement bien développés au contraire de l'ectoflexus. Ainsi, le bord buccal tend à être plus droit que chez les autres *Nyctereutes* fossiles, comme pour STS137.2. Néanmoins, chez ce dernier l'ectoflexus est complètement absent et le bord est rectiligne. De plus, le cingulum mésial est plus fin chez *N. barryi* que chez STS137.2, tandis que la constriction à la jonction trigone-talon est plus marquée chez le spécimen de Laetoli (Figure 57).

1. 2. 4. 4. 4. Comparaison de la mandibule et de la denture inférieure

La morphologie de la mandibule n'est pas décrite par Ewer (1956b) qui ne fait qu'une analyse métrique. Le corps mandibulaire est robuste mais les bords inférieur et supérieur ne sont pas parallèles comme chez *Nyctereutes* (Figure 56). De plus, bien que le processus angulaire soit manquant, tout comme l'extrémité de la branche horizontale, aucune lobe et angle sub-angulaire ne

semble se profiler tel que décrits pour *Nyctereutes* (Figure 56). Enfin, le processus coronoïde n'est pas positionné à l'aplomb de la branche horizontale comme chez *Nyctereutes* mais est orienté vers l'arrière comme chez *Lupulella*. Le bord lingual de la p4 n'est pas pincé comme chez *Nyctereutes*. La m1 comporte un trigonide occupant près des 2/3 de la dent, à l'instar de *Lupulella*. Contrairement à *Nyctereutes*, le métaconide n'est que peu développé par rapport à la taille du protoconide. Une constriction en face linguale à la jonction trigonide-talonide est présente comme chez *Lupulella*. De plus, l'hypoconide tend à être deux fois plus grand que l'entoconide comme chez les chacals tandis que les cuspides sont de taille subégale chez les chiens viverrins (Figure 56). Le spécimen STS137 a donc une morphologie se rapportant au genre *Lupulella* et plus précisément à *L.* cf. *mesomelas* en raison de la présence d'un *tuberculum intermedium*, ce dernier étant présent dans 66,7% des cas (n= 84) chez *L. mesomelas* (Thabard & Fourvel 2025). Ewer (1956b) indique d'ailleurs que le ratio m1/molaires intègre le champ de variation de *L. mesomelas* (Figure 62).

1. 2. 4. 4. 5. Diagnose amendée

N. brevirostris est représenté par le crâne STS137.2 et se caractérise par une M1 dont le bord buccal est rectiligne en raison de l'absence d'ectoflexus. La constriction à la jonction trigone-talon est marquée. Un entoconule est situé entre l'entocône et le métacône. Enfin, le cingulum mésial forme un épais bourrelet cingulaire.

1. 2. 4. 5. Le matériel postcrânien : distinction entre les genres *Lupulella* et *Nyctereutes*

Le matériel postcrânien représente 179 restes osseux pour lesquels 64 identifications génériques ou spécifiques (lorsque le matériel est associé à des restes cranio-dentaires) sont produites. Aucun critère de diagnose ne permet de discriminer les deux espèces actuelles de chacal africain et ce constat est valable pour le registre fossile. Les comparaisons sont faites à partir de l'espèce *L. mesomelas* car le matériel de comparaison est plus abondant que pour *L. adusta*. Le genre *Nyctereutes* est aujourd'hui monospécifique avec comme seul représentant *N. procyonoides* mais aucune distinction morphologique n'est identifiée pour les différentes espèces fossiles et les identifications spécifiques sont faites à partir du matériel dentaire. L'étude du matériel actuel met en évidence des différences morphologiques nettes entre les deux genres *Lupulella* et *Nyctereutes*, ce que l'on retrouve aussi dans le registre fossile.

Matériel :
Lupulella sp. :
Makapansgat Mb. 3 : calcanéum gauche (11214M)
Kromdraai Mb.2 : radius proximal droit (KW8583) ; radius proximal gauche (KW10724) ; diaphyse de radius indéterminé (KW9967C) ; MT2 droit (KW9957)

Swartkrans Mb.1 : radius proximal gauche (SK9542) ; MT4 proximal gauche (SK4793) ; MT5 proximal droit (SK13131) ; calcanéum gauche (SK5864)
Kromdraai B : MT3 proximal droit (KB2246)
Kromdraai A : humérus distal gauche (KA276) ; fémur distal droit (KA286) ; fémur distal gauche (KA260) ; tibia distal gauche (KA140) ; talus droit (KA143)
Swartkrans Mb.2 : humérus distal gauche (SK6373, SK14017, SK195) ; radius proximal droit (SK2695, SK753) ; radius distal gauche (SK855, SK10591) ; scapholunaire droit (SK2716) ; MC1 proximal gauche (SK2707) ; MC2 proximal gauche (SK2870, SK11498) ; MC5 proximal droit (SK2693) ; tibia complet gauche (SK10760) ; tibia distal gauche (SK677) ; calcanéum droit SK1655) ; MT3 proximal gauche (SK11173)
Swartkrans Mb.3 : humérus distal gauche (SK33412) ; radius distal gauche (SK4585) ; ulna proximal droit (SK22448) ; ulna proximal gauche (SK46724, SK36247) ; diaphyse droite d'ulna (SK38147) ; MC1 proximal gauche (SK35136, SK33263) ; MC2 proximal droit (SK36429 ; SK38567+SK38571) ; MC3 proximal droit (SK33689, SK26812) ; MC5 proximal droit (SK27354+SK27447) ; MC5 proximal gauche (SK29490, SK27979, SK26193, SK22964) ; calcanéum gauche (SK201128) ; MT2 proximal gauche (SK39406) ; MT4 proximal droit (SK31872) ; MT4 proximal gauche (SK36903)
Swartkrans indéterminé : tibia distal droit (SK470)
N. terblanchei :
Swartkrans Mb.2 : MC4 proximal droit (SK2792)
Swartkrans Mb. 3 : humérus distale droit (SK40151) ; ulna proximal droit (SK19531 ; SK29535) ; MC4 proximal droit (SK34496d)
Le NMI est de deux, calculé à partir des deux ulnas proximaux droits (SK19531, SK29535)
Kromdraai A : fémur proximal gauche (KA288)
***N. makapani* :**
Makapansgat Mb.3 : humérus distal droit (12332M) ; humérus distal gauche (3975M) ; radius proximal droit (2552M) ; talus gauche (2022.16M)

1. 2. 4. 5. 1. Description et comparaison du membre antérieur

L'ensemble des éléments du membre antérieur des chacals et chiens viverrins fossiles intègre le champ de variation de *Lupulella* spp. et est distinctement plus grand que *N. procyonoides* (Tableau 27) ; (Tableau 28).

Les humérus ne sont représentés que par des épiphyses distales (Figure 63). Cette dernière, en vue distale, est caractéristique de *Lupulella* lorsque l'épicondyle médial est plus long que l'épicondyle latéral tandis que pour *Nyctereutes* les deux tendent à être de longueur subégale (Figure 63). De plus, la fosse supratrochléaire est étroite chez *Lupulella* tandis qu'elle est élargie chez *Nyctereutes* (Figure 63).

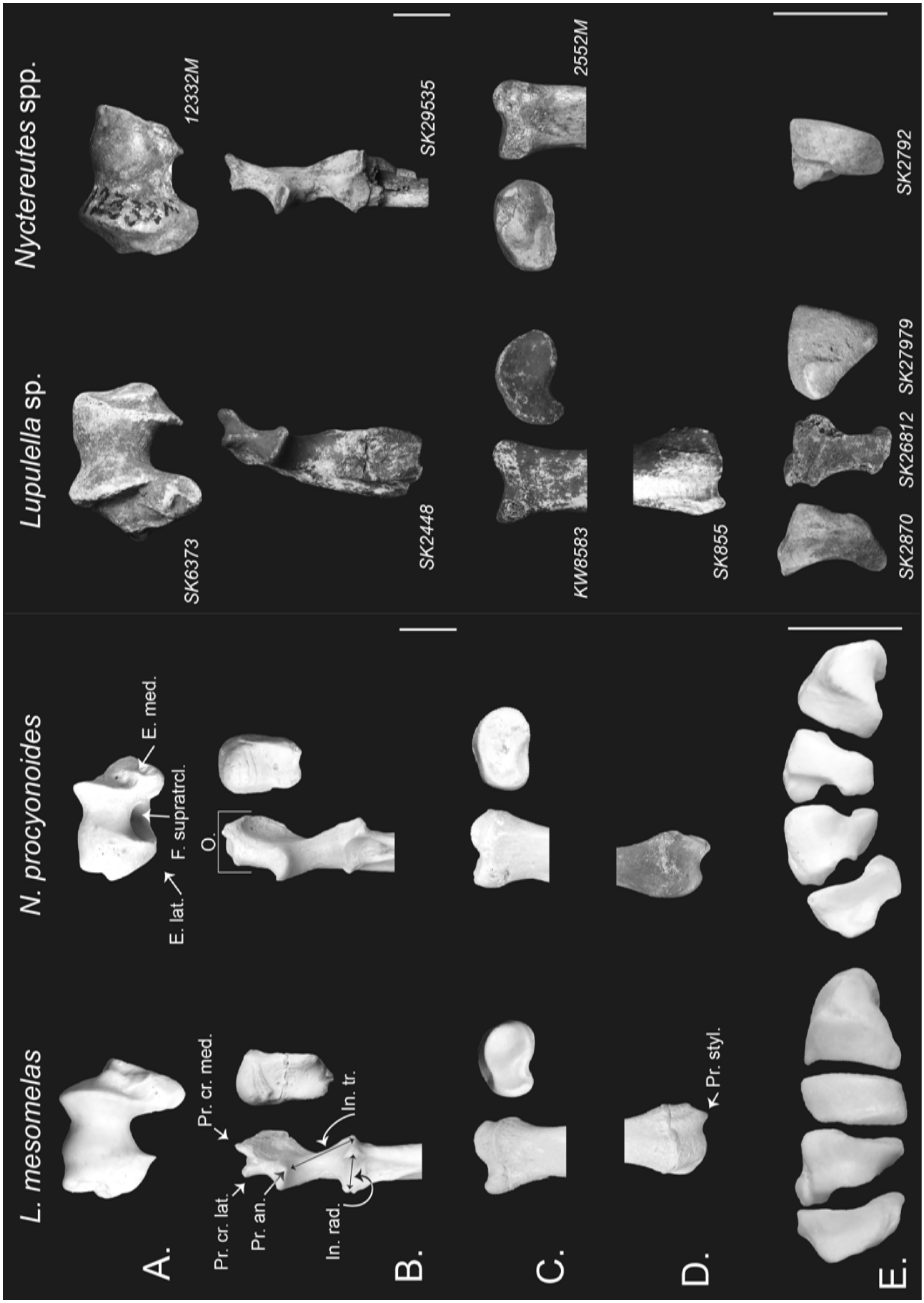


Figure 63. Membre supérieur et métacarpes de *Lupulella* et *Nyctereutes*. Echelle = 1cm.

A. humérus distal droit, face distale ; **B.** ulna proximal droit, faces antérieure et proximale ; **C.** radius proximal droit, faces antérieure et proximale ; **D.** radius distal droit, face antérieure ; **E.** métacarpes 2 à 5 droits, face proximale.
L. mesomelas : **A. – D.** CG1983-948, MNHN, actuel.
N. procyonoides : **A. – B.** CG1887-572, MNHN, actuel ; **C.-D.** CG1888-665, MNHN, actuel ; **E.** CG1888-664, MNHN, actuel.
Lupulella sp. : **SK6373.** Humérus distal gauche ; **SK2448.** ulna proximal droit ; **KW8583.** radius proximal droit ; **SK855.** radius distal gauche ; **SK2870.** MC2 gauche ; **SK26812.** MC3 droit ; **SK27979.** MC5 gauche.
Nyctereutes spp. : **12332M.** humérus distal gauche ; **SK29535.** Ulna proximal gauche ; **2552M** radius proximal droit ; **SK2792.** MC4 droit.
Pr. cr. lat.= processus crânial latéral ; **Pr. cr. med.**= processus crânial médial ; **In. tr.**= incisure trochléaire ; **In. rad.**= incisure radiale ; **Pr. an.**= processus ancôné ; **E. lat.**= épicondyle latéral ; **E. med.**= épicondyle médial ; **F. supratrcl.**= fosse supratrochléaire.

La fosse supratrochléaire de l'humérus arrondie chez *Nyctereutes* est le reflet d'un olécrâne arrondi, ce qui s'observe bien en vue proximale, tandis que ce dernier est plus étroit et allongé antéro-postérieurement chez *Lupulella* (Figure 63). Les processus crâniaux médial et latéral sont bien développés et saillants chez *Lupulella* tandis que *Nyctereutes* seul le processus crânial médial est développé (Figure 63). De plus, la distance entre les processus crâniaux et le processus anconé est courte chez *Lupulella* tandis qu'elle est plus importante chez *Nyctereutes* (Figure 63). Enfin, l'incisure trochléaire descend en-dessous de l'incisure radiale chez *Nyctereutes* tandis que chez *Lupulella* l'incisure trochléaire se termine à hauteur de l'incisure radiale (Figure 63).

Chez *Lupulella*, l'épiphyse proximale du radius en vue proximale comporte une encoche marquée sur le bord antérieur tandis qu'elle n'est pas présente chez *Nyctereutes* qui a un bord antérieur relativement droit (Figure 63). L'épiphyse distale du radius est large chez *Lupulella* avec, en vue antérieure, le côté latéral qui déborde plus largement du bord de la diaphyse que chez *Nyctereutes*. De plus, le processus styloïde est moins développé chez *Lupulella* que chez *Nyctereutes* (Figure 63).

Les métacarpes sont représentés par les doigts 5, 4, 3 et 2 avec des morphologies générales très distinctes pour chacun des genres. Le métacarpe 5 chez *Lupulella* a un bord postérieur qui est droit tandis que ce dernier comporte une encoche chez *Nyctereutes* (Figure 63). Le métacarpe 4 chez *Nyctereutes* comporte deux facettes articulaires : la facette rectangulaire principale et une petite facette sub-carrée à l'angle antéro-médial. Le genre *Lupulella* ne comporte que la facette rectangulaire principale (Figure 63). Le métacarpe 3 chez *Nyctereutes* est très robuste et comporte une constriction marquée en partie postérieure, en raison d'une encoche sur la face latérale et d'une autre sur la face médiale. Chez *Lupulella* le métacarpe 3 est beaucoup plus fin et seule la face médiale comporte une encoche en partie antérieure (Figure 63). Enfin, le métacarpe 2, tout comme

Membre antérieur	Nombre	Range	Moy.	S.D.	Nombre	Range	Moy.	S.D.
	DAPD humérus				DTD humérus			
Lupulella sp. †	4	14,7-20,15	18,31	2,49	4	21,58-24,35	22,93	1,32
N. makapani					1		18,17	
N. terblanchei	1		15,94		1	18,89		
L. mesomelas	11	17,46-20,77	19,71	1,16	11	21,73-25,74	24,21	1,13
L. adusta	8	17,41-20,87	18,61	1,31	8	18,9-25,45	22,77	2,16
N. procyonoides	6	12,8-14,64	13,73	0,72	6	18,1-20,47	18,94	1,07
	DAPD trochlée humérus				DTD trochlée humérus			
Lupulella sp. †	4	9,15-10,48	9,74	0,56	4	14,01-18,6	16,58	1,90
N. makapani	2	11,01-11,24	11,13		1		21,1	
N. terblanchei					1		17,42	
L. mesomelas	11	8,99-10,3	9,85	0,46	11	14,22-19,13	17,54	1,44
L. adusta	8	8,49-9,72	9,41	0,49	8	14,82-18,45	16,61	1,13
N. procyonoides	8	6,89-7,22	7,09	0,12	8	12,47-14,55	13,74	0,87
	DAPP radius				DTP radius			
Lupulella sp. †	6	8,24-10,16	9,48	0,65	6	11,71-15,35	14,06	1,24
N. makapani	1		9,79		1		14,68	
L. mesomelas	8	7,94-9,46	8,73	0,51	8	12,65-14,3	13,42	0,55
L. adusta	5	8,8-9,6	9,22	0,35	7	12,14-14,15	13,09	0,77
N. procyonoides	8	6,63-7,33	6,88	0,25	8	9,31-12,06	10,12	0,87
	DAP diaphyse radius				DT diaphyse radius			
Lupulella sp. †	3	6,02-6,36	6,23	0,18	3	9,43-11,78	10,88	1,27
L. mesomelas	8	4,81-6,38	5,83	0,55	8	8,31-10,94	9,78	1,08
L. adusta	5	4,55-6,35	5,78	0,72	7	7,75-10,4	9,61	0,87
N. procyonoides	8	4,03-5,22	4,57	0,35	8	4,82-5,51	5,12	0,24
	DAPD radius				DTD radius			
Lupulella sp. †	3	9,34-10,56	10,05	0,63	3	14,46-17,79	15,89	1,72
L. mesomelas	8	8,52-10,64	9,59	0,84	8	16,7-17,99	17,25	0,46
L. adusta	6	8,32-11,27	10,11	0,98	6	14,83-19,12	16,48	1,94
N. procyonoides	8	6,5-8,34	7,67	0,58	8	9,47-13,29	11,81	1,09
	DAP incisure trochléaire ulna				Hauteur incisure trochléaire			
Lupulella sp. †	1		10,9		2	12,2-13,02	12,61	
L. mesomelas	8	9,68-11,81	10,82	0,83	8	11,76-14,61	12,74	0,93
L. adusta	8	8,78-11,3	10,15	0,86	8	11,42-12,91	12,38	0,53
N. procyonoides	6	7,44-8,21	7,85	0,29	6	9,99-11,79	11,01	0,79
	DAP processus styloïde				DT processus styloïde			
Lupulella sp. †	1		5,65		1		3,6	
L. mesomelas	8	5,28-7,73	7,04	0,75	8	3,39-5,76	4,62	0,91
L. adusta	8	5,47-6,91	6,54	0,61	8	3,54-4,36	3,87	0,33
N. procyonoides	4	4,05-4,99	4,64	0,41	6	3,71-4,75	4,06	0,43

Tableau 27. Mesures du membre antérieur des chacals modernes et fossiles et *N. procyonoides*.

Métacarpes	Nombre	Range	Moy.	S.D.	Nombre	Range	Moy.	S.D.
	DAPP Mc1				DTP Mc1			
Lupulella sp. †	1		5,71		1		4,93	
	DAPP Mc2				DTP Mc2			
Lupulella sp. †	3	8,03-8,46	8,27	0,22	3	4,96-5,74	5,36	0,39
L. mesomelas	5	8,18-8,67	8,46	0,24	5	5,04-5,43	5,24	0,15
L. adusta	4	7,58-9,26	8,12	0,77	4	4,88-9,1	6,82	2,06
N. procyonoides	1		6,02		1		4,71	
	DAPP Mc4				DTP Mc4			
N. terblanchei	2	6,36-7,64	7		2	4,83-5,55	5,19	
L. mesomelas	5	7,98-8,32	8,11	0,14	5	4,47-5,78	5,29	0,61
L. adusta	4	7,12-8,58	7,73	0,68	4	3,83-4,88	4,49	0,47
N. procyonoides	1		5,4		1		2,64	
	DAPP Mc5				DTP Mc5			
Lupulella sp. †	5	7,52-8,03	7,7	0,22	5	7,45-8,82	8,07	0,52
L. mesomelas	4	7,6-8,38	8,02	0,33	4	7,69-8,6	8,15	0,5
L. adusta	4	6,67-8,29	7,36	0,67	4	5,77-7,31	6,65	0,74
N. procyonoides	1		4,77		1		5,95	

Tableau 28. Mesures des métacarpes des chacals modernes et fossiles et *N. procyonoides*.

le 3, est robuste chez *Nyctereutes* et comporte une constriction en partie postérieure en raison de la présence d'encoches sur les faces médiale et latérale. A l'inverse, chez *Lupulella*, le métacarpe 2 est fin et aucune constriction n'est présente (Figure 63).

1. 2. 4. 5. 2. Description et comparaison du membre postérieur

L'ensemble des éléments du membre antérieur des chacals et chiens viverrins fossiles intègre le champ de variation de *Lupulella* spp. et est distinctement plus grand que *N. procyonoides* (Tableau 29) ; (Tableau 30).

L'épiphyse proximale du fémur de *Lupulella* comporte un grand trochanter bien développé qui est à la même hauteur que la tête fémorale (Figure 64). Cette dernière est relativement éloignée du grand trochanter et est orienté sur le côté. Chez *Nyctereutes*, le grand trochanter est positionné plus bas que la tête fémorale et les deux sont rapprochés l'un de l'autre. En outre, la tête fémorale de *Nyctereutes* pointe en direction proximale (Figure 64). L'épiphyse distale de *Lupulella* est sub-rectangulaire en vue distale, en raison de la longueur de la trochlée. A l'inverse, chez *Nyctereutes* la trochlée est plus comprimée antéro-postérieurement conférant une forme sub-carrée à l'extrémité distale (Figure 64).

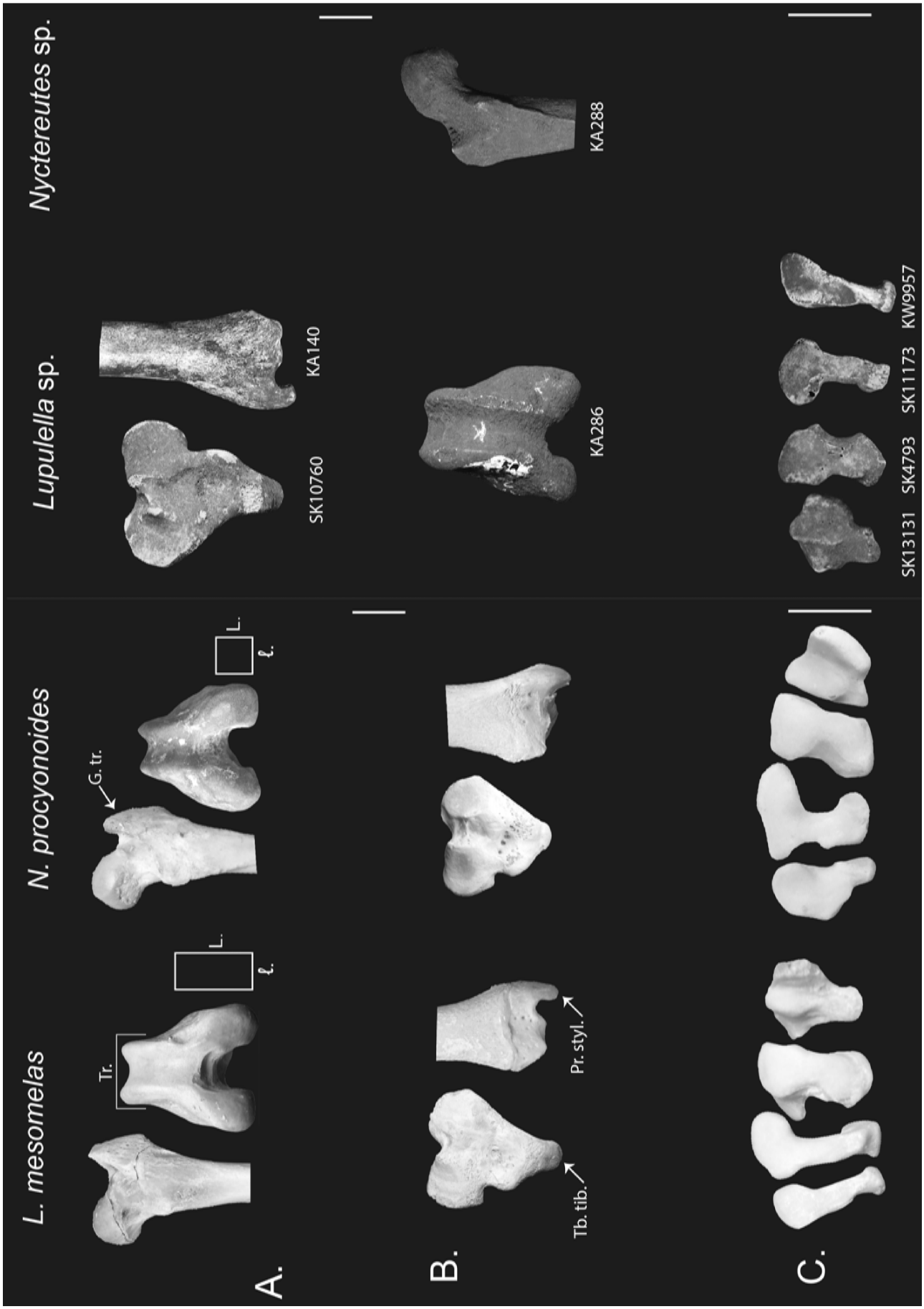


Figure 64. Membre inférieur et métatarses de *Lupulella* et *Nyctereutes*. Echelle = 1cm.

A. fémur proximal (face postérieure) et distal (face distale) droit ; **B.** tibia proximal (face proximale) et distale (face antérieure) droit ; **C.** métatarses 2 à 5 droits, face proximale.
L. mesomelas : **A.-B.** CG1909-131, MNHN, actuel ; **C.** CG1983-948, MNHN, actuel.
N. procyonoides : **A.** CG1928-1109, MNHN, actuel ; **B.** CG1887-572, MNHN, actuel ; **C.** CG1888-664, MNHN, actuel.
Lupulella sp. : SK10760. tibia proximal gauche ; **KA140.** tibia distal gauche ; **KA286.** fémur distal droit ; **SK13131.** MT5 droit ; **SKK4793.** MT4 gauche ; **SK11173.** MT3 gauche ; **KW9957** MT2 droit
Nyctereutes sp. : **KA288.** fémur proximal gauche.
Tr.= trochlée ; **G. tr.**= grand trochanter ; **Tb. Tib.**= tubérosité tibiale ; **Pr. styl.**= processus styloïde.

Membre inférieur	Nombre	Range	Moy.	S.D.	Nombre	Range	Moy.	S.D.
	DAP diaphyse fémur				DT diaphyse fémur			
Lupulella sp. †	1		9,71		1		9,39	
L. mesomelas	8	7,8-10,58	9,47	0,87	8	7,43-12,28	10,02	1,17
L. adusta	7	6,95-10,19	9,04	1,43	7	7,27-11,54	9,35	1,47
N. procyonoides	8	5,69-6,59	6,12	0,31	8	6,09-7,72	6,73	0,47
	DAPD fémur				DTD fémur			
Lupulella sp. †	2	24,65-24,78	24,72		2	22,58-22,96	22,77	
L. mesomelas	8	23,29-31,59	28,33	2,19	8	20,97-25,57	24,25	1,22
L. adusta	8	7,8-10,11	9,09	0,87	8	7,43-10,82	9,71	1,36
N. procyonoides	4	6,04-6,44	6,23	0,21	4	7,17-7,9	7,47	0,35
	DAPP tibia				DTP tibia			
Lupulella sp. †	1		28,22		1		26,02	
L. mesomelas	6	27,76-30,47	29,52	0,98	6	23,67-28,15	26,61	1,63
L. adusta	5	27,3-30,96	29,05	1,65	5	24,23-28,41	26,12	1,84
N. procyonoides	8	17,44-19,36	18,17	0,78	8	17,91-20,65	19,37	0,86
	DAP diaphyse tibia				DT diaphyse tibia			
Lupulella sp. †	2	8,94-10,4	9,67		2	9,13-10,6	9,86	
L. mesomelas	6	9,1-11,75	10,23	1,03	6	8,6-10,63	10,11	0,75
L. adusta	7	6,95-10,19	9,04	1,43	7	7,27-11,54	9,35	1,47
N. procyonoides	8	5,69-6,59	6,11	0,31	8	6,09-7,72	6,73	0,47
	DAPD tibia				DTD tibia			
Lupulella sp. †	4	10,51-14,47	11,93	1,77	4	14,48-15,92	15,16	0,72
L. mesomelas	6	11,54-13,51	12,86	0,68	6	16,26-18,69	17,99	0,88
L. adusta	5	10,4-12,99	11,92	1,06	5	17,23-22,2	19,28	2,35
N. procyonoides	8	8,95-10,86	9,94	0,57	8	12,2-14,88	13,58	0,79

Tableau 29. Mesures du membre inférieur des chacals modernes et fossiles et *N. procyonoides*.

Métatarses & tarsiens	Nombre	Range	Moy.	S.D.	Nombre	Range	Moy.	S.D.
	DAPP Mt2				DTP Mt2			
Lupulella sp. †	1		10,05		2	4,16-4,64	4,4	
L. mesomelas	5	9,69-10,59	10,28	0,38	5	4,31-4,87	4,55	0,22
L. adusta	5	9,21-10,33	9,36	0,90	5	4,16-8,02	5,92	2,11
N. procyonoides	1		6,94		1		5,06	
	DAPP Mt3				DTP Mt3			
Lupulella sp. †	2	9,79-10,12	9,95	0,23	2	6,21-8,48	7,35	1,61
L. mesomelas	6	7,1-11,3	9,56	1,91	6	5,89-11,31	8,1	2,51
L. adusta	6	7,91-11,12	9,86	1,31	6	5,63-6,54	6,14	0,39
N. procyonoides	2	7,18-7,2	7,19	0,02	2	5,84-6,02	5,93	0,13
	DAPP Mt4				DTP Mt4			
Lupulella sp. †	3	8,11-9,34	8,56	0,67	3	4,57-5,08	4,71	0,33
L. mesomelas	6	7,98-9,46	8,79	0,57	6	4,79-5,69	5,22	0,37
L. adusta	6	7,98-9,46	8,79	0,57	6	4,79-5,69	5,22	0,37
N. procyonoides	1		6,94		1		6,94	
	DAPP Mt5				DTP Mt5			
Lupulella sp. †	1		8,39		1		7,27	
L. mesomelas	6	8,15-9,7	8,72	0,64	6	6,09-7,28	6,61	0,45
L. adusta	6	7,3-8,46	7,96	0,46	6	5,11-6,29	5,58	0,42
N. procyonoides	1		4,69		1		7,88	
	DAPP calcanéum				DTP calcanéum			
Lupulella sp. †	4	9,83-11,01	10,4	9,83	4	7,55-9,46	8,93	7,55
L. mesomelas	5	10-11,62	10,81	0,58	5	8,54-9,96	9,09	0,55
L. adusta	5	9,78-15,84	12,06	2,44	5	8,46-10,6	9,39	0,96
N. procyonoides	7	7,8-9,2	8,6	0,56	7	6,24-7,34	6,75	0,36
	DAPD calcanéum				DTD calcanéum			
Lupulella sp. †	3	8,41-9,9	9,22	8,41	2	9,74-11,77	10,75	
L. mesomelas	5	8,3-11,08	9,82	1,08	5	7,77-13,32	9,84	2,08
L. adusta	5	7,51-11,63	9,71	1,55	5	7,95-12,02	9,89	1,83
N. procyonoides	7	5,4-7,43	6,31	0,69	7	6,37-8,73	7,67	1,07
	DAPP talus				DTP talus			
Lupulella sp. †	2	12,58-12,93	12,75		2	13,05-15,2	14,13	
L. mesomelas	5	8,73-11,27	10,33	0,96	5	7,18-11,94	9,86	2,29
L. adusta	6	9,77-11,48	11,01	0,68	6	9,91-11,98	11,35	0,78
N. procyonoides	6	8,66-10,66	9,23	0,74	6	8,54-12,2	9,74	1,66
	DAPD talus				DTD talus			
Lupulella sp. †	1		11,7		2	8,77-13,45	11,11	
L. mesomelas	5	9,56-11,86	10,47	0,87	5	7,01-11,77	8,97	2,51
L. adusta	6	7,74-10,83	9,52	1,19	6	5,83-9,9	8,13	1,56
N. procyonoides	6	5,42-7,89	6,95	1,14	6	5,36-7,55	6,9	0,82

Tableau 30. Mesures des métatarses et tarses des chacals modernes et fossiles et *N. procyonoides*.

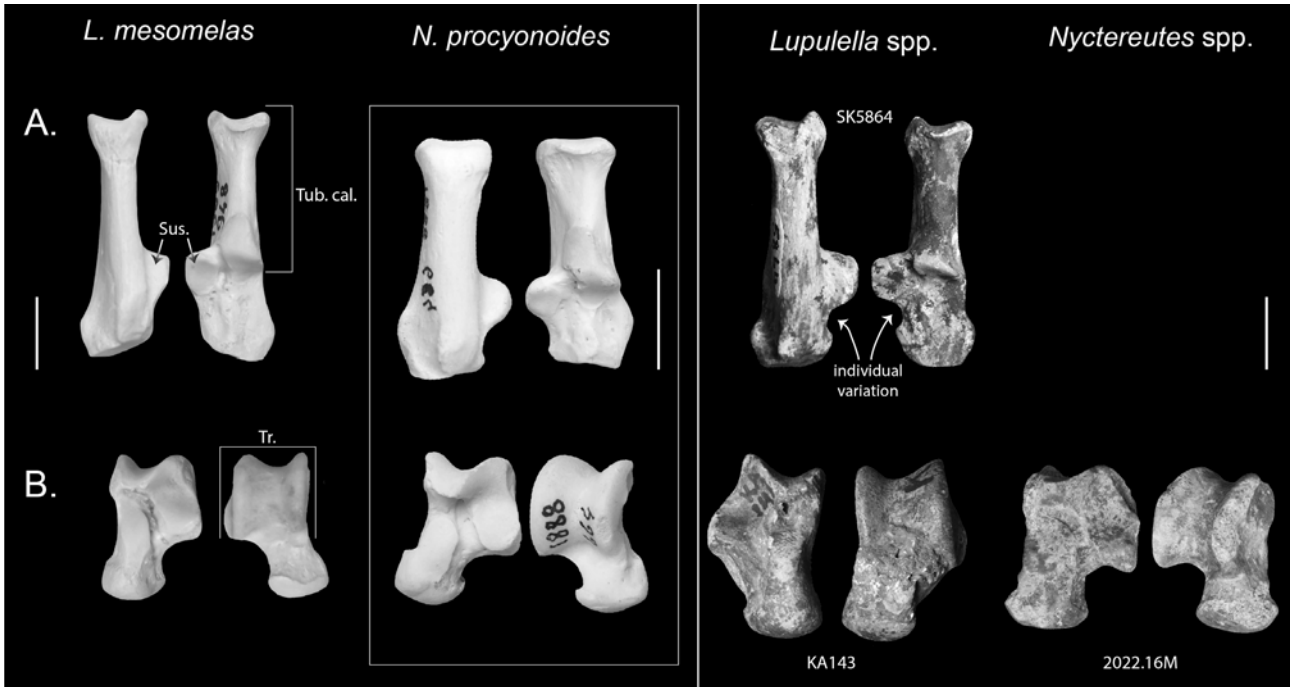


Figure 65. Tarses de *Lupulella* et *Nyctereutes*. Echelle = 1cm.

A. calcanéum gauche (faces antérieure et postérieure) ; **B.** talus gauche (faces antérieure et postérieure).
L. mesomelas : **A.-B.** CG1983-948, MNHN actuel.
N. procyonoides : **A.-B.** CG1888-664, MNHN, actuel.
Lupulella sp. : **SK5864.** calcanéum gauche ; **KA143.** talus droit.
Nyctereutes sp. : **2022.16M.** talus gauche.

L'extrémité proximale du tibia de *Lupulella,* en vue proximale, est caractérisée par un fort développement de la tubérosité tibiale conférant à la surface articulaire une forme sub-rectangulaire (Figure 64). A l'inverse, chez *Nyctereutes* la tubérosité tibiale n'est pas développée ce qui donne une forme sub-carrée pour la surface articulaire. L'épiphyse distale de *Lupulella* comporte en face antérieure une encoche marquée qui est formé par le processus styloïde en face médiale et le bord distal de l'épiphyse qui descend relativement bas (Figure 64). Chez *Nyctereutes*, le processus styloïde est arrondi et moins saillant que chez *Lupulella*. De plus, le bord distal de l'épiphyse ne descend pas autant que chez *Lupulella*, ce qui ne forme pas d'encoche marquée(Figure 64).

L'épiphyse proximale des métatarses de *Lupulella* sont moins robustes et ont une morphologie plus saillante (Figure 64). Le métatarse proximal 5 de *Nyctereutes* comporte en face latérale un bord haut et large, ce qui n'est pas le cas chez *Lupulella*. Le métatarse 4 est le plus compliqué à discriminer, mais la morphologie plus fine de *Lupulella* permet de le différencier de *Nyctereutes* (Figure 64). Le métatarse proximal 3 de *Lupulella* est extrêmement fin et forme un angle droit tandis que celui de *Nyctereutes* comporte une facette très arrondie, notamment en partie postérieure (Figure 64). Le

métatarse proximal 2 forme un triangle chez *Nyctereutes* avec le bord mésial complètement arrondi tandis que ce dernier est droit chez *Lupulella*, conférant à la surface articulaire un aspect très étroit (Figure 64).

Deux tarsiens ont également pu être diagnostiqués : le calcanéum et le talus. Chez Lupulella, le *tuber calcanei* est fin et la face proximale est concave avec les bords latéraux qui remontent tandis que chez *Nyctereutes* il est épais et la face proximale est plane (Figure 65). Le *sustentaculum* est comprimé antéro-postérieurement et sub-circulaire chez *Nyctereutes* tandis que celui de *Lupulella* est plus étalé (Figure 65). Le spécimen SK5864 a une encoche marquée sous le *susenstaculum tali* qui est identifiée comme une variation individuelle (Figure 65). L'angle formé par l'extrémité distale en face latérale est situé plus bas chez *Lupulella* que chez *Nyctereutes*. De plus, la face distale est plane chez ce dernier tandis qu'elle est oblique chez *Lupulella* (Figure 65).

La trochlée du talus (partie proximale) est oblique et dissymétrique chez *Nyctereutes*, formant un angle fermé sur la face proximale en vue antérieure et postérieure. A l'inverse, chez *Lupulella* la trochlée du talus est symétrique, orientée à la verticale, et elle forme un angle beaucoup plus ouvert sur la face proximale (Figure 65).

1. 2. 5. Les difficultés de diagnose chez les canidés de taille moyenne

Matériel :
296 restes (Annexe 1).

Si l'établissement de critères morphologiques pour les canidés de taille moyenne, et notamment les chacals, a permis l'identification de nouveaux spécimens, il faut également mentionner que 107 restes anciennement attribués par défaut à *L. mesomelas* ou *L.* cf. *mesomelas* (Ewer 1956b ; Brain 1981, 1993) sont dorénavant réattribués au groupe des canidés de taille moyenne sans plus de précision générique. Le total des canidés indéterminés est de 296 restes, incluant le matériel fragmentaire non diagnostique et les éléments du squelette pour lesquels aucun critère de diagnose n'est établi. Il s'agit du squelette axial (vertèbre, côte, scapula, pelvis), certains éléments des autopodes (métapodes sans extrémités proximales, phalanges), des patellas et des diaphyses sans extrémités proximale ou distale. Les carpes également n'ont pas été identifiés en l'absence de matériel de comparaison.

Il n'existe pas de critère diagnostique chez les canidés de taille moyenne pour les incisives et les canines, inférieures et supérieures. Les prémolaires supérieures ne comportent pas non plus de différences notables entre les genres *Lupulella* et *Nyctereutes*. Elles ont une morphologie simple avec un protocône orienté vers l'arrière et l'absence de cuspide additionnelle pour les deux genres. Enfin, les P4 ne permettent également aucune diagnose car leur morphologie est similaire. L'orientation du protocône est variable, depuis une orientation mésiale à une orientation linguale chez les deux genres

	MAKA-MB3-4	STERK-MB4	KROM-MB2	KB	SK-MB1	KA-D	SK-MB2	MINAARS	COOPEERS	SK-MB3	SK-INDET	Total espèce
	NR											
P. sekowei									2			2
P. thackereyi						4						4
Praelycaon sp.									11			11
cf. *Praelycaon*				1								1
C. atrox						2						2
C. hewitti		2	53	2	6		1		1*	9	2	76
L. mesomelas			6			7	3		46	3		65
L. cf. *mesomelas*			2	1		11	6		16	6	2	44
L. adusta	3				1	1	3	3	1*	2		14
L. cf. *adusta*	2	1			1		4					8
Lupulella sp.	1	1	6	5	5	10	23		70	21	1	143
N. terblanchei						4	1		2*	6		13
N. makapani	10											10
N. brevirostris		2										2
Indet. grande taille										4		4
Indet. taille moyenne	12	1	53	19	38	23	41			81	15	283
Total site	28	7	120	28	51	62	82	3	148	132	20	682
	NMI											
P. sekowei									1			1
P. thackereyi						1						1
cf. *Praelycaon*/ *Praelycaon* sp.				1					3			4
C. atrox						1						1
C. hewitti		2	5	2	2		1		1	2	2	17
L. mesomelas/*L.* cf. *mesomelas*			3	1		6	3		6	3	2	24
L. adusta/*L.* cf. *adusta*	3	1			1	1	3	2	1*	1		13
Lupulella sp.	1	1	1	1	1	1	3		3	4	1	17
N. terblanchei						2	1		2	2		7
N. makapani	3											3
N. brevirostris		2										2
Total site	7	6	9	5	4	12	11	2	17	12	5	90

Tableau 31. Liste du matériel étudié pour les canidés (NR et NMI).

et ne peut donc pas constituer un critère diagnostique. Les *cristas* ne sont pas caractéristiques et le métacingulum est d'aspect similaire chez les chacals comme chez les chiens viverrins, avec une légère crénelure.

Pour conclure, l'étude du matériel postcrânien des canidés de taille moyenne vient largement affiner l'identification des assemblages. Effectivement, lorsque les surfaces articulaires sont conservées, la diagnose entre *Lupulella* et *Nyctereutes* est nette (cf. *supra*). Il s'agit alors d'un argument supplémentaire venant à l'encontre de la révision de Reynolds (2012) qui invalide l'existence de l'espèce fossile *N. terblanchei* dans les assemblages d'Afrique du Sud. Outre l'ensemble des éléments de diagnose cranio-dentaires mis en évidence lorsque le matériel le permet, l'analyse du squelette postcrânien vient entériner la présence des chiens viverrins dans le *Cradle of Humankind*.

1. 3. Synthèse des canidés

Les canidés spécialisés de grande taille représentés par *P. sekowei*, *P. thackereyi*, *C. atrox* et *C. hewitti* constituent le sous-groupe le moins nombreux, tant en termes de NR que de NMI (Figure 66) ; (Tableau 31). Leur présence se généralise vers 2,5 Ma, avec l'apparition de *C. hewitti* à Kromdraai Mb.2, bien qu'une forme plésiomorphe soit caractérisée à Sterkfontein Mb.4.

Les canidés de taille moyenne représentent un fort nombre de restes parmi les carnivores dans la majorité des assemblages, indiquant une occupation à minima secondaire des tanières, en alternance avec l'hyène et le léopard (Fourvel *et al.* 2018). Les sites ne comportant que peu de

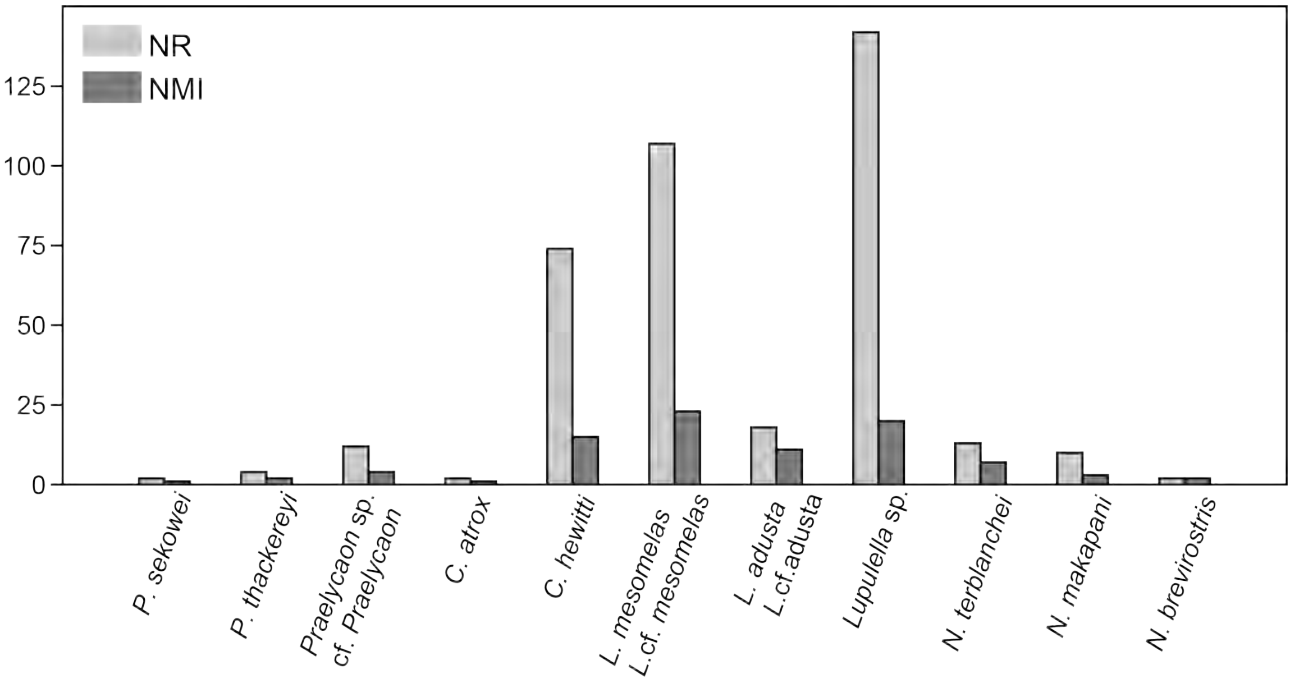


Figure 66. NR et NMI des espèces de canidés.

canidés de taille moyenne sont les localités pliocènes de Sterkfontein Mb.4 et Makapansgat Mb.3 (Figure 66) ; (Tableau 31). Longtemps rattachés par défaut à l'espèce *L. mesomelas*, la réévaluation du matériel aura permis d'identifier *L. adusta* et *Nyctereutes* spp. dont la présence s'avère être plus importante que précédemment évaluée. *L. adusta* qui n'était reconnu qu'à Makapansgat Mb.3 est maintenant décrit pour les sites de Sterkfontein Mb.4, Swartkrans Mb.1, Swartkrans Mb.2, Swartkrans Mb.3 et Kromdraai A-D. Quant au genre *Nyctereutes*, sa présence est confirmée à Kromdraai A-D et Cooper's, aux côtés de nouvelles identifications à Makapansgat Mb.3, Sterkfontein Mb.4 et dans les niveaux de Swartkrans Mb.2 et Swartkrans Mb.3 (Figure 66) ; (Tableau 31).

2. Révision des félidés

2. 1. Les machairodontinés

2. 1. 1. Homotherium Fabrini, 1890

Les fossiles d'*Homotherium* sont identifiés pour la première fois par Owen (1846) dans le registre fossile européen (Kent's Cave, Angleterre) sous le nom de *Machairodus latidens*. Fabrini (1890) créée le genre *Homotherium* et de nombreuses espèces sont créées (*H. latidens*, *H. hungaricus*, *H. boulei*, *H. crenatidens*, *H. nestianus*, *H. taracliensis*) au cours du 20ème siècle, sur la base de différences morphologiques aujourd'hui considérées comme invalides (Anton *et al.* 2014). Le registre fossile africain est éparse et consiste principalement en des restes fragmentaires (Anton *et al.* 2014). Il est recensé en Afrique australe sur les sites de Makapansgat, Sterkfontein et Kromdraai (Ewer 1955b; Turner 1987; Reed 1996). Collings (1972) décrit dans le Membre 3 de Makapansgat l'espèce *H. problematicus* qui sera réattribuée à *H.* cf. *nestianus* sans qu'aucune justification morphologique ne soit donnée (Collings *et al.* 1976). Deux m1s sont identifiées sur la localité de Kromdraai A par Ewer (1955b) avec une attribution à *Epimachairodus* sp., genre qui est pourtant mis en synonyme par Simpson (1945) avec *Homotherium* (Ballesio 1963). Enfin, une série de dents isolées et de fragments crâniens, appartenant majoritairement à un seul individu, sont identifiés dans le Membre 4 de Sterkfontein par Turner (1987) qui fait une attribution à *H. crenatidens*. Il replace l'ensemble du matériel fossile sud-africain au sein de l'espèce *H. latidens* (espèce qu'il a mise en synonymie avec *H. crenatidens*), considérant qu'il est indiscernable du matériel fossile européen (Turner 1987). Aujourd'hui, tous les fossiles d'*Homotherium* africains sont généralement cités comme *Homotherium* sp. en raison des difficultés à établir une détermination au niveau spécifique, bien que dans la synthèse la plus récente du genre, l'espèce *H. problematicum* décrite par Collings (1972), soit considérée comme valide (Werdelin & Sardella 2006; Werdelin & Sanders 2010; Anton *et al.* 2014).

Le matériel attribué à *Homotherium* sp. représente un total de 29 restes dont 2 restes inédits (SF399, STS130) et une pièce révisée (SF5880).

Matériel :
Sterkfontein Mb. 4 : prémaxillaire droit (SF403) ; prémaxillaire gauche (SF400) ; maxillaire gauche (SF399) ; I1 droite (SF392) ; I1 gauche (SF393) ; I2 droite (SF390) ; I3 droite (SF394, SF433) ; C droite (SF397, STS130) ; C gauche (SF398) ; fragment droit de mandibule (SF401) ; i1 gauche (SF406) ; i2 droite (SF391) ; i3 gauche (SF395) ; canine droite (SF389) ; canine gauche (SF396) ; p4 droite (SF420) ; p4 gauche (SF388) ; P3 gauche (SF404) ; P4 droite (SF434) ; MC4 proximal gauche (SF5880)
Le NMI est de deux individus, calculé à partir des canines supérieures dont deux droites (SF397, STS130) et une gauche (SF398) (Figure 72).
Makapansgat Mb. 2 : crâne sub-complet portant P3, P4 droites et gauches (M8280.1) ; C droite (M8279) ; mandibule droite portant p3, p4, m1 (M8280.2) ; mandibule gauche portant p3, p4, m1 (M8280.3)
LE NMI est d'un individu car tous les éléments peuvent être appariés (Figure 72).
Makapansgat Mb.3 : c gauche (M8356)
Kromdraai A : m1 droite (KA66b) ; m1 gauche (KA66a)

2. 1. 1. 1. Description et comparaison du crâne et de la denture supérieure

L'état de conservation du crâne écrasé M8280.1 ne permet pas une description exhaustive de sa morphologie car seul le côté droit est préservé avec quelques caractéristiques observables (Figure 67). Tout comme chez *Megantereon*, l'os nasal semble réduit et adopte une pente marquée jusqu'au frontal, conférant un aspect court à la face (Figure 67). Le diastème post-canine est bien plus marqué chez *Homotherium* que chez *Megantereon* ou *Dinofelis*. L'ensemble des incisives supérieures sont caniniformes et comportent des arêtes mésiale et distale marquées. Ces arêtes descendent jusqu'à la base de la racine en vue linguale et forme un fort bourrelet s'apparentant à une petite cuspide, donnant un aspect tréflé à la dent (Figure 68). Ces dernières sont crénelées sur la I3 qui comporte également un denticule fortement développé sur sa face mésiale, que l'on ne retrouve chez aucune autre espèce de machairodonte (Figure 68). La canine SF397 est extrêmement spécialisée. Il s'agit du machairodonte africain avec la morphologie la plus dérivée. Elle est très plate transversalement et développé antéro-postérieurement (Figure 68). Ses dimensions sont largement supérieures à l'ensemble des autres machairodontes et l'arête postérieure est fortement crénelée (Figure 68) ; (Figure 83) ; (Tableau 32). Les arêtes crénelées de la I3 et de la canine sont une caractéristique propre au genre. La P3 est extrêmement réduite avec des dimensions inférieures à celles des léopards tandis la P4 montre une morphologie sécante très développée (Figure 68). SF434 adopte une forme générale de lame avec le parastyle, le paracône et le métacône dans l'alignement les uns des autres et avec une largeur équivalente. Le métacône est très allongé tandis que le protocône est présent sous forme extrêmement résiduelle, ne formant qu'un léger renflement avec une arête sur la face linguale du paracône (Figure 68). Les autres machairodontes ne montrent pas d'adaptations

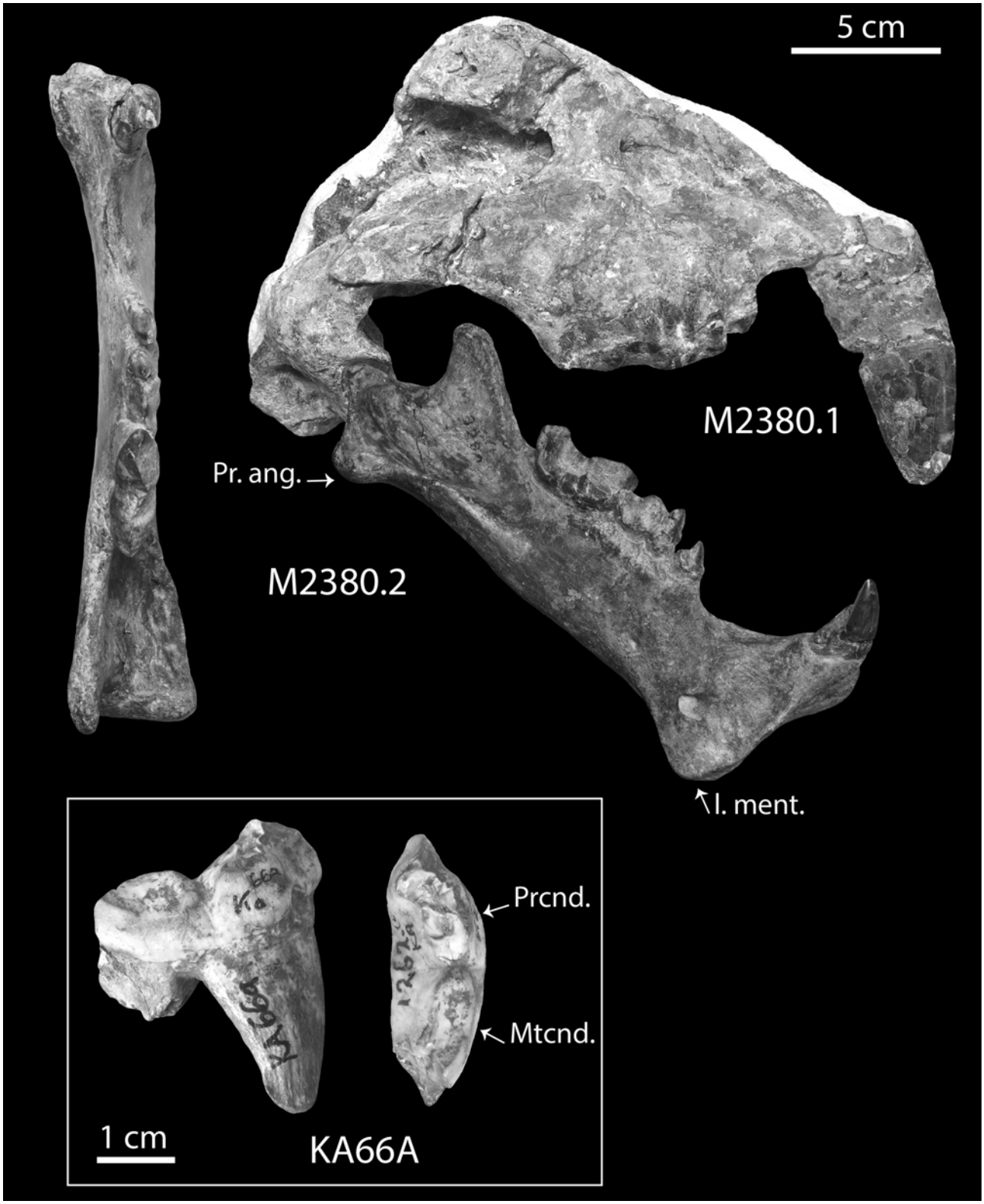


Figure 67. Planche du matériel cranio-dentaire d'*Homotherium*.

M2380.1. crâne (face latérale droite) ; **M2380.2.** mandibule droite (faces buccale et occlusale) ; **KA66A.** m1 droite (face buccale et occlusale).

Pr. ang.= processus angulaire, **l. ment.**= lobe mentonnier, **Prcnd.**= paraconide, **Mtcnd.**= métaconide.

sécantes aussi poussées car ils ont un protocône. Il est distinctement développé chez *Megantereon* et bien que plus réduit chez *Dinofelis*, il forme malgré tout une cuspide distinctement individualisée du paracône.

2. 1. 1. 2. Description et comparaison de la mandibule et de la denture inférieure

Le spécimen M8280.2 a un corps mandibulaire robuste et haut. Les bords inférieur et supérieur, sous les jugales, sont parallèles. La symphyse est typique des machairodontes avec une morphologie robuste et carrée (Figure 67). Chez *Homotherium*, le lobe mentonnier sous la canine est plus développé que chez *Dinofelis*, et plus réduit que *Megantereon* chez qui il descend très fortement (Figure 67). Le processus angulaire est robuste et développé, descendant en-deçà de la limite du corps mandibulaire (Figure 67). Chez *Megantereon* la morphologie est similaire avec toutefois le processus angulaire qui descend bien plus bas que chez *Homotherium* tandis que chez *Dinofelis* il se développe en direction postérieure, comme chez les panthérinés. Les incisives inférieures ne sont pas canineiniformes et crénelées, contrairement aux supérieures. La canine inférieure est de petite taille car elle intègre le champ de variation des léopards actuels et a des dimensions inférieures à *Dinofelis* ou aux lions (Figure 72) ; (Tableau 33). Très fine, sa morphologie ressemble à celle des incisives supérieures avec les bords crénelés qui descendent le long de la couronne en formant des bourrelets en face linguale (Figure 68). Tout comme pour la denture supérieure, cette morphologie ne se retrouve pas chez les autres machairodontes. Les prémolaires sont de taille réduite par rapport à la m1, intégrant le champ de variation de *Dinofelis* tandis que la m1 est plus grande (Figure 72) ; (Tableau 33). La p4 d'*Homotherium* a une morphologie propre au genre avec une cuspide antérieure totalement individualisée du protoconide et déjetée vers l'avant, débordant largement du bord mésial de la dent (Figure 68). La cuspide postérieure est haute par rapport au protoconide et accolée à ce dernier. Le cingulum remonte très haut sur le talon pour former un bourrelet cingulaire (Figure 68). Les cuspides de la p4 sont largement plus hautes que chez *Dinofelis* et *Megantereon*. De plus, la dent est très comprimée bucco-lingualement contrairement aux deux autres genres de machairodontes. Enfin, la m1 possède aussi une morphologie propre au genre *Homotherium*. La partie mésiale du paraconie est très fortement pincée, formant une sorte d'excroissance mésiale (Figure 68). Le paraconide et le protoconide sont de taille subégale (Figure 68).

2. 1. 1. 3. Description et comparaison du matériel postcrânien

Un seul métacarpe 4 (SF5880) est identifié pour *Homotherium* dans le membre 4 de Sterkfontein. Turner (1987) l'attribue à *M. cultridens* or il tombe dans le champ de variation d'Homotherium, *Megantereon* étant significativement plus petit (Figure 69). De plus, sa morphologie générale sub-carrée diffère de *Megantereon* chez qui la facette articulaire est sub-triangulaire.

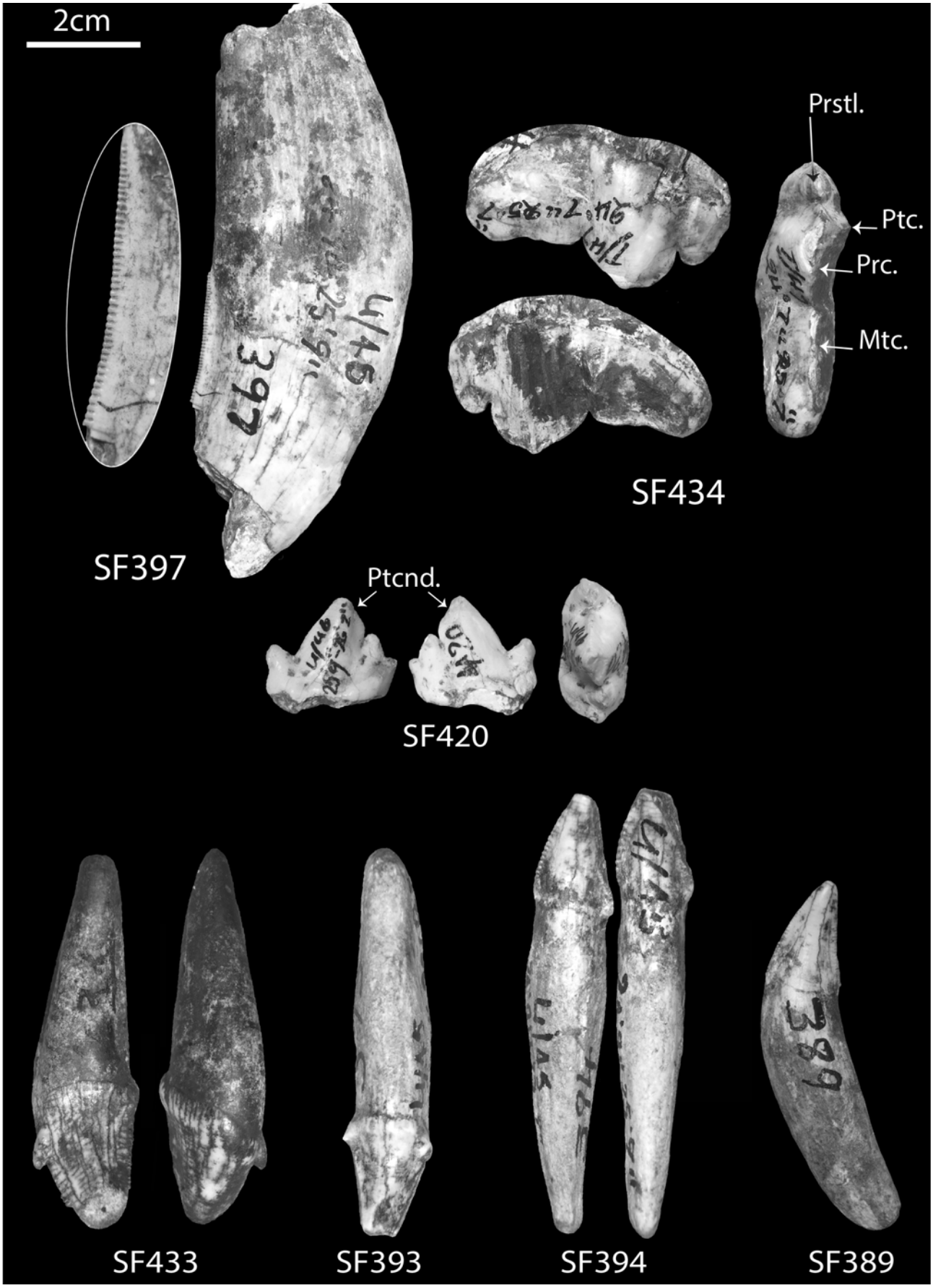


Figure 68. Planche du matériel dentaire d'*Homotherium*.

SF397. canine supérieure droite (face buccale) ; **SF434.** P4 droite (faces buccale (haut), linguale (bas) et occlusale) ; **SF420.** p4 droite (face linguale (gauche), buccale (droite) et occlusale ; **SF433.** I3 droite (face postérieure (gauche) et antérieure (droite)) ; **SF393.** I1 gauche (face postérieure) ; **SF394.** i3 droite (face postérieure (gauche) et antérieure (droite)) ; **SF389.** canine inférieure droite (face linguale).

Prstl.= parastyle, **Ptc.**= protocône, **Prc.**= paracône, **Mtc.**= métacône, **Ptcnd.**= protoconide.

Denture supérieure	Nombre	Range	Moy.	S.D.	Nombre	Range	Moy.	S.D.
	DMD I3				DVL I3			
Homotherium sp.	2	10,1-12,9	11,5		2	10,41-13,17	11,79	
	DMD C				DVL C			
Homotherium sp.	7	10,28-14,35	12,21	1,55	6	22,54-34,1	27,89	4,57
	DMD P3				DVL P3			
Homotherium sp.	2	11,63-11,65	11,64		2	5,53-6,7	6,12	
	DMD P4				DVL P4			
Homotherium sp.	2	44,68-53,77	49,23		3	10,36-13,21	12,2	1,6

Tableau 32. Odontométrie comparée de la denture supérieure *d'Homotherium*.

Denture inférieure	Nombre	Range	Moy.	S.D.	Nombre	Range	Moy.	S.D.
	DMD c				DVL c			
Homotherium sp.	4	10,83-11,23	11,05	0,17	4	13,79-16,14	15,03	1,08
	DMD p3				DVL p3			
Homotherium sp.	1		13,18		1		7,31	
	DMD p4				DVL p4			
Homotherium sp.	4	20,47-25,44	22,94	2,44	4	9,53-10,74	10,19	0,61
	DMD m1				DVL m1			
Homotherium sp.	3	32,22-37,96	35,95	3,23	3	11,05-13,81	12,88	1,59

Tableau 33. Odontométrie comparée de la denture inférieure *d'Homotherium*.

2. 1. 2. Le genre *Dinofelis* Zdansky, 1924

Broom (1937) identifie *M. barlowi* sur le site de Sterkfontein Membre 4. Cette identification est révisée par Ewer (1955b) qui invalide l'attribution à *Megantereon* le rapportant au genre *Therailurus* Piveteaui, 1948. Hemmer (1965) met en synonymie les genres *Therailurus* et *Dinofelis*, Zdansky 1924 (Werdelin & Lewis 2001). Trois espèces de Dinofelis sont reconnues pour les sites du *Cradle of*

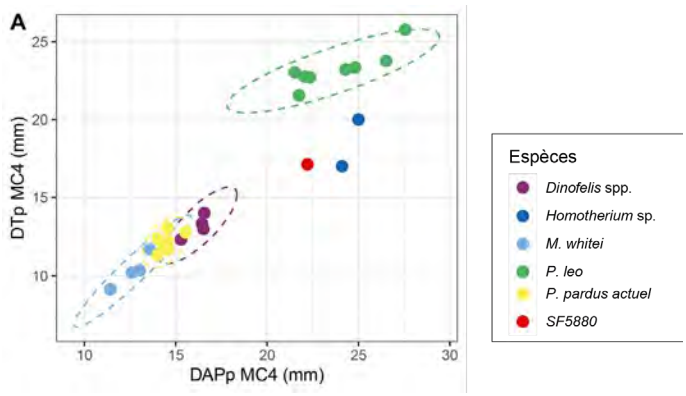


Figure 69. Diagramme bivarié de la surface articulaire du MC4 des félidés.

Humankind : *Dinofelis darti* Toerien, 1955 à Makapansgat ; *Dinofelis barlowi* pour les sites ante 1,6 Ma ; et *Dinofelis piveteaui* pour les sites post 1,6 Ma (Werdelin & Lewis 2001). Enfin, les spécimens de Cooper's sont rapportés à l'espèce Est-africain *Dinofelis aronoki* Werdelin & Lewis, 2001 (O'Regan & Steininger 2017).

Les pièces comptent 105 restes de *Dinofelis* spp. Parmi eux, 82 sont connues (Ewer 1955b; Turner 1987; Werdelin & Lewis 2001; Fourvel *et al.* 2018) et 23 sont inédites ou réévaluées.

2. 1. 2. 1. Dinofelis darti Toerien, 1955

D. darti est décrite par Toerien (1955) sur le site de Makapansgat à partir de l'holotype M607 (mandibule droite portant p3, p4, m1). Toerien (1955) mentionne des proportions similaires pour la canine supérieure droite du mufle M259 qui est aussi rapporté à *D. darti,* et les pièces attribuées par Broom à *D. barlowi* (le crâne écrasé STS141 et la canine supérieure STS142). Ewer (1955b) suggère alors de mettre en synonymie *D. darti* et *D. barlowi*. Toutefois, Werdelin & Sanders (2010) confirment la validité de *D. darti*.

L'ensemble du matériel dentaire rapporté à *D. darti* est mentionné dans la littérature et provient des Membres 2 à 4 de Makapansgat Limeworks, à l'exception d'une m1 et d'un fragment de mandibule associé, provenant de Kromdraai B (KB5224A, KB5224B). Ces dernières sont rapportées à *Dinofelis* sp. par Werdelin & Lewis (2001).

Matériel :
Makapansgat Mb. 2 : prémaxillaire et mandibule en occlusion portant canines et incisives (M259) ; mandibule droite édentée (M8357)

Le NMI est de 2 individus, calculé à partir des deux mandibules droites (Figure 72).
Makapansgat Mb. 3 : mandibule droite portant p3, p4, m1 (M607, holotype) ; mandibule droite édentée (M2136)
Le NMI est de 2 individus, calculé à partir des deux mandibules droites (Figure 72).
Kromdraai B : fragment mandibulaire gauche (KB5224B) ; m1 gauche (KB5224A)

2. 1. 2. 1. 1. Description et comparaison du matériel cranio-dentaire

D. darti est plus petit que *D. barlowi* et *D. piveteaui* (Figure 72) ; (Tableau 35). Les restes cranio-dentaires sont représentés par deux mandibules droites édentées (M2136, M8357), un rostre en occlusion comportant les incisives et canines (M257) ; et l'holotype, une mandibule inférieure droite portant p3, p4 et m1 (M607). La p3 est très réduite en taille et est dépourvue de cuspide antérieure et de cuspides accessoire (Figure 70). En revanche, elle comporte une cuspide postérieure nettement individualisée du protoconide (Figure 70). Pour la p4, Toerien (1955) évoque des cuspides accessoires bien développées qui restent plus petites que le protoconide. En effet, ce dernier est flanqué de deux cuspides antérieure et postérieure bien individualisée tandis que le cingulum remonte sur le talon pour former un bourrelet (Figure 70). L'ensemble des cuspides des dents jugales sont orientées vers l'arrière.

La morphologie de la m1 est simple, avec un paraconide et un protoconide de taille subégale. Toerien (1955) décrit un talonide résiduel pour la m1. Ce dernier est effectivement présent et forme un petit bourrelet pincé à l'arrière du protoconide (Figure 70). La m1 droite KB5224A a d'abord été attribuée à *Megantereon* car elle aurait été trouvée en association avec le squelette partiel KB5333. Or, comme le démontrent Werdelin & Lewis (2001), la dent est bien trop robuste pour appartenir au genre *Megantereon* (Figure 70) et les auteurs la rapporte à *Dinofelis* sp. La morphologie du fragment de processus coronoïde KB5224B, qui est associé à la dent, vient conforter l'attribution à *Dinofelis*. Il semble quelque peu plus orienté vers l'arrière que chez *Megantereon* et surtout, il présente un fort pincement sur la partie supérieure de la fosse massétérique, au niveau de la jonction avec la m1 (Figure 70). Ce pincement se retrouve très distinctement sur d'autres spécimens de *Dinofelis* (*D. barlowi* BF 15-22 ; *D. darti* M607). La taille du spécimen de Kromdraai B est similaire à celle de *D. darti* de Makapansgat (M607). Par ailleurs, la morphologie du spécimen de Kromdraai B et *D. darti* est similaire car on retrouve sur KB5224A le talon résiduel fortement pincé, tel que décrit sur l'holotype de *D. darti,* alors qu'il est absent chez les autres espèces du genre *Dinofelis* (Figure 70).

Le rostre en occlusion M259 comprend les prémaxillaires droit et gauche ainsi que les deux portions de symphyse mandibulaire. Les six incisives inférieures et supérieures sont conservées. La canine supérieure droite est fragmentaire mais suffisamment conservée sur le début de sa longueur pour mettre en évidence une section comprimée. L'arête postérieure n'est pas crénelée comme chez *Homotherium*. La canine inférieure n'est pas conique comme chez les panthérinés et tend à se comprimer transversalement. Enfin, les deux fragments mandibulaires présentent une symphyse

carrée typique des machairodontes mais n'ont pas de lobe sous la symphyse comme *Megantereon*. Cette absence de lobe est typique du genre *Dinofelis* dont la morphologie est *Panthera-like*. Aussi connu sous le nom de « faux félin à dents de sabre », les canines supérieures ne sont pas aussi hypertrophiées que les autres machairodontes, la conséquence étant l'absence de développement du lobe sous la symphyse. La robustesse et la hauteur du corps mandibulaire (M8357) permettent également un rattachement aux machairodontes. C'est ensuite la taille, intermédiaire aux panthères et lions actuels, tout en restant plus petit que *D. barlowi* et *D. piveteaui*, qui permettent une attribution à *D. darti* (Figure 72) ; (Tableau 35). Le matériel diffère suffisamment de *D. barlowi* pour l'exclure, notamment avec le diastème post-canine qui est plus important (Werdelin & Lewis 2001).

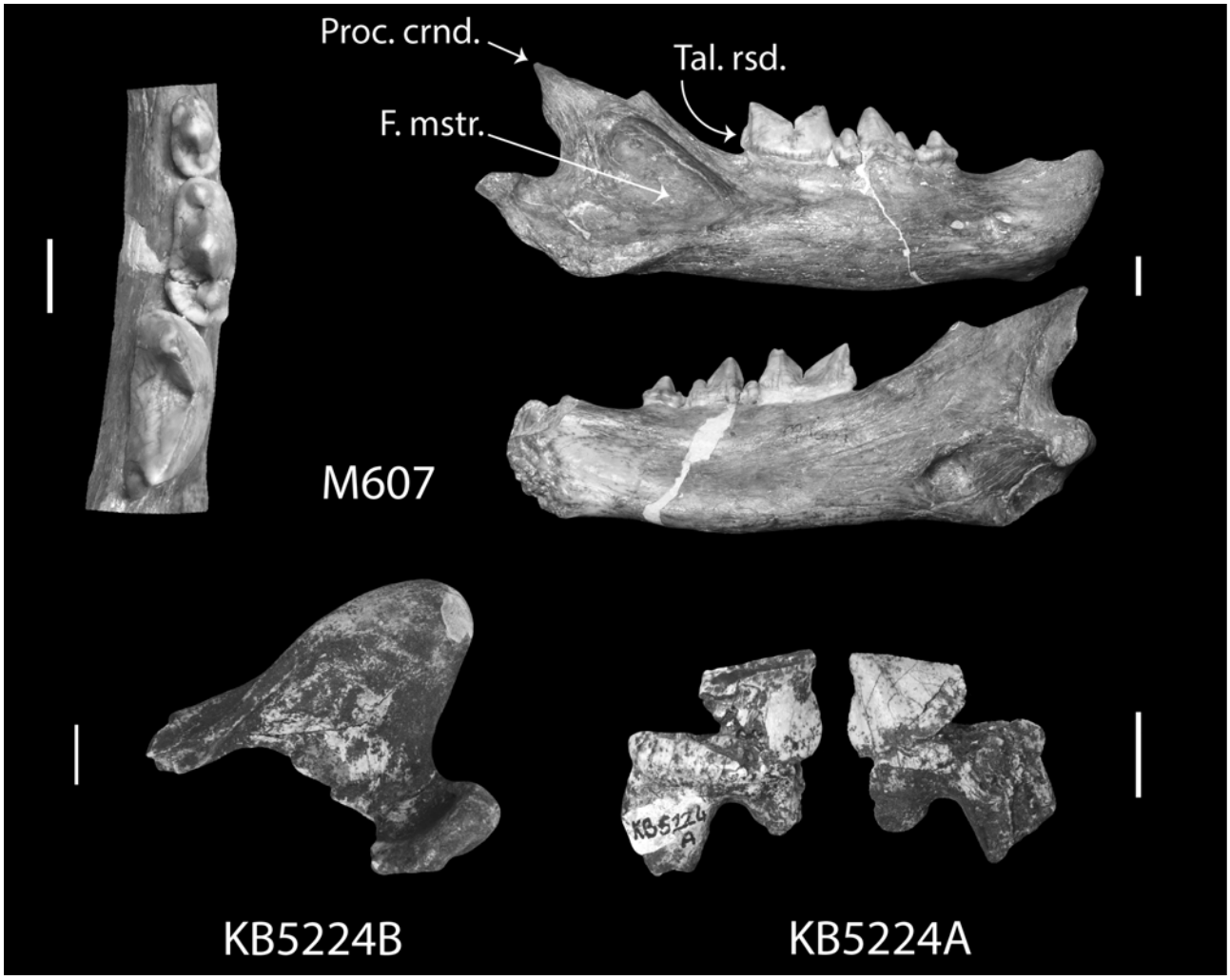


Figure 70. Planche du matériel de *Dinofelis darti*. Echelle : 1cm.

M607. Mandibule droite portant p3, p4, m1 (vue occlusale, buccale (haut), linguale (bas)), **KB5224B.** fragment mandibulaire droit (face buccale), **KB5224A.** m1 droite (face linguale (gauche) et buccale (droite)).

Proc. crnd.= processus coronoïde, **F. mstr.**= fosse massétérique, **Tal. rsd.**= talon résiduel.

2. 1. 2. 2. La lignée *Dinofelis barlowi* Broom, 1937 – *Dinofelis piveteaui* Ewer, 1955

D. barlowi est décrite par Broom (1937) à partir d'un crâne endommagé (STS1541) et d'une canine supérieure (STS1542). Il complète la description princeps en 1939 où il décrit par ailleurs une nouvelle espèce, *Machaerodus transvaalensis* (Broom 1939). Cette dernière sera finalement mise en synonymie avec *D. barlowi* (Cooke 1991). Ewer (1955b) réévalue les spécimens STS131 et STS132 que Broom avait attribué à *M. transvaalensis* et les réattribue à *D. barlowi* selon la nomenclature de Cooke (1991).

D. piveteaui est décrit à Kromdraai A par Ewer (1955b) à partir du crâne KA61. A l'holotype s'ajoutent une p4 droite (KA62) et un fragment mandibulaire gauche portant m1 (KA63). Un seul reste cranio-dentaire (KA31) inédit vient s'ajouter au matériel décrit par Ewer (1955b), correspondant à un fragment de maxillaire droit portant P4 avec une arcade zygomatique écrasée.

Ewer (1955b) diagnostique des caractères plésiomorphes chez *D. barlowi* avec une morphologie se rapprochant de celle de *D. diastemata* Astre, 1929 identifié dans la « E Quarry » de Langebaanveg (Afrique du Sud) qui est datée aux environs de 5 Ma. Hemmer (1965) confirme cette proposition de phylogénie depuis *D. diastemata*, puis *D. barlowi* jusqu'à l'espèce la plus dérivée, *D. piveteaui*. En effet, *D. barlowi* conserve des caractères se rapportant aux panthérinés et son évolution va donner *D. piveteaui* dont la morphologie est typique des machairodontes (Werdelin & Lewis 2001).

Le matériel étudié comporte les spécimens historiques de *D. barlowi* de Sterkfontein et Swartkrans aux côtés du matériel de Schurverberg (canine supérieure TM1579 et P4 TM1542) et Bolt's Farm (crâne BF15-22 et mandibules associées BF15-23) qui sont étudiés à titre comparatif.

Matériel :

D. barlowi :

Sterkfontein Mb.4 : I3 gauche (STS1566) ; C gauche (STS132) ; incisive inférieure gauche (SF5905)

Le NMI est calculé à partir des humérus qui est l'élément le plus nombreux (partie 2.1.2.3).

Swartkrans Mb.1 : c droite (SK372)

Kromdraai Mb.2 : p3 droite (KW10677) ; p4 gauche (KW6594)

Le NMI est d'un individu car tous les éléments peuvent être appariés (Figure 72).

Bolt's Farm : crâne complet (BF15-23) associé à la mandibule complète (BF15-22)

Etudié à titre comparatif

Schurverberg : C gauche (TM1542) ; P4 gauche (TM1579)

Etudié à titre comparatif

Swartkrans indéterminé : mandibule droite portant p4, m1 (SK335)

Sterkfontein indéterminé : C droite (TM1542) ; P4 droite (STS1541+STS1542) ; mandibule gauche portant p3, p4, m1 (STS131)
Le NMI est d'un individu car tous les éléments peuvent être appariés (Figure 72).
D. piveteaui :
Kromdraai A : crâne complet (KA61) ; maxillaire gauche portant P4 (KA31) ; mandibule gauche portant m1 (KA63) ; p4 droite (KA62)
Le NMI est de deux individus, calculés à partir des deux maxillaires gauches (KA61, KA31) (Figure 72).

2. 1. 2. 2. 1. Description et comparaison du crâne et de la denture supérieure

L'occipital et le frontal sont, en vue de profil, à la même hauteur (Figure 71). La constriction entorbitale est plus étroite que la constriction postorbitale chez *D. barlowi* (Cooke 1991). En revanche, nous observons que chez *D. piveteaui*, tout comme chez les panthérinés actuels, il semble que ce soit l'inverse avec la constriction postorbitale qui est plus étroite que l'entorbitale. Chez les deux espèces la fosse pour les condyles mandibulaires (décrit comme le processus glénoïdal chez Cooke (1991) et Ewer (1955b)) est proche du processus mastoïdien. En revanche, *D. barlowi* a des bulles tympaniques courtes (Cooke 1991) tandis qu'Ewer (1955b) les décrit comme grandes et gonflées chez *D. piveteaui*. Si ces dernières sont effectivement plus grandes que chez *D. barlowi*, la différence de taille n'est pas significative (Figure 71). Chez les deux espèces les zygomatiques sont courts et larges (Ewer 1955b ; Cooke 1991) et forment un angle droit à la jonction avec le pariétal. Les deux espèces ont un museau bien plus large que celui du léopard car l'implatation des incisives, très élargies, sur le prémaxillaire forment un arc de cercle jusqu'aux canines tandis que la rangée d'incisives est droite chez les panthérinés (Ewer 1955b ; Cooke 1991). En vue ventrale, le diastème post-canine est fortement marqué chez *D. barlowi* tandis qu'il est beaucoup plus léger chez *D. piveteaui*, à l'instar des panthérinés (Figure 71).

Les canines de *D. barlowi* sont plus longues et sont estimées à 60 mm de longueur de couronne, tandis qu'elles sont plus courtes chez *D. piveteaui* avec une estimation aux environs de 40-45 mm (Ewer 1955b ; Cooke 1991). Elles sont également plus épaisses dans le sens bucco-lingual (DVL) que chez *D. piveteaui* (Figure 83) ; (Tableau 34). Chez les deux espèces, la P3 comporte une cuspide antérieure et une cuspide postérieure qui flanquent le protocône tandis que le cingulum remonte sur le talon pour former une petite cuspide additionnelle. Toutefois, les cuspides sont plus robustes et larges chez *D. barlowi* et moins hautes que chez *D. piveteaui* (Figure 71). Chez ce dernier elles ont un aspect sécant conféré par une morphologie fine et haute. La P4 de *D. barlowi* comporte un petit protocône nettement développé, à la jonction du paracône et du parastyle et est relié au paracône par une crête orientée vers l'arrière (Figure 71). Chez *D. piveteaui*, le protocône est présent sous forme très résiduelle et ne forme pas une cuspide à part entière comme chez *D. barlowi* (Figure 71). De plus, la P4 de *D. piveteaui* est bien plus spécialisée que celle de *D. barlowi* : sa longueur est plus

importante et elle est en forme de lame fine. Chez *D. barlowi*, les paracône et métacône sont robustes (Figure 71). Si le métacône est plus robuste chez *D. barlowi*, il est également plus petit que chez *D. pivteaui* (Figure 71). A partir de ces descriptions, la P4 droite de KA31 est attribuée à *D. piveteaui* en raison de sa morphologie fine et sécante, ainsi que du protocône présent sous forme extrêmement résiduelle (Figure 71).

2. 1. 2. 2. 2. Description et comparaison de la mandibule et de la denture inférieure

La taille et la morphologie de la mandibule de *D. barlowi* (BF15-23) ressemble à celle d'un panthériné de grande taille à la différence que la symphyse est plus courte, large et aplatie (Cooke 1991). Pour *D. piveteaui*, les mandibules ne sont conservées qu'en partie postérieure, à partir de la p4 pour SK335 et de la m1 pour KA63. Elles sont toutes les deux cassées au début de la fosse massétérique et la branche verticale est manquante (Figure 73). Néanmoins, les arcades zygomatiques courtes supposent un développement réduit du processus coronoïde (Ewer 1955b). La partie postérieure de l'os mandibulaire ne semble pas indiquer de critère diagnostique de l'une ou l'autre espèce des *Dinofelis*. Aucune p3 n'est documentée pour *D. piveteaui*. Chez *D. barlowi*, la p3 est de petite taille et comporte une cuspide antérieure accolée au protocône, ainsi qu'une cuspide postérieure bien développée et individualisée (Figure 73). La p4 comporte également des cuspides antérieure et postérieure, cette fois-ci de taille subégale, et le cingulum forme un bourrelet qui remonte sur le talon (Figure 73). Chez *D. piveteaui*, la p4 comporte également des cuspides antérieure et postérieure, en revanche la première est significativement plus grande que la seconde. De plus, la cuspide antérieure est orientée vers l'arrière et accolée au protocône tandis qu'elle est orientée à la verticale et individualisée du protocône chez *D. barlowi*. Enfin, tout comme chez *D. barlowi*, la p4 de *D. piveteaui* comporte un cingulum qui forme un bourrelet remontant sur le talon (Figure 73). Chez *D. barlowi* comme chez *D. piveteaui* la m1 est composée d'un paraconide et d'un protoconide sans métaconide ni talonide (Figure 73). Chez *D. barlowi* le protoconide est nettement plus grand que le paraconide. Ce caractère est difficilement observable pour *D. piveteaui* car une seule m1 (KA63) est présente dans l'assemblage, et le paraconide est cassé en partie antérieure ne permettant pas d'évaluer la taille relative des deux cuspides (Figure 73).

2. 1. 3. Le matériel postcrânien pour le genre *Dinofelis* Zdansky, 1924

Le postcrânien de *Dinofelis* comporte des caractères permettant de le discriminer des autres machairodontes et des panthérinés. En revanche, aucun critère ne permet une diagnose spécifique. Cette dernière est effectuée lorsque les éléments postcrâniens peuvent être associés à des éléments cranio-dentaires. Comme il n'est pas possible de discriminer les espèces, l'ensemble du matériel appartenant au genre *Dinofelis* est décrit dans cette partie.

Figure 71. Crâne de *Dinofelis barlowi* et *Dinofelis piveateaui*.

BF15-23. Crâne de *D. barlowi* (faces latérale gauche et ventrale) ; **KA61.** Crâne de *D. piveteaui*, (faces latérale gauche et ventrale).
B. tymp.= bulle tympanique, **Proc. mstd.**= processus mastoïdien, **F. cdl. mand.**= fosse condylaire de la mandibule, **diast.**= diastème.

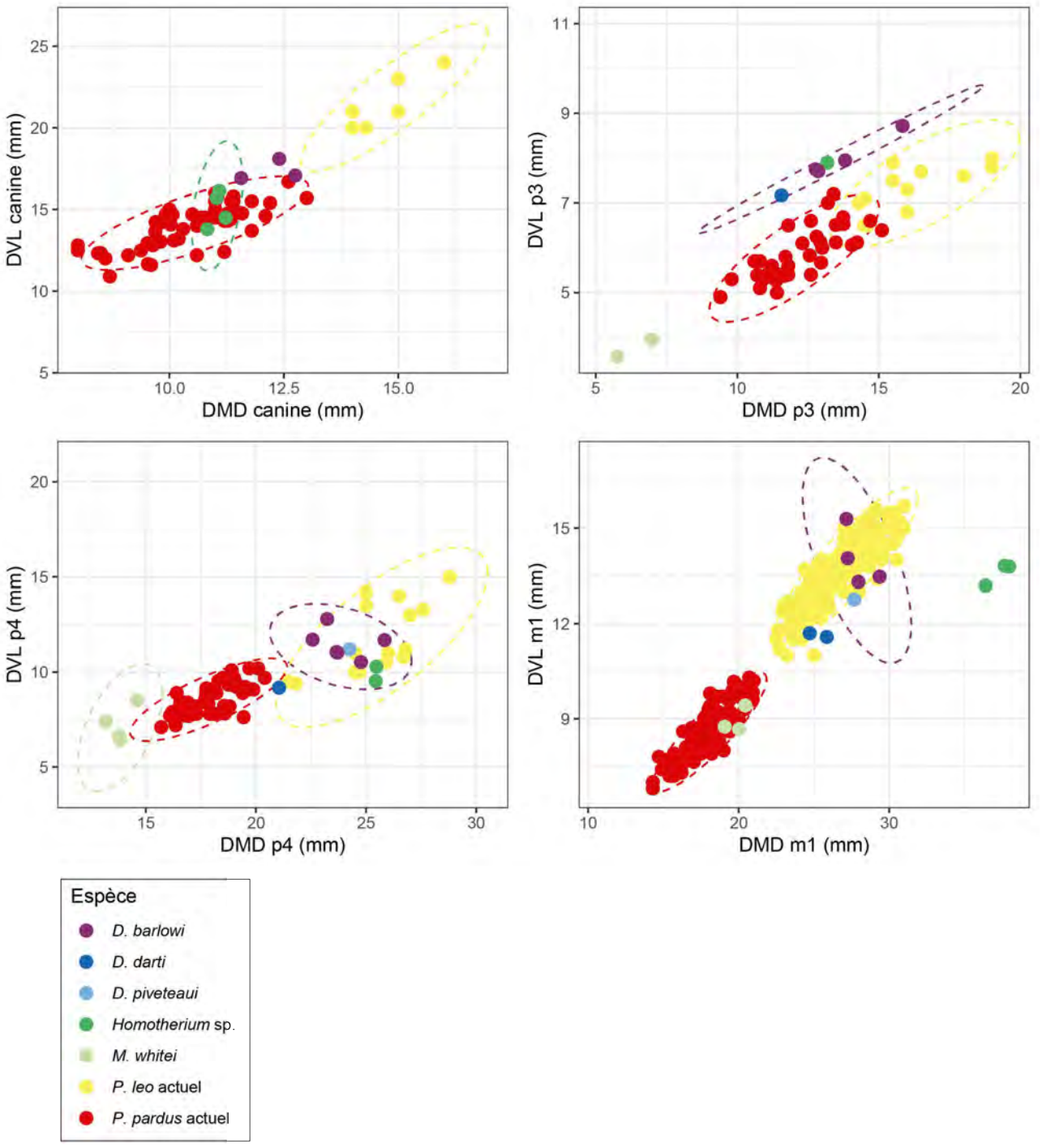


Figure 72. Diagrammes bivariés de la denture inférieure des machairodontes et panthérinés.

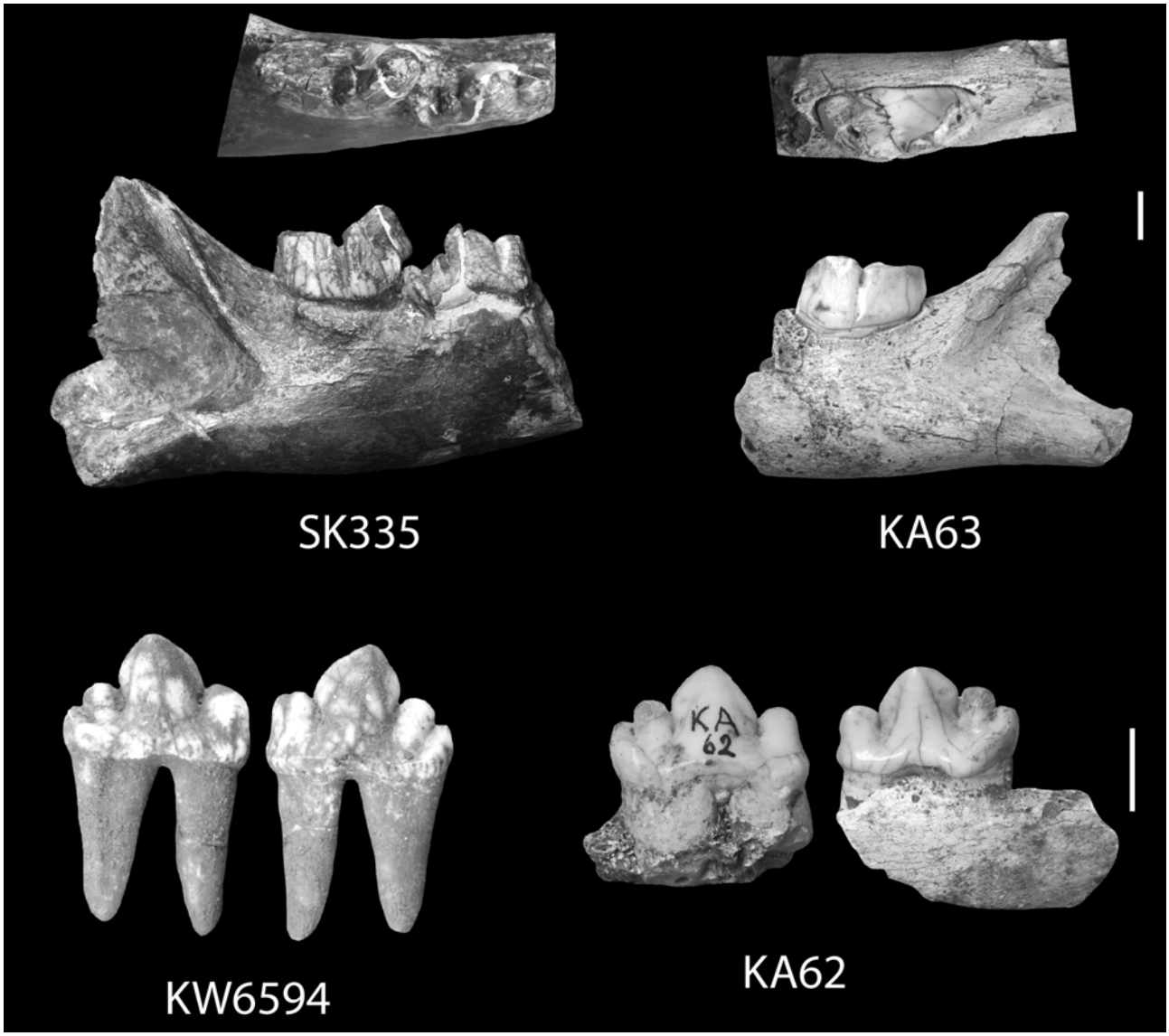


Figure 73. Planche du matériel dentaire de *Dinofelis barlowi* et *Dinofelis piveteaui*. Echelle = 1cm.

D. barlowi : **SK335.** mandibule gauche portant p4, m1 (face buccale) ; **KW6594.** p4 droite (face buccale (gauche) et linguale (droite)).
D. piveteaui : **KA63.** Mandibule gauche portant m1 (face buccale) ; **KA62.** p4 droite (face buccale (gauche et face linguale (droite)).

Matériel :
D. darti :
Makapansgat Mb. 2 : vertèbre cervicale (5M, 16145M, 6M) ; vertèbre thoracique (16191M) ; sacrum (16169M) ; scapholunaire droit (28.1M, 4M) ; scapholunaire gauche (28.2M) ; trapèze droit (30.1M) ; trapèze gauche (30.2M) ; unciforme droit (2023.F-M, 2023.H-M) ; unciforme gauche (2023.G-M) ; sésamoïde (20M, 21M, 21a-M, 22M, 23M, 24M, 27M) ; phalange 1 (11M,

18M) ; phalange 3 (33M, 33a-M) MC1 proximal droit (32M) ; MC1 proximal gauche (10M) ; MC2 proximal droit (16M) ; MC3 proximal droit (12M) ; MC4 proximal droit (13M) ; MC5 proximal droit (14M) ; radius droit (16356M) ; ulna distal droit (2M) ; calcanéum gauche (1620.1M) ; talus droit (2023.J-M) ; talus gauche (16201.2M) ; naviculaire gauche (16201.3M) ; tibia proximal gauche (16188M) ; tibia distal droit (15047M) ; tibia distal gauche (16201.4M) ; fibula proximale gauche (16189M) ; fibula distale gauche (16201.5M) ; brèche comportant tibia, scapula, côtes et vertèbres (sans numéro)

Makapansgat Mb. 3 : ulna proximal droit (10961M) ; fémur proximal gauche (M11708) ; fémur distal droit (16196M)

L'ensemble des restes rapportés à *D. darti* proviennent de Makapansgat et sont mentionnés dans la littérature, à l'exception d'une épiphyse distale de tibia venant du Membre 2 (15047M). La quasi-totalité des restes proviennent d'ailleurs de ce Membre où un squelette sub-complet, avec 44 éléments extraits d'un même bloc de brèche, a été découvert. Il s'agit de l'ensemble des numéros compris entre 16143M et 16191M (Werdelin & Lewis 2001). Malheureusement, l'inventaire auquel les auteurs ont eu accès est resté introuvable et j'utilise donc la sous-numérotation qui figure directement sur les os. A cet individu s'ajoutent un tibia distal droit (15047M). Le Membre 3 comporte deux restes (le fémur distal gauche 11708M et l'ulna proximal droit 10961M) aux côtés d'un bloc de brèche comportant différents éléments postcrâniens (scapula, côtes et vertèbres), dont le numéro n'a pas été retrouvé.

Dinofelis barlowi :

Sterkfontein Mb.4 : humérus distal droit (SF5898, SF5838) ; diaphyse droite d'humérus (SF5846) ; humérus distale gauche (SF5847) ; MC2 proximal droit (SF5879) ; MC2 proximal gauche (SF5848.1) ; MC3 proximal gauche (SF5848.2) ; MC4 proximal gauche (SF5867) ; tibia proximal droit (SF5839) ; tibia distal droit (SF5840) ; talus gauche (SF5885) ; MT2 proximal gauche (SF5877) ; MT3 proximal gauche (SF5876) ; MT4 proximal gauche (SF5878)

Le NMI est de deux individus, calculé à partir des deux humérus distaux droits (SF5898, SF5838) (Figure 72).

Makapansgat Mb.3 : fémur distal droit (16196M)

Swartkrans Mb.1 : MT2 proximal droit (SK1860) ; MT4 proximal droit (SK1848)

Kromdraai Mb.2 : diaphyse d'humérus gauche (KW10561) ; humérus distal gauche (KW10541) ; radius proximal droit (KW10559) ; MC4 proximal droit (KW10538) ; MC5 proximal droit (KW10560)

Swartkrans Mb.2 : MC4 proximal gauche (SK769)

Kromdraai B : MC2 distal indéterminé (KB3248)

Cinq restes inédits sont identifiés (SF5898, SF5848.1, SF5848.2, SF5867, KA637) à Kromdraai A et Sterkfontein Mb.4 ; et dix restes sont réattribués à *D. barlowi*. Nous réattribuons principalement le matériel que Turner (1987) avait attribué à *M. cultridens* (SF5846, SF5847, SF5838) ainsi que le matériel qu'il attribue à un félidé indéterminé (SF5879, SF5878, SF5876, SF5877, SK769).

Enfin, nous précisons deux identifications de *Dinofelis* sp. (Turner 1987 ; Werdelin & Lewis 2001) pour les restes SF5905 et SK1860 en leur attribuant la valeur spécifique de *D. barlowi* par association avec le matériel crânien.

Dinofelis piveteaui :

Kromdraai A : diaphyse d'humérus gauche (KA642) ; humérus proximal gauche (KA149) ; fémur proximal gauche (KA637, KA643) ; fémur distal droit (KA191, K1547) ; MT3 proximal droit (KA1788) ; MT3 proximal gauche (KA1773)

Swartkrans Mb.3 : MT3 proximal et MT4 proximal gauche (SK35345)

Un nombre important de restes postcrâniens inédits sont identifiés pour cette espèce. Effectivement, à l'exception du fémur KA547 mentionné par Werdelin & Lewis (2001), aucun reste rapporté à *D. piveateaui* n'était reconnu. Huit restes provenant de Kromdraai A sont ajoutés (KA637, KA 643, KA191, KA1773, KA1788, KA149, KA642) et un reste provenant de Swartkrans Mb.3 (SK35345) précédemment attribué à *P. pardus* (Turner *in* Brain 1993).

cf. *Dinofelis* :

Kromdraai Mb.2 : phalange 1 (KW6502)

2. 1. 3. 1. Description et comparaison du membre antérieur

L'ensemble des os longs du membre antérieur (humérus, radius et ulna) ont des longueurs et largeurs maximales intermédiaires à *P. pardus* et *P. leo*, comme l'ont observé Werdelin & Lewis (2001), tandis que les métacarpes intègrent les valeurs hautes des panthères (Figure 77) ; (Tableau 36) ; (Figure 79) ; (Tableau 37).

Werdelin & Lewis (2001) décrive la trochlée de l'humérus comme ayant une épaisseur (diamètre antéro-postérieur) proportionnellement plus importante que *P. pardus* par rapport à sa largeur (diamètre transverse), ce que j'observe effectivement sur l'ensemble des spécimens le permettant, tels que SF5847 et SF5838. Les auteurs ajoutent que chez *Homotherium* la fosse olécrânienne se situe du côté médial de l'os tandis qu'elle est située du côté latéral chez *Dinofelis* (Werdelin & Lewis 2001). Les spécimens dont la fosse olécrânienne est conservée présentent ce trait morphologique, tel SF5847 et de manière moins marquée SF5838 (Figure 76) ; (Figure 75). Turner (1987) place les spécimens SF5846 (épiphyse proximale), SF5847, SF5838 (épiphyses distales) et SF5898 (diaphyse) de Sterkfontein Mb. 4 en *M. cultridens,* indiquant que la morphologie diffère des panthérinés en dépit d'une taille similaire à *P. leo*. Il exclue également une affinité avec *Homotherium*. Il rapproche les épiphyses distales du *Megantereon* de Senèze (France) en raison de la petite taille de la trochlée. Le fragment diaphysaire est, selon lui, proche de *Megantereon* en raison de l'absence de courbure au niveau de la tubérosité déltoïdienne. La comparaison avec KW10541 de Kromdraai Mb.2 et le spécimen inédit KA642 de Kromdraai A permettent de discuter ce critère. L'aspect courbé de la diaphyse semble directement lié au développement de la tubérosité déltoïdienne. Or, cette dernière est une insertion musculaire dont le développement est dépendant de l'activité tendineuse et de la

Denture supérieure	Nombre	Range	Moy.	S.D.	Nombre	Range	Moy.	S.D.
	DMD I3				DVL I3			
D. darti	1		8,87		1		10,42	
D. barlowi	1		7,02		1		8,46	
D. piveteaui	2	9,89-10,83	10,36		2	10,87-11,27	11,07	
	DMD C				DVL C			
D. darti	1		14,01		1		20,58	
D. barlowi	3	10,81-15,1	13,32	2,24	3	17,17-23,56	21,48	3,73
D. piveteaui	2	11,31-12,4	11,86		2	19,86-20,02	19,94	
	DMD P3				DVL P3			
D. barlowi	3	18,76-21,35	19,67	1,46	1		11,43	
D. piveteaui	2	19,43-19,71	19,57		2	9,16-9,89	9,53	
	DMD P4				DVL P4			
D. barlowi	4	35,12-37,25	36,48	0,98	4	16-16,7	16,44	0,31
D. piveteaui	3	30,06-40,86	37,21	6,19	3	9,21-13,55	12,07	2,48

Tableau 34. Odontométrie comparée de la denture supérieure de *Dinofelis*.

Denture inférieure	Nombre	Range	Moy.	S.D.	Nombre	Range	Moy.	S.D.
	DMD c				DVL c			
D. barlowi	2	12,4-12,75	12,58		2	17,08-18,1	17,59	
	DMD p3				DVL p3			
D. darti	3	10,87-14,18	12,2	1,75	1		7,17	
D. barlowi	3	12,86-13,81	13,44	0,51	2	7,71-7,95	7,83	
	DMD p4				DVL p4			
D. darti	2	21,05-22,29	21,67		1		9,18	
D. barlowi	3	22,57-23,7	23,84	1,41	3	11,03-12,8	11,81	0,73
D. piveteaui	1		24,25		1		11,21	
	DMD m1				DVL m1			
D. darti	3	24,72-29,35	26,64	2,41	2	11,58-11,7	11,64	
D. barlowi	2	27,24-27,95	27,6		2	13,31-14,05	13,68	
D. piveteaui	1		27,68		1		12,76	

Tableau 35. Odontométrie comparée de la denture inférieur de *Dinofelis*.

croissance musculaire. Le KW10541 qui est un spécimen juvénile non épiphysé a un aspect moins courbé que SF5856 qui a lui-même un aspect un peu moins courbé que KA642. De plus, chez *Dinofelis*, en vue antérieure, la jonction entre l'épicondyle médial et la diaphyse est droite tandis qu'elle forme une encoche chez l'ensemble des félidés, dont *Megantereon* (Figure 76). En outre, toujours en vue antérieure, l'épicondyle médial est proche de la trochlée chez *Dinofelis*, ce que l'on

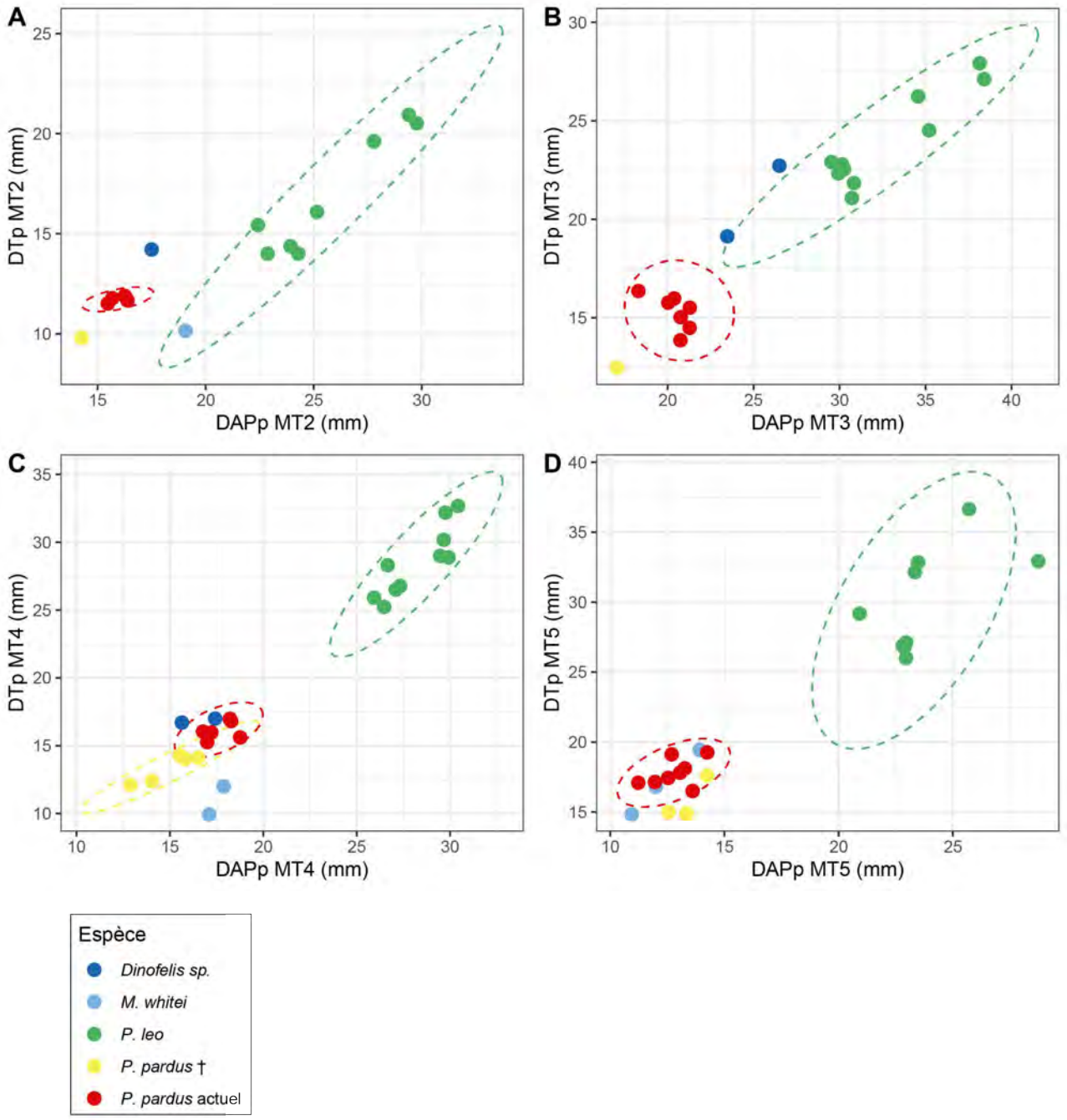


Figure 74. Diagrammes bivariés des longueurs maximales des épiphyses proximales des métatarses des félidés.

ne retrouve pas pour les autres espèces (Figure 76). D'ailleurs chez *Megantereon*, l'épicondyle médial dépasse du bord de la trochlée, au contraire de *Dinofelis* (Figure 76). Au regard de ces nouveaux éléments, les spécimens SF5846, SF5847, SF5838 et SF5898 sont réattribués au genre *Dinofelis*.

Quant à l'épiphyse proximale de l'humérus, un seul reste est identifié, KA149, chez qui le grand trochanter est fortement développé, contrairement à *P. pardus* ou *Megantereon* tandis qu'il l'est très fortement pour *Homotherium*. La tête humérale est également comprimée, mais bien moins que chez *Homotherium* tandis qu'elle est large chez *P. leo* (Figure 76) ; (Figure 75) . Enfin, en vue postérieure,

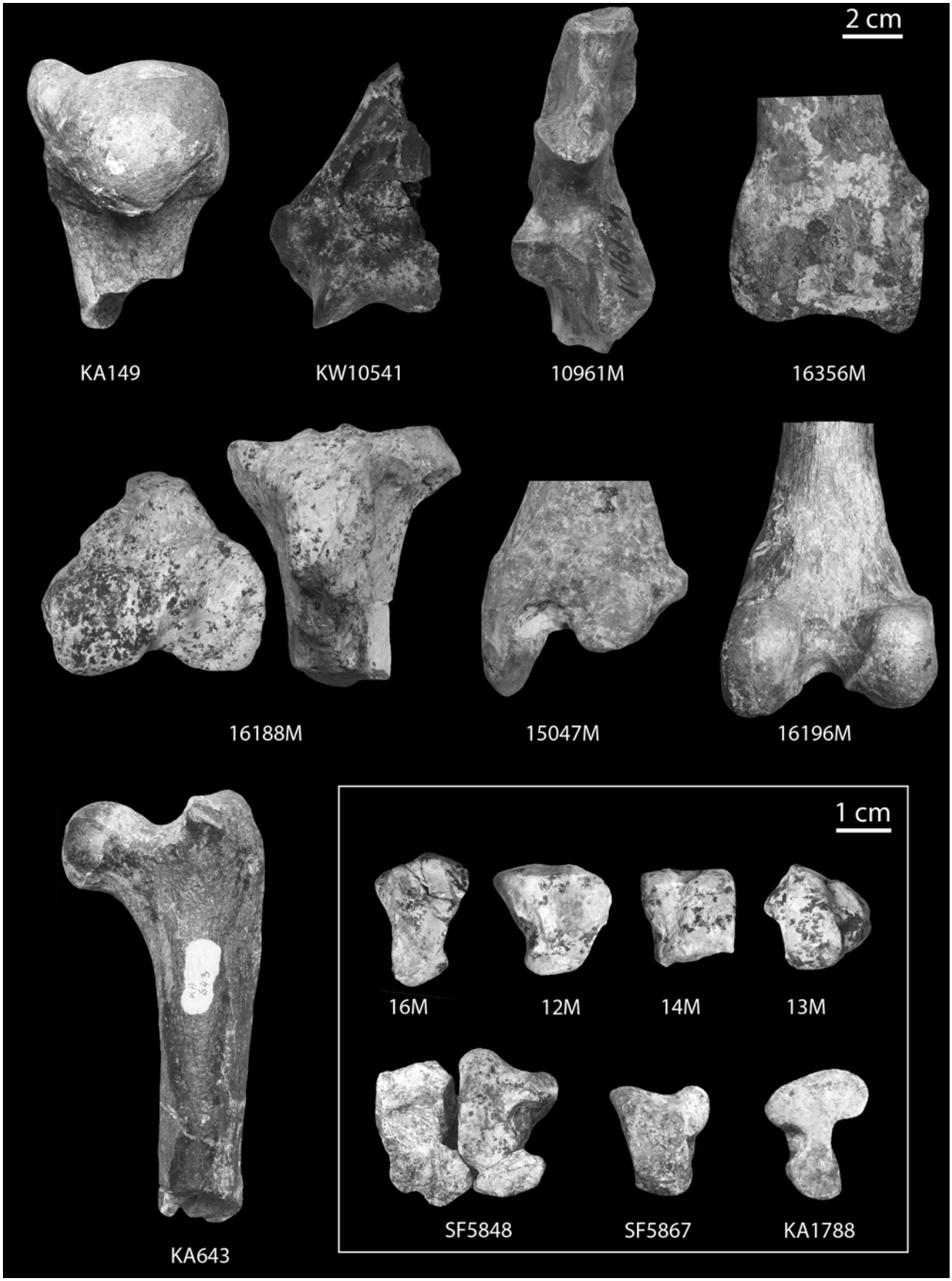


Figure 75. Matériel postcrânien de *Dinofelis*.

KA149. épiphyse proximale gauche (face postérieure), KW10541. humérus distal gauche (face antérieure), 10961M. ulna proximal droit (face antérieure), 16356M. radius distal droit (face antérieure), 16188M. tibia proximal gauche (faces antérieure et proximale), 15047M. tibia distal droit (face antérieure), 16196M. fémur distal droit (face postérieure), KA643. fémur proximal gauche (vue postérieure), 16M. MC2 droit (vue proximale), 12M. MC3 droit (vue proximale), 14M. MC5 droit (vue proximale), 13M. MC4 droit (vue proximale), SF5848. MC2 et MC3 gauches (vue proximale), SF5867. MC4 gauche (vue proximale), KA1788. MT3 droit (vue proximale).

le petit trochanter ne s'étend pas médialement comme chez *P. leo* et *Homotherium*, ne descend pas en-dessous de la tête humérale comme chez *Megantereon*, et son développement semble similaire à celui de *P. pardus* (Figure 76).

Pour le radius, les valeurs de *Dinofelis* se rapprochent de celles de *Megantereon*, d'ailleurs Werdelin & Lewis (2001) indiquent qu'il peut être difficile de distinguer les espèces anciennes de ces deux genres à partir de la taille. Ils se situent tous les deux en position intermédiaire entre *P. pardus* et *P. leo* (Figure 77) ; (Tableau 36). En revanche la morphologie permet de les distinguer efficacement. La tête du radius et le cou sont épais chez *Megantereon* tandis qu'ils sont beaucoup plus fins chez *Dinofelis* (p. ex. 16356M). Le caractère le plus marquant est le fort développement de la tubérosité radiale qui est complètement déjetée en face latérale chez *Megantereon*, donnant un aspect fortement

Membre antérieur	Nombre	Range	Moy.	S.D.	Nombre	Range	Moy.	S.D.
	DAPP humérus				DTP humérus			
D. piveteaui	1		79,46		1		55,4	
	DAP diaphyse humérus				DT diaphyse humérus			
D. barlowi	3	27,62-37,94	32,38	5,21	2	19,13-36,16	27,53	8,52
D. piveteaui	1		35,43		1		26,69	
	DAPD humérus				DTD humérus			
D. barlowi	2	40,7-41,49	41,09		2	64,75-72,93	68,84	
	DAPP radius				DTP radius			
D. darti	1		22,63		1		31,49	
D. barlowi	1		21,5		1		27,99	
D. piveteaui	1		22,8		1		30,02	
	DAP diaphyse radius				DT diaphyse radius			
D. darti	1		14,64		1		29,18	
	DAPD radius				DTD radius			
D. darti	1		29,71		1		45,46	
	DAP olécrâne ulna				DT olécrâne ulna			
D. darti	1		29,62		1		16,69	

Tableau 36. Mesures du membre antérieur de *Dinofelis*.

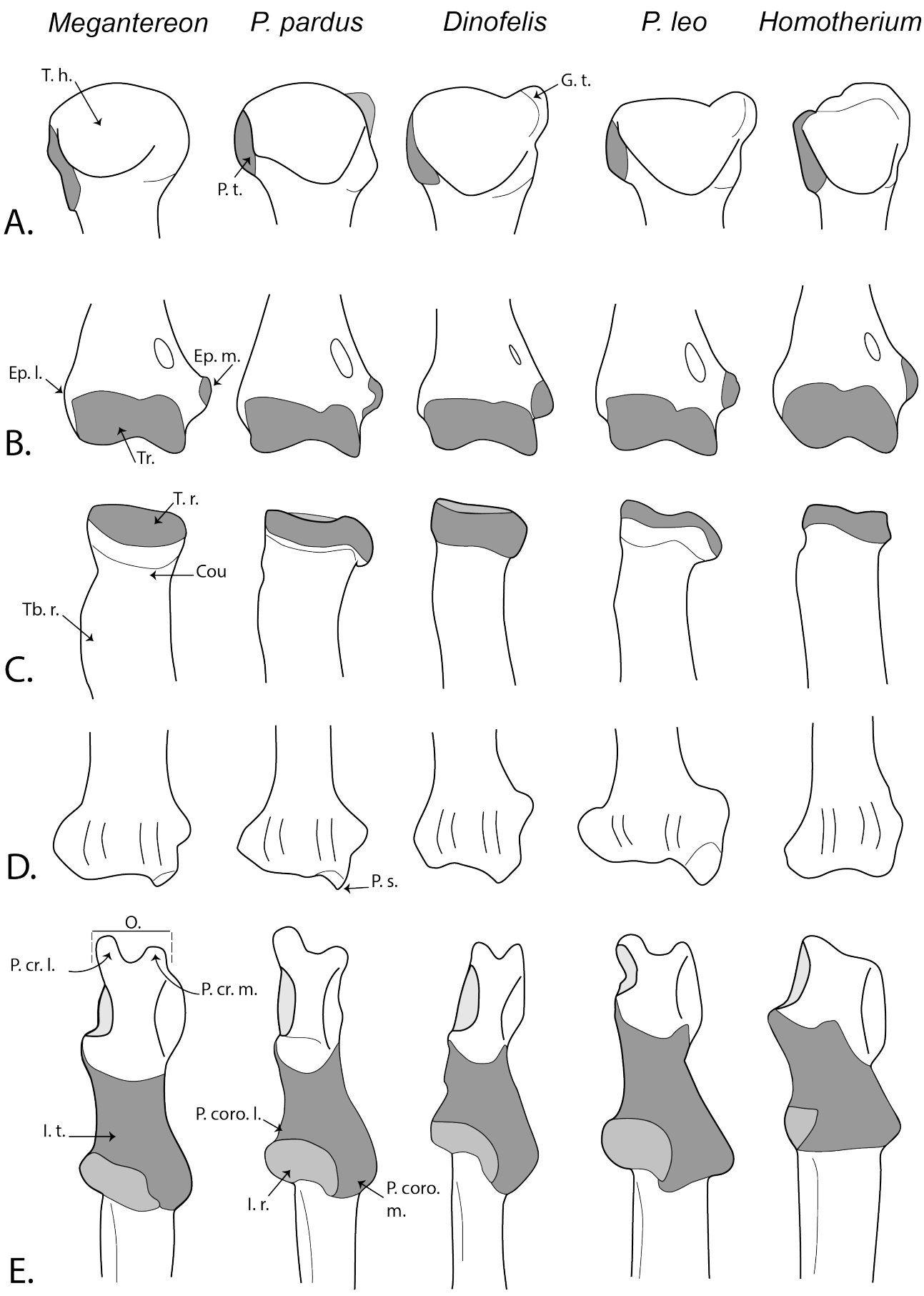


Figure 76. Schéma pour le membre antérieur droit des félidés de grande et moyenne taille.

A. vue postérieure de l'humérus proximal, **B.** vue antérieure de l'humérus distale, **C.** vue antérieure du radius proximal, **D.** vue antérieure du radius distal, **E.** vue antérieure de l'ulna proximal.
T. h.= tête humérale, **P. t.**= petit trochanter, **G. t.**= grand trochanter, **Ep. l.**= épicondyle latéral, **Ep. m.**= épicondyle médial, **Tr.**= trochlée, **T. r.**= tête radiale, **Tb. r.**= tubérosité radiale, **P. s.**= processus styloïde, **O.**= olécrâne, **P. cr. m.**= processus crânial médial, **P. cr. l.**= processus crânial latéral, **I. t.**= incisure trochléaire, **P. coro. l.**= processus coronoïde latéral, **P. coro. m.**= processus coronoïde médial, **I. r.**= incisure radiale.
Schémas basés sur les éléments du corpus associé à : *Homotherium crenatidens* de Senéze (Ballesio 1963) ; *Megantereon cultridens* de Senéze (Christiansen & Adolfssen 2007) ; *Dinofelis* spp. figurés dans Werdelin & Lewis 2001 ; *P. pardus* et *P. leo* actuels.

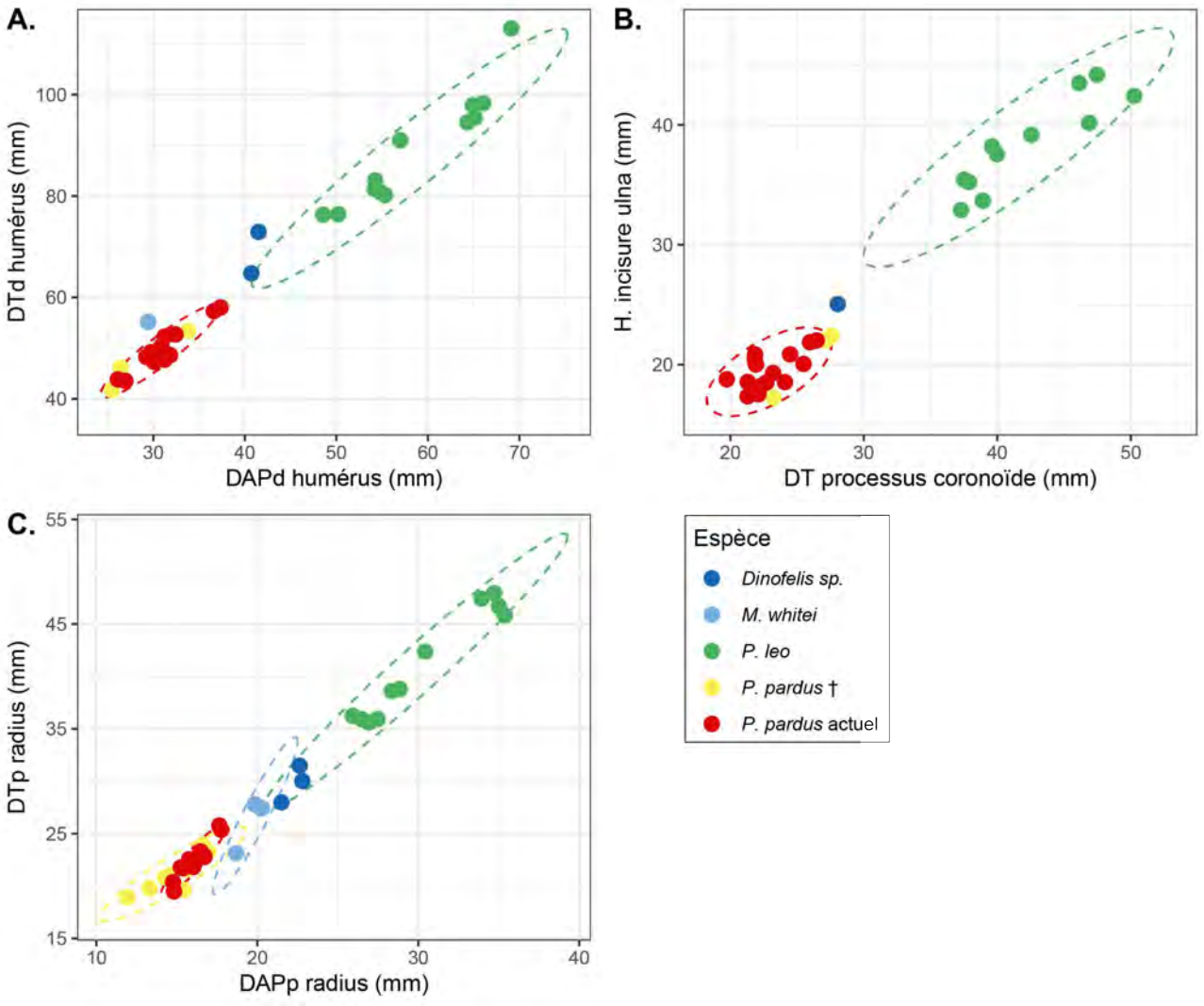


Figure 77. Diagrammes bivariés des longueurs maximales des épiphyses du membre antérieur des félidés.

courbé à la diaphyse juste en-dessous du cou de l'ulna. Le spécimen 16356M de *Dinofelis* comporte une tubérosité radiale très peu développée et la diaphyse est droite. Chez le lion et le léopard, la tête de l'ulna ne tend pas à être plate en partie proximale et forme une vague relativement marquée

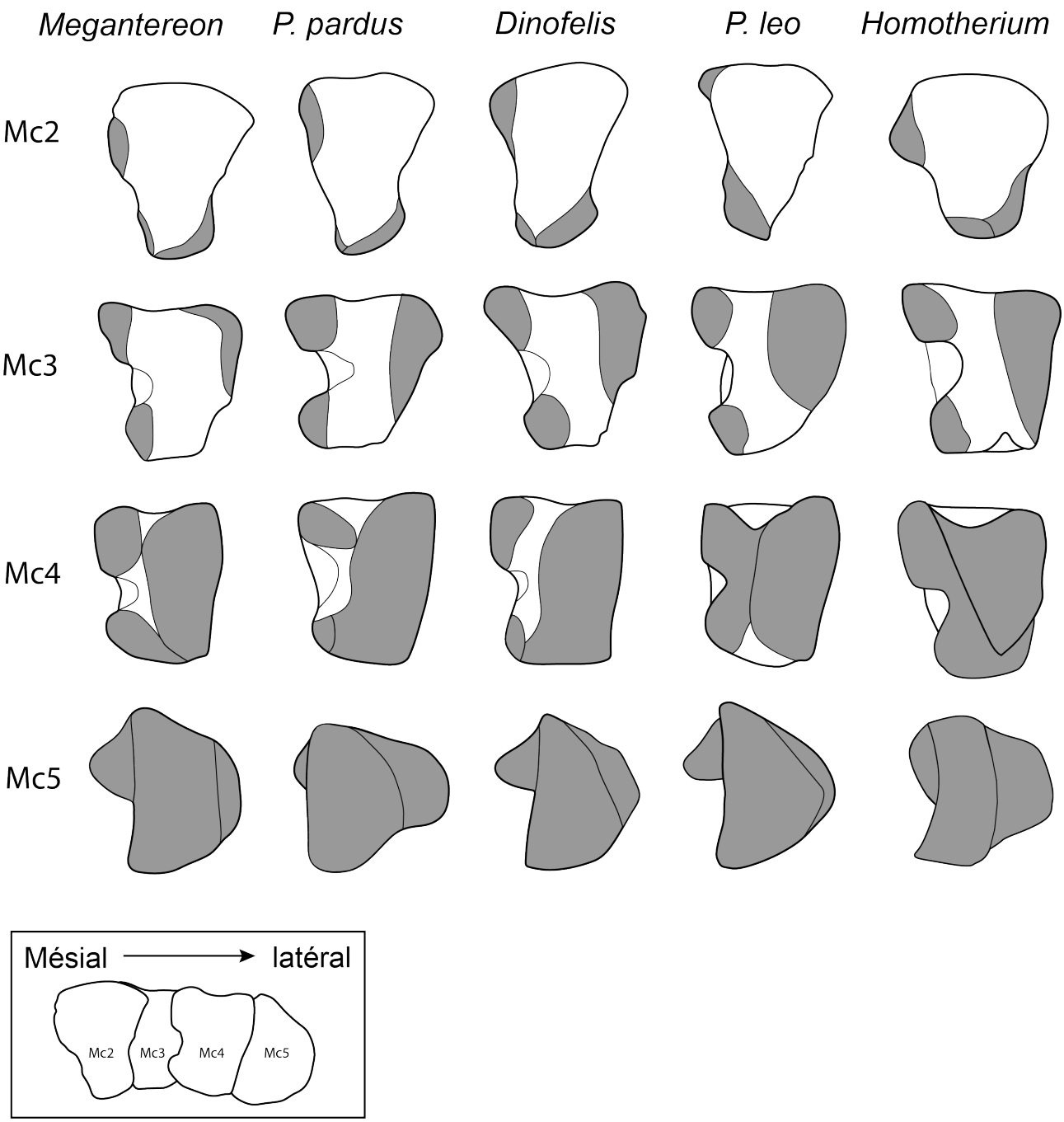


Figure 78. Schéma des métacarpes droits des félidés en vue proximale.

Schémas basés sur les éléments du corpus associé à : *Homotherium crenatidens* de Senéze (Ballesio 1963) ; *Megantereon cultridens* de Senéze (Christiansen & Adolfssen 2007) ; *Dinofelis* spp. figurés dans Werdelin & Lewis 2001 ; *P. pardus* et *P. leo* actuels.

(Figure 76) ; (Figure 75). Quant à *Homotherium*, il a une tête radiale très fine (Figure 76). L'épiphyse distale chez *Dinofelis* est assez distinctive car elle est très étroite et remonte haut sur la diaphyse, comme observé pour le spécimen 16356M de Makapansgat (Figure 75). Chez les autres espèces de félins, la face latérale de l'extrémité distale, en vue antérieure, est fortement déjetée sur le côté tandis que chez *Dinofelis* elle forme seulement un léger arrondi (Figure 76). Le processus styloïde chez *Dinofelis* est modérément développé. Il descend largement en-deçà de l'extrémité distale chez *P. leo* tandis qu'au contraire, chez *Homotherium*, il n'est que peu développé, arrondi, et se trouve à la même hauteur que l'extrémité distale. Chez *Megantereon* et *P. pardus*, le processus styloïde descend légèrement en dessous de l'extrémité distale et est plus appointé que chez *Dinofelis* (Figure 76).

L'ulna est représenté par deux fragments dont l'épiphyse proximale 10961M (Figure 75). L'incisure trochléaire descend bas le long de la diaphyse en vue de face et déborde largement de cette dernière en vue médiale. Cette observation correspond à l'analyse métrique faite par Werdelin & Lewis (2001) qui observent que l'incisure trochléaire est élargie chez certains *Dinofelis*, reflétant la surface articulaire plus épaisse de l'humérus. Cette caractéristique ne se retrouve pas chez les panthérinés actuels (lion et léopard) dont l'incisure est proportionnellement plus étroite par rapport à la longueur de l'os (Werdelin & Lewis 2001). Contrairement à *Homotherium* et *P. leo* l'olécrâne est relativement fin, et surtout il est proportionnellement plus long par rapport à la hauteur de l'incisure trochléaire (Figure 76). Cette observation est valable pour *P. pardus* et *Megantereon*. Toutefois, chez l'ensemble des félidés, le processus crânial latéral de l'olécrâne est toujours plus développé que le processus médiale (à divers degrés de dissymétrie selon les espèces) et la seule exception est *Dinofelis* chez qui ils tendent à être de taille subégale (Figure 76). Hormis la taille, aucun critère discriminant n'est identifié pour l'épiphyse distale (Figure 76).

Métacarpes	Nombre	Range	Moy.	S.D.	Nombre	Range	Moy.	S.D.
	DAPP MC2				DTP MC2			
D. darti	1		19,62		1		12,43	
D. barlowi	2	16,44-19,61	18,03		1		12,65	
	DAPP MC3				DTP MC3			
D. darti	1		16,29		1		17,57	
D. barlowi	2	16,03-18,53	17,28		2	17,66-19,66	18,66	
	DAPP MC4				DTP MC4			
D. darti	1		14,4		1		14,12	
D. barlowi	4	15,29-16,56	14,45	3,36	4	12,34-14,03	11,89	2,58
	DAPP MC5				DTP MC5			
D. dart	1		16,04		1		14,21	
D. barlowi	1		14,23		1		12,67	

Tableau 37. Mesures des métacarpes de *Dinofelis*.

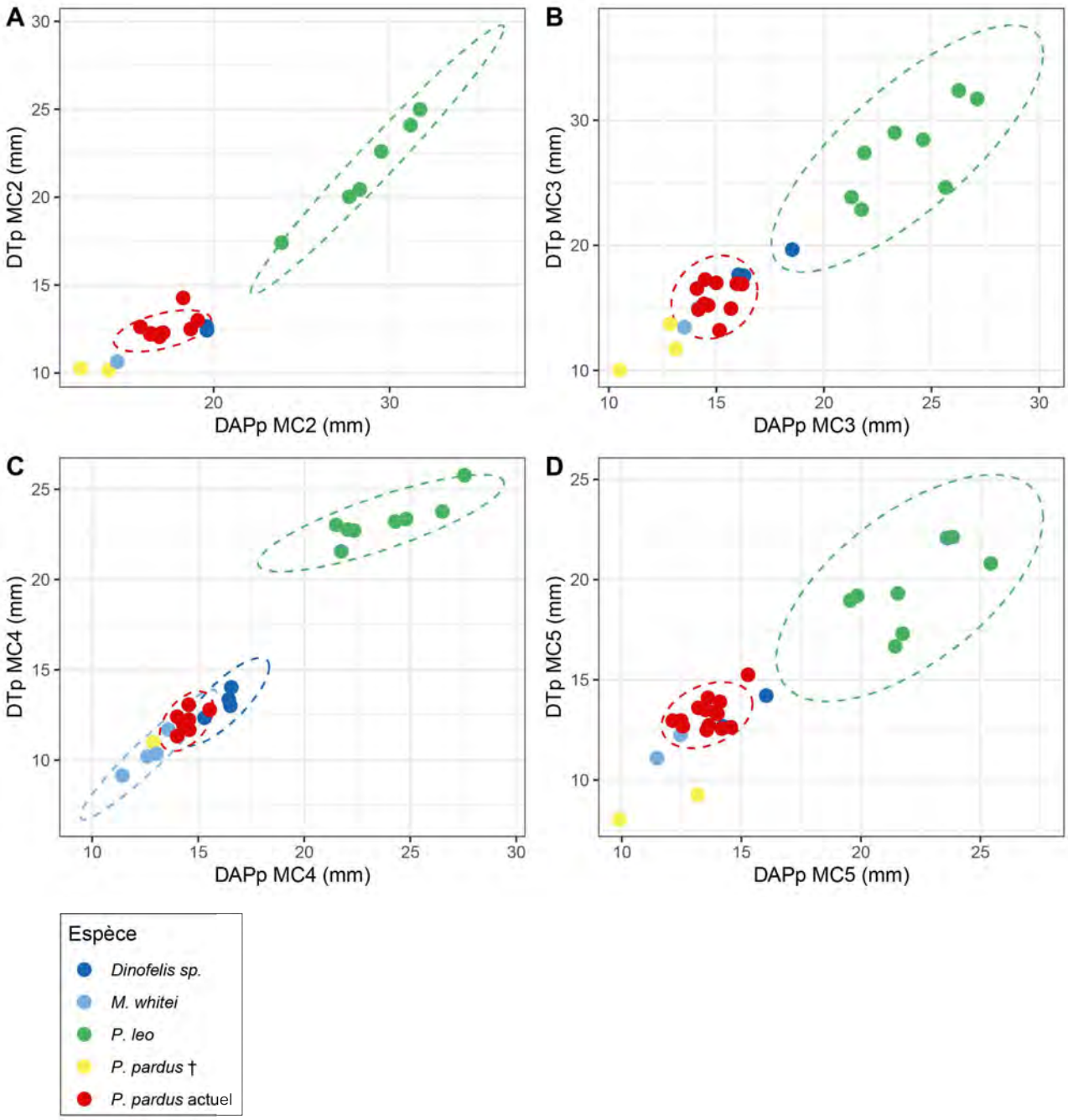


Figure 79. Diagrammes bivariés des longueurs maximales des épiphyses proximales des métacarpes des félidés.

Les mesures des surfaces articulaires proximales des métacarpes indiquent systématiquement une taille similaire aux léopards actuels de grande taille, avec quelques individus pouvant atteindre les dimensions des lions (Figure 79) ; (Tableau 37). Tout comme pour les os longs, il n'y a pas de recouvrement de taille avec les léopards fossiles. La morphologie des surfaces articulaires permet de distinguer *Dinofelis* de *P. pardus* ou *P. leo* avec une morphologie générale beaucoup plus ronde pour le métacarpe 2 (SF5879, SF5848.1, KB3248, 16M) dont les arêtes sont plus saillantes chez les panthérinés (Figure 78) ; (Figure 75). A l'inverse, le métacarpe 3 (SKX587, SF5848.2, 12M) est

plus anguleux chez *Dinofelis* (Figure 78) ; (Figure 75). Le métacarpe 4 (SF5867, 13M, SK769) a une conformation sub-rectangulaire que l'on ne retrouve ni chez *P. pardus* ni chez *P. leo* (Figure 78) ; (Figure 75). Enfin, le métacarpe 5 (14M) est le plus similaire chez les trois espèces bien qu'il soit légèrement plus comprimé médio-latéralement chez *Dinofelis* (Figure 78) ; (Figure 75). De plus la taille de la facette latérale est proportionnellement plus grande chez *P. pardus* par rapport à la facette médiale, et plus petite chez *P. leo* (Figure 78) ; (Figure 75).

2. 1. 3. 2. Description et comparaison du membre postérieur

Contrairement au membre antérieur où *Megantereon* a des mesures maximales systématiquement plus petite que *Dinofelis*, ce n'est pas le cas pour le membre postérieur où ils ont des dimensions avoisinantes et occuent le même champ de variation (Figure 80) ; (Figure 74) ; (Tableau 38) ; (Tableau 39). L'ensemble du membre postérieur (fémur et tibia) ont des longueurs et largeurs maximales intermédiaires à *P. pardus* et *P. leo*, comme observé par Werdelin & Lewis (2001).

L'extrémité proximale du fémur de *Dinofelis* (KA637, KA643, 11708M) est large, tout comme chez *P. leo*, avec une tête fémorale arrondie, orientée vers le haut et dont la hauteur dépasse celle du grand trochanter. A l'inverse, chez *P. leo* et *Homotherium*, la tête fémorale est orientée vers le bas et le grand trochanter est plus haut (Figure 81) ; (Figure 75). En outre, *Homotherium*, comme pour

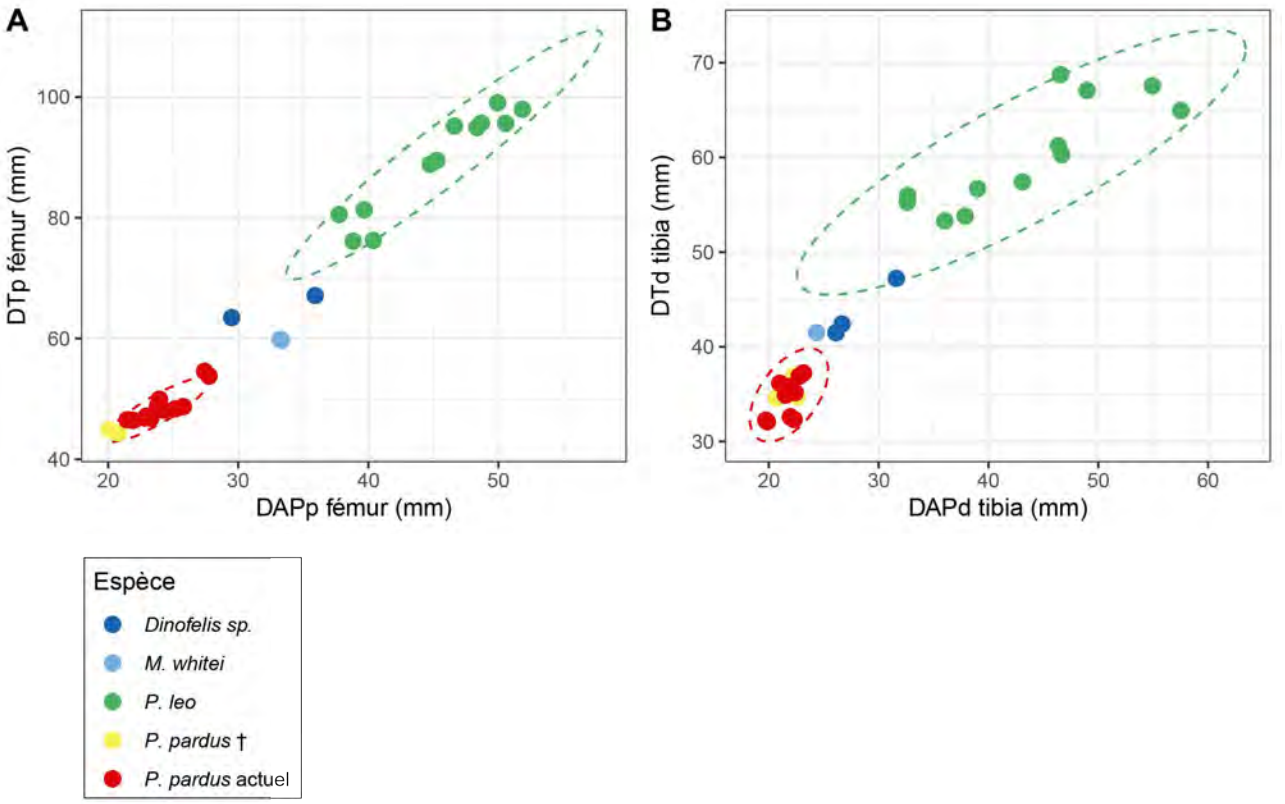


Figure 80. Diagrammes bivariés des longueurs maximales des épiphyses du membre postérieur des félidés.

Membre postérieur	Nombre	Range	Moy.	S.D.	Nombre	Range	Moy.	S.D.
	DAPP fémur				DTP fémur			
D. piveteaui	2	29,49-35,91	32,7		2	63,47-67,12	65,29	
	DAP diaphyse fémur				DT diaphyse fémur			
D. darti	1		25,07		1		28,76	
D. piveteaui	3	21,08-25	22,81	2	3	24,26-31,16	26,79	3,79
	DAPD fémur				DTD fémur			
D. darti	1		63,25		1		61,58	
D. piveteaui	2	56,08-56,45	56,26		2	54,4-55,43	54,92	
	DAPP tibia				DTP tibia			
D. darti	1		58,67		1		61,27	
	DAPD tibia				DTD tibia			
D. darti	2	26,11-26,67	26,39		2	41,48-42,41	41,95	
D. barlowi	1		31,61		1		47,23	

Tableau 38. Mesures du membre postérieur de *Dinofelis*.

Métatarses	Nombre	Range	Moy.	S.D.	Nombre	Range	Moy.	S.D.
	DAPP MT2				DTP MT2			
D. barlowi	2	17,5-19,91	18,71		1		14,21	
	DAPP MT3				DTP MT3			
D. piveteaui	2	23,47-26,5	24,98		2	12,39-14,45	20,93	
	DAPP MT4				DTP MT4			
D. barlowi	1		17,42		1		17	
D. piveteaui	1		15,64		1		16,71	

Tableau 39. Mesures des métatarses de *Dinofelis*.

l'ensemble des extrémités, a une épiphyse proximale très comprimée transversalement. Chez *P. pardus* et *Megantereon* la tête fémorale est orientée vers le haut comme pour *Dinofelis,* bien que la hauteur ne dépasse pas celle du grand trochanter : les deux sont sensiblement à la même hauteur chez *P. pardus* et le grand trochanter est nettement plus haut chez *Megantereon* (Figure 81).

En vue postérieure, les deux épicondyles du fémur chez Dinofelis (KA191, K1547, 16196M) sont écartés l'un de l'autre formant une large gouttière entre les deux tandis que chez *P. leo* et *Homotherium* ils sont plus rapprochés (Figure 81) ; (Figure 75). De plus, toujours en vue postérieure, l'épicondyle latéral chez *P. leo* déborde largement du bord de la diaphyse, ce qui est beaucoup moins marqué chez *Dinofelis* (Figure 81). Chez *Homotherium* l'épicondyle latéral est dans l'axe de la diaphyse (Figure 81). La morphologie de l'épiphyse distale chez *P. pardus* est relativement similaire à celle de *Dinofelis* avec les épicondyles de taille subégale et écartés l'un de l'autre mais la métrique permet de les départager car les léopards sont beaucoup plus petits (Figure 81). Quant à *Megantereon,* il a une morphologie générale très arrondie qui diffère de l'ensemble des autres félidés (Figure 81).

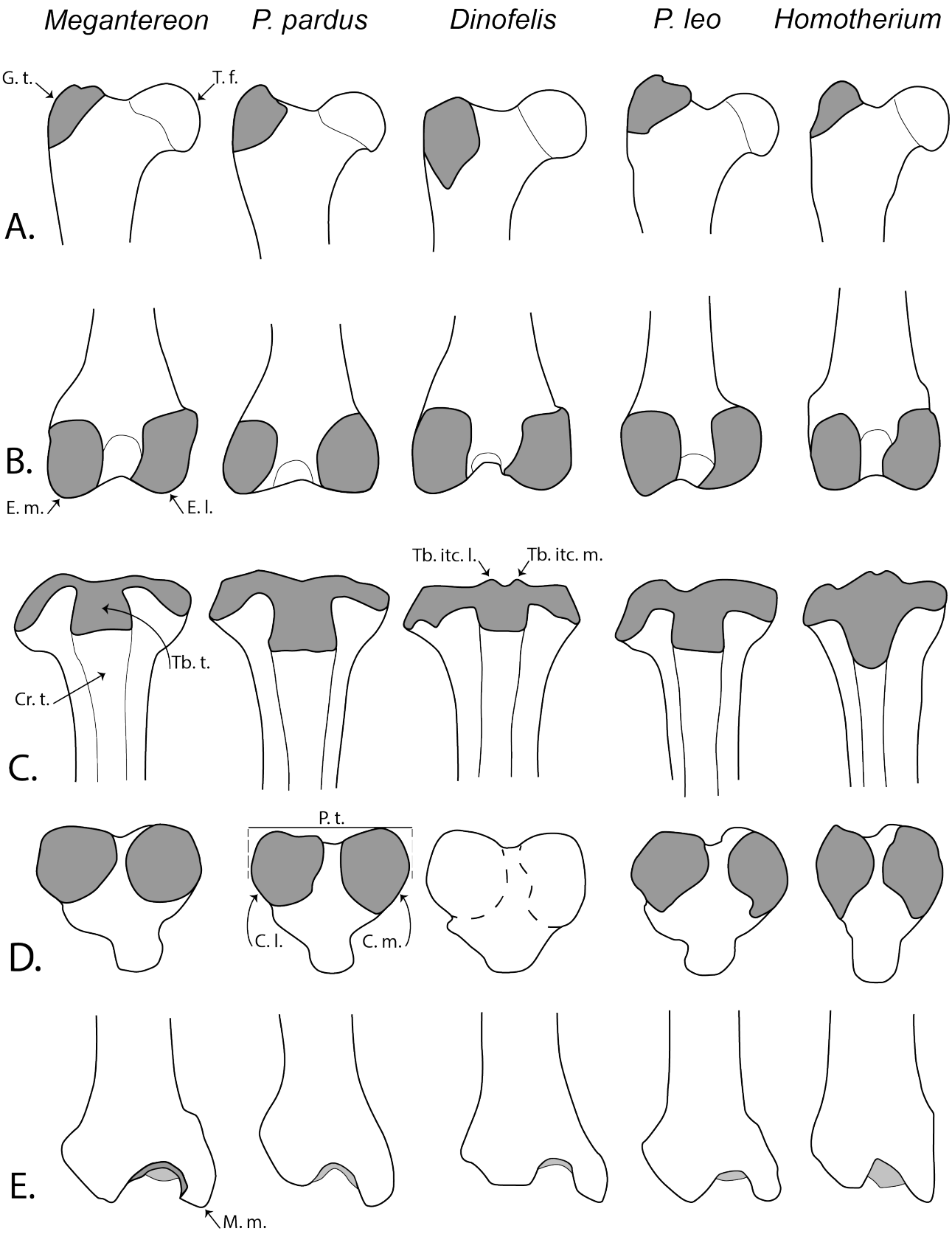


Figure 81. Schéma du membre postérieur droit des félidés.

A. vue antérieure du fémur proximal, **B.** vue postérieure du fémur distale, **C.** vue antérieure du tibia proximal, **D.** vue proximale du tibia, vue antérieur du tibia distal.
G. t.= grand trochanter, **T. f.**= tête fémorale, **E. m.**= épicondyle médial, **E. l.**= épicondyle latéral, **Cr. t.**= crête tibiale, **Tb. t.**= tubérosité tibiale, **Tb. itc. l.**= tubérosité intercondylaire latérale, **Tb. itc. m.**= tubérosité intercondylaire médiale, **P. t.**= plateau tibial, **C. l.**= condyle latéral, **C. m.**= condyle médial, **M. m.**= malléole médiale.
Schémas basés sur les éléments du corpus associé à : *Homotherium crenatidens* de Senéze (Ballesio 1963) ; *Megantereon cultridens* de Senéze (Christiansen & Adolfssen 2007) ; *Dinofelis* spp. figurés dans Werdelin & Lewis 2001 ; *P. pardus* et *P. leo* actuels.

En vue antérieure, la proximale du tibia chez *Dinofelis* (SF5839, 16188M) montre une tubérosité tibiale courte qui ne descend pas le long de la crête tibiale contrairement aux autres félidés, notamment *Homotherium* chez qui elle descend particulièrement bas (Figure 81) ; (Figure 75). La crête tibiale chez *Dinofelis* est plus fine que chez les autres des félidés à l'exception d'*Homotherium* chez qui elle est très pincée (Figure 81). Les tubérosités intercondylaires latérale et médiale forment une encoche marquée car elles ressortent distinctement du plateau tibial, ce qui n'est pas le cas chez les autres félidés à l'exception d'*Homotherium*. Toutefois chez ce dernier elles sont bien plus hautes que chez *Dinofelis* par rapport à la base du plateau tibial et elles ne forment pas une gorge intercondylaire aussi marquée (Figure 81). La vue proximale montre à nouveau le faible développement de la tubérosité tibiale tandis que l'encoche sous le condyle latéral forme un angle aigu, comme chez *P. leo*. Chez les autres félidés cette encoche n'existe pas (*Homotherium*) ou forme seulement un léger renfoncement (*P. pardus*, *Megantereon*) (Figure 81). *Dinofelis* et *Homotherium* ne présentent pas de bord concave à la jonction entre la tubérosité tibiale et le condyle latéral. Il n'est en revanche pas possible de les confondre car *Homotherium* a une proximale extrêmement comprimée transversalement avec un fort développement de la tubérosité tibiale (Figure 81).

En vue antérieure, l'épiphyse distale du tibia de *Dinofelis* (SF5840, 16201.4M, 15047M) comporte une malléole médiale en forme de goutte avec un pincement à la base, un élargissement puis une extrémité appointée. Cette morphologie ne se retrouve pas chez les autres félidés (Figure 81) ; (Figure 75). De plus, la malléole descend en-dessous de la partie latérale du tibia, tout comme chez *Megantereon* et *Homotherium,* tandis que les deux côtés sont sensiblement à la même hauteur chez *P. pardus* et *P. leo*. Toutefois, *Dinofelis* comporte une encoche à l'angle latéro-distal que l'on ne retrouve ni chez *Megantereon*, ni chez *Homotherium*, formant une tubérosité en face latérale (Figure 81). Enfin, chez *Dinofelis* le bord distal est droit tandis qu'il est arrondi pour les autres félidés (Figure 81).

Les métatarses de *Dinofelis* ont des dimensions intermédiaires à *P. pardus* et *P. leo* tandis que *Megantereon*, contrairement aux os longs, a des dimensions significativement plus petites, intégrant le champ de variation des léopards (Figure 82) ; (Figure 75). Les doigts 2, 3 et 4 sont représentés. Le métatarse 2 de *Dinofelis* (SK1860, SF5877) a une surface articulaire supérieure très longue, comme

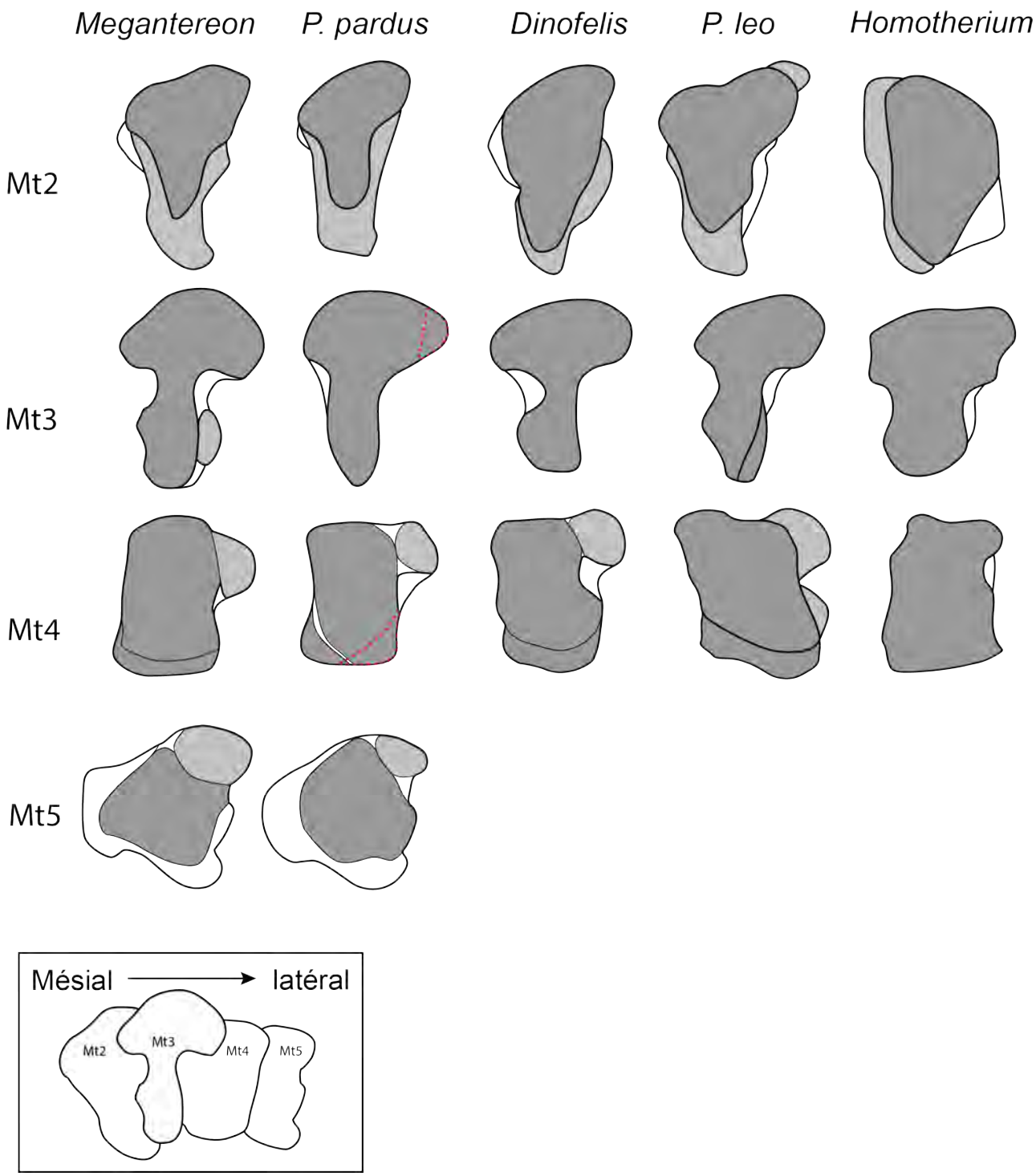


Figure 82. Schéma des métatarses droits des félidés en vue proximale.

Schémas basés sur les éléments du corpus associé à : *Homotherium crenatidens* de Senéze (Ballesio 1963) ; *Megantereon cultridens* de Senéze (Christiansen & Adolfssen 2007) ; *Dinofelis* spp. figurés dans Werdelin & Lewis 2001 ; *P. pardus* et *P. leo* actuels.

KA149. épiphyse proximale gauche (face postérieure), **KW10541.** humérus distal gauche (face antérieure), **10961M.** ulna proximal droit (face antérieure), **16356M.** radius distal droit (face antérieure), **16188M.** tibia proximal gauche (faces antérieure et proximale), **15047M.** tibia distal droit (face antérieure), **16196M.** fémur distal droit (face postérieure), **KA643.** fémur proximal gauche (vue postérieure), **16M.** MC2 droit (vue proximale), **12M.** MC3 droit (vue proximale), **14M.** MC5 droit (vue proximale), **13M.** MC4 droit (vue proximale), **SF5848.** MC2 et MC3 gauches (vue proximale), **SF5867.** MC4 gauche (vue proximale), **KA1788.** MT3 droit (vue proximale).

chez *Homotherium* tandis que les autres félidés ont une surface beaucoup plus courte. Toutefois, elle est bien plus large transversalement chez *Homotherium* que chez *Dinofelis* (Figure 82) ; (Figure 75). Le métatarse 3 de *Dinofelis* (SK35345, SF5876, KA1773, KA1788) a une conformation très arrondie que l'on ne retrouve chez aucun autre félidé dont les angles sont beaucoup plus saillants, à l'exception de *Megantereon*. Toutefois, chez ce dernier, la partie postérieure de la facette est très étroite et la partie antérieure n'est pas aussi circulaire (Figure 82) ; (Figure 75). Enfin, le métatarse 4 de *Dinofelis* (SK35345, SK1848, SF5878) est sub-rectangulaire et se divise en deux facettes comme chez *P. pardus*, et *P. leo*. Toutefois les bords latéral et médial sont droits chez *P. pardus* et ne forment pas d'encoches en leur milieu comme chez *Dinofelis* ; tandis que chez *P. leo* la facette articulaire est trapézoïdale (Figure 82) ; (Figure 75).

2. 1. 4. Megantereon whitei (Broom, 1937)

L'espèce *M. whitei* est décrit pour la première fois par Broom (1937) sous le nom de *Felis whitei,* à partir du crâne écrasé KA64 de Kromdraai A. Broom & Schepers (1946) décrivent ensuite *Megantereon gracile* sur le site de Sterkfontein, qui sera par la suite identifié à Kromdraai B (Vbra 1981) tandis qu'Ewer (1955b) décrit une autre espèce à partir de l'holotype KA64, *Megantereon eurynodon*. Suite à une étude comparée de l'ensemble des espèces de *Megantereon*, seule l'espèce *M. whitei* est reconnue pour l'Afrique (Palmqvist *et al.* 2007) aux côtés de *Megantereon ekidoit* en Afrique de l'Est (Werdelin & Lewis 2002).

Les restes de *M. whitei* représentent un total de 151 pièces dont 5 sont des pièces inédites (l'ensemble du matériel de Kromdraai Mb.2 ainsi que KD2023.B, KB2886, KB6016, KB6018). La majorité du matériel provient de Kromdraai B et Kromdraai Mb.2, aux côtés de restes isolés venant des sites de Swartkrans Mb.1, Sterkfontein Mb.4 et de Kromdraai A.

Matériel :
Swartkrans Mb.1 : mandibule droite portant p3, p4 (SK337) ; MC4 proximal droit (SK45613)
Kromdraai Mb.2 : prémaxillaire et maxillaire portant I2, I3, C, P3 (KW10026.2) ; fragment de maxillaire gauche (KW10026.1) ; P4 gauche (KW2023.41) ; mandibule gauche portant p4 (KW10383) ; i1 gauche (KW10212.11) ; i2 gauche (KW10212.10) ; c gauche (KW10428) ; côte

(KW10400.1 à KW10400.30 ; KW10402.1 à KW10402.8) ; vertèbre (KW10400.31 à KW10400.40) ; coxal (KW10382.1 à KW10382.6, KW10443) ; humérus proximal droit (KW10398.1) ; humérus distal droit (KW10398.2) ; radius droit complet (KW10381.2) ; ulna proximal droit (KW10381.1) ; ulna distal droit (KW10381.2) ; scapholunaire droit (KW10212.1) ; MC3 droit complet (KW10212.9) ; MC3 complet droit (KW10212.9) ; MC4 complet droit (KW10212.8) ; MC5 complet droit (KW10212.7) ; fémur proximal gauche (KW10423) ; tibia proximal gauche (KW10402.10) ; diaphyse tibiale indéterminée (KW10402.9) ; tibia distal gauche (KW10674) ; talus gauche (KW10431) ; métapode indéterminé (KW10212.6) ; sésamoïde (KW10212.5) ; phalange 1 (KW10424, KW10212.2, KW10212.3) ; phalange 2 (KW10673) ; phalange 3 (KW10212.4)

Le NMI est de deux individus, correspondant au squelette sub-complet, associé à une P4 isolée (KW2023.41) (Figure 72).

Kromdraai B : scapula gauche (KB5333Z) ; scapula indéterminée (KB5376) ; côte (KB5333X) ; côte et thoracique (KB5333E) ; vertèbre thoracique (KB5333D, KB5333F) ; vertèbre lombaire (KB5333C) ; vertèbre caudale (KB5333T, KB5333J.1 à KB5333J.5, KB5333H) ; vertèbre et coxal (KB5333B) ; vertèbre indéterminée (KB5333T) ; sacrum et coxal droit (KB5333A) ; fragment de coxal gauche (KB5333B*) ; radius droit complet (KB5333O) ; radius proximal droit (KB5336) ; radius proximal gauche (KB5333P) ; radius distal indéterminé (KB5333Y) ; MC2 gauche complet (KB2932+KB2935) ; MC3 droit complet (KB5333U) ; MC4 gauche complet (KB2937+KB2939) ; MC4 proximal droit (KB2886) ; MC5 proximal droit (KB2948) ; fémur proximal droit (KB5333L) ; fémur proximal gauche (KB5342, KB5333K) ; tibia proximal droit (KB5333M) ; tibia distal droit (KB5333T) ; tibia distal gauche (KB5333S) ; patella indéterminée (KB5338) ; calcanéum, talus, naviculaire et cuboïde gauche (KB5333W) ; calcanéum et talus droits (KB5382.1) ; calcanéum gauche (KB5382.1) ; talus gauche (KB5382.2) ; naviculaire droit (KB6018) ; cuboïde droit (KB53156+KB86019) ; cuboïde gauche (KB5315) ; cunéiforme III droit (KB6017) ; cunéiforme III gauche (KB6016) ; MT2, MT3, MT4 et MT5 articulés complets droits (KB5333V) ; MT4, MT5 articulés complets droits (KB5334A) ; MT2 proximal gauche (KB5339A) ; MT4 complet gauche (KB5339C) ; MT5 complet gauche (KB5339B) ; métapode distal indéterminé (KB6029, KB2933) ; phalange 1 (KB2905, KB2909) ; phalange 2 (KB2915, KB2907, KB2908, KB2938, KB2910, KB2940, KB2934)

LE NMI est de quatre individus, les deux squelettes sub-complets associés à deux cunéiformes III droits (KB6017, KB6016) (Figure 72).

Kromdraai A : prémaxillaire et maxillaire gauche portant I2, I3, C (KA64.3) ; prémaxillaire droit portant C (KA64.4) ; P4 gauche (KA64.2) ; mandibule gauche portant p4, m1 (KA64.5) ; m1 droite (KA64.1)

Le NMI est d'un individu car tous éléments peuvent être appariés

Kromdraai D : P4 droite (KD2023.B)

Sterkfontein indéterminé : mandibule droite portant p4, m1 (STS1558)

2. 1. 4. 1. Description et comparaison du crâne et de la denture supérieure

M. whitei est le plus petit machairodonte présent dans le *Cradle of Humankind*. L'ensemble des mesures dentaires sont inférieures à celles du léopard, à l'exception de la canine supérieure hypertrophiée dont les valeurs sont largement supérieures et de la P4 dont l'adaptation en forme de lame induit une dent plus fine que chez le léopard (Figure 83) ; (Figure 72) ; (Tableau 40) ; (Tableau 41). Seuls sont conservés des prémaxillaires et des fragments de maxillaires (KW10026, KA64) ne permettant pas la diagnose du crâne dans son ensemble. Les incisives sont caniniformes. Les I1 et I2 sont tréflées avec deux petites cuspides à la base de la couronne en face linguale, tandis que la I3 n'en comporte qu'une. La canine supérieure est courbée vers l'arrière, hypertrophiée et bien plus spécialisée en forme de lame que chez *Dinofelis*. A titre d'exemple, la canine du spécimen KA64 a une longueur de couronne de 82,71mm (Figure 84), contre seulement 60 mm pour *D. barlowi* et ~45 mm pour *D. piveteaui* (Ewer 1955b ; Cooke 1991). Le diastème post-canine est modérément marqué. La P3 KW10026 est fine, comporte une cuspide postérieure et le cingulum remonte sur

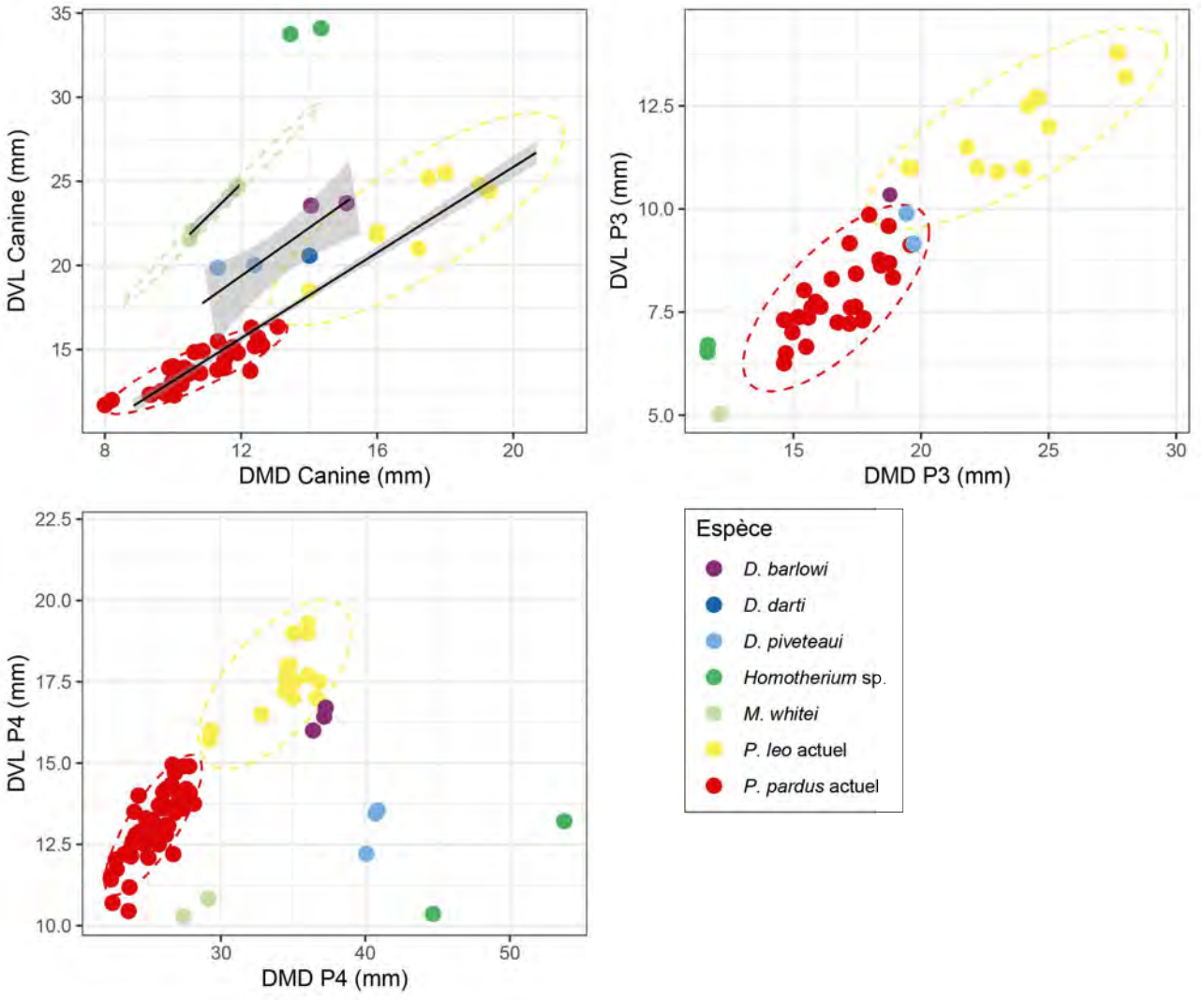


Figure 83. Diagrammes bivariés de la denture supérieure des machairodontes et panthérinés.

Denture supérieure	Nombre	Range	Moy.	S.D.	Nombre	Range	Moy.	S.D.
	DMD I3				DVL I3			
M. whitei	2	6,27-7,38	6,83		2	7,59-10,11	8,85	
	DMD C				DVL C			
M. whitei	4	10,5-11,93	11,21	0,79	4	21,55-26,17	23,63	2,19
	DMD P3				DVL P3			
M. whitei	1		12,12		1		5,03	
	DMD P4				DVL P4			
M. whitei	1		29,12		1		10,83	

Tableau 40. Odontométrie de la denture supérieure de *M. whitei*.

le talon formant une cuspide additionnelle. L'arête antérieure du protocône est marquée (Figure 84). *Dinofelis* diffère par sa robustesse et la présence d'une cuspide antérieure tandis que chez *Homotherium* la P3 est extrêmement réduite, avec des dimensions inférieures à celles de *M. whitei* et du léopard (Figure 83). La P4 (KD2023.B, KA64.2, KW2023.41) est longue et étroite avec le parastyle, le paracône et le métacône dans le prolongement les uns des autres tandis que le protocône est peu développé. Ce dernier forme un angle droit à sa jonction avec le parastyle et il est relié au paracône par une arête peu saillante (Figure 84). Chez *Homotherium* le protocône est pratiquement absent, alors que chez *Dinofelis* il est moins développé ne formant pas d'angle droit avec le parastyle. De plus, l'arête reliant le protocône au paracône est bien plus saillante chez *Dinofelis*. Chez *M. whitei*, le métacône est divisé en deux cuspides de taille égale (Figure 84). Ce caractère ne se retrouve ni chez *Homotherium,* ni chez *Dinofelis*. De plus, la longueur relative du métacône par rapport à celle du paracône est assez courte (Figure 84). Chez les deux autres genres de machairodonte, le métacône est proportionnellement plus long par rapport à la longueur totale de la dent.

2. 1. 4. 2. Description et comparaison de la mandibule et de la denture inférieure

Le corps mandibulaire chez *M. whitei* (KW10383) est robuste et s'épaissie très fortement en partie antérieur tandis que les bords restent parallèles sous les jugales (Figure 84). Le lobe sous la canine est très fortement développé car il est large antéropostérieurement et descend largement en-deçà du bord inférieur de la mandibule (Figure 84). Le diastème post-canine est très important, en lien avec l'hypertrophie décrite précédemment pour la canine supérieure (Figure 84). La branche montante est courte avec un processus coronoïde réduit, comme chez *Homotherium* et *Dinofelis*. Le processus angulaire est développé et descend en-deçà du bord inférieur de la mandibule, ce qui n'est pas le cas chez les autres machairodontes. Enfin, la fosse massétérique adopte une morphologie propre aux machairodontes avec un fort pincement à la base de la fosse et remontant jusqu'au condyle articulaire (Figure 84). Les incisives inférieures (KW10212.10, KW10212.11) sont en forme de palette tandis que la canine (KW10428) est réduite. La p3 (SK337) est résiduelle et se compose d'un protoconide unique avec une très petite cuspide additionnelle qui se fusionne à la cuspide principale. La p4

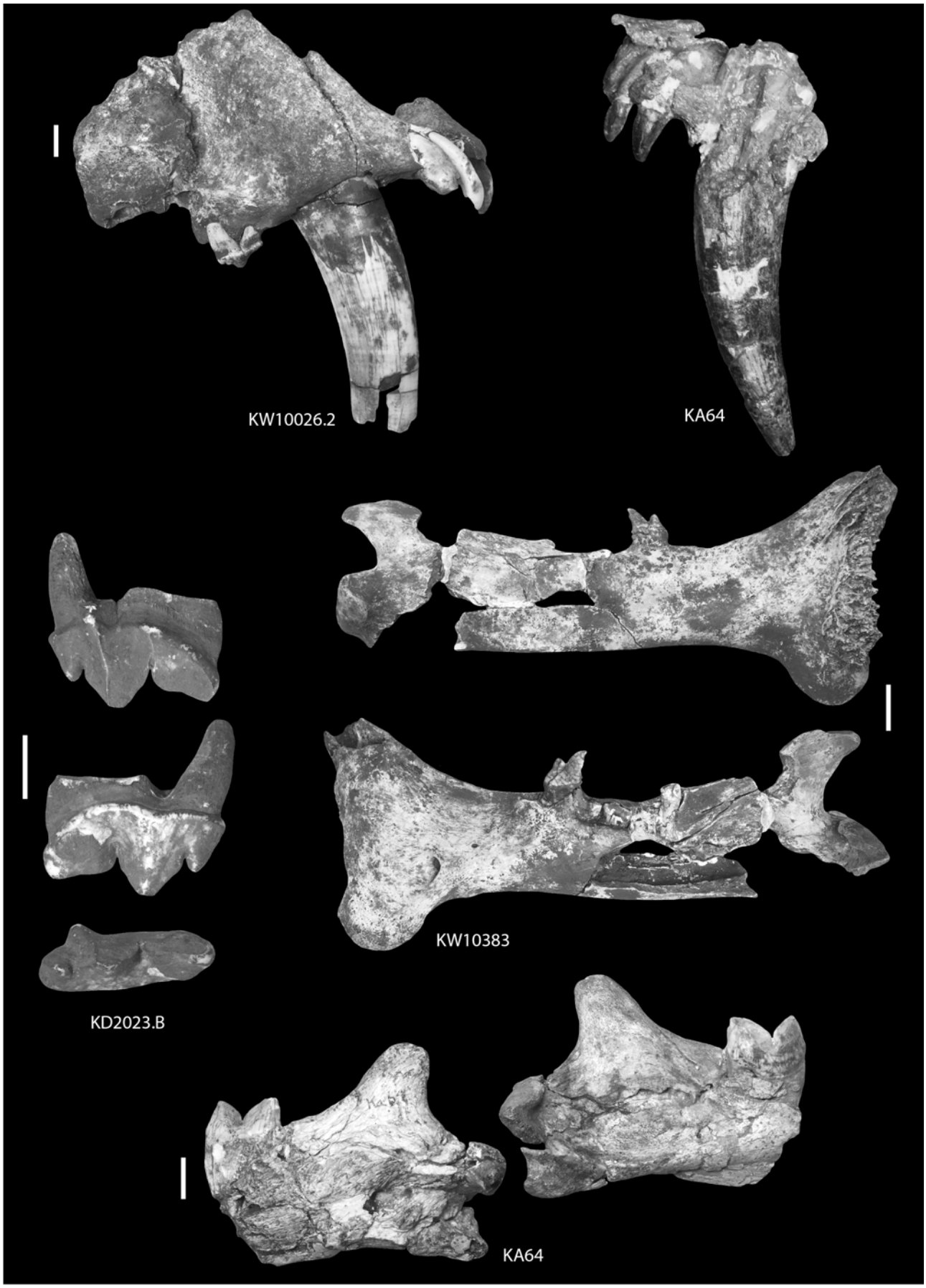


Figure 84. Matériel cranio-dentaire de *M. whitei*. Echelle= 1cm.

KW10026.2. prémaxillaire et maxillaire portant incisives, canine et P3 (face latérale droite), **KA64.** prémaxillaire portant incisives et canine (face latérale gauche), **KD2023.B.** P4 droite (de haut en bas : faces linguale, buccale et occlusale), **KW10383**. mandibule gauche (faces linguale (haut) et buccale (bas)), **KA64.** mandibule droite portant m1 (faces linguale (gauche) et buccale (droite)).

Denture inférieure	Nombre	Range	Moy.	S.D.	Nombre	Range	Moy.	S.D.
	DVL c				DMD p2			
M. whitei	1		5,98		1		11,33	
	DMD p3				DVL p3			
M. whitei	4	5,12-6,98	6,07	0,81	2	3,57-3,95	3,76	
	DMD p4				DVL p4			
M. whitei	4	13,18-17,61	14,59	1,75	4	6,43-8,51	7,52	0,86
	DMD m1				DVL m1			
M. whitei	4	17,23-20,43	19,3	1,26	3	8,67-9,42	8,95	0,41

Tableau 41. Odontométrie de la denture inférieure de *M. whitei*.

(SK337, STS1558, KA64.5) comporte une cuspide antérieure dont l'apex est quelque peu déjeté vers l'avant, mais de manière moins marquée que chez *Homotherium*. Le protoconide est haut et orienté vers l'arrière tandis que la cuspide postérieure est également haute. Le bourrelet cingulaire remonte sur le talon pour former une cuspide additionnelle (Figure 84). La m1 (KA64.1, KA64.5, STS1558) est constituée d'un paraconide significativement plus petit que le protoconide, ce qui n'est pas le cas chez *Homotherium* et *Dinofelis* pour qui les cuspides sont de taille subégales (Figure 84). La m1 de *M. whitei* est également dépourvue de talonide et de métaconide (Figure 84).

2. 1. 4. 3. Description et comparaison du matériel postcrânien : membre antérieur

Le matériel postcrânien est représenté par un individu sub-complet provenant de Kromdraai B totalisant 32 restes ; une patte avant partielle appartenant à un autre spécimen de Kromdraai B totalisant 14 restes ; et un squelette sub-complet provenant de Kromdraai Mb.2 totalisant 75 restes. Contrairement aux restes dentaires, les os longs des membres antérieurs et postérieurs de *M. whitei* ont des valeurs se rapprochant de celles de *Dinofelis*. Ces valeurs sont supérieures à celle de *P. pardus* sans pour autant atteindre celles de *P. leo* (Figure 77) (Figure 80) ; (Tableau 43) ; (Tableau 44). En revanche, les métapodes ont des valeurs inférieures ou intégrant les valeurs basses de *P. pardus* tandis que celles de *Dinofelis* sont supérieures (Figure 79) ; (Figure 74) ; (Tableau 42) ; (Tableau 44) ; (Tableau 45). La morphologie postcrânienne de *M. whitei* est précédemment décrite de manière plus succincte dans la partie sur le postcrânien de *Dinofelis* (cf. *supra*).

Chez *M. whitei*, la tête humérale (KW10398.1) est extrêmement ronde tandis qu'elle est plus comprimée transversalement chez *Dinofelis* et plus large chez *P. pardus*. Le grand trochanter est moins haut que chez *P. pardus* et encore moins que chez *Dinofelis* car il ne dépasse pas la hauteur de la tête humérale en vue antérieure (Figure 76) ; (Figure 85). Le petit trochanter est placé relativement bas sur le bord médial et descend largement en-dessous de la tête humérale, contrairement aux autres félidés (Figure 76). L'épiphyse distale de l'humérus (KW10398.2) ne comporte pas d'épicondyle médial qui est fortement déjeté contrairement aux autres félidés. Effectivement, en vue proximale, l'épicondyle médial est éloigné de la trochlée, formant une protubérance saillante avec un angle marqué à sa jonction avec la diaphyse. Chez *P. pardus*, bien que l'épicondyle médial forme une protubérance, elle n'est pas aussi saillante et l'épicondyle est situé proche de la trochlée. Chez *Dinofelis*, l'épicondyle médial est attenant à la trochlée et la jonction entre ce dernier et la diaphyse est droite (Figure 76). Enfin, la trochlée de *M. whitei* est haute tandis qu'elle l'est moins chez *P. pardus* et *Dinofelis* (Figure 76).

A propos du radius, la partie proximale (KB5336, KB5333P) comporte une tête radiale et un cou épais, ainsi qu'un développement de la tubérosité radiale donnant un aspect fortement courbé à la diaphyse (Figure 76) ; (Figure 85). Ce dernier critère permet de différencier *M. whitei* de l'ensemble des espèces de félidés car il est le seul avec une diaphyse aussi courbée comme observée pour KB5333O. En partie distale (KB5333Y), le processus styloïde descend légèrement en dessous du bord de l'extrémité distale (Figure 76).

L'olécrâne est plus large chez *M. whitei* (KW10381.1) que chez *P. pardus* ou *Dinofelis* (Figure 76) ; (Figure 85). Le processus crânial latéral est plus haut que le médial, mais la dissymétrie est moins forte que chez *P. pardus* tandis que chez *Dinofelis* les deux processus sont de hauteur comparable. En lien avec la hauteur de la trochlée humérale, l'incisure trochléaire de l'ulna est large et haute, tandis qu'elle est bien plus comprimée antéro-postérieurement chez *Dinofelis*, et dans une moindre mesure chez *P. pardus* (Figure 76).

Métacarpes	Nombre	Range	Moy.	S.D.	Nombre	Range	Moy.	S.D.
	DAP MC2				DT MC2			
M. whitei	1		14,53		1		10,64	
	DAP MC4				DT MC4			
M. whitei	4	11,42-13,59	14,1	3,46	4	9,14-11,69	11,87	2,7
	DAP MC5				DT MC5			
M. whitei	2	11,47-12,45	11,96		2	11,09-12,25	11,67	

Tableau 42. Mesures des métacarpes de *M. whitei*.

Membre antérieur	Nombre	Range	Moy.	S.D.	Nombre	Range	Moy.	S.D.
	DAPP humérus				DTP humérus			
M. whitei	1		57,83		1		42,04	
	DAP diaphyse humérus				DT diaphyse humérus			
M. whitei	1		26,64		1		18,82	
	DAPD humérus				DTD humérus			
M. whitei	1		29,43		1		55,15	
	DAPP radius				DTP radius			
M. whitei	4	18,67-20,29	19,75	0,75	4	23,14-27,79	26,45	2,22
	DAP diaphyse radius				DT diaphyse radius			
M. whitei	3	10,03-14,08	11,94	2,04	3	18,05-20,56	19,09	1,31
	DAPD radius				DTD radius			
M. whitei	2	22,05-22,3	22,17		2	36,47-37,92	37,19	
	DT olécrâne ulna				DT processus styloïde ulna			
M. whitei	1		20,29		1		8,9	

Tableau 43. Mesures du membre antérieur de *M. whitei*.

Membre postérieur	Nombre	Range	Moy.	S.D.	Nombre	Range	Moy.	S.D.
	DAPP fémur				DTP fémur			
M. whitei	2	33,22-33,32	33,27		2	59,72-59,88	59,8	
	DAPP tibia				DTP tibia			
M. whitei	2	52,07-51,59	51,83		2	47,67-45,69	46,68	
	DAPD tibia				DTD tibia			
M. whitei	2	24,34-22,88	23,61		2	41,96-37,17	39,56	

Tableau 44. Mesures du membre postérieur de *M. whitei*.

Métatarses	Nombre	Range	Moy.	S.D.	Nombre	Range	Moy.	S.D.
	DAP MT2				DT MT2			
M. whitei	1	19,07			1	10,15		
	DAP MT3				DT MT3			
M. whitei	1	22,03						
	DAP MT4				DT MT4			
M. whitei	3	17,1-18,01	17,66	0,49	2	11,13-11,93	11,53	
	DAP MT5				DT MT5			
M. whitei	3	10,94-13,92	12,28	1,51	3	14,83-19,44	17,03	2,31

Tableau 45. Mesures des métatarses de *M. whitei*.

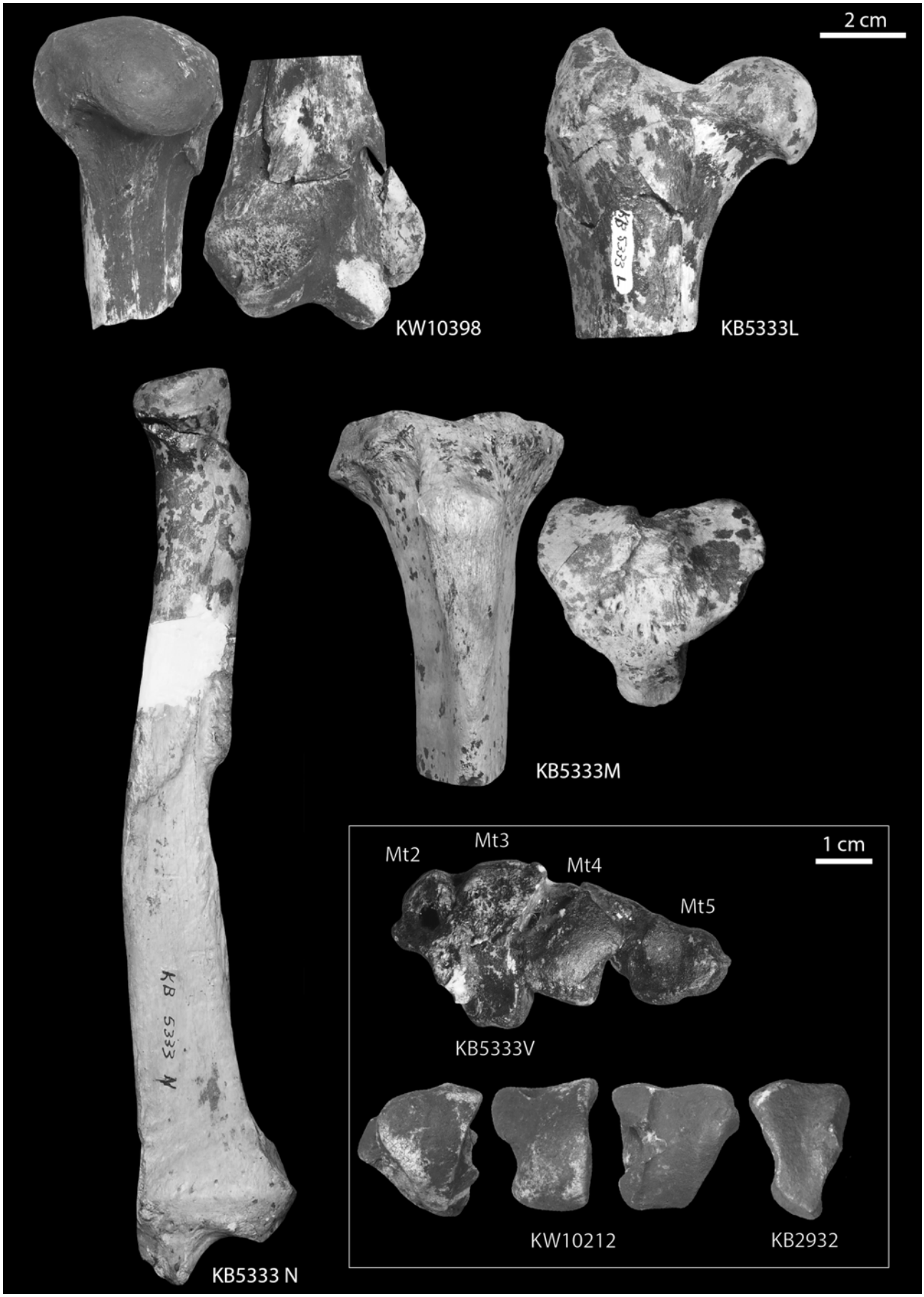


Figure 85. Planche du matériel postcrânien de *M. whitei*.

KW10398. humérus proximal (vue postérieure) et distal (vue antérieure), **KB5333L.** fémur proximal (vue postérieure), **KB5333M.** tibia proximal (vues antérieure et proximale), **KB5333N.** radius (vue antérieure), **KB5333V.** MT2, MT3, MT4, MT5 (vue proximale), **KW10212.** MC5, MC4, MC3 (vue proximale), **KB2932.** MC2 (vue proximale).

Les métacarpes sont de petite taille, parfois inférieure à celle du léopard (Figure 79) ; (Tableau 42). Le métacarpe proximal 2 (KB2932+2935) n'a pas le bord antérieur aussi arrondi que chez *P. pardus* et *Dinofelis* (Figure 78) ; (Figure 85). De plus, la face latérale est concave formant un angle fermé au-dessus de la pointe postérieure de la facette articulaire, tandis qu'il est plus ouvert chez *Dinofelis* et *P. pardus* (Figure 78) ; (Figure 85). Le métacarpe proximal 3 (KB5333U, KW10212.9) est sub-carré. La partie postérieure de la facette articulaire est davantage développée en face mésiale que chez *P. pardus* et *Dinofelis*. Par conséquent, l'encoche de la face mésiale est bien plus marquée chez *M. whitei* (Figure 78) ; (Figure 85). Le métacarpe proximal 4 (SK45613, KB2937+2939, KW10212.8, KB2886) se distingue des autres félidés par l'angle antéro-mésial de la facette où vient s'appuyer le métacarpe 3 qui est orientée transversalement, formant un ovale. Chez *P. pardus* et *Dinofelis* elle est orientée antéro-postérieurement, adoptant une forme sub-rectangulaire (Figure 78) ; (Figure 85). Enfin, le métacarpe proximal 5 (KB2948, KW10212.7) de *M. whitei* a une forme générale ronde et la facette est très développée latéralement, ce qui n'est pas le cas chez *Dinofelis* et *P. pardus* (Figure 78) ; (Figure 85).

2. 1. 4. 4. Description et comparaison du matériel postcrânien : membre postérieur

L'épiphyse proximal du fémur (KB5342, KB5333L, KB5333K, KW10423) est large, avec la tête fémorale qui est moins déjetée sur le côté que chez *P. pardus* et *Dinofelis* (Figure 81) ; (Figure 85). Le grand trochanter est situé plus haut que la tête fémorale tandis que c'est l'inverse pour *Dinofelis*. Chez *P. pardus*, le grand trochanter et la tête fémorale sont à la même hauteur (Figure 81).

L'épiphyse proximale du tibia de *M. whitei* (KB5333M, KW10402.10) comporte une tubérosité tibiale très large que l'on ne retrouve pas chez les autres félidés (Figure 81) ; (Figure 85). De plus, cette dernière descend plus bas le long de la crête tibiale que chez *P. pardus* ou *Dinofelis* (Figure 81). Les tubérosités intercondylaires latérale et médiale ne sont pas très hautes et ne se discernent pas en vue antérieure (Figure 81). En vue proximale, *M. whitei* a une encoche marquée sous le condyle médial, comme *P. pardus*. En revanche, *P. pardus* a également une encoche marquée sous le condyle latéral qui est quasiment absente chez *M. whitei* (Figure 81). L'épiphyse distale (KB5333T, KB5333S, KW10402.9, KW10674) comporte une malléole médiale très arrondie, tandis qu'elle est ovalaire chez *Dinofelis* et plus aplatie chez *P. pardus* (Figure 81). L'angle latéro-distal est arrondi, tandis qu'il est plat chez *Dinofelis* et apointé chez *P. pardus* (Figure 81).

A propos du métatarse proximal 2 (KB5339a, KB5333V), la facette articulaire supérieure est comprimée antéropostérieurement et est très arrondie, tandis qu'elle est anguleuse chez *P. pardus* et allongée chez *Dinofelis* (Figure 82) ; (Figure 85). Le métatarse proximal 3 (KB5333V) a une conformation arrondie. La partie postérieure de la facette est relativement centrée par rapport à la partie antérieure, donnant un aspect symétrique à cette dernière (Figure 82) ; (Figure 85). Le métatarse proximal 4 (KB5339c, KB5334A) est sub-rectangulaire avec les bords latéral et mésial quasiment parallèles alors que la facette est plus ronde chez *Dinofelis* et dans une moindre mesure *P. pardus* (Figure 82) ; (Figure 85). De plus, chez *P. pardus*, la facette articulaire à l'angle antéro-latéral descend le long du bord latéral tandis qu'elle reste cantonnée à l'angle chez *M. whitei* (Figure 82). Enfin, le métatarse proximal 5 (KB5339b), à l'image du métacarpe 5, a une forme générale très arrondie que l'on ne retrouve pas chez *P. pardus* (Figure 82) ; (Figure 85).

2. 2. Les panthérinés

2. 2. 1. Panthera leo Linnaeus, 1758

Les restes de lion sont peu abondants. 15 fossiles sont identifiés, dont sept attribués à l'espèce *P. shawi* dont nous remettons en cause la valeur spécifique. Broom (1948) décrit l'espèce sur le site de Bolt's Farm à partir d'une canine supérieure (BF1555.1) ainsi qu'un fragment de maxillaire portant canine et P4 (BF1555.2). Il distingue ces fossiles de *P. leo* sur la base de leur grande taille. Ewer (1956a) identifie *P. shawi* à Kromdraai A à partir de quatre dents isolées dont une P3 (KA68), une P4 (KA67) et une p3 (KA69) appartenant à un même individu, et une m1 (KA70). L'espèce ne sera identifiée que sur ces deux sites. Le matériel de Bolt's Farm (spécimen BF1555) est étudié à titre comparatif afin de réévaluer *P. shawi*.

Matériel :

P. leo :

Sterkfontein Mb.4/5 : humérus distal droit (STS1832) ; radius distal gauche (SF5837)

Le NMI est d'un individu car tous les éléments peuvent être appariés (Figure 72).

Swartkrans Mb.1 : mandibule droite portant p4, m1 (SK359.2) ; mandibule gauche portant p4, m1 (SK359.1) ; m1 gauche (SK360)

Le NMI est de deux individus, calculés à partir des deux m1 gauches (SK359.1, SK360) (Figure 72).

Swartkrans Mb.2 : d3 gauche (SK24617.2) ; c déciduale gauche (SK24617.1)

Le NMI est d'un individu car tous les éléments peuvent être appariés (Figure 72).

Kromdraai A : maxillaire gauche portant P4 (KA67) ; P3 gauche (KA68) ; p3 droite (KA69) ; m1 droite (KA70)

Le NMI est d'un individu car tous les éléments peuvent être appariés (Figure 72).

Swartkrans indéterminé : P4 gauche (SK11818)

Bolt's Farm : Canine supérieure gauche (BF1555.1) ; maxillaire droit portant canine et P4 (BF1555.2)

Matériel étudié à titre comparatif

P. cf. leo :

Kromdraai A : pisiforme gauche (KA2212)

Le NMI est d'un individu non apparié au reste du matériel dentaire. Les dents (KA67, KA68, KA69, KA70) correspondent à un individu atteignant les limites hautes des lions modernes et elles n'intègrent pas la variabilité moyenne, justifiant alors que le pisiforme KA2212 soit considéré comme un individu supplémentaire.

2. 2. 1. 1. Description et comparaison de la denture supérieure

Denture supérieure	Nombre	Range	Moy.	S.D.	Nombre	Range	Moy.	S.D.
	DMD C				DVL C			
P. leo †	2	21,74-21,87	21,81		2	29,66-30,06	29,86	
	DMD P3				DVL P3			
P. leo †	1		29		1		14,56	
	DMD P4				DVL P4			
P. leo †	2	38,32-38,59	38,45		3	18,03-21,37	19,92	

Tableau 46. Odontométrie de la denture supérieure de *P. leo*.

Denture inférieure	Nombre	Range	Moy.	S.D.	Nombre	Range	Moy.	S.D.
	DMD p3				DVL p3			
P. leo †	1		22,27		1		12,72	
	DMD p4				DVL p4			
P. leo †	2	24,41-24,62	24,52		2	13,52-13,75	13,64	
	DMD m1				DVL m1			
P. leo †	4	26,32-30,15	27,13	2,11	4	13,51-14,93	14	0,64

Tableau 47. Odontométrie de la denture inférieure de *P. leo*.

Les canines du spécimen BF1555 de Bolt's Farm sont attribuées à *P. shawi* par Broom (1948) et sont similaires au lion actuel, en dépit de proportions plus importantes (Tableau 46) ; (Figure 88). La P3 KA68 est également attribuée à *P. shawi* par Ewer (1956a). Elle le caractérise comme un lion de grande taille avec quelques critères morphologiques qui le discriminent de l'espèce actuelle. Elle estime que *P. leo* comporte une cuspide antérieure de plus petite taille et que l'arête antérieure du protocône est moins saillante. Elle décrit également une cuspide postérieure plus développée chez *P. shawi* que chez *P. leo*, ainsi qu'un cingulum moins distinct en partie distale chez *P. shawi*. Or ces

critères semblent intégrer la variabilité du lion actuel (n= 7) chez qui le développement des cuspides postérieure et antérieure varie selon les individus (Figure 86).

La P4 des individus fossiles a une morphologie strictement similaire à celle du lion actuel, que ce soit pour SK11818 de Swartkrans ou KA67 de Kromdraai A et BF1555 de Bolt's Farm attribués à *P. shawi* (Figure 87). Ewer (1956a) base sa diagnose différentielle sur un protocône plus massif et orienté mésialement chez *P. shawi*, de sorte que le bord antérieur est sensiblement au même niveau que le parastyle tandis que, chez le lion, actuel le protocône serait plus orienté lingualement. Nous constatons que l'orientation du protocône est hautement variable avec une orientation qui change depuis une position linguale jusqu'à une position mésiale (Figure 87). Ewer (1956a) mentionne par ailleurs que les fossiles de Swartkrans sont trop différents de *P. shawi* et elle décide de les attribuer à *P. leo*. Effectivement, la P4 SK11818 a un protocône orienté plus bas par rapport au parastyle que pour le type de *P. shawi* (BF1555), illustrant la variabilité du critère décrit par Ewer (1956a) (Figure 86). Nous estimons alors que ce critère est trop variable pour être utilisé comme élément de diagnose.

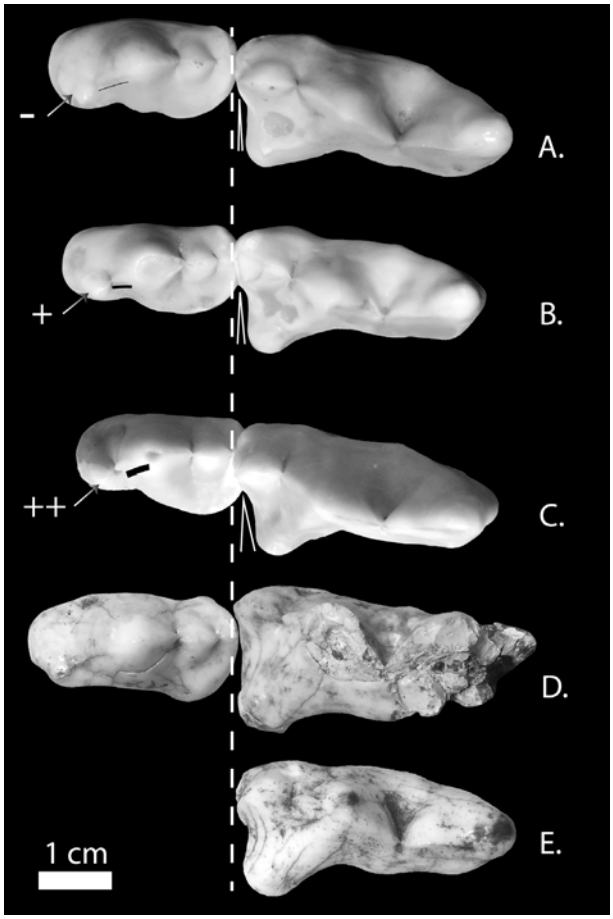


Figure 86. Variation de la morphologie des P3 et P4 de *Panthera leo*

A. *P. leo*, no num (KNM) ; **B.** *P. leo*, OM8630 (KNM) ; **C.** *P. leo*, OM8179 (KNM) ; **D.** *P. leo*, KA67 (P4) et KA68 (P3) ; **E.** *P. leo*, SK11818.

2. 2. 1. 2. Description et comparaison de la denture inférieure

La mandibule et les éléments dentaires des spécimens fossiles SK359 et SK360 sont en tout point similaire au lion actuel, tant par leur taille que par leur morphologie (Tableau 47) ; (Figure 88). La p3 et la m1 rapportées à *P. shawi* (KA69 et KA70) ont également une morphologie similaire à *P. leo*. D'ailleurs, Ewer (1956a) base sa diagnose uniquement sur une taille plus importante que le lion actuel. Si cela est vrai pour la p3, la m1 intègre cependant le champ de variation du lion actuel (Figure 88).

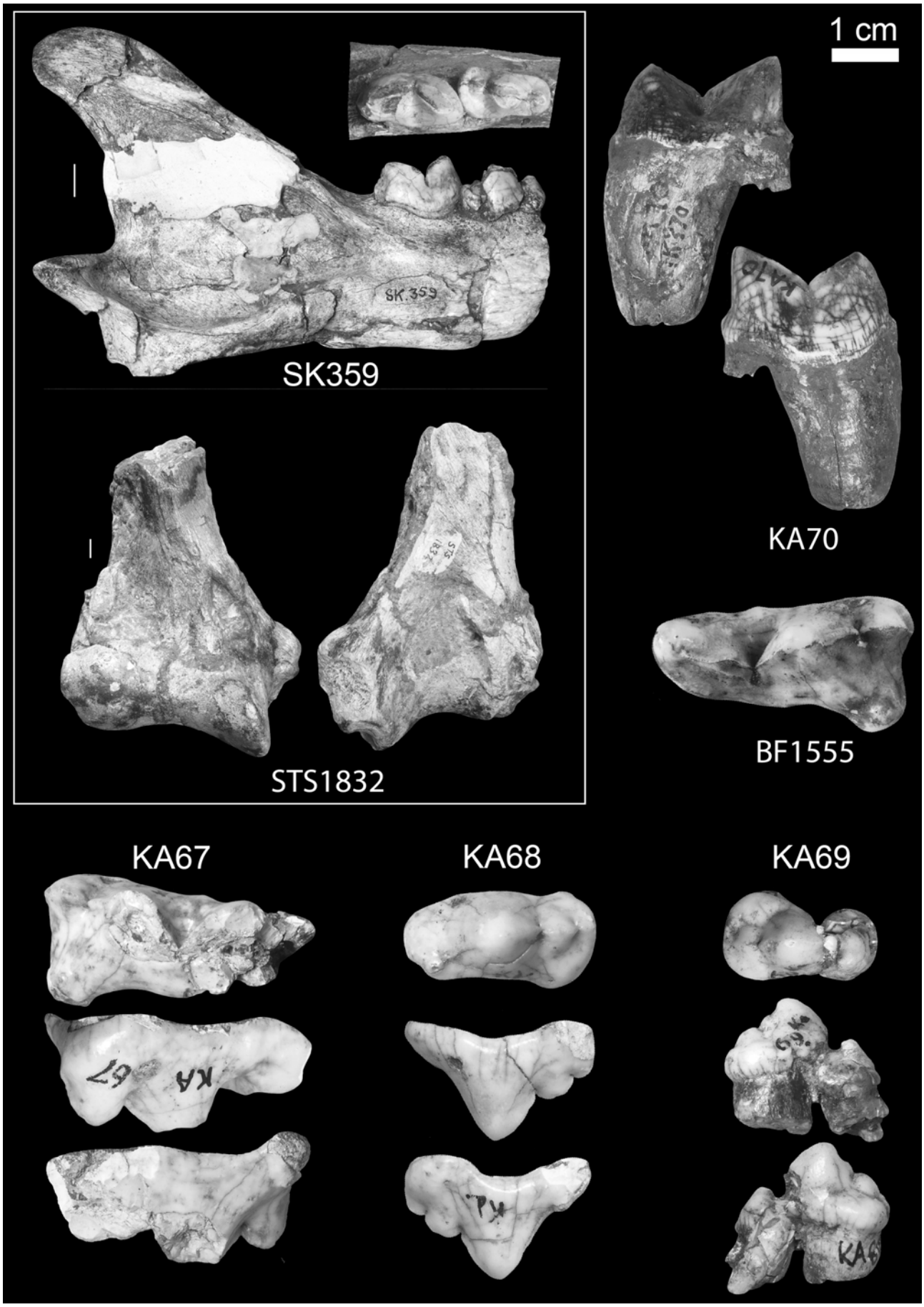


Figure 87. Matériel dentaire et poscrânien de *Panthera leo*. Echelle= 1 cm.

SK359. mandibule droite portant p4, m1 (faces occlusale (haut) et buccale (bas)), **STS1832.** humérus distal droit (faces antérieure (gauche) et postérieure (droite)), **KA70.** m1 droite (faces linguale (haut) et buccale (bas)), **BF1555.2.** P4 droite (face occlusale), **KA67.** P4 gauche (de haut en bas : faces occlusale, buccale, linguale), **KA68.** P3 gauche (de haut en bas : faces occlusale, buccale, linguale), **KA69.** p3 droite (de haut en bas : faces occlusale, buccale, linguale).

2. 2. 1. 3. La question de la taille chez *P. shawi*

Outre les quelques critères morphologiques proposés par Ewer (1956a) pour la denture supérieure, l'élément diagnostique principal reste la grande taille. Néanmoins, les valeurs de la P3 KA68 ne sont pas si éloignées du spécimen de comparaison actuel le plus grand (KA68 : DMD= 29 mm ; spécimen actuel J-91-S : DMD=28mm). Ce même spécimen a également des valeurs similaires à la P4 de Bolt's Farm (BF155 : DMD= 38,59 mm, J-91-S : DMD= 39,5 mm). La m1 KA70 (DMD= 30,15 mm) intègre parfaitement le champ de variation du lion actuel (Figure 88). La p3 KA69 est certes de grande taille mais un individu moderne (MB150) atteint également ces dimensions (KA69 : DMD= 22,27 mm ; MB150 : DMD= 24,8 mm). Enfin, l'humérus distale provenant de Sterkfontein (STS1832) a également des dimensions légèrement supérieures à celle du lion actuel (STS1832 : DTD= 113,1 mm ; *P. leo*, (n= 11) : DTD= 86,86 mm) (Figure 77). Il est alors plus probable que les fossiles attribués à *P. shawi* sur les sites de Sterkfontein et Bolt's Farm soient en réalité des lions types de grande taille, la différence métrique n'étant pas suffisamment claire pour les discriminer de *P. leo*. En outre, l'ensemble des critères morphologiques proposés par Ewer (1956a) pour caractériser *P. shawi* s'avèrent intégrer la variabilité morphologique du lion actuel.

2. 2. 2. *Panthera pardus* Linnaeus, 1758

Les restes de léopards sont abondants dans les sites du *Cradle of Humankind* avec un total de 168 spécimens. L'ensemble des pièces sont rattachées à l'espèce *P. pardus*. Ewer (1956a) identifie une sous-espèce de léopard fossile, *P. pardus incurva*, qui n'est pas réutilisée dans la littérature postérieure et dont la validité n'a jamais été discutée.

Matériel :

P. pardus :

Sterkfontein Mb.4/5 :

P. pardus : C droite (SF5907) ; C gauche (SF5854) ; P3 gauche (SF5861, SF5904) ; mandibule gauche portant p2, p3 (SF5850) ; c gauche (SF5857) ; p4 gauche (SF5862)

Le NMI est de deux individus, calculés à partir des deux P3 gauches (SF5861, SF5904) (Figure 72).

Makapansgat Mb.3 :

P. pardus : humérus distal droit (3987M) ; radius proximal droit (4796M)

P. cf. pardus : c indéterminée (M288) ; vertèbre cervicale (M11867)

LE NMI est d'un individu car tous les éléments peuvent être appariés

Kromdraai Mb.2 :

P. pardus : C droite (KE6365) ; C gauche (KW9009, KW9425) ; mandibule droite portant p3, m1 (KW9901) ; c droite (KW7611) ; c gauche (KE6421) ; p4 droite (KW9894 ; KW9001) ; p4 gauche (KW9905, KW10159B) ; vertèbre caudale (KW8616.26 à KW8616.31) ; diaphyse humérale gauche (KW8616.16) ; humérus distal droit (KW10165.1) ; humérus distal gauche (KW10165.2) ; radius proximal droit (KW10167.2) ; ulna proximal droit (KW10167.1) ; calcanéum droit (KW8616.1) ; calcanéum gauche (KW8616.11) ; talus droit (KW8616.2) ; naviculaire droit (KW8616.3) ; MT2 complet droit (KW8616.18) ; MT3 proximal droit (KW8616.17) ; MT3 proximal gauche (KW8616.4) ; MT4 complet gauche (KW8616.19) ; MT5 proximal droit (KW8616.20) ; MT5 complet gauche (KW8616.13) ; sésamoïde (KW8616.23 à KW8616.25) ; phalange 1 (KW8616.5, KW8616.7, KW8616.9, KW8616.14, KW8616.32) ; phalange 2 (KW8616.6, KW8616.10, KW8616.15, KW8616.21) ; phalange 3 (KW8616.12)

Le NMI est de quatre individus, calculés à partir des p4 : une dent droite non usée (KW9001) associée à deux dents gauches peu usées (KW9905, KW10159B), associées à une dent droite usée (KW9894) (Figure 72).

Kromdraai B :

P. pardus : radius distal droit (KB2885) ; MC3 proximal droit (KB2887) ; MC5 complet droit (KB3332) ; MT5 complet droit (KB5021)

P. cf. pardus : calcanéum droit (KB2946) ; talus droit (KB2942) ; talus gauche (KB3259)

LE NMI est d'un individu car tous les éléments peuvent être appariés.

Swartkrans Mb.1 :

P. pardus : crâne complet (SK349) ; crâne sub-complet portant P2, P3, P4 (SK354) ; crâne sub-complet portant P3, P4 (SK353) ; crâne sub-complet édenté (SK14010) ; maxillaire gauche (SK14253) ; maxillaire droit portant P4 (SK4042) ; maxillaire droit portant P4, M1 (SK355) ; maxillaire et palais gauches portant P3, P4 (SK351) ; D3 gauche (SK9402) ; C droite (SK8528, SK593) ; P2 droite (SK9300) ; P3 gauche (SK358, SK356) ; mandibule complète (SK349, SK343+SK1866) ; mandibule droite portant d2, d3, m1 (SK350) ; mandibule gauche portant c, p3, p4, m1 (SK341) ; mandibule droite portant p3, p4, m1 (SK345, SK340) ; c gauche (SK1849, SK8113) ; mandibule gauche portant p3, p4 (SK344) ; mandibule droite portant m1 (SK338, SK45403+SK45689) ; m1 droite (SK347) ; mandibule gauche portant m1 (SK339) ; humérus proximal droit (SK13229) ; humérus distale droit (SK45393, SK1899) ; radius proximal droit (SK6950) ; radius distal droit (SK3060) ; radius distal gauche (SK770) ; ulna proximal droit (SK6345) ; diaphyse droite d'ulna (SK45449) ; ulna distal droit (SK6346) ; MC2 proximal gauche (SK4168) ; MC3 proximal gauche (SK5736) ; MT3 proximal droit (SK7122) ; MT4 sub-complet droit (SK45404) ; MT4 proximal gauche (SK13227 ; SK45450)

P. cf. pardus : prémolaire indéterminée (SK13053) ; talus droit (SK1809) ; cunéiforme III gauche (SK14332)

LE NMI est de huit individus, calculé à partir des m1 : une dent droite non usée (SK350), associée à trois dents droites peu usées (SK45403+SK45689, SK347, SK340), associées à trois dents usées dont deux gauches et une droite (SK341, SK345, SK339), associées à deux mandibules complètes (SK349.1, SK343+SK1866) (Figure 72).

Swartkrans Mb.2 :

P. pardus : maxillaire droit portant P3, P4 (SKX629) ; P3 gauche (SKX812) ; P4 gauche (SK813) ; humérus proximal gauche (SKX674) ; diaphyse humérale gauche (SKX604) ; humérus distal droit (SKX1337, SKX605) ; radius proximal gauche (SKX586) ; MC2 proximal gauche (SKX554+SKX779) ; MC4 gauche complet (SKX1554)

P. cf. pardus : scapholunaire gauche (SK2890)

Le NMI est de deux individus, calculé à partir des P4 : une dent droite peu usée (SK629) associée à une dent gauche usée (SK813) (Figure 72).

Kromdraai A et Kromdraai D (mining dump de KA) :

P. pardus : maxillaire gauche portant P3, P4 (KA87) ; C droite (KA1, KA2) ; P3 droite (KA3) ; radius proximal droit (KD1657) ; radius distal droit (KA2617) ; ulna proximal droit (KA2690)

LE NMI est de deux individus, calculé à partir des deux canines droites supérieures (KA1, KA2) (Figure 72).

Swartkrans Mb.3 :

P. pardus : maxillaire gauche portant P3, P4 (SK26761+SK26759 ; SK32203+SK34683) ; P4 droite (SK34193) ; P4 gauche (SK28098) ; mandibulé gauche édentée (SK10847) ; p3 gauche (SK31655+SK31654), p4 gauche (SK35425+SK35426) ; diaphyse humérale droite (SK38418) ; radius proximal droit (SK37364) ; radius proximal gauche (SK35801, SK36644) ; ulna proximal gauche (SK28067, SK30054) ; MC1 droit complet (SK38145) ; MC2 gauche proximal (SK34553) ; MC3 proximal gauche (SK37477) ; MC5 complet droit (SK26484+SK26483) ; fémur proximal droit (SK605, SK39114) ; tibia proximal gauche (SK37552) ; cunéiforme III gauche (SK35313) ; MT2 sub-complet gauche (SK35238) ; MT3 complet droit (SK33693) ; MT3 sub-complet gauche (SK36947) ; MT5 sub-complet droit (SK36407)

P. cf. pardus : talus gauche (SK38424) ; cunéiforme III gauche (SK36955)

Le NMI est de quatre individus, calculé à partir des P4 : trois dents gauches peu usées (SK26761+SK26759, SK32203+SK34683, SK28098), associées à une dent usée (SK34193) (Figure 72).

Cooper's :

P. pardus : maxillaire droit portant P3, P4 (KA2-65)

Swartkrans indéterminé :

P. pardus : P3 gauche (SK7389) ; tibia distale droit (SK10096) ; tibia distal gauche (SK5004)

Sterkfontein indéterminé :

P. pardus : P4 gauche (STS134)

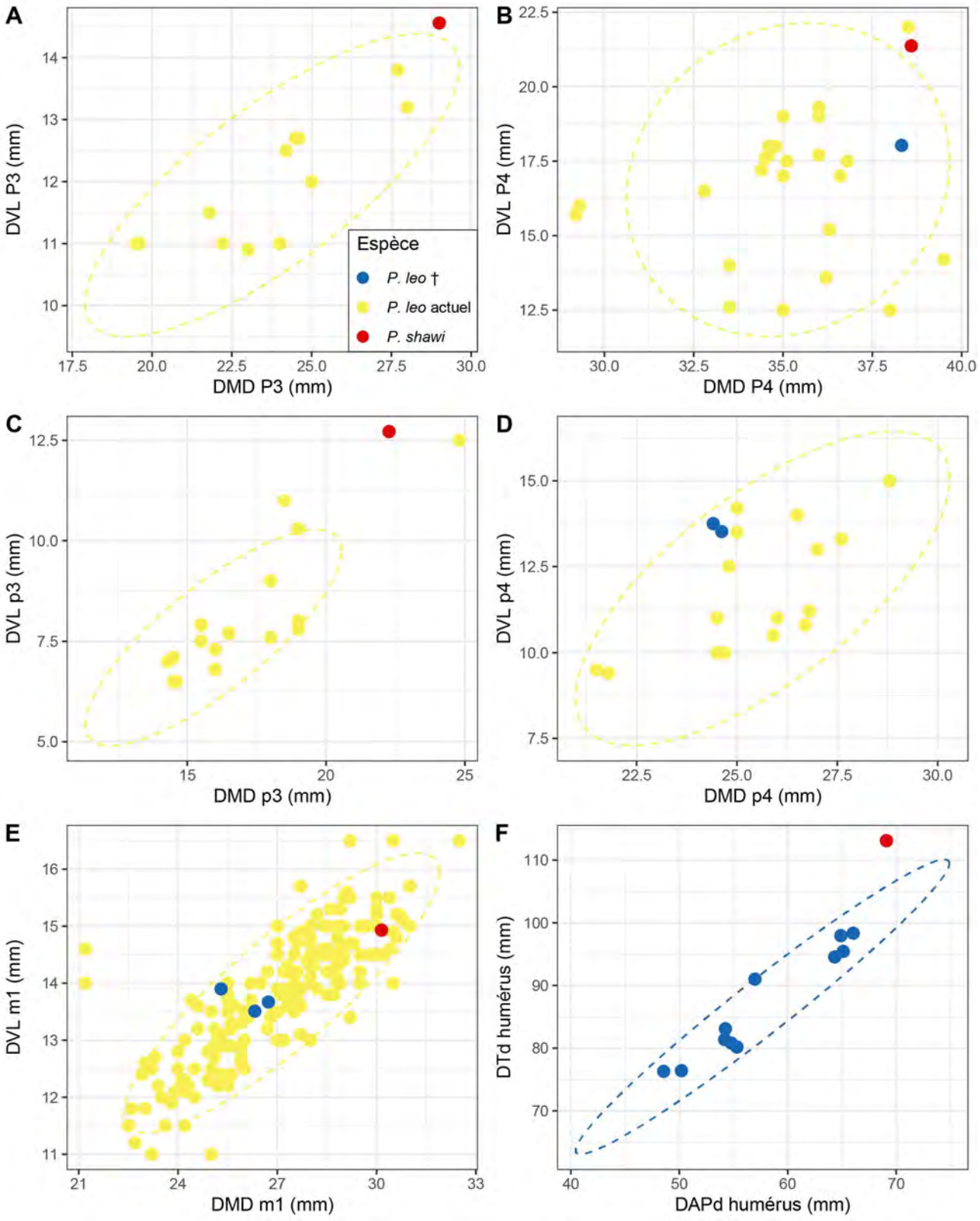


Figure 88. Diagrammes bivariés de la denture de *Panthera leo*.

2. 2. 2. 1. Description et comparaison de la denture supérieure et inférieure

La morphologie de la denture inférieure et supérieure des léopards fossiles est strictement similaire à la forme actuelle, tout comme la taille des individus (Figure 89) ; (Figure 90) ; (Tableau 48) ; (Tableau 49). La P2 est résiduelle. La P3 est composée d'une cuspide postérieure avec le cingulum formant un fort bourrelet cingulaire sur le talon. La P4 comporte un parastyle et un protocône bien développés en partie antérieure tandis que le paracône et le métacône sont assez courts et robustes.

Denture supérieure	Nombre	Range	Moy.	S.D.	Nombre	Range	Moy.	S.D.
	DMD C				DVL C			
P. pardus †	14	7,68-13,7	11,05	2,01	15	10,32-18,73	14,34	2,65
P. pardus	24	9,31-13,08	10,7	1,04	25	12,28-16,36	13,84	1,17
	DMD P2				DVL P2			
P. pardus †	5	5,32-6,73	5,86	0,53	4	3,82-5,98	4,79	0,89
P. pardus	6	5,23-6,14	5,75	0,39	6	4,06-4,45	4,18	0,14
	DMD P3				DVL P3			
P. pardus †	18	15,15-20,36	17,31	1,73	17	6,48-10,23	7,99	1,11
P. pardus	28	14,63-19,59	16,79	1,52	28	6,26-10,92	7,95	1,08
	DMD P4				DVL P4			
P. pardus †	14	21,75-29,05	25,59	1,8	17	10,91-15,67	12,94	1,32
P. pardus	29	22,38-28,13	25,16	1,65	29	10,45-14,34	12,76	0,97
	DMD M1				DVL M1			
P. pardus †	3	3,05-3,91	3,34	0,49	3	7,4-8,36	8	0,52
P. pardus	5	3,04-3,52	3,22	0,22	5	6,43-7,52	7,23	0,45

Tableau 48. Odontométrie de la denture supérieure de *Panthera pardus*.

Denture inférieure	Nombre	Range	Moy.	S.D.	Nombre	Range	Moy.	S.D.
	DMD c				DVL c			
P. pardus †	7	8,03-9,86	9,26	0,65	7	11,18-14,24	12,49	1,08
P. pardus	21	8,44-11,59	10,16	0,92	21	11,66-15,77	13,87	1,11
	DMD p3				DVL p3			
P. pardus †	10	10,94-12,5	11,7	0,55	9	5,56-6,09	5,86	0,2
P. pardus	22	10,7-15,11	12,37	1,33	22	5,27-6,68	5,8	0,47
	DMD p4				DVL p4			
P. pardus †	13	13,42-19,42	16,6	1,49	14	6,58-8,33	7,64	0,49
P. pardus	23	16,33-19,88	18,1	1,14	23	7,2-9,54	8,51	0,77
	DMD m1				DVL m1			
P. pardus †	13	15,43-19,63	17,44	1,03	11	7,95-9,34	8,58	0,42
P. pardus	24	16,54-20,94	18,57	1,4	24	7,64-10,17	8,82	0,69

Tableau 49. Odontométrie de la denture inférieure de *Panthera pardus*.

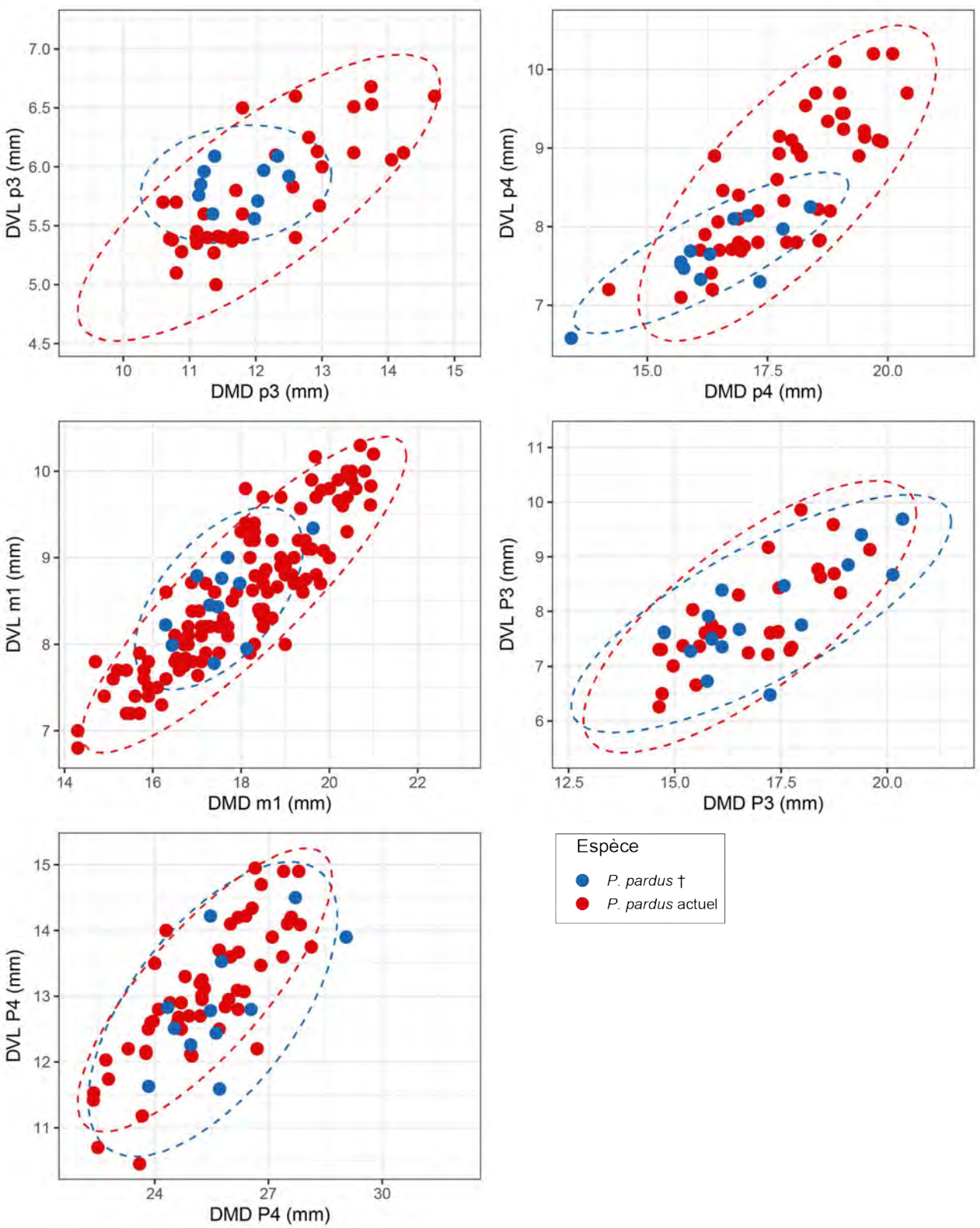


Figure 89. Diagrammes bivariés de la denture inférieure et supérieure de *Panthera pardus*.

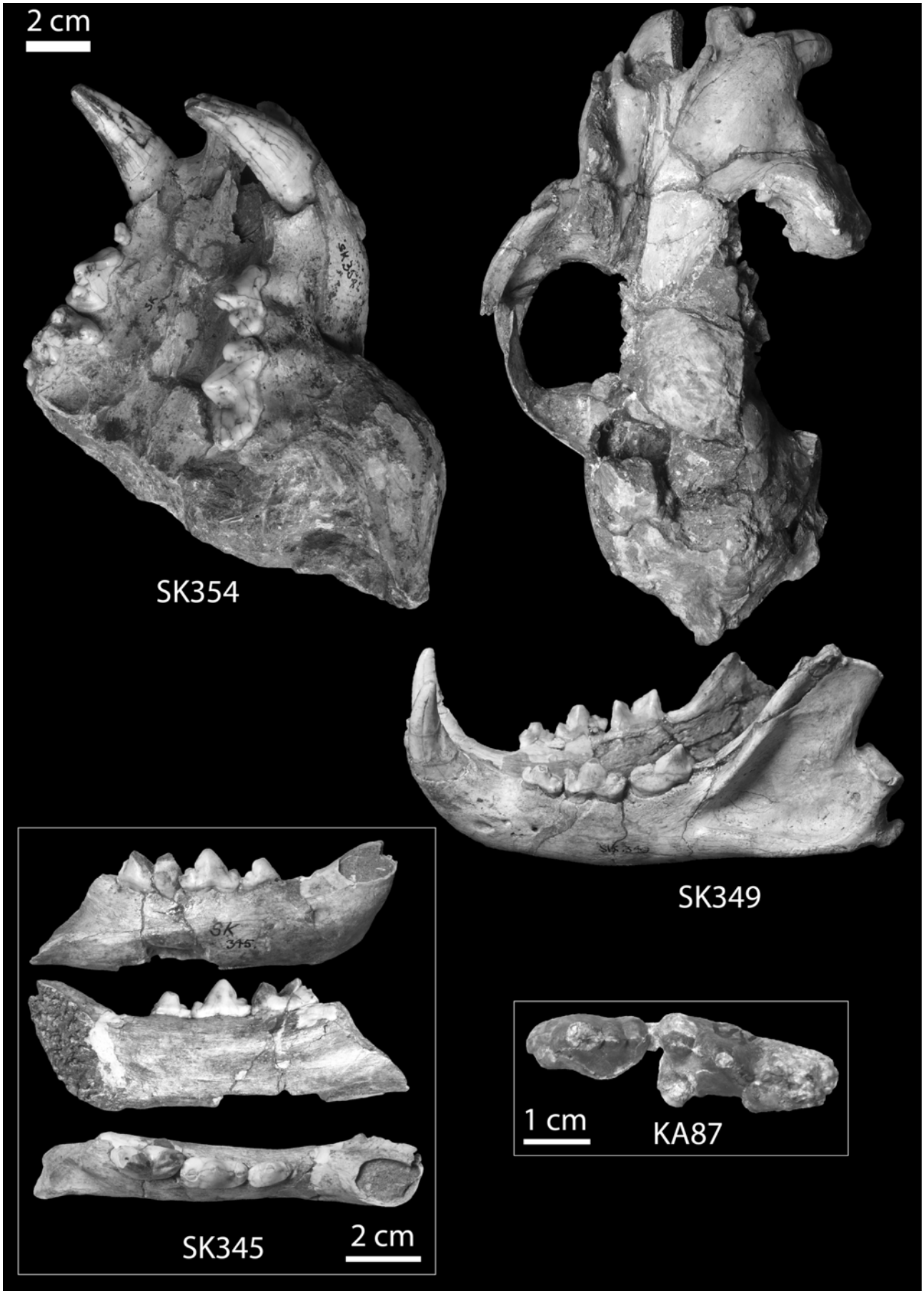


Figure 90. Planche du matériel cranio-dentaire de *Panthera pardus*.

Les prémolaires inférieures comportent une cuspide antérieure et postérieure avec un cingulum remontant sur le talon. La m1, composée d'un paraconide et d'un protoconide, est dépourvue de talon.

2. 2. 2. 2. Le cas de *Panthera pardus incurva*

Ewer (1956a) décrit le matériel crânien de Swartkrans et Sterkfontein comme ayant une morphologie différente du léopard actuel par certains caractères qu'elle qualifie de « mineurs ». Elle indique également qu'en raison de la mauvaise conservation du matériel ses observations doivent être confrontées à du matériel supplémentaire. Pour décrire *P. pardus incruva*, elle se base sur 12 spécimens actuels (Ewer 1956a). Nous avons eu accès à 168 restes de léopard fossiles dont 92 proviennent du site de Swartkrans et huit de Sterkfontein ainsi qu'à 40 léopards modernes de comparaison. Au regard des échantillons étudiés, il est possible d'affirmer que les différences observées par Ewer (1956a) relèvent de la variation individuelle. Elle observe chez les individus fossiles que le bord supérieur du processus angulaire comporte un profond sillon comme chez les hyènes ; la cuspide

Membre antérieur	Nombre	Range	Moy.	S.D.	Nombre	Range	Moy.	S.D.
	DAP diaphyse humérus				DT diaphyse humérus			
P. pardus †	5	17,89-20,72	19,44	1,04	5	15-18,36	16,53	1,74
P. pardus	15	19-25,69	22,28	2,05	15	15,54-19,33	17,27	1,03
	DAPD humérus				DTD humérus			
P. pardus †	5	25,46-34,7	30,66	4,37	6	36,58-53,42	43,67	6,19
P. pardus	15	26,12-37,35	31,04	2,95	15	43,51-58,02	49,72	4,09
	DAPP radius				DTP radius			
P. pardus †	8	11,92-16,96	14,84	1,68	8	18,91-23,9	21,12	1,76
P. pardus	15	11,92-16,96	14,84	1,68	15	18,91-23,9	21,12	1,76
	DAP diaphyse radius				DT diaphyse radius			
P. pardus †	2	8,43-11,8	10,12	2,38	2	12,73-17,78	15,26	3,57
P. pardus	15	8,43-11,8	10,12	2,38	15	12,73-17,78	15,26	3,57
	DAPD radius				DTD radius			
P. pardus †	4	16,79-24,04	19,7	3,08	4	27,22-36,39	32,25	3,81
P. pardus	15	16,79-24,04	19,7	3,08	15	27,22-36,39	32,25	3,81
	DAP olécrâne ulna				DT olécrâne ulna			
P. pardus †	3	25,2-30,77	27,65	2,84	5	10,29-15,43	13,55	2
P. pardus	15	22,9-27,79	25,18	1,39	15	13,73-18,04	15,57	1,32
	DAP incisure trochléaire ulna				DT processus coronoïde ulna			
P. pardus †	4	17,25-25,24	21,74	3,32	5	20,54-27,16	24,11	3,14
P. pardus	15	17,36-22,02	19,53	1,48	15	19,73-26,47	22,98	1,93

Tableau 50. Mesures du membre antérieur de *Panthera pardus*.

SK354. Crâne et dentures complètes (vues palatine (gauche) et dorsale (droite)), **SK349.** mandibule et denture complète (face buccale gauche), **SK345.** mandibule droite portant p3, p4, m1 (de haut en bas : faces buccale, linguale, occlusale), **KA87.** P3 et P4 gauches (face occlusale).

Métacarpes	Nombre	Range	Moy.	S.D.	Nombre	Range	Moy.	S.D.
	DAP MC2				DT MC2			
P. pardus †	2	12,44-14,05	13,25		3	10,16-13,05	11,16	1,64
P. pardus	7	15,85-27,56	16,86	0,76	7	12,06-32,37	12,56	0,77
	DAP MC3				DT MC3			
P. pardus †	3	10,5-13,11	12,16	1,44	3	10,02-13,72	11,82	1,85
P. pardus	8	14,1-15,95	14,82	0,69	8	13,21-17,27	15,54	1,33
	DAP MC4				DT MC4			
P. pardus †	1		12,88		1		10,99	
P. pardus	6	14,01-15,54	14,59	0,52	6	11,33-13,07	12,19	0,66
	DAP MC5				DT MC5			
P. pardus †	2	9,9-13,17			2	8,02-9,26		
P. pardus	12	12,13-15,28	13,58	0,91	12	12,49-15,25	13,17	0,76

Tableau 51. Mesures des métacarpes de *Panthera pardus*.

antérieure de la P3 est plus réduite chez les spécimens fossiles ; et la M1 est plus grande que dans le registre actuel. L'ensemble de ces caractères se retrouvent dans le registre fossile et actuel. Ainsi, les spécimens fossiles intègrent la variabilité morphologique de l'espèce moderne *P. pardus*, invalidant la présence de la sous espèce plio-pléistocène *P. pardus incurva*.

2. 2. 2. 3. Description et comparaison du matériel postcrânien : membre antérieur

La morphologie postcrânienne de *P. pardus* fait ici l'objet d'une synthèse car elle est décrite dans les parties sur le matériel postcrânien de *Dinofelis* et *M. whitei* (cf. *supra*). A l'instar du matériel cranio-dentaire, les éléments postcrâniens sont semblables morphologiquement et métriquement au léopard actuel (Figure 77) ; (Figure 79) ; (Figure 80) ; (Figure 74) (Figure 91) ; (Tableau 50) ; (Tableau 51) ; (Tableau 52) ; (Tableau 53).

La tête humérale (SKX674, SK13229) est large, le grand trochanter est haut et le petit trochanter ne descend pas en-deçà de la tête fémorale (Figure 76) ; (Figure 91). L'épiphyse distale (SKX1337, SKX605, SK45393, SK1899, KW10165.1, KW10165.2, 3987M) comporte une trochlée fine mésio-distalement. L'épicondyle médial est proche de la trochlée et forme une protubérance modérément développée (Figure 76) ; (Figure 91).

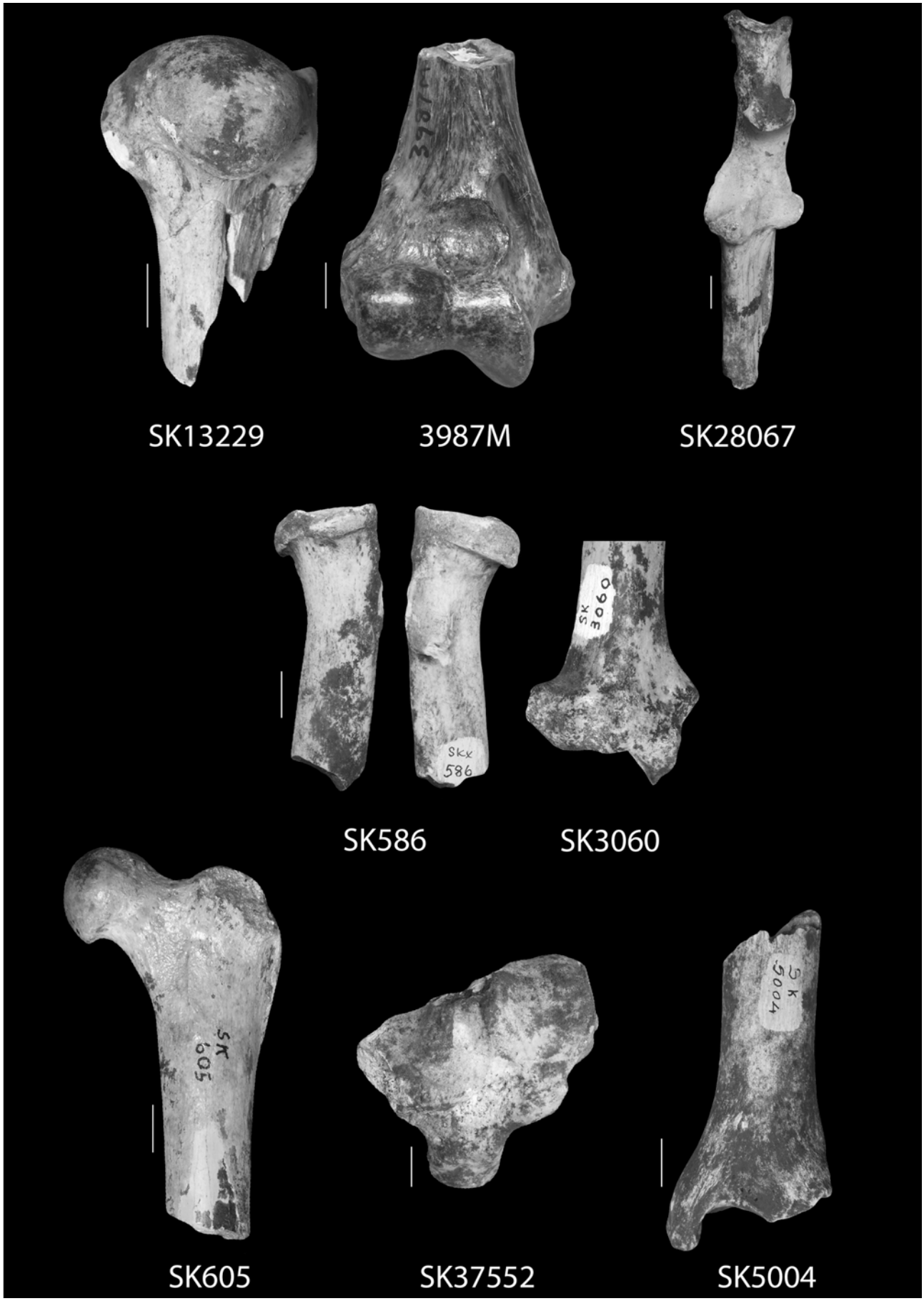


Figure 91. Planche du matériel postcrânien de *Panthera pardus*. Echelle= 1 cm.

SK13229. humérus proximal droit (face postérieure), **3987M.** humérus distal droit (face antérieure), **SK28067.** Ulna proximal gauche (face antérieure), radius proximal gauche (faces antérieure (gauche) et postérieure (droite)), **SK3060.** radius distal droit (face antérieure), **SK605.** fémur proximal droit (face postérieure), **SK37552.** épiphyse proximale gauche (face proximale), **SK5004.** épiphyse distale gauche (face antérieure).

Membre postérieur	Nombre	Range	Moy.	S.D.	Nombre	Range	Moy.	S.D.
	DAPP fémur				DTP fémur			
P. pardus †	2	44,39-44,9	20,43		2	44,39-44,9	44,65	
P. pardus	14	21,47-27,75	24,13	1,84	14	46,46-54,57	48,71	2,56
	DAP diaphyse fémur				DT diaphyse fémur			
P. pardus †	1		16,09		1		16,82	
P. pardus	14	15,02-20,46	17,34	1,55	14	18,12-23,3	19,67	1,57
	DAP diaphyse tibia				DT diaphyse tibia			
P. pardus †	2	16,05-19,78	17,92		2	18,23-19,84	19,04	
P. pardus	12	19,11-22,2	20,54	0,96	12	7,04-18,03	15,51	2,9
	DAPD tibia				DTD tibia			
P. pardus †	3	20,69-22,57	21,86	1,02	3	34,58-36,98	35,42	1,35
P. pardus	12	19,72-27,99	22,18	2,11	12	32,09-37,23	34,77	1,92

Tableau 52. Mesures du membre postérieur de *Panthera pardus*.

Métatarses	Nombre	Range	Moy.	S.D.	Nombre	Range	Moy.	S.D.
	DAPP MT2				DTP MT2			
P. pardus †	1		14,26		1		9,8	
P. pardus	4	15,47-16,38	15,95	0,44	4	11,51-11,78	11,71	0,16
	DAPP MT3				DTP MT3			
P. pardus †	1		17,07		3	12,46-14,66	13,54	1,1
P. pardus	8	18,3-24,1	20,86	1,62	8	13,86-17,41	15,55	1,11
	DAPP MT4				DTP MT4			
P. pardus †	5	12,88-16,51	14,95	1,47	5	12,11-14,28	13,38	1,05
P. pardus	6	16,77-18,76	17,71	0,81	6	15,27-16,98	16,12	0,67
	DAPP MT5				DTP MT5			
P. pardus †	1		17,07		3	12,46-14,66	13,54	1,1
P. pardus	8	18,3-24,1	20,86	4,87	8	13,86-17,41	15,55	5,96

Tableau 53. Mesures des métatarses de *Panthera pardus*.

Concernant la proximale de l'ulna (SK28067, SK30054, SK6345, KA2690, KW10167.1), les processus cranial et médial sont fortement dissymétriques, et l'incisure trochléaire est modérément comprimée sous l'olécrâne (Figure 76) ; (Figure 91). L'ulna distale (SK6346) ne comporte pas de critère morphologique le discriminant des autres félidés, l'identification se faisant par la taille (Figure 77) ; (Tableau 50).

Concernant l'épiphyse proximale du radius (SK37364, SK35801, SK36644, SKX586, KD1657, KW10167.2, 4796M), la tête déborde sur le bord mésial et est légèrement concave sur sa face proximale tandis que le cou est relativement fin (Figure 76) ; (Figure 91). Pour l'épiphyse distale (SK3060, KA2617, KB2885, SKX770, le processus styloïde est pointu et affiné, s'arrêtant bas par rapport au bord distal (Figure 76) ; (Figure 91). La tubérosité médiale est relativement développée et proche du processus styloïde en raison de sa position basse (distale) ((Figure 76) ; (Figure 91).

Les facettes articulaires des métacarpes (SK26484+SK26483, SK37477, SK34553, SKX1554, SKX554+SK779, SK4168, SK5736, KB3332, KB2887) étant des formes complexes, leur description ne peut se faire sans comparer avec la morphologie des autres félidés, ce qui est fait dans les parties précédentes (cf. *supra*).

2. 2. 2. 4. Description et comparaison du matériel postcrânien : membre postérieur

Le fémur n'est représenté que par des épiphyses proximales (SK605, SK39114). La tête fémorale est déjetée sur le côté et atteint la même hauteur que le grand trochanter (Figure 81) ; (Figure 91).

L'épiphyse proximale du tibia (SK37552) montre une tubérosité tibiale bien développée, qui descend relativement bas le long de la crête et qui, en vue proximale, est étroite (Figure 81) ; (Figure 91). L'épiphyse distale (SK5004, SK10096) est relativement comprimée dans le sens transverse avec la malléole médiale, arrondie, qui descend bas par rapport au bord latéral (Figure 81) ; (Figure 91).

Tout comme pour les métacarpes, les facettes articulaires des métatarses (SK36407, SK33693, SK36947, SK35238, SK45404, SK13227, SK45450, SK7122, KB5021, KW8616.4, KW8616.13, KW8616.20, KW8616.17, KW8616.18, KW8616.19) étant des formes complexes, leur description ne peut se faire sans comparer avec la morphologie des autres félidés, ce qui est fait dans les parties précédentes.

2. 3. Les félinés

2. 3. 1. Acinonyx Brookes, 1828

Les restes de guépard sont rares dans le *Cradle of Humankind*. Le corpus d'étude comprend six spécimens correspondant à la forme moderne *Acinonyx jubatus* Schreber, 1775. Le seul fossile de guépard ayant fait débat est la mandibule SK357 utilisée par Broom (1948) pour décrire l'espèce *Felis crassidens*. Cette espèce s'avère être un mélange de dents supérieures (P3 et P4) appartenant à un léopard (KA87) et de la mandibule SK357 appartenant à un guépard (Turner 1984). Ewer (1956a) attribue tout d'abord la mandibule à *P. pardus*, puis Turner (1984, 1986) à *A. jubatus*, tandis que nous la réattribuons à *Acinonyx sp*.

Matériel :

Acinonyx jubatus :

Sterkfontein Mb.4/5 : MT5 complet droit (SF5865)

Kromdraai A et Kromdraai D (mining dump de KA) : c droite (KD1655) ; MT5 complet droit (SK2671+SK2693)

Le NMI est de 1 individu car tous les éléments peuvent être appariés (Figure 72).

Swartkrans Mb. 2 : humérus distal gauche (SK6380)

Swartkrans Mb.3 : P3 droite (SK39473) ; c gauche (SK36273)

Acinonyx sp. :

Swartkrans Mb.1 : mandibule droite portant p3, p4, m1 (SK357)

2. 3. 1. 1. Description et comparaison de la denture supérieure et inférieure

Les dents isolées sont similaires, par leur taille et leur morphologie au guépard actuel (Figure 92) ; (Figure 93) ; (Tableau 54). La P3 SK39473 comporte des cuspides antérieure et postérieure fortement développées, un protocône haut et sécant, avec le talon formant également une cuspide (Figure 93). Les canines inférieures (SK36273, KD1655) sont basses et coniques ce qui est typique des félinés.

Denture inférieure & supérieure	Nombre	Range	Moy.	S.D.	Nombre	Range	Moy.	S.D.
	DMD P3				DVL P3			
A. jubatus †	1		12,05		1		5,24	
A. jubatus	35	12,75-15,9	14,31	0,89	35	5,44-7,36	6,38	0,51
	DMD P4				DVL P4			
A. jubatus †	1		28,08		1		10,10	
A. jubatus	36	21,71-25,74	23,46	1,02	36	8,43-12,18	9,74	0,86
	DMD c				DVL c			
A. jubatus †	2	7,25-7,82	7,54		2	9,56-10,07	9,82	
A. jubatus	29	8,43-12,18	9,74	0,86	29	6,54-8,69	7,61	0,61
	DMD p3				DVL p3			
Acinonyx sp. †	1		15,44		1		8,11	
A. jubatus	32	8,76-15,3	12,64	1,21	32	4,96-7,03	5,79	0,55
	DMD p4				DVL p4			
Acinonyx sp. †	1		18,44		1		9,34	
A. jubatus	32	14-24,48	16,37	2,3	32	5,95-10,13	6,78	0,97
	DMD m1				DVL m1			
Acinonyx sp. †	1		19,99		1		9,86	
A. jubatus	32	15,92-21,29	17,89	1,32	32	6,98-8,52	7,7	0,47

Tableau 54. Odontométrie des dentures supérieure et inférieure d'*Acinonyx*.

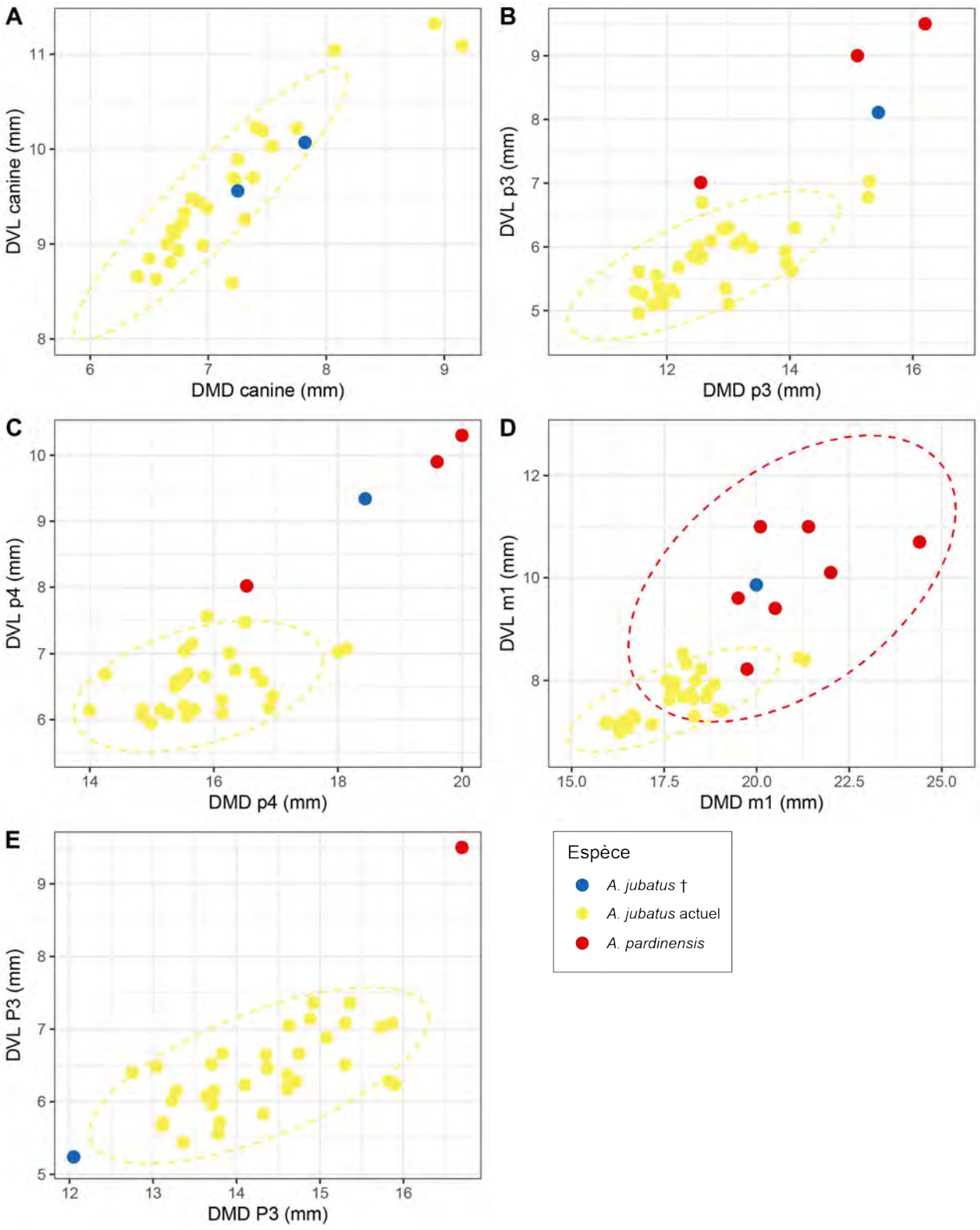


Figure 92. Diagrammes bivariés de la denture supérieure et inférieure d'*Acinonyx*.

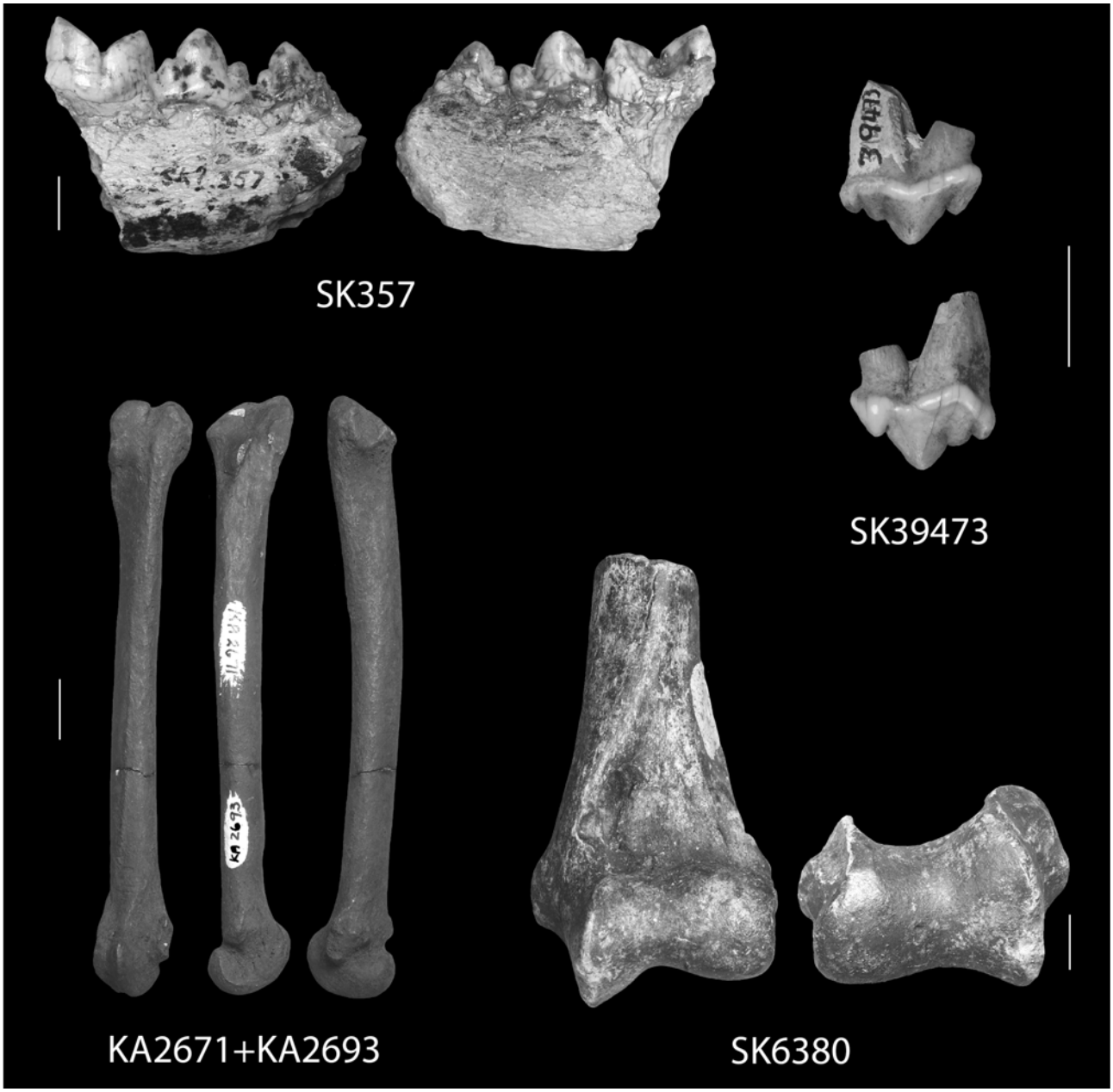


Figure 93. Planche du matériel cranio-dentaire et postcrânien d'*Acinonyx*. Echelle= 1 cm.

SK357. mandibule gauche portant p3, p4, m1 (faces buccale (gauche) et linguale (droite)), **SK39473.** P3 droite (faces buccale (haut) et lingual (bas)), **KA2671+KA2693.** MT5 droit (de gauche à droite : faces postérieure, médiale et latérale), **SK6380.** humérus distal gauche (faces antérieure (gauche) et distale (droite)).

2. 3. 1. 2. Le cas de la mandibule SK357

La mandibule SK357 est attribuée à *Acinonyx* sp. en raison de sa taille supérieure à *A. jubatus* (Figure 92). La denture semble en tout point similaire à celle du guépard actuel, malheureusement de la colle masque la cuspide antérieure de la p3 et le talon de la p4 empêchant une observation plus détaillée (Figure 93). Pour les prémolaires, la forme des cuspides en fleur-de-lys est typique des guépards,

seul féliné à adopter cette morphologie. La m1 comporte un paraconide et un protoconide bien développés. Ce dernier à le bord distal fracturé, là où devrait se trouver le talon résiduel présent chez les guépards (Figure 93). Si la morphologie de SK357 correspond à celle d'un guépard moderne, sa taille est largement supérieure à *A. jubatus*, atteignant les valeurs du grand guépard européen, *A. pardinensis* (Figure 92). Cette différence de taille est trop importante pour refléter une variation individuelle et le spécimen de Swartkrans est placé en *Acinonyx* sp.

2. 3. 1. 3. Description et comparaison du matériel postcrânien

L'humérus SK6380 est représenté par une épiphyse distale dont la trochlée est très comprimée transversalement, comme chez *A. jubatus* (Figure 93). Cette morphologie est aussi similaire à *Acinonyx* en raison du faible développement de l'épicondyle médial, qui forme au contraire une protubérance chez *P. pardus* (Figure 93). Le métatarse 5 (SF5865, KA2671+KA2693) a une diaphyse comprimée dont la section est plus carénée et moins ronde que chez les panthérinés (Figure 93). En outre, la longueur totale du spécimen SK2671+SK2693 est de 99,93 mm, ce qui correspond à la gamme de taille du guépard (L.= 95,35 mm, max.= 105,53 mm, n= 12) tandis que le léopard a un métatarse 5 bien plus court (L.= 81,8 mm, max.= 80,6 mm, n= 8) (Tableau 55).

Membres antérieur & postérieur	Nombre	Range	Moy.	S.D.	Nombre	Range	Moy.	S.D.
	DAPD humérus				DTD humérus			
A. jubatus †	1		31,21		1		43,25	
A. jubatus	15	25,94-32,11	29,68	1,42	15	28,73-44,52	39,64	3,68
	DAP trochlée humérale				DT trochlée humérale			
A. jubatus †	1		17,86		1		33,68	
A. jubatus	15	14,35-17,09	15,99	0,75	15	29,04-37,79	31,07	2,08
	DAPP MT5				DTP MT5			
A. jubatus †	2	11,61-13,04	12,33		2	15,23-16,3	15,77	
A. jubatus	12	11,4-13,69	12,32	0,72	12	13,88-17,86	15,51	1,14

Tableau 55. Mesures du matériel postcrânien d'*Acinonyx*.

2. 3. 2. Caracal Gray, 1843

Le caracal est identifié dans trois sites : Makapansgat, Sterkfontein et Drimolen (Werdelin & Sanders 2010). Le serval n'est reconnu qu'à Makapansgat par Reed qui identifie deux spécimens (M2312 et M292) sans pour autant donner d'éléments de diagnose (Reed 1996). Un total de 44 restes est identifié dont du matériel inédit provenant des sites de Kromdraai et Swartkrans. L'ensemble des spécimens sont rapportés au genre *Caracal*.

Matériel :

Makapansgat Mb.3 :

Caracal sp. : C droite (M2318) ; C gauche (M2321) ; C indéterminée (M6598) ; P3 droite (M2022.4) ; mandibule droite portant p3 (M2297) ; mandibule droite portant p4 (M2287) ; mandibule gauche portant p4, m1 (M266) ; mandibule complète portant p3, p4, m1 (M6586) ; mandibule édentée gauche (M8919) ; c droite (M8232, M2322, M2320) ; c gauche (M2022.2) ; m1 droite (M89, M2341) ; canine indéterminée (M2022.3, M2022.1) ; diaphyse humérale droite (6248M) ; distale d'humérus gauche (3982M) ; humérus proximal droit (2551M) ; humérus distal droit (5240M) ; fémur proximal droit (14936M) ; fémur proximal indéterminée (5898M) ; tibia proximal droit (13178M) ; tibia proximal gauche (13177M) ; diaphyse tibiale gauche (15017M) ; tibia distal gauche (6290M, 6306M)

cf. *Caracal* : axis (14262M, 3333M) ; sacrum (12014M) ; scapula droite (3292M, 3326M) ; coxal droit (1839M) ; talus droit (2023.L-M)

Le NMI est de trois individus, calculé à partir des m1 : une mandibule complète peu usée (M6586), associée à trois dents usées dont une gauche et deux droites (M266, M89, M2341) (Figure 72).

Sterkfontein Mb.4 :

Caracal sp. : P4 gauche (SF5864)

Swartkrans Mb.1 :

Caracal sp. : humérus proximal droit (SK45436) ; tibia distal droit (SK45395)

cf. Caracal sp. : talus droit (SK4116)

Le NMI est d'un individu car tous les éléments peuvent être appariés (Figure 72).

Kromdraai D (mining dump de KA) :

Caracal sp. : mandibule droite portant p4, m1 (KD1023)

Swartkrans Mb.3 :

Caracal sp. : fémur proximal droit (SK2595)

Kromdraai Mb.2 :

cf. Caracal sp. : calcanéum droit (KW10681)

Kromdraai B :

cf. Caracal sp. : ulna proximal droit (KB2901)

2. 3. 2. 1. Description et comparaison de la denture supérieure et inférieure

L'ensemble des mesures dentaires sont inférieures à celle de *P. pardus*, supérieures à *Leptailurus serval* et intègrent les valeurs hautes du genre *Caracal* (*Caracal caracal* et *Caracal aurata*) (Figure 94) ; (Figure 95) ; (Tableau 56) ; (Tableau 57). Les canines supérieures (M2318, M2321, M6598) sont semblables à celles de *C. caracal* qui est l'espèce du genre *Caracal* présente en Afrique australe. Tout comme chez ce dernier, et à l'inverse de *L. serval*, elles ne comportent pas de sillon se développant sur l'ensemble de la hauteur de la couronne en face distale (Figure 96). La P3 (M2022.4) de *C.*

caracal est proportionnellement plus allongée et fine que chez *L. serval*. En outre, chez ce dernier, un renflement est présent en face linguale au niveau du protocône tandis qu'il tend à être absent chez *C. caracal*, lui conférent cette forme plus allongée (Figure 96). Malheureusement le fossile M20022.4 est fracturé à ce niveau, bien qu'il semble que le bord lingual puisse ne pas comporter de renflement. Cependant, ses valeurs sont supérieures à celles du serval et intégrant les valeurs du caracal (Figure 96). La P4 chez le serval comporte un préprotocrista marqué, formant une sorte de petite cuspide additionnelle ou un bourrelet marqué qui est accolé au protocône. Cette morphologie ne se retrouve pas chez le caracal qui a un préprotocrista plus réduit, tout comme le spécimen SF5864 de Sterkfontein (Figure 96).

Les canines inférieures (M8232, M20022.2, M2322, M23200) ne comportent pas de sillon, tout comme le caracal, tandis que le serval en a un. Les prémolaires inférieures chez *C. caracal* ont le protoconide plus fin et plus allongé que chez *L. serval* chez qui il a un aspect arrondi et robuste (Figure 96). Les

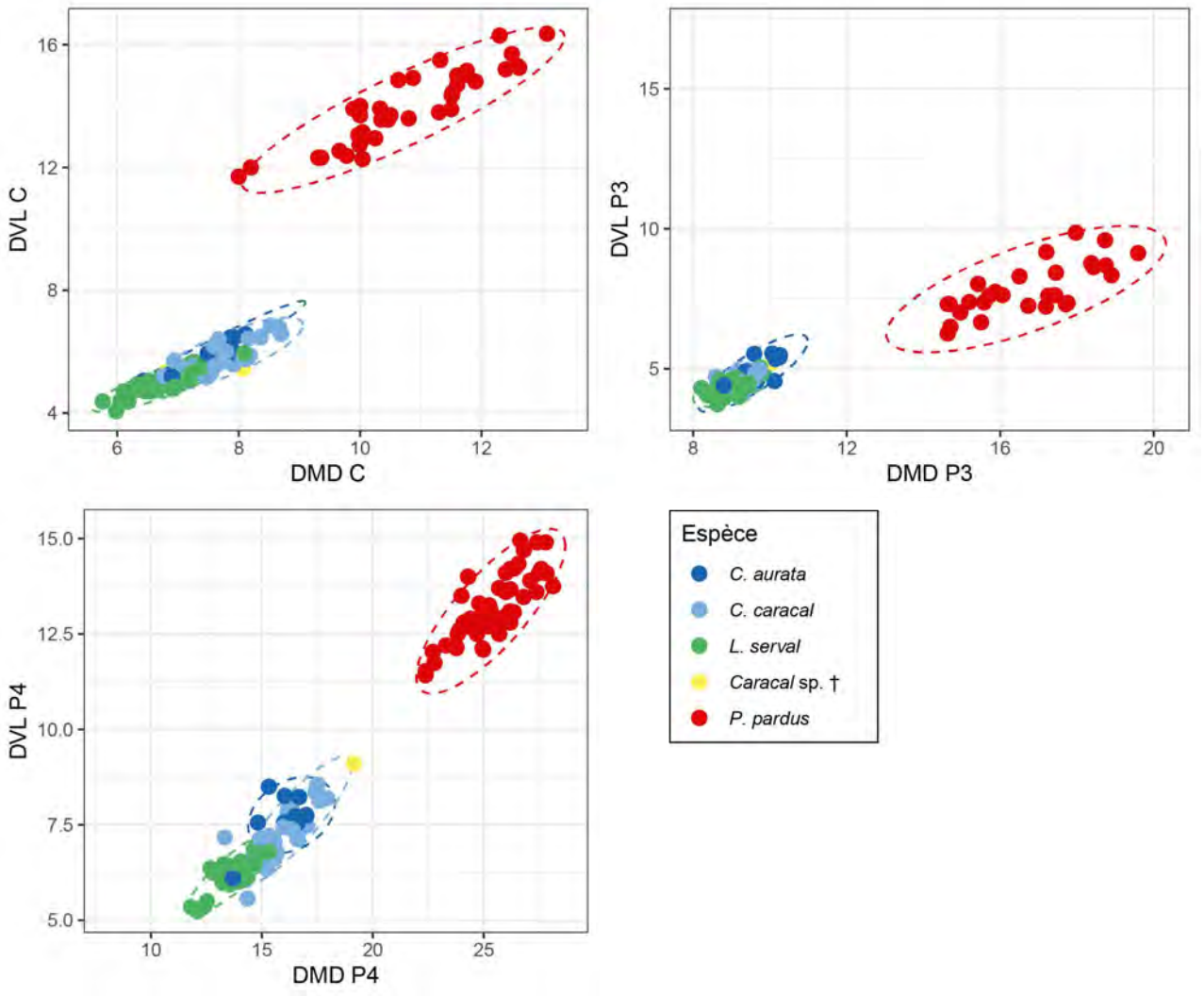


Figure 94. Diagrammes bivariés de la denture supérieure de *Caracal* spp. et *L. serval*.

spécimens fossiles (M2297, M266, M2287, KD1023) ont une morphologie se rapprochant de *C. caracal* (Figure 96). Le spécimen M6586 de Makapansgat a des prémolaires dont la morphologie diffère des autres spécimens avec un protoconide moins haut et un aspect plus robuste (Figure 96). Néanmoins, chez le serval, en vue occlusale, la face buccale est droite tandis qu'elle adopte une courbure à la jonction entre la cuspide antérieure et le protoconide chez le caracal, tout comme chez M6586 et les autres spécimens fossiles. En outre, la métrique intègre le spécimen au champ de variation des

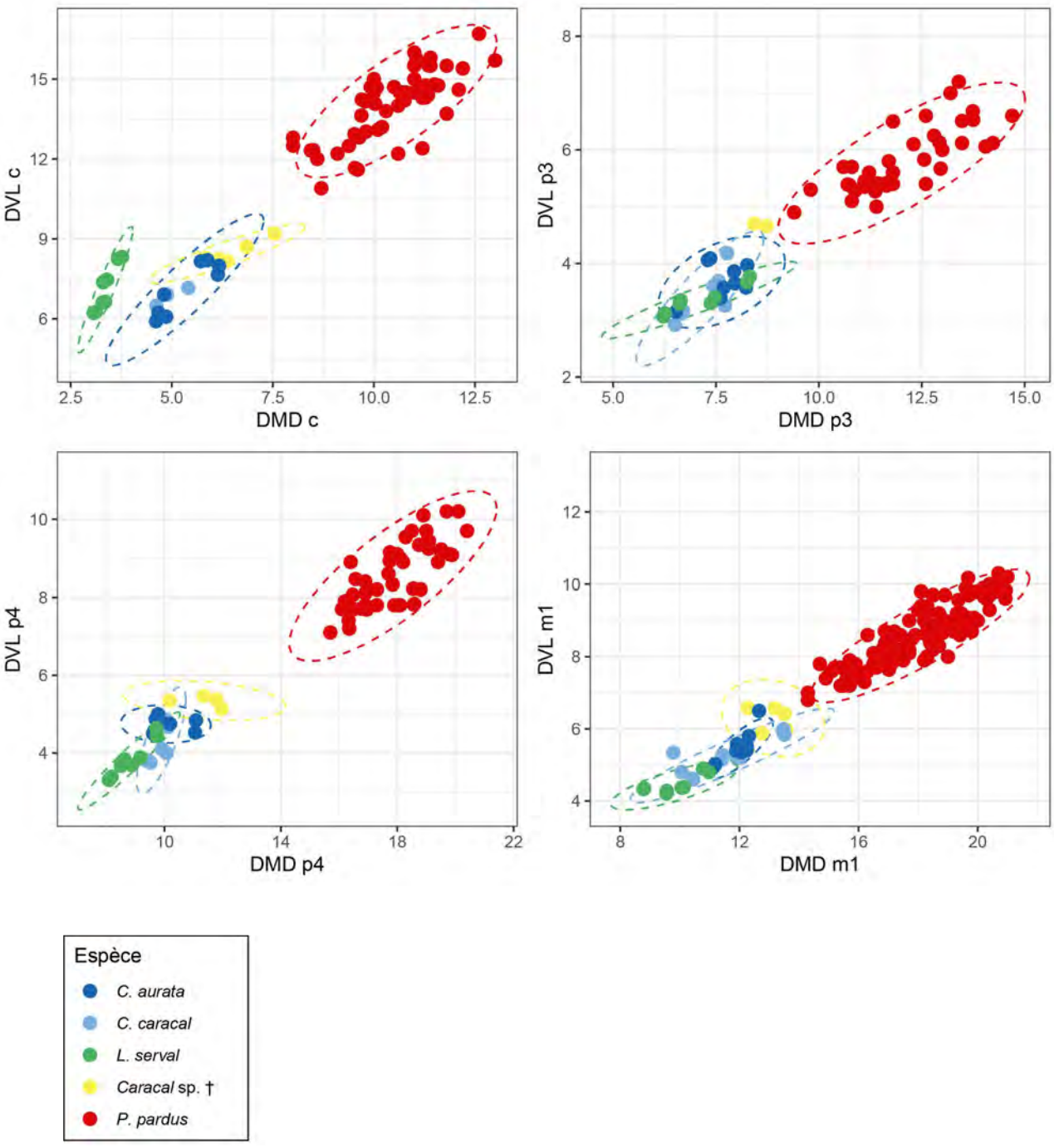


Figure 95. Diagrammes bivariés de la denture inférieure de *Caracal* spp. et *L. serval*.

Denture supérieure	Nombre	Range	Moy.	S.D.	Nombre	Range	Moy.	S.D.
	DMD C				DVL C			
Caracal sp. †	3	6,81-8,07	7,31	0,55	3	5,02-5,45	5,27	0,18
C. aurata	9	6,43-8,11	7,49	0,61	9	5,05-6,57	5,92	0,61
L. serval	7	5,76-7,26	6,47	0,62	7	4,06-5,67	4,71	0,57
	DMD P3				DVL P3			
Caracal sp. †	1		10,06		1		5,23	
C. caracal	8	9,11-9,5	9,34	0,15	8	4,08-4,95	4,66	0,3
C. aurata	13	8,8-10,26	9,59	0,54	13	4,29-5,54	4,86	0,52
L. serval	4	8,21-9,47	8,84	0,71	8	3,68-4,49	4,06	0,34
	DMD P4				DVL P4			
Caracal sp. †	1		19,15		1		9,1	
C. caracal	14	14,35-17,03	15,74	0,78	14	5,57-7,96	7,05	0,69
C. aurata	12	13,7-17,01	16,06	1,01	9	6,1-8,5	7,7	0,57
L. serval	8	11,8-15	13,01	1,2	8	5,24-6,82	5,96	0,67

Tableau 56. Odontométrie comparée de la denture supérieure pour les genres *Caracal* et *Leptailurus*.

caracals fossiles (Figure 94) ; (Figure 95). Il est donc, dans l'attente d'une étude ultérieure, rapporté au genre *Caracal* avec une mention confère. La m1 de *C. caracal* a le protoconide qui est plus haut que le paraconide tandis que chez *L. serval* les deux cuspides sont sensiblement à la même hauteur (Figure 96). Les spécimens fossiles (M266, M89, M2341, KD1023) ont un protoconide qui est plus haut que le métaconide les rattachant à *C. caracal* (Figure 96).

2. 3. 2. 2. Description et comparaison du matériel postcrânien

A l'instar du matériel dentaire, les mesures pour les éléments post-crâniens s'intègrent au champ de variation du genre Caraccal (Figure 98) ; (Tableau 58). L'ensemble des critères morphologiques pour le squelette postcrânien provient d'une étude initiée par J.-B. Fourvel et complétée dans ce travail. Chez le caracal, la proximale de l'humérus comporte un grand tubercule plus développé que chez le serval. En vue proximale elle forme une languette droite chez le serval tandis qu'elle est plus étalée chez le caracal (Figure 97). Le sillon intertuberculaire forme une encoche plus marquée chez le serval que chez le caracal. SK4536 adopte la morphologie propre au caracal (Figure 97). La distale de l'humérus chez le serval comporte une trochlée bien plus comprimée que chez le caracal. De plus, la trochlée forme un angle plus ouvert chez le caracal que chez le serval. Le spécimen 3982M a une morphologie similaire au caracal (Figure 97).

Chez le caracal, la proximale du radius comporte une encoche en face antérieure, ce qui lui confère une forme de haricot, tout comme 2551M. Chez le serval, la proximale du radius est ovalaire sans encoche en face antérieure (Figure 97).

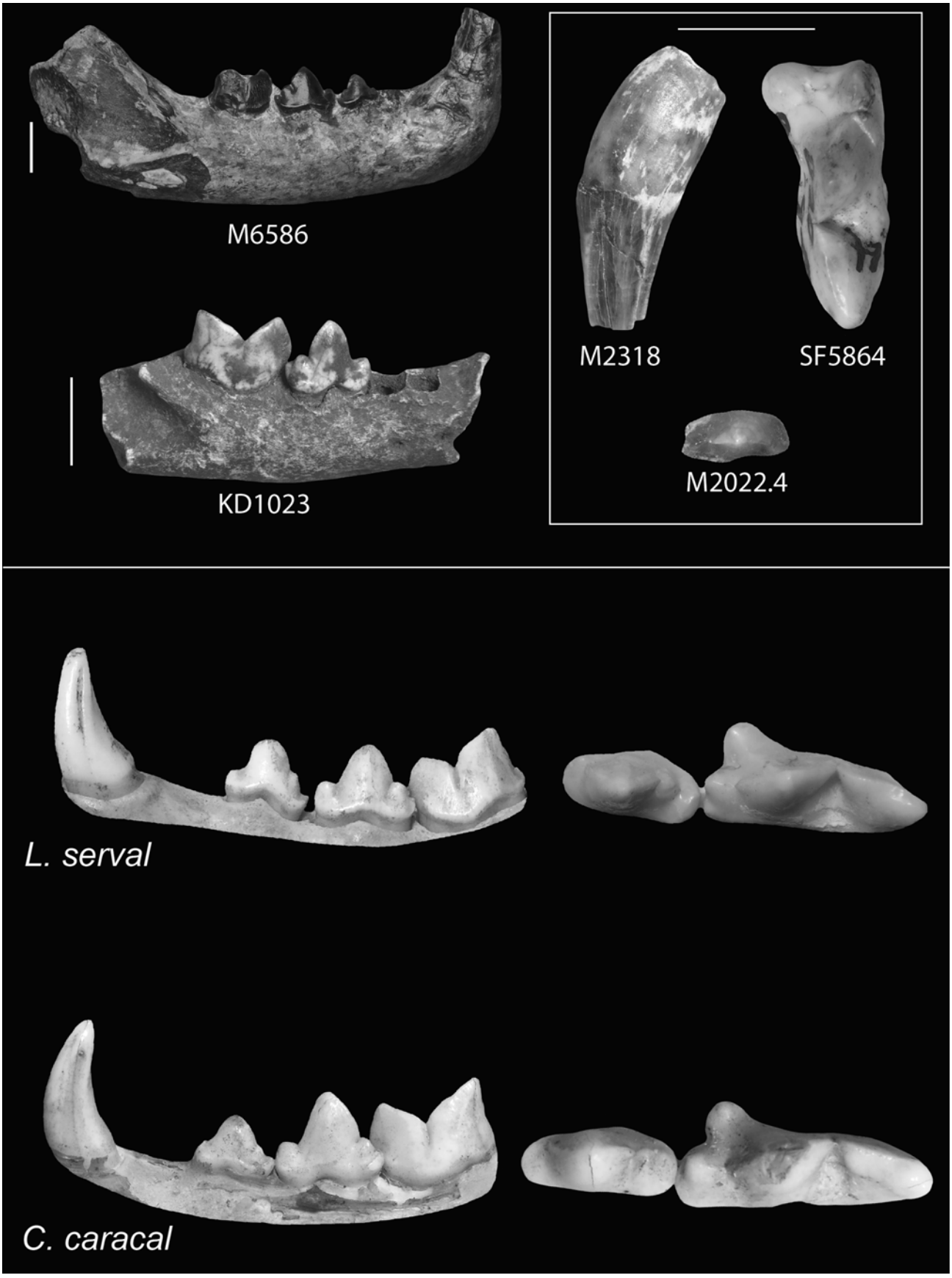


Figure 96. Matériel dentaire des fossiles de *Caracal* & dentures de *L. serval* et *C. caracal*. Echelle= 1 cm.

M6586. mandibule droite portant canine, p3, p4, m1 (face buccale), **KD1023.** mandibule droite portant p4, m1 (face buccale), **M2318.** Canine supérieure droite (face buccale), **SF5864.** P4 gauche (face occlusale), **M2022.4.** P3 droite (face occlusale).

L. serval : P3 et P4 gauches CG1913-470, actuel, MNHN ; mandibule gauche CG1905-288, actuel, MNHN.

C. caracal : P3 et P4 gauches CG1915-46, MNHN, actuel ; mandibule CG1919-44, actuel, MNHN.

Denture inférieure	Nombre	Range	Moy.	S.D.	Nombre	Range	Moy.	S.D.
	DMD c				DVL c			
Caracal sp. †	5	5,84-7,54	6,55	0,66	5	8,17-9,2	8,52	0,43
C. caracal	3	4,62-5,41	4,97	0,4	3	6,49-7,16	6,85	0,34
C. aurata	8	4,61-6,17	5,36	0,68	8	5,91-8,2	7,14	0,98
L. serval	8	3,07-3,77	3,37	0,24	8	6,22-8,32	7,14	0,84
	DMD p3				DVL p3			
Caracal sp. †	2	8,43-8,73	8,58		2	4,66-4,7	4,68	
C. caracal	8	6,5-7,77	7,22	0,51	7	2,92-4,18	3,42	0,43
C. aurata	10	6,53-8,26	7,55	0,6	10	3,15-4,09	3,66	0,32
L. serval	8	6,22-8,32	7,14	0,84	8	3,07-3,77	3,37	0,24
	DMD p4				DVL p4			
Caracal sp. †	4	10,17-11,96	11,32	0,81	4	5,14-5,47	5,34	0,14
C. caracal	8	9,34-10,12	9,88	0,29	7	3,76-4,86	4,28	0,47
C. aurata	8	9,61-11,08	10,12	0,61	10	4,5-5,62	4,89	0,37
L. serval	8	8,09-9,74	8,86	0,64	8	3,31-4,64	3,86	0,47
	DMD m1				DVL m1			
Caracal sp. †	5	12,28-13,57	13,06	0,544	5	5,88-6,58	6,28	0,33
C. caracal	8	9,78-12,01	10,93	0,86	8	4,6-5,34	5,03	0,3
C. aurata	10	11,12-12,66	11,98	0,49	10	4,93-6,5	5,49	0,43
L. serval	8	8,78-10,98	9,83	0,82	8	4,21-4,9	4,45	0,25

Tableau 57. Odontométrie comparée de la denture inférieure pour les genres *Caracal* et *Leptailurus*.

L'état de conservation de l'ulna proximal KB2901 ne permet pas de décrire sa morphologie mais sa taille est plus petite que *P. pardus*. Il en va de même pour la distale de radius 5240M (Figure 97).

L'épiphyse proximale du fémur chez le caracal comporte un grand trochanter plus proéminent que chez le serval (Figure 97). En vue proximale, il relie la tête fémorale en formant une légère dépression tandis que chez le serval la jonction entre les deux est plane. La morphologie des spécimens SK2595 et 14936M correspond à celle du caracal (Figure 97).

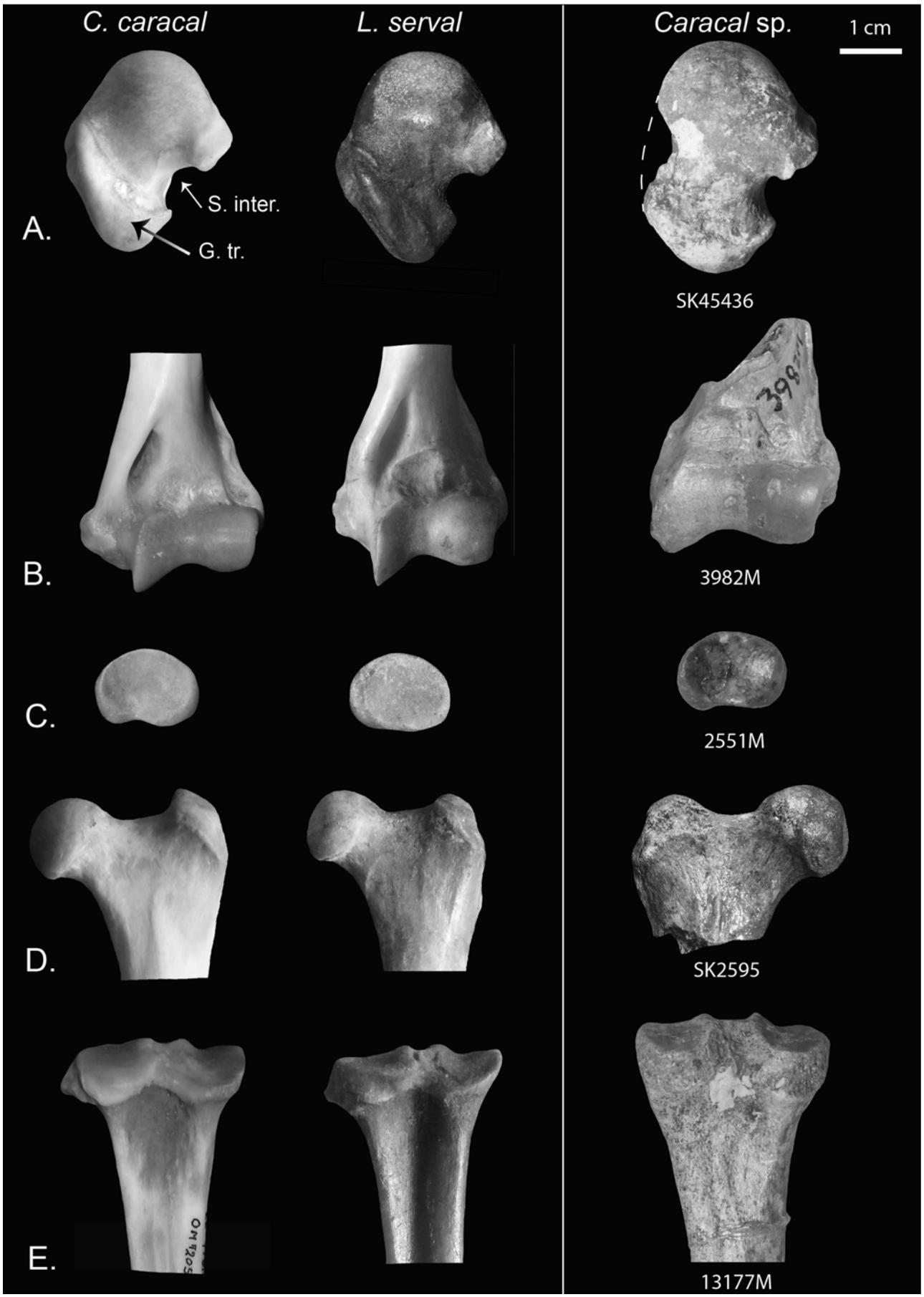


Figure 97. Planche comparative du matériel postcrânien de *L. serval* et *C. caracal* & matériel fossile de *Caracal*.

A. humérus proximal gauche, face proximale ; **SK45436.** gauche **B.** humérus distal gauche, face antérieure, **3982M.** droit ; **C.** radius proximal gauche, face proximale, **2551M.** gauche ; **D.** fémur distal gauche, face antérieure, **SK2595.** droit ; **E.** tibia proximal gauche, face postérieure, **13177M.** gauche. *C. caracal* (actuel) : **A.-E.** sans numéro, NMK ; *L. serval* (actuel) : **A.-E.** sans numéro, NMK.

L'épiphyse proximale du tibia et le début de la diaphyse, en vue postérieure, sont fortement concaves chez le serval en raison de deux crêtes osseuses formées par les bords médial et distal (Figure 97). Ce caractère est beaucoup moins marqué chez le caracal dont la face postérieure n'est que légèrement concave, tout comme les fossiles 13178M et 13177M (Figure 97).

L'absence de matériel de comparaison ne permet pas d'évaluer la morphologie des tibias distaux qui sont attribués par défaut à *Caracal* avec la mention confère car les mesures intègrent le champ de variation de l'espèce (Figure 98) ; (Tableau 58).

Membres antérieur & postérieur	Nombre	Range	Moy.	S.D.	Nombre	Range	Moy.	S.D.
	DAPP humérus				DTP humérus			
Caracal †	1		40,49		1		29,49	
C. caracal	11	30,2-36,38	33,01	2,22	11	22,97-37,93	26,73	4,1
	DAPD humérus				DTD humérus			
Caracal †	1		16,9		1		26,54	
C. caracal	11	15,93-18,13	17,12	0,7	11	25,26-29,79	27,66	1,72
	DAPP radius				DTP radius			
Caracal †	1	9,69-13,79						
	DAP diaphyse radius				DT diaphyse radius			
Caracal †	2	5,6-6,76	6,18		2	9,31-10,32	9,82	
	DAP incisure trochléaire ulna				DT processus coronoïde			
Caracal †	1		14,8		1		16,62	
	DAPP fémur				DTP fémur			
Caracal †	2	15,64-18,06	16,85		1		41,09	
	DAP diaphyse tibia				DT diaphyse tibia			
Caracal †	5	8,54-17,52	14,38	3,67	5	9,01-14,23	11,05	2,17
	DAPD tibia				DTD tibia			
Caracal †	3	13,17-17,65	15,11	2,3	3	17,14-17,71	17,77	0,67

Tableau 58. Mesures des membres supérieur et inférieur de *Caracal*.

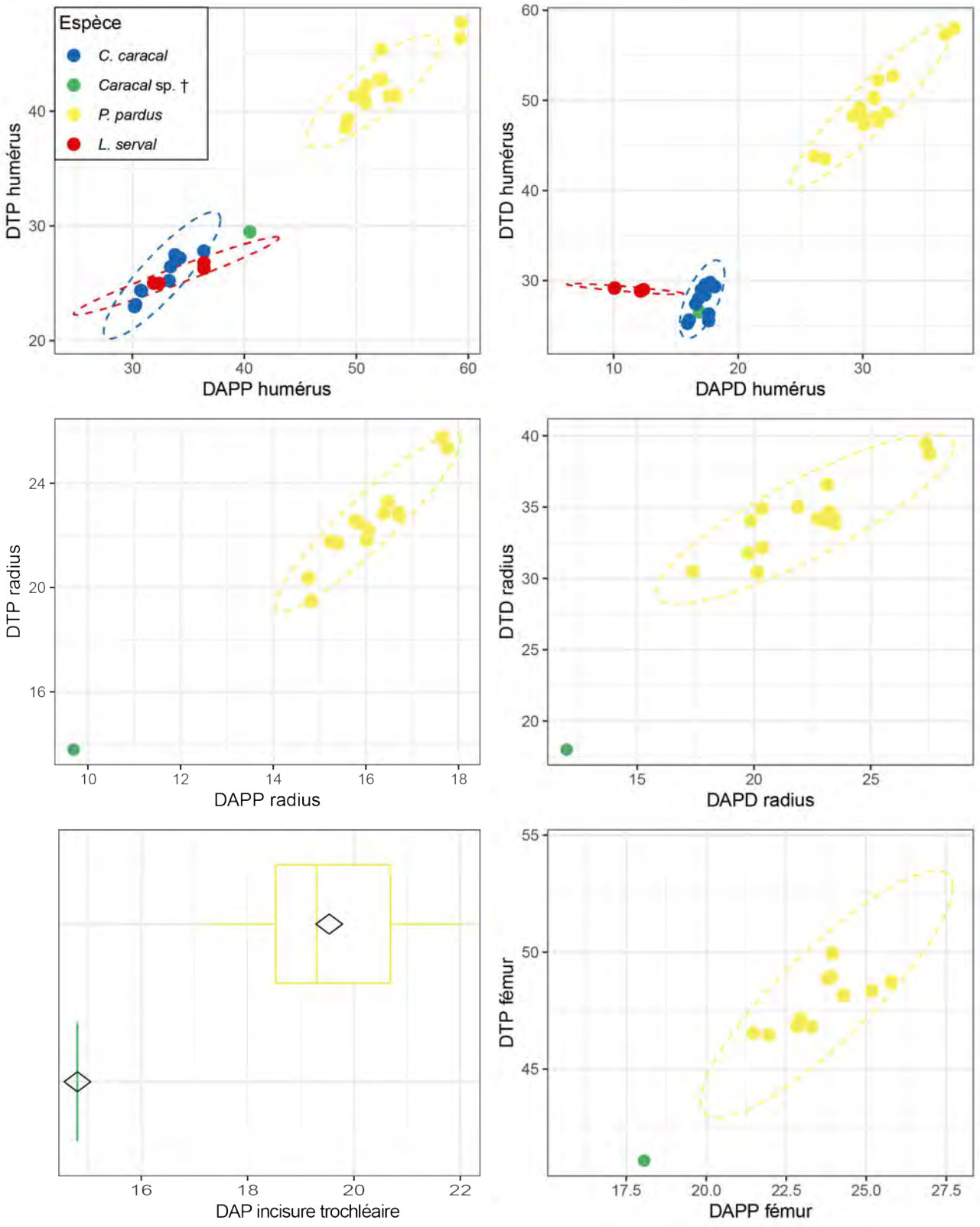


Figure 98. Diagrammes bivariés et boxplots du matériel postcrânien de *Caracal*.

2. 4. Félidés genres indéterminés

2. 4. 1. Le cas de *Felis brickilli*

Felis brickilli est une espèce décrite par Reed (1996) dans le cadre de sa thèse. Il s'agit d'un félin de taille moyenne identifié dans le Membre 2 à partir d'un crâne complet, l'holotype M8386, et de deux autres spécimens provenant du Membre 3, M2281 et X1 (Reed 1996). Lors de son travail de thèse, qui n'est plus accessible aujourd'hui, Brickhill (1976) suggère que ce félin a des affinités avec *Lynx issiodorensis* Croizet & Jobert, 1828 car il observe des ressemblances morphologiques avec les fossiles (L16055C ; L3199 ; L15608 ; L15788) attribués à *L.* aff. *issiodorensis* de Langebaanweg (Reed 1996). Elle estime que les spécimens sont toutefois différents *de L. issiodorensis* et décide alors de les nommer *F. brickilli*, en l'honneur de Brickill qui a décrit en premier le matériel (Reed 1996).

L'holotype a disparu des collections de l'Evolutionary Studies Institute de l'Université du Witwatersrand où il était conservé, très probablement entre 2015 et 2016 lors de son transport pour une exposition temporaire à Maropeng (Fourvel, comm. pers). Nous n'avons donc pas pu réétudier ce type, bien qu'il existe une documentation photographique et des données métriques (Fourvel, comm. pers.). Une étude de cette documentation sera entreprise à l'avenir. Le spécimen X1 est également resté introuvable. En l'état, nous avons donc vu une unique pièce, M2281, qui est un côté droit de crâne écrasé et déformé portant P3 et P4.

Matériel :
Makapansgat Mb.3 : crâne sub-complet portant P3, P4 (M2281)

2. 4. 1. 1. Description et comparaison de la denture supérieure

En raison de la déformation du crâne, seuls les éléments dentaires sont étudiés. M2281 est plus grand que *C. caracal* et plus petit que *P. pardus*, intégrant un champ de variation intermédiaire, similaire à celui du genre *Lynx* (*L. lynx* et *L. issiodorensis*) qui n'est pas présent dans le *Cradle of Humankind* (Figure 99) ; (Tableau 59). La morphologie générale de la denture est bien plus robuste que chez *C.*

Denture supérieure	Nombre	Range	Moy.	S.D.	Nombre	Range	Moy.	S.D.
	DMD P3				DVL P3			
M2281	1		12,43		1		6,85	
	DMD P4				DVL P4			
M2281	1		20,67		1		9,73	

Tableau 59. Odontométrie de la denture supérieure de M2281.

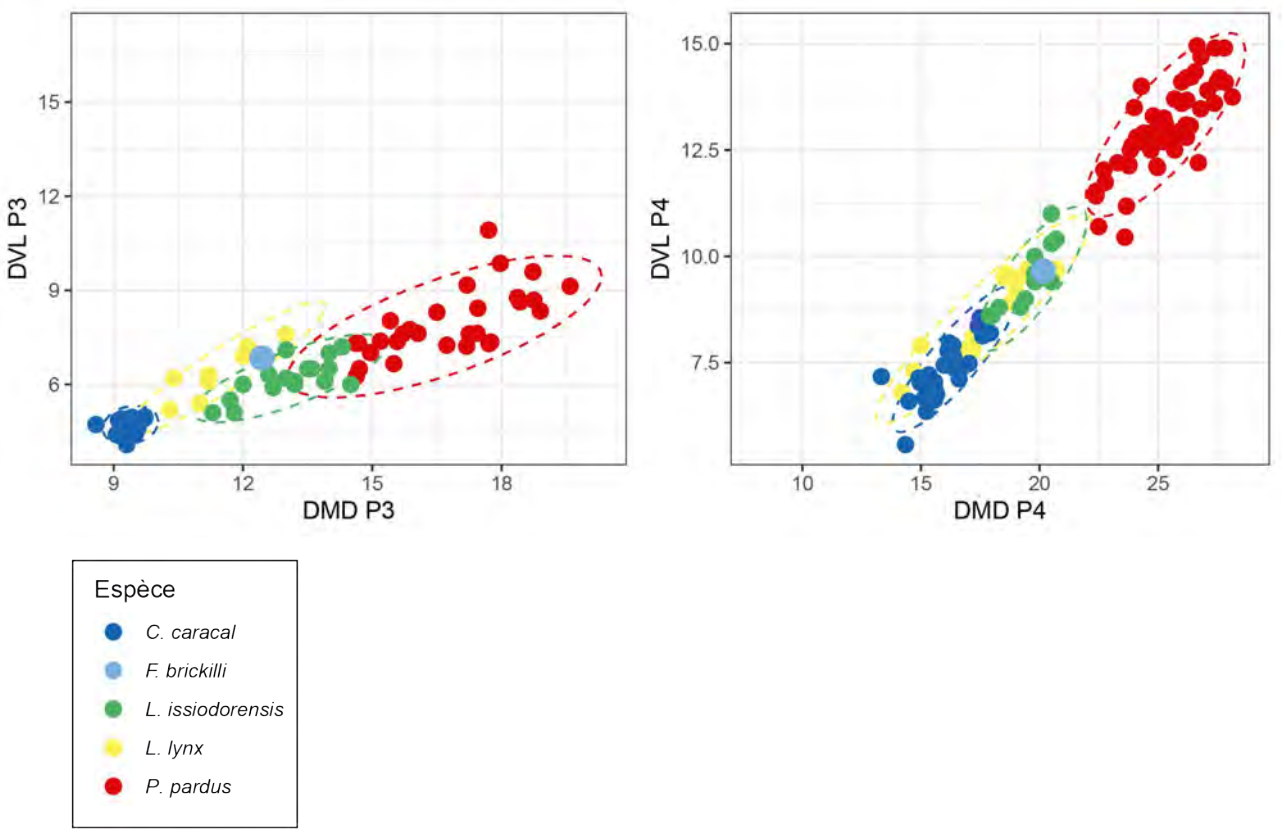


Figure 99. Diagrammes bivariés de la denture supérieure des félidés de taille moyenne.

caracal et plus encore que chez *L. serval*. En dépit de longueurs maximales similaires, M2281 est aussi plus robuste que *Lynx*, notamment au niveau de la largeur du métacône (Figure 100). Chez *L. issiodorensis* et *L. lynx*, la face linguale forme une ligne droite, tandis que chez M2281 le métacône forme un renflement provoquant une concavité marquée à la jonction du métacône et du protocône (Figure 100). Cette morphologie est due à la robustesse du métacône. Chez le caracal, le métacône forme également un renflement en face linguale qui est toutefois beaucoup moins marqué tandis que le serval a une face linguale sub-rectiligne, intermédiaire aux genres *Caracal* et *Lynx* (Figure 100). En outre, chez M2281 le paracône est orienté mésialement et se situe à la même hauteur que le parastyle. Il a également une taille plus importante que ce dernier. Chez le genre *Lynx*, le paracône est plus grand que le parastyle et il est orienté lingualement, et la jonction entre les deux tend à former un angle droit (Figure 100). Le serval adopte la même morphologie que le lynx. Le caracal a un paracône légèrement plus développé qui reste cependant orienté lingualement, comme chez le serval et le lynx (Figure 100).

Nous soutenons l'hypothèse de Reed (1996) qui décide de créer une nouvelle espèce. La P4 indique une morphologie singulière qui ne semble appartenir à aucun des genres de félidés africains de taille moyenne (*Leptailurus*, *Caracal*) ; ni même au genre européen *Lynx* dont il se rapproche métriquement. Une étude ultérieure sera nécessaire afin de publier une diagnose.

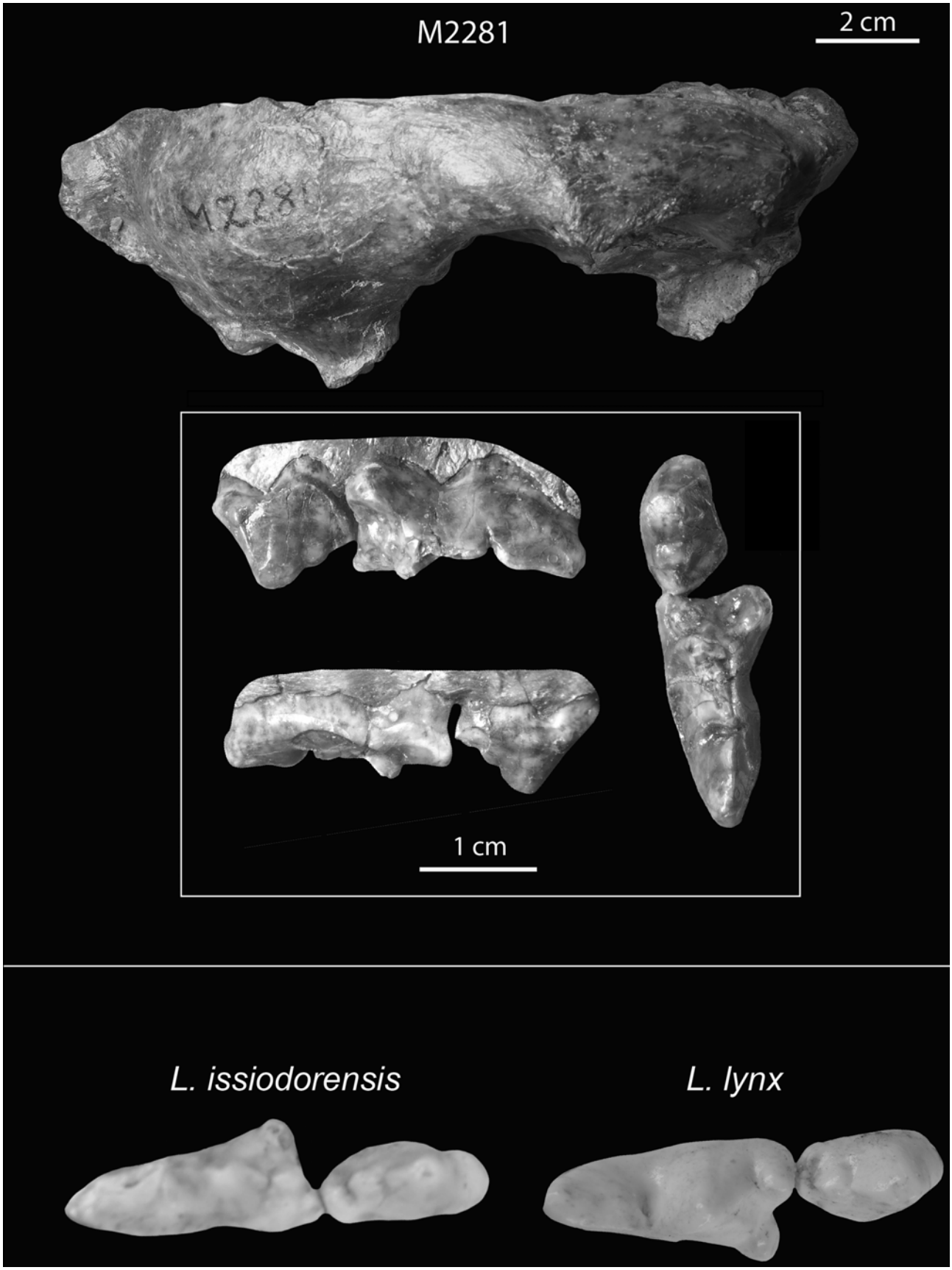


Figure 100. Planche du matériel cranio-dentaire de M2281 comparé au genre *Lynx*.

M2281. Crâne en vue dorsale & détails de la P3 et P4 (faces linguale (haut), buccale (bas) et occlusale).
L. issiodorensis : moulage KNM-ZP-11044, Olivola (Upper Valdarno, Italie), ~1,8 Ma.
L. lynx : moulage sans numéro, actuel.

Comme l'espèce n'a jamais été publiée, elle ne peut être considérée comme valide au regard de l'article 8 du Code International de Nomenclature Zoologique (ICZN) car tout travail « doit être édité aux fins de constituer une référence scientifique publique et permanente ». Effectivement, elle n'a jamais bénéficié de diagnose et n'est d'ailleurs pas répertoriée dans l'ouvrage *Cenozoic Mammals of Africa* (Werdelin & Sanders 2010) qui fait une recension de l'ensemble des espèces fossiles d'Afrique.

Ainsi, nous proposons, pour le moment, d'attribuer *F. brickilli* à un genre et une espèce indéterminée.

2. 4. 2. Makapansgat Mb.3 : Felidae Nov. Gen. Indet. A

La P4 M2340 et la p3 M2343 que nous considérons être une p4, sont attribués à *A. jubatus* (Reed 1996).
Matériel :
Makapansgat Mb.3 : P4 ou D3 droite (M2340) ; p4 droite (M2343)

Reed (1996) identifie M2343 comme étant une p3 droite. Le paraconide est haut par rapport au protoconide et orienté à la verticale par rapport au collet (Figure 101). Or, si l'on compare au guépard, le plus proche morphologiquement, la dent adopte davantage la morphologie de la p4 que de la p3 (Figure 101). Cette dernière a une cuspide antérieure beaucoup plus basse qui est orientée en direction mésiale. De plus, M2343 s'intègre parfaitement aux mesures des p4 de guépard (Figure 103) ; (Tableau 60).

La p4 a une morphologie générale sécante dont les trois cuspides – antérieure, protoconide, postérieure – tréflée ne se retrouve que chez *Acinonyx* et les machairodontinés. Néanmoins, le guépard a des cuspides dont l'apex n'a pas une forme de fleur-de-lys aussi marquée que le spécimen de Makapansgat. De plus, le protoconide est orienté distalement chez le guépard tandis qu'il est orienté à la verticale chez M2343. La cuspide antérieure est également plus courte mésio-distalement chez *A. jubatus*. Quant à *M. whitei*, il s'agit du seul machairodontiné dont la taille est comparable à M2343. Toutefois, la cuspide antérieure est orientée vers l'avant et l'arête mésiale est courbée en vue de profil. Chez M2343, la cuspide est orientée à la verticale et l'arête mésiale est droite (Figure 101). Ainsi, la dent de Makapansgat correspond à un félidé dont la morphologie diffère des taxons recensés dans le *Cradle of Humankind* à la transition Plio-Pléistocène, bien que partageant des affinités avec *Acinonyx* (Figure 101).

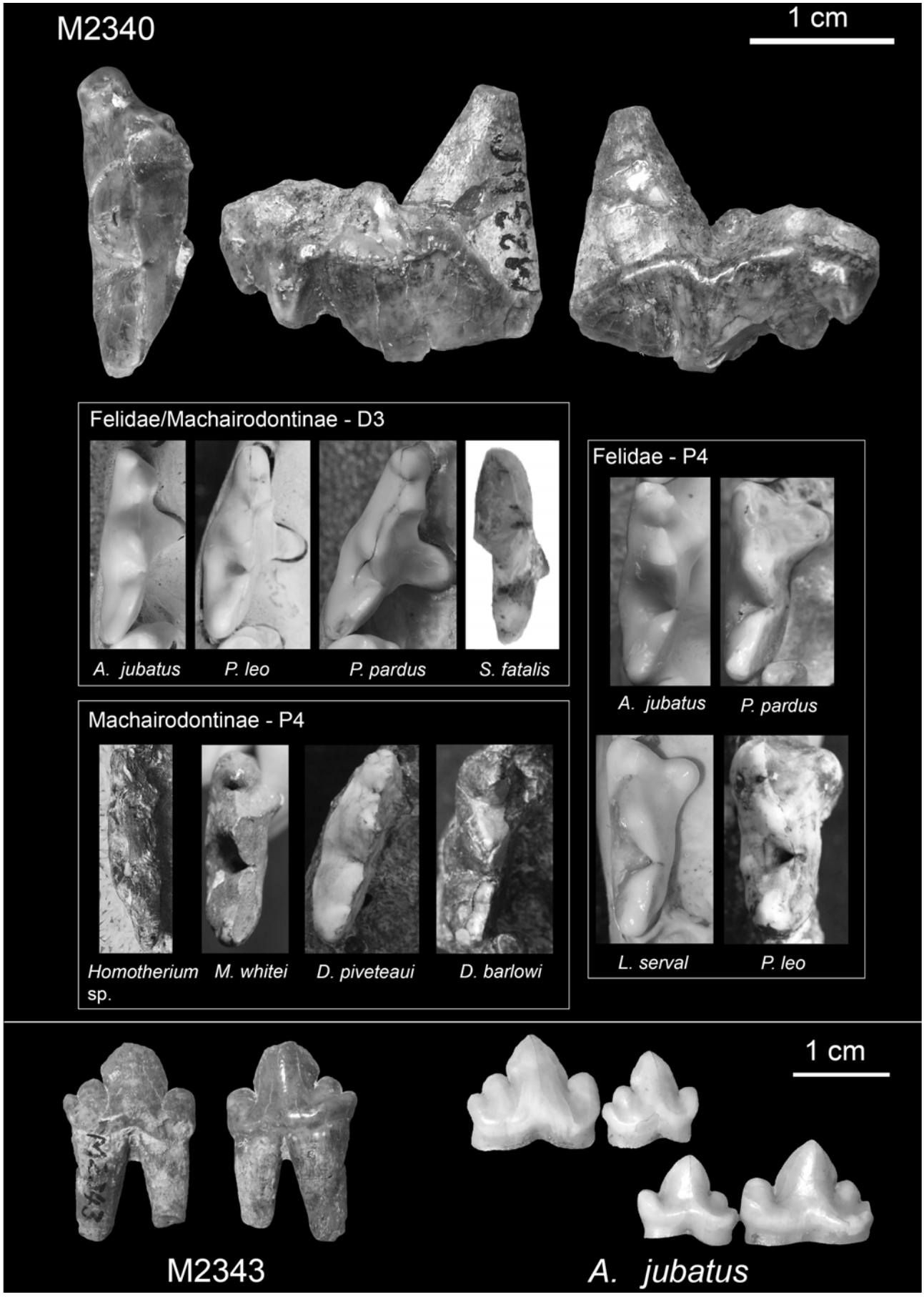


Figure 101. Planche comparative pour les spécimens M2340 et M2343 de Makapansgat.

M2340. P4/D3 droite (de gauche à droite : faces occlusale, linguale et buccale ; **M2343.** p4 droite (faces buccale (gauche) et linguale (droite)) ; ***A. jubatus***, p3 et p4 droites (faces buccale (gauche) et linguale (droite)), TM747, Ditsong Museum, actuel.

La dent M2340 a des dimensions se rapprochant des valeurs basses de la P4 du guépard actuel (Figure 103) ; (identification princeps s*ensu* Reed 1996). Pour autant, la morphologie de la couronne donne lieu à deux hypothèses : soit il s'agit d'une dent définitive (P4), soit d'une déciduale (D3) (Werdelin comm. pers.). Dans le premier cas, la dent serait constituée d'un parastyle dans l'alignement du protocône, du paracône et du métacône (Figure 102). Cette morphologie, très particulière, n'est pas reconnue pour les autres félidés, fossiles comme actuels. En effet, chez les panthérinés et les félinés de taille moyenne, le protocône est développé et situé en position linguale, à côté du parastyle (Figure 102). Chez les machairodontes et le guépard, bien que le protocône soit peu développé, il conserve cette position mésio-linguale et il ne se retrouve pas dans l'alignement du parastyle (Figure 102). Si l'on considère le spécimen comme étant une D3, alors la dent serait constituée d'un préparastyle en position médiale, puis dans l'alignement se trouveraient le parastyle, paracône et métacône (Figure 102). Le protocône serait absent et située au niveau de la cassure en face linguale (Figure 102). Cette conformation pourrait alors correspondre à une déciduale si l'on compare avec le guépard moderne (Figure 102). Toutefois, la dent reste très robuste pour une dent de lait et la présence d'un cingulum fortement marqué sur la face linguale va à l'encontre de cette hypothèse. En effet, parmi les différents félidés modernes, aucune D3 ne comporte de tel cingulum (Figure 102). Concernant le registre fossile, nous n'avons pas de comparaison disponible. Ainsi, par analogie avec le registre moderne, il serait plus parcimonieux d'identifier ce spécimen comme un adulte.

La morphologie des racines permet d'apporter des arguments supplémentaires à l'hypothèse d'une P4 définitive. Tout d'abord, la racine postérieure conservée est très épaisse par rapport à une racine de juvénile (Figure 102). En outre, les racines des déciduales sont caractérisées par un fort écartement les unes des autres afin de laisser la place à la dent définitive. Or l'emplacement des racines antérieures chez M2340 et l'orientation de la racine postérieure ne semblent pas indiquer un tel écartement (Figure 102).

Une étude de la structure interne de la dent est en cours afin de tenter d'obtenir des éléments discriminants. Il est constaté que l'émail est plus épais chez les primates adultes que chez les primates juvéniles, et nous partons du principat que cela doit être le cas pour l'ensemble des mammifères diphyodontes (Zanolli *comm. pers.*). Ainsi, mesurer l'épaisseur de l'émail en comparant à des échantillons modernes de félidés juvéniles et adultes, devrait permettre de déterminer s'il s'agit d'une définitive ou non. Si la majorité des observations tendent à indiquer un spécimen adulte, la dent reste fragmentaire et nous n'avons aucune D3 de machairodonte pour comparer. Il n'est donc pas possible d'éliminer de manière certaine l'hypothèse d'une dent déciduale à partir de la morphologie externe seule.

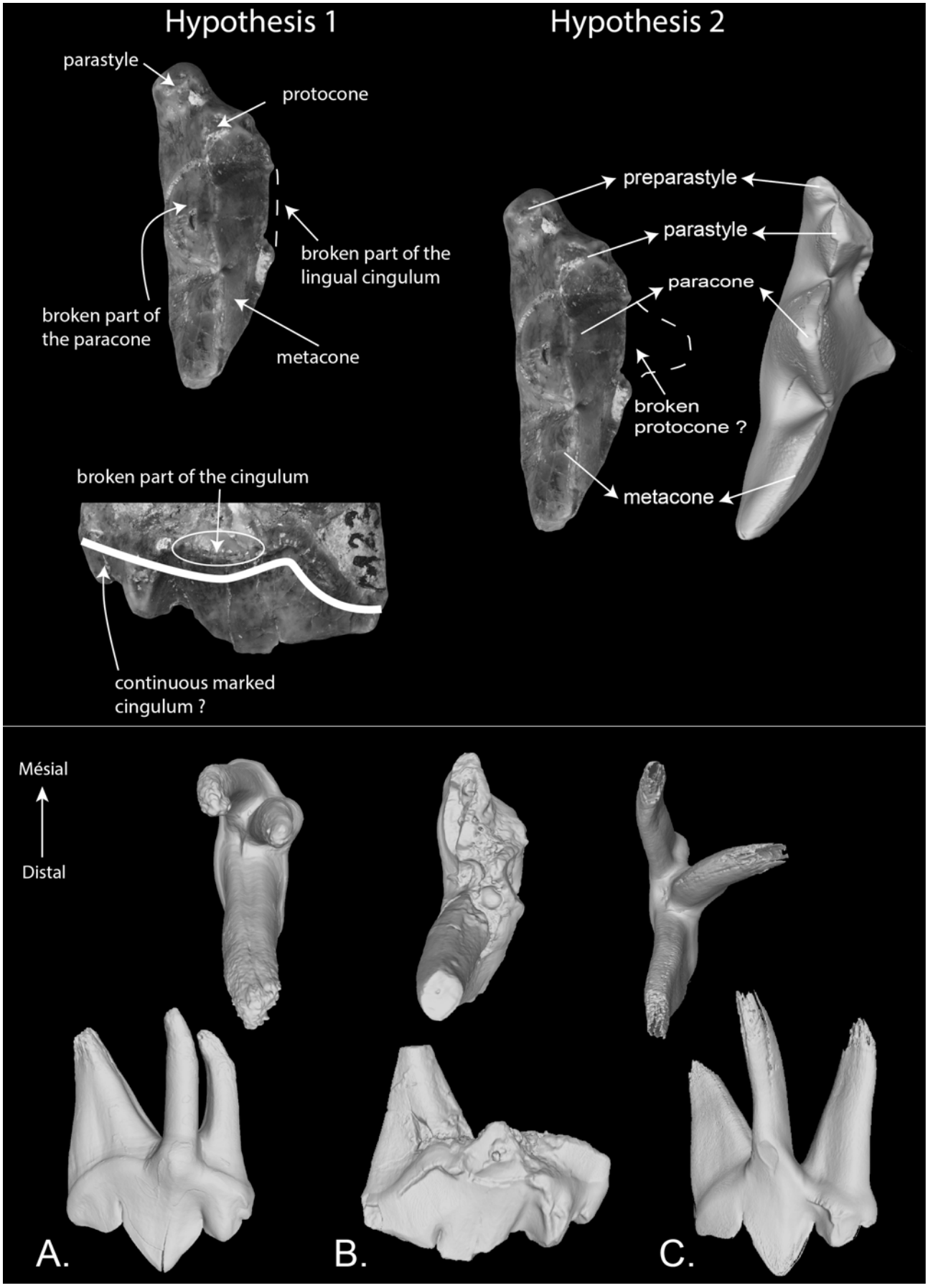


Figure 102. Planche comparative pour M2340 de Makapansgat.

A.-C. scans de P4/D3, (vue depuis les racines (haut) et linguale (bas)) : **A.** *A. jubatus* adulte, TM747, P4 droite ; **B.** M2340, P4 droite ; **C.** *A. jubatus* juvénile, D3 droite.

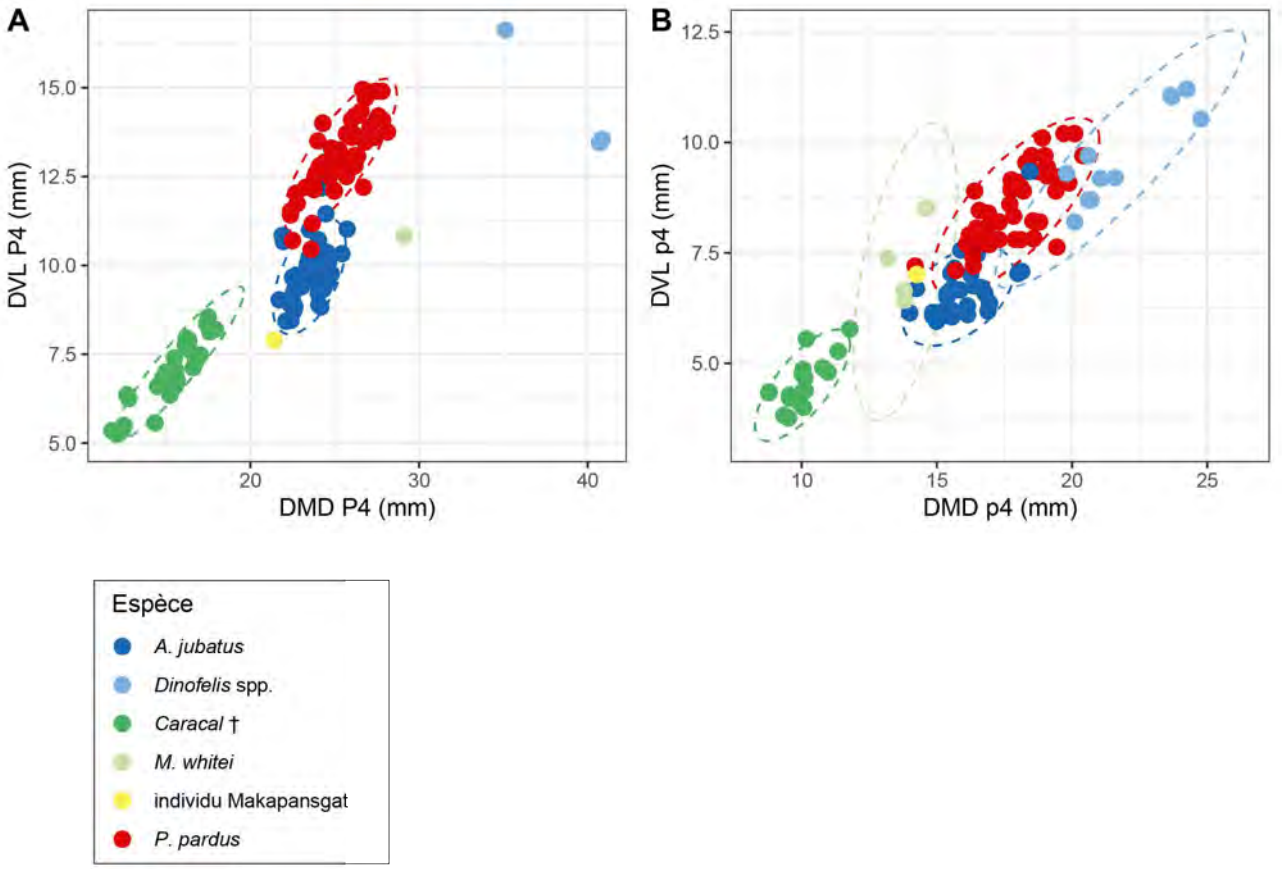


Figure 103. Diagrammes bivariés de la denture supérieure du félidé M2340.

Denture supérieure & inférieure	Nombre	Range	Moy.	S.D.	Nombre	Range	Moy.	S.D.
	DMD P4				DVL P4			
Felidae Nov. gen. indet. A	1		21,42		1		7,9	
	DMD p4				DVL p4			
Felidae Nov. gen. indet. A	1		14,26		1		7,01	

Tableau 60. Odontométrie de la denture supérieure et inférieure de M2340.

Pour conclure, M2343 et M2340 ont une morphologie que l'on ne retrouve ni dans le registre fossile, ni dans le registre moderne des félidés de taille moyenne : la p4 M2343 est robuste avec un protoconide orienté à la verticale ; le spécimen 2340, dans le cas d'une P4, montre une conformation inédite avec un alignement du parastyle, protocône, paracône et métacône ; et dans le cas d'une D3, il comporte un cingulum très robuste. Enfin, ces deux dents ont en commun de comporter des traits morphologiques inédits et une taille similaire à celle du guépard, ce qui justifie leur rapprochement et leur attribution au même taxon.

2. 4. 3. Kromdraai Mb.2 : Felidae nov. gen. indet. B

Un nouveau genre est identifié à Kromdraai Mb.2 à partir d'un squelette sub-complet correspondant à un félidé juvénile de taille moyenne. L'ensemble des éléments squelettiques sont détaillés dans la liste de matériel mais pour l'instant seul les éléments dentaires sont décrits.

Matériel :

Kromdraai Mb.2 : C droite (KW10712G) ; C gauche (KW2023.2) ; P4 gauche (KW10720E) ; atlas (KW10720A) ; vertèbres cervicales (KW2023.3, KW2023.13, KW2023.14) ; vertèbres thoraciques (KW2023.7 ; KW2023.11) ; vertèbres lombaires (KW2023.1, KW2023.8, KW2023.10, KW2023.12) ; vertèbres caudales (KW2023.15, KW2023.16, KW2023.17) ; sacrum (KW2023.5) ; coxal droit (KW10720L) ; coxal gauche (KW10866.2) ; vertèbre indéterminée (KW2023.18) ; côtes (KW2023.4, KW2023.6) ; scapula gauche (KW10712F) ; humérus complet droit (KW10866.1) ; radius proximal droit (KW10712H) ; radius distal droit (KW10718A) ; radius proximal gauche (KW10720J) ; ulna proximal droit (KW10720D.1) ; fragments diaphysaires d'ulna (KW10720.2, KW2023.19, KW2023.20) ; ulna distal droit (KW2023.36) ; ulna distal gauche (KW10720D.2) ; scapholunaire droit (KW2023.39) ; scapholunaire gauche (KW2023.38) ; pisiforme droit (KW2023.40) ; MC2 gauche (KW2023.22) ; MC4 droite (KW2023.A) ; MC4 gauche (KW2023.23) ; MC5 droit (KW2023.34) ; fémur proximal indéterminé (KW10720H.1, KW10720H.2) ; fémur distal gauche (KW10720G) ; tibia distal droit (KW10720I) ; tibia distal gauche (KW2023.21) ; MT2 gauche (KW2023.32) ; métapodes indéterminés (KW10712, KW2023.33) ; phalanges I (KW10720F, KW2023.25) ; phalanges II (KW2023.26, KW2023.28, KW2023.29, KW2023.31) ; phalanges III (KW2023.27, KW2023.35)

2. 4. 3. 1. Description et comparaison de la denture supérieure

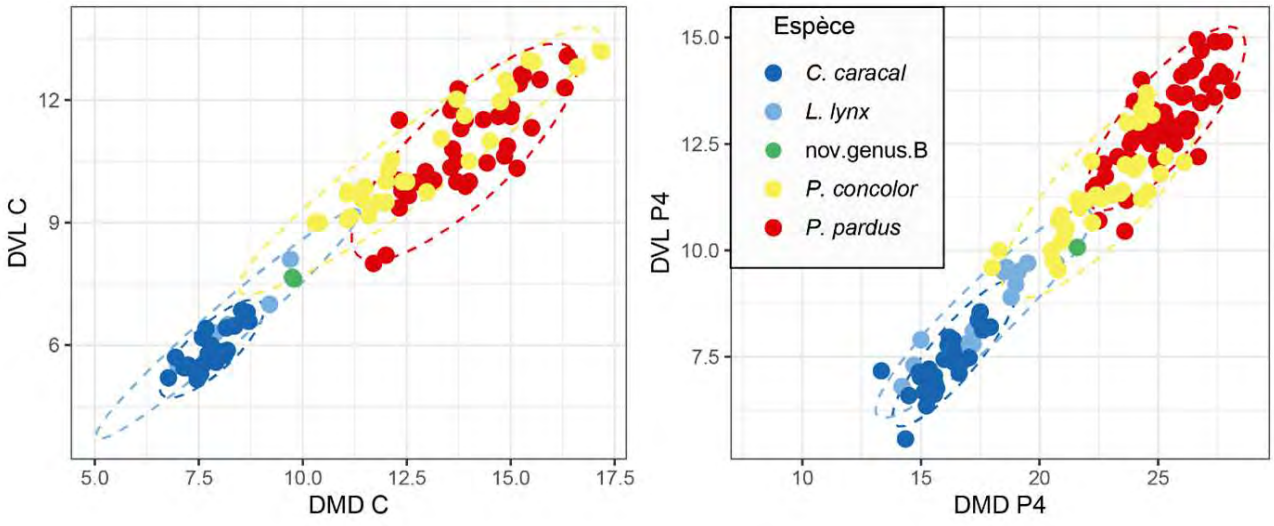


Figure 104. Diagrammes bivariés du panthériné de Kromdraai Mb.2.

Le félin de Kromdraai a une taille intermédiaire à *C. caracal* – *L. serval* et *P. pardus* et ne partage aucun champ de recouvrement avec ces espèces. La P4 intègre le champ de variation de *Puma concolor* (Figure 104) ; (Tableau 61).

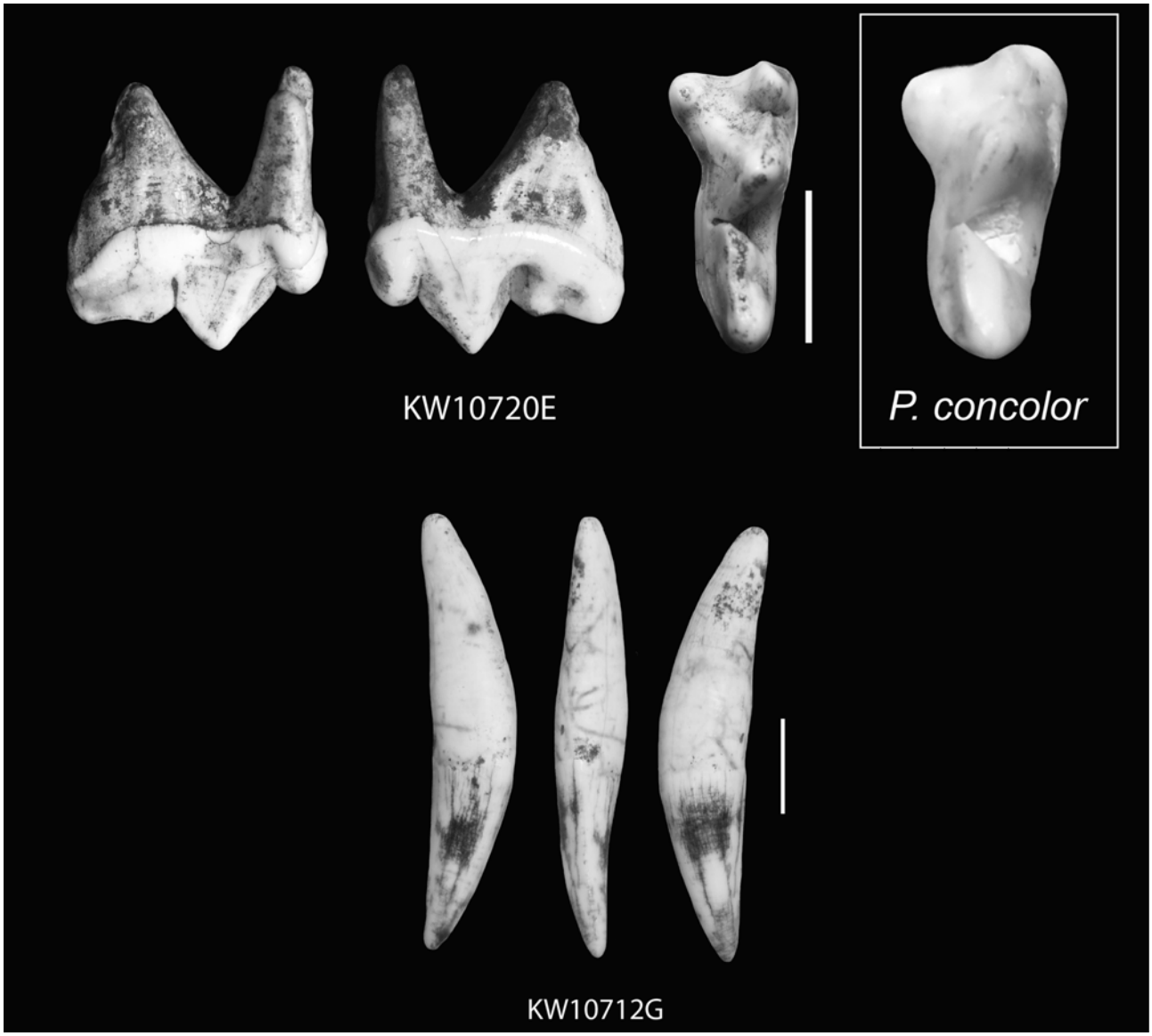


Figure 105. Planche du matériel dentaire du panthériné de Kromdraai Mb.2.

Denture supérieure & inférieure	Nombre	Range	Moy.	S.D.	Nombre	Range	Moy.	S.D.
	DMD C				DVL C			
KW10721G	2	9,75-9,78	9,76		2	7,62-7,66	7,64	
	DMD P4				DVL P4			
KW10720E	1	21,6			1	10,07		

Tableau 61. Mesures des dents du panthériné de Kromdraai Mb.2.

Les canines supérieures KW10721G et KW2023.2 ne sont pas diagnostiques en dehors de leur taille, et adoptent une morphologie propre aux félidés. Elle est longue, fine et ne comporte pas de sillon sur la face buccale de la couronne, tout comme observé chez *Caracal* et *Acinonyx* (Figure 105). La P4 adopte une morphologie générale proche de *P. pardus* avec néanmoins une absence de cingulum et un métacingulum. Chez le léopard, le cingulum forme un bourrelet à la base de la couronne, sur l'ensemble du contour de la dent. Enfin, si KW10720E a une taille similaire à celle de *P. concolor*, leurs morphologies sont très différentes et aucun rapprochement ne peut être fait. Le puma a une P4 très robuste. Les arêtes du paracône et du métacône sont beaucoup moins fines et moins saillantes que chez KW10720E. Le métacône est proportionnellement plus court que le paracône, tandis que chez KW10720E la lame du métacône occupe une part plus importante de la longueur totale de la dent (Figure 105).

Ainsi ces premiers éléments permettent de rapprocher l'individu de Kromdraai Mb.2 d'un panthériné en raison d'une morphologie générale de la P4 proche de *P. pardus*. Cependant, les canines supérieures signent plutôt un féliné. Ce faisant, ses caractères morphologiques et sa taille excluent tout rapprochement à une des espèces présentes dans le *Cradle of Humankind* (*P. pardus* ou *P. leo*). De plus, l'étude en cours du postcrânien met en évidence une morphologie inédite pour la distale de l'humérus dont la métrique le rapproche de *Neofelis nebulosa*.

2. 5. Synthèse des félidés

Les félidés représentent la famille de carnivore la plus diverse avec trois sous-familles distinctes et douze espèces (Figure 106). C'est également la famille couvrant la plus large gamme de taille depuis *Homotherium* jusqu'aux félidés de petite taille comme le caracal (les petits félinés étant exclus de l'étude).

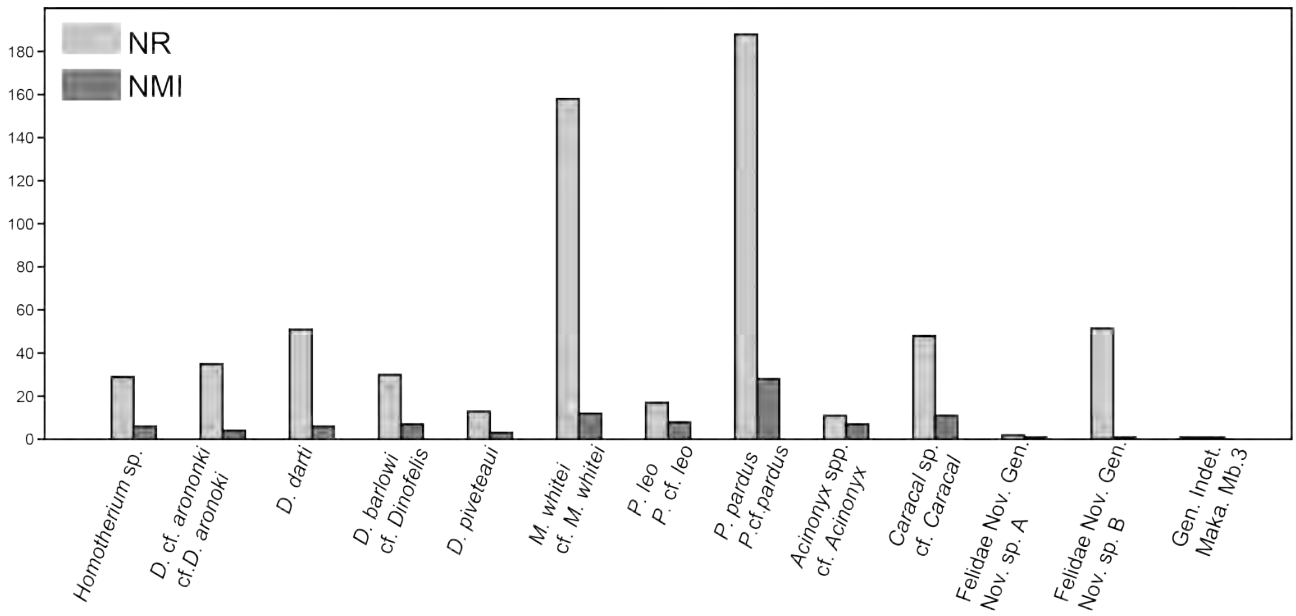


Figure 106. NR et NMI des espèces de félidés.

	MAKA-MB2	MAKA-MB3	STERK-MB4	KROM-MB2	KB	SK-MB1	KA-D	SK-MB2	COOPERS	SK-MB3	SK-INDET	STERK-INDET	Total espèce
NR													
Homotherium sp.	4	1	22				2						29
D. cf. *aronoki*									11				11
cf. *D. aronoki*									24				24
D. darti	44	5			2								51
D. barlowi			17	7	1	3		2			1	3	34
D. piveteaui							12			1			13
cf. *Dinofelis*				1									1
M. whitei				82	54	2	6		7			1	152
cf. *M. whitei*					2				4				6
P. leo			2			3	4	2	4		1	1	17
P. cf. *leo*							1		1				2
P. pardus		2	7	43	4	39	7	13	15	25	3	1	159
P. cf. *pardus*		2			3	3		3	7	5	1		24
A. jubatus			1				2	1	3	2			9
Acinonyx sp.						1							1
cf. *Acinonyx*									1				1
Caracal sp.		20	1	1	1	1	1		5	1	1		32
cf. *Caracal*		15				2							17
Felidae nov. gen. indet. A		2											2
Felidae nov. gen. indet. B				54									54
Gen. indet.		1											1
Indet. taille moyenne			1	8	38	11	16	13	153	5	2		247
Indet. grande taille	1	37	6		10	3	7		10	1	1		76
Total site	49	85	57	196	115	68	58	34	245	40	10	6	963
NMI													
Homotherium sp.	1	1	2				1						5
D. aronoki/cf. D. aronoki									4				4
D. darti	2	2			1								5
D. barlowi			2	1	1	1		1			1	1	8
D. piveteaui							2			1			3
cf. Dinofelis				1									1
M. whitei/cf. M. whitei				2	4	1	2		4			1	14
P. leo/cf. P. leo			1			2	2	1	2		1		9
P. pardus/cf. P. pardus		1	2	4	1	8	2	2	3	4	1	1	29
Acinonyx spp./ cf. Acinonyx			1			1	1	1	2	1			7
Caracal sp./cf. Caracal		3	1	1	1	1	1		1				9
Felidae nov. gen. A		1											1
Felidae nov. gen. B				1									1
Gen. indet.		1											1
Total site	4	10	9	9	8	15	11	5	16	6	3	3	98

Tableau 62. Liste du matériel étudié pour les félidés (NR et NMI).

Les machairodontinés comportent le plus grand nombre d'espèces avec le genre monospécifique *Homotherium* ; le genre *Dinofelis* comportant quatre espèces/chrono-formes, depuis *D. darti* et *D. barlowi* jusqu'aux formes plus dérivées *D.* cf. *aronoki* et *D. piveteaui* ; et enfin le second genre monospécifique, *Megantereon* (Figure 106) ; (Tableau 62). *Homotherium* sp. une forme issue des cortèges fauniques pliocènes et qui est peu abondante dans les sites du *Cradle of Humankind*. On la retrouve sur les sites anciens de MAKA-MB2 et MAKA-MB3 ainsi que STERK-MB4, aux environs de 3,3 Ma, avec une perduration sur le site Kromdraai A-D à 1,8 Ma (Figure 106) ; (Tableau 62). *Dinofelis* est le plus commun des trois machairodontes car on le retrouve sur l'ensemble des sites du corpus. Il couvre ainsi l'ensemble de la transition Plio-Pléistocène depuis 3,3 Ma (dont Makapansgat Mb.3) jusqu'à 0,9 Ma sur le site de Swartkrans Mb.3 (Figure 106) ; (Tableau 62). Enfin, *M. whitei*, qui est une forme plus dérivée, apparait aux alentours de 2,5 Ma sur le site de Kromdraai Mb.2 (Figure 106) ; (Tableau 62). On la retrouve à Kromdraai B, Swartkrans Mb.1, Kromdraai A-D jusqu'à 1,4 Ma à Cooper's (Figure 106) ; (Tableau 62).

Les panthérinés, représentés par *P. leo* et *P. pardus* sont des taxons déjà présents au Pliocène sur les sites de Makpansgat Mb.3 et Sterkfontein Mb.4 dont l'abondance va croître au cours du Pléistocène inférieur (Figure 106) ; (Tableau 62). Le léopard est présent sur l'ensemble des sites tandis que le lion est absent des sites de Makapansgat Mb.3, Kromdraai Mb.2 et Swartkrans Mb.3 (Figure 106) ; (Tableau 62). Parmi les félinés, le cas du guépard est notable. Il s'agit d'une espèce relativement commune puisqu'on la retrouve sur les sites de Sterkfontein Mb.4, Swartkrans Mb.1, Kromdraai A-D, Swartkrans Mb.2, Cooper's et Swartkrans Mb.3. En revanche elle est très peu abondante, souvent représentée par un unique individu et de rares restes (Figure 106) ; (Tableau 62). Quant au caracal, il s'avère être commun puisqu'il est présent dans l'ensemble des sites à l'exception de Swartkrans Mb.2 (Figure 106) ; (Tableau 62). Enfin, la forte diversité spécifique qui caractérise la famille des félidés s'illustre aussi par l'identification de deux nouveaux genres (dont la caractérisation reste à préciser) à Makapansgat Mb.3 (Nov. gen. indet. A) et Kromdraai Mb.2 (Nov. gen. indet. B) aux côtés du genre indéterminé que Reed (1996) avait décrit comme *F. brickilli* à Makapansgat Mb.3 (Figure 106) ; (Tableau 62).

3. Révision des hyénidés

3. 1. Les hyénidés spécialisés

3. 1. 1. Hyaenictis Gaudry, 1861 nov. sp.

Le genre *Hyaenictis* Gaudry, 1861 est décrit en Afrique du Sud à Langebaanweg (~5 Ma) avec l'espèce *Hyaenictis preforfex* Hendey, 1974. Le genre *Hyaenictis* est identifié dans le Membre 1 de Swartkrans par Broom & Robinson (1952) à partir du crâne écrasé SK314 et de la mandibule gauche SK315. Le

matériel sera réattribué par Ewer (1955a) à *Leecyaena forfex* puis à *Hyaena hyaena* par Turner (Turner 1988) (cf. *infra*). Ainsi, le genre *Hyaenictis* n'est plus présent dans le Pléistocène inférieur d'Afrique australe.

Matériel :
Makapansgat Mb.3 : mandibule gauche portant m1 (M8926) (Annexe 3).

3. 1. 1. 1. Description et comparaison de la denture inférieure

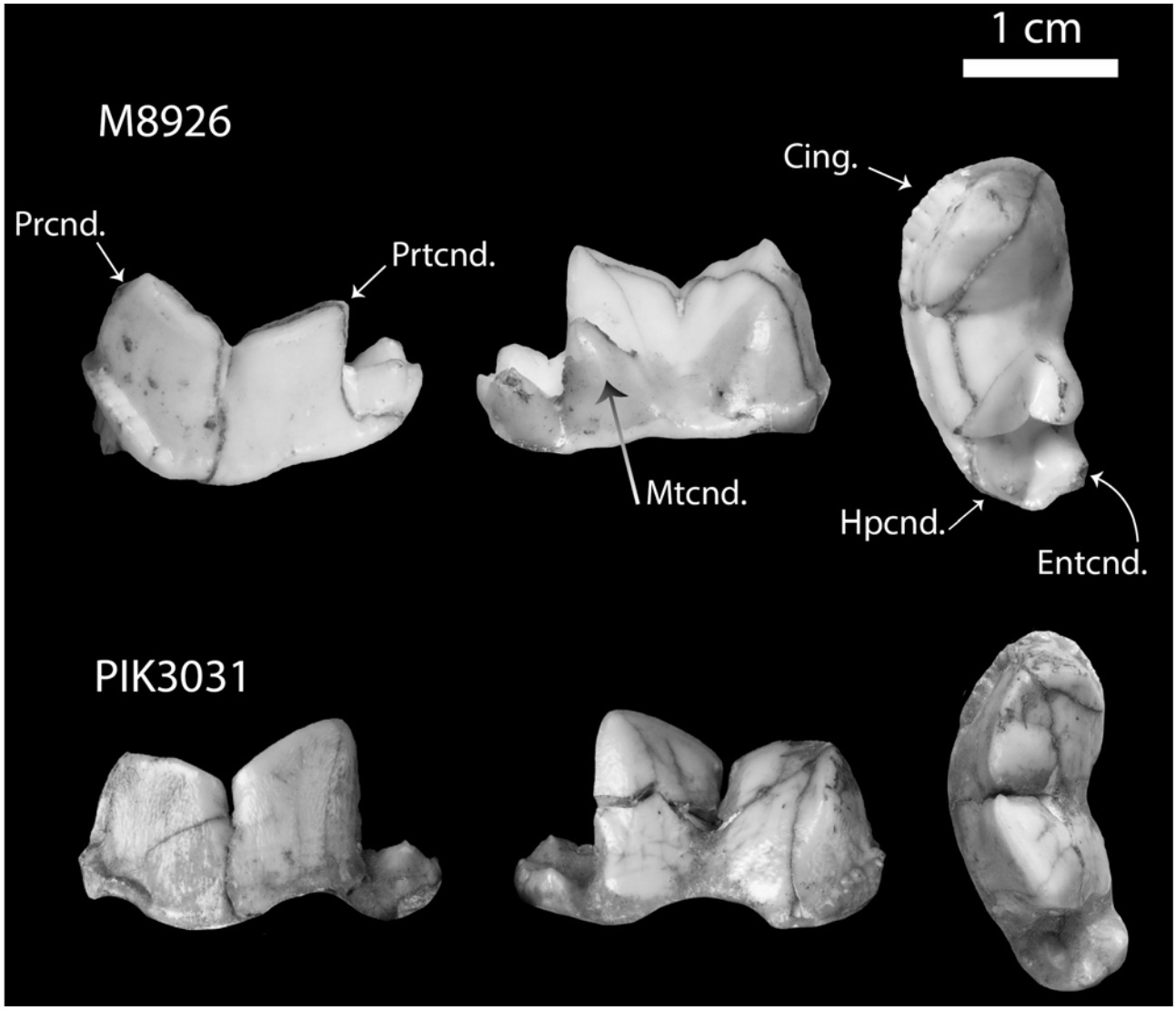


Figure 107. Planche pour du matériel dentaire de *Hyaenictis*.

M8926. m1 gauche (de gauche à droite : faces buccale, linguale et occlusale) ; **PIK3031.** m1 gauche (de gauche à droite : faces buccale, linguale et occlusale), Pikermi (Grèce), ~7,3 – 7,1 Ma
Prcnd.= paraconide, **Prtcnd.**= protoconide, **Mtcnd.**= métaconide, **Hpcnd.**= hypoconide, **Entcnd.**= entoconide, **Cing.**= cingulum.

La m1 gauche M8926 (DMD= 22,37 mm ; DVL= 11,33 mm) diffère de *Hyaena makapani* à laquelle elle était rapportée par un trigonide dont l'aspect est bien plus sécant (Figure 107). Le matériel de *H. makapani* est réattribué au genre *Parahyaena* (cf. *infra*), c'est pourquoi M8926 est comparé à ce dernier. L'arête postérieure du paraconide et l'arête antérieure du protoconide sont très longues et forment un « V » très ouvert tandis que chez *Parahyaena* les arêtes sont beaucoup plus courtes et forment un « V » bien plus fermé. M8926 diffère également par un cingulum extrêmement marqué, développé et crénelé sur la face mésiale et la face buccale, le long du paraconide (Figure 107). Chez *Parahyaena*, le cingulum est beaucoup moins marqué et il n'est présent que sur la face mésiale et l'angle mésio- buccal, sans se poursuivre le long du paraconide. Le talonide de M8926 comporte une constriction extrêmement marquée formant deux encoches de chaque côté à la jonction trigonide-talonide (Figure 107). Chez *Parahyaena* les bords de la dent forment un arc-de cercle jusqu'au talonide sans discontinuité. Le métaconide de M8926 est surdimensionné au regard du développement du protoconide, ce qui n'est pas le cas de *Parahyaena* dont le métaconide est modérément développé. En outre, M8926 a également un hypoconide et un entoconide très développé, hauts et piquants qui occupent l'ensemble de la place sur le talonide (Figure 107). Chez *Parahyaena*, bien que ces deux cuspides soient présentes, elles ont un développement moindre et sont d'aspect bien moins piquant. La m1 M8926 n'est pas spécialisée comme celle de *Crocuta crocuta* dont les paraconide et métaconide sont développés et sécants et dont le talon est très réduit. Enfin, *Hyaena hyaena* diffère également de M8926 par un cingulum moins marqué, un métaconide plus petit et moins rond ainsi que les cuspides du trigonide (entoconide et hypoconide) moins développées.

La morphologie décrite pour le spécimen de Makapansgat correspond au genre *Hyaenictis* et comporte des similitudes avec l'espèce *Hyaenictis graeca*, identifiée sur le site de grec de Pikermi, daté de la fin du Miocène (Paparizos *et al*. 2025). Le spécimen de Makapansgat n'est pas comparé à *Hyaenictis preforfex* de Langebaanweg en raison du stade d'usure de la m1 qui ne permet pas de la décrire (Hendey 1974). M8926 et *H. graeca* ont les arêtes du paraconide et du métaconide allongées, un très fort cingulum en partie mésiale de la dent et une constriction du talonide (Figure 107). En revanche le spécimen de Makapansgat comporte également des différences dont la plus notable est l'absence de métaconide chez *H. graeca* (Figure 107). En outre, chez cette dernière, l'hypoconide et l'entoconide sont moins hauts et moins développés (Figure 107). Toutefois une autre espèce de la fin du Miocène, *Hyaenictis wehaitu* reconnu dans la vallée de l'Awash en Ethiopie, comporte un métaconide bien développé et bas tandis que l'entoconide et l'hypoconide font la même taille (Haile-Selassie & Woldegabriel 2009).

3. 1. 1. 2. Diagnose

Hyaenictis nov. sp. est un hyénidé aux caractéristiques plésiomorphes. Le cingulum est crénelé et fortement développé. Le métaconide est robuste, de grande taille au regard du paraconide et du protoconide. Les deux cuspides composant le talon, l'entoconide et l'hypoconide sont également développées.

3. 1. 2. La lignée *Chasmaporthetes silberbergi* Broom, 1948 – *Chasmaporthetes nitidula* Ewer, 1955

Le premier spécimen de *Chasmaporthetes* sud-africain est attribué par Broom (1948) au genre *Lycyaena* Hensel, 1862. Il s'agit d'un fossile provenant de la Silberberg grotto dans la formation de Sterkfontein qu'il attribue à *Lycyaena silberbergi*. Ewer (1955a) identifie une nouvelle espèce correspondant à une chrono-forme plus récente, sur le site de Swartkrans, qu'elle nomme *Lycayaena nitidula*. Hendey (1974), en suivant une publication de Kurtén (1968), réattribue les fossiles au genre *Euryboas* Schaub, 1941. Par la suite, Galiano & Frailey (1977) suggèrent de placer l'espèce *Euryboas nitidula* dans le genre *Chasmaporthetes* et cette attribution est acceptée dans une publication de Hendey (1978) sans qu'il ne mentionne le cas d'*Euryboas silberbergi*. Turner (1987) attribue finalement les deux espèces au genre *Chasmaporthetes* en se basant sur Kurtén & Anderson (1980) qui mettent en synonymie *Euryboas* et *Chasmaporthetes*.

L'ensemble du matériel publié de *Chasmaporthetes silberbergi* et *Chasmaporthetes nitidula* provient des sites de Sterkfontein (Membre 2 à 5, pour lequel nous n'avons vu que quatre restes car la majeure partie de la collection est pour l'instant perdue) et de Swartkrans (Membre 1 à 3) avec 26 spécimens étudiés. A la suite d'un échange non publié avec Hendey, Brain suggère d'attribuer l'ensemble du matériel de Sterkfontein à l'espèce *C. silberbergi* et l'ensemble du matériel de Swartkrans à *C. nitidula* (Turner 1987). Toutefois, cette classification fait fi d'un spécimen de Swatkrans (SK300) attribué par Ewer (1955a) à l'espèce *C. silberbergi*. En outre, Turner (1987) identifie plusieurs spécimens de *C. nitidula* dans les Membres 4 et 5 de Sterkfontein. Du matériel postcrânien inédit est rapporté au genre *Chasmaporthetes* sur le site de Kromdraai D tandis que l'espèce *C. nitidula* est maintenant identifiée sur le site de Kromdraai Mb.2 à partir d'une m1 associée à des restes postcrâniens.

Matériel :

C. silberbergi :

Sterkfontein Mb. 2/3 : mandibule droite portant p3, p4 et mandibule gauche portant p4 (STS126)

Le NMI est d'un individu car tous les éléments peuvent être appariés (Annexe 3).

Sterkfontein Mb.4 : prémaxillaire droit portant P3, P4 et mandibule droite (STS130) ; mandibule droite portant p2 (STS863) (Annexe 3).

Le NMI est de deux individus, calculé à partir des deux mandibules droites (STS130, STS863) (Annexe 3).

Swartkrans Mb.1 : mandibule gauche portant p2, p3, p4 (SK300)

C. nitidula :

Sterkfontein Mb. 2/3 : mandibule gauche portant p2, p3, p4 (S-94-7205)

Swartkrans Mb.1 : maxillaire droit portant P2, P3, P4 (SK305) ; maxillaire droit portant P3, P4 (SK306) ; maxillaire gauche portant P3, P4 (SK312) ; maxillaire gauche portant P4 (SK307) ; P2 droite (SK311) ; P2 gauche (SK310) ; P3 droite (SK379) ; P3 gauche (SK309, SK313) ; P4 gauche (SK308) ; mandibule droite portant c, p2, p3 (SK304) ; mandibule gauche portant c, p2, p3 (SK302) ; mandibule droite portant p2, p3, p4, m1 (SK14005) ; mandibule droite portant p3, p4 (SK301) ; p2 gauche (SK303) ; m1 gauche (SK336) ; prémolaire indéterminée (SK9720, SK5414, SK3695)
Le NMI est de trois individus, calculé à partir des P3 : deux dents usées dont une droite et une gauche (SK312, SK306) associées à quatre dents peu usées dont deux droites et deux gauches (SK379, SK306, SK313, SK305) (Annexe 3).
Swartkrans Mb.2 : p3 droite (SK638)
Swartkrans Mb.3 : P3 droite (SK29205) ; P3 gauche (SK25775) ; P4 droite (SK22992+SK22972) ; p2 droite (SK21615)
Le NMI est de deux individus, calculé à partir des P4 droites (SK22992+SK22972) (Annexe 3).
Kromdraai Mb.2 : mandibule gauche portant m1 (KW7665)
***Chasmaporthetes* sp. :**
Swartkrans Mb.1 : c gauche (SK1831, SK13481)
Le NMI est de deux individus, calculé à partir des deux canines gauches (Annexe 3).
Kromdraai Mb.2 : ulna proximal gauche (KW10562) ; MT4 proximal droit (KE7182+KE6410)
Le NMI est d'un individu car tous les éléments peuvent être appariés (Annexe 3).
Kromdraai D (mining dump de KA) : MT3 proximal gauche (KD1671) ; MT4 proximal gauche (KD1669)
Le NMI est d'un individu car tous les éléments peuvent être appariés (Annexe 3).

3. 1. 2. 1. Description et comparaison de la denture supérieure

Aucune différence métrique n'est constatée entre *C. silberbergi* et *C. nitidula* pour les dents supérieures (Tableau 63). Les prémolaires supérieures ont une morphologie moins sécante chez *C. silberbergi* (STS130) que chez *C. nitidula* (SK310, SK311, SK379, SK309, SK313, SK29205). Chez cette dernière le protocône est plus haut et adopte en vue de profil une forme en fleur-de-lys, tandis qu'il est plus bas chez *C. silberbergi* avec les bords mésial et distal plus droits. De plus, la cuspide postérieure est bien plus ronde et haute chez *C. nitidula* tandis qu'elle est plus basse avec un cingulum plus marqué chez *C. silberbergi* (Figure 108) ; (Figure 109). Ainsi, bien que la P2 ne soit représentée que pour *C. nitidula*, les spécimens SK310 et SK311 peuvent être rattachés à cette espèce en raison de cette morphologie sécante rappelant celle des félidés (Figure 108) ; (Figure 109). D'ailleurs, Turner (1987) compare la morphologie des prémolaires de *C. nitidula* à celle du guépard. En vue occlusale, la P3 de *C. silberbergi* a la partie mésiale sub-rectangulaire et la partie distale plus étroite qu'en partie antérieure. Chez *C. nitidula*, la P3 adopte une forme ovalaire avec une protubérance importante au

Denture supérieure & inférieure	Nombre	Range	Moy.	S.D.	Nombre	Range	Moy.	S.D.
	DMD P2				DVL P2			
C. nitidula	3	15,8-18,67	17,63	1,58	3	9,8-12,06	11,18	1,22
	DMD P3				DVL P3			
C. silberbergi	1		24,04		1		13,25	
C. nitidula	6	18,92-22,04	20,26	1,25	6	12-14,21	13,31	0,77
	DMD P4				DVL P4			
C. nitidula	3	32,3-33,05	32,7	0,37	2	14,02-15,41	14,52	0,62
	DMD c				DVL c			
C. nitidula	1		10,72		1		13,40	
Chasmaporthetes sp.	3	9,81-10,72	10,16	0,49	3	11,94-13,62	12,98	0,92
	DMD p2				DVL p2			
C. silberbergi	1		17,40		1		10,11	
C. nitidula	4	15,24-17,4	16,23	1,12	3	7,98-8,92	8,32	0,53
	DMD p3				DVL p3			
C. silberbergi	2	17,97-19,91	18,94		1		10,79	
C. nitidula	5	18,22-21,58	20,02	1,28	5	9,93-11,78	10,55	0,74
	DMD p4				DVL p4			
C. silberbergi	2	25,57-27,11	26,34		2	11,01-11,18	11,09	
C. nitidula	1		22,11		2	10,28-11,52	10,90	
	DMD m1				DVL m1			
C. nitidula	3	24,72-26,02	25,25	0,68	3	11,18-11,59	11,40	0,21

Tableau 63. Mesures de la denture supérieure et inférieure de *Chasmaporthetes*.

milieu de la face linguale que l'on ne retrouve pas chez *C. silberbergi*. De plus, elle comporte une petite cuspide antérieure qui est absente chez *C. silberbergi* (Ewer 1955a) (Figure 108) ; (Figure 109). La P4 n'est à nouveau présente que pour *C. nitidula* (SK312, SK306, SK305,) et aucune comparaison ne peut être faite avec *C. silberbergi*. Les P4 SK312, SK306 et SK305 sont attribuées à *C. nitidula* car elles font parties d'une rangée dentaire comportant les P2 et/ou P3 qui permettent la diagnose. Les autres P4 (SK307, SK308, SK22992+SK22072) ont une morphologie similaire à SK312, SK306 et SK305 permettant de les rattacher à la même espèce. En outre, l'ensemble des P4 ont des cuspides hautes et sécantes rappelant la morphologie spécialisée de *C. nitidula*. Le parastyle et le protocône sont assez peu développés, le paracône est très haut et peu robuste pour un hyénidé tandis que le métacône est long et fin (Figure 108) ; (Figure 109).

3. 1. 2. 2. Description et comparaison de la mandibule et de la denture inférieure

Aucune différence métrique n'est constatée entre *C. silberbergi* et *C. nitidula* pour les dents inférieures (Tableau 63). Le corps mandibulaire (SK14005) observe une morphologie typique des hyénidés car il est robuste et fortement courbé avec une hauteur maximale au niveau de p4-m1(Figure 108) ; . La

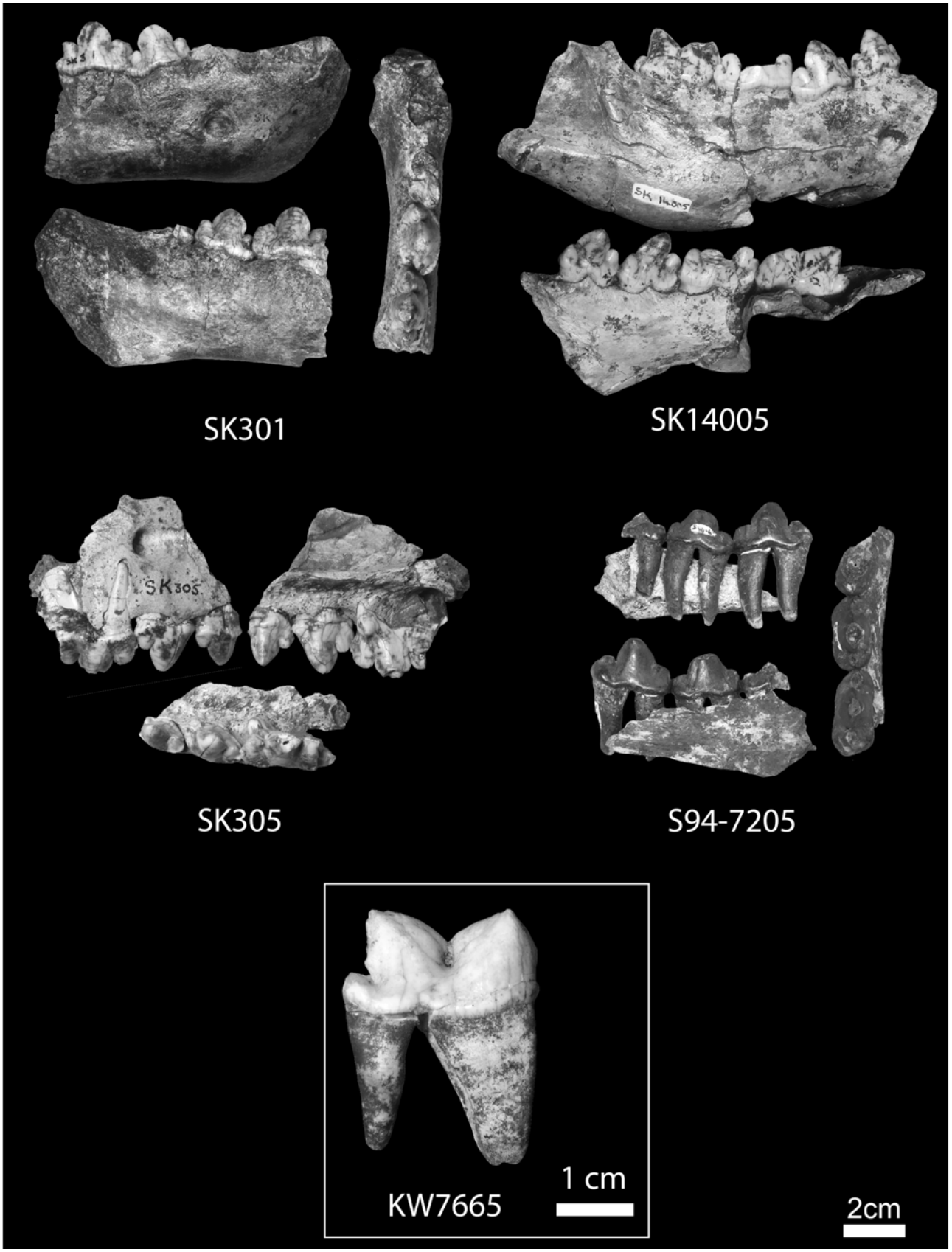


Figure 108. Planche du matériel dentaire de *Chasmaporthetes nitidula*.

SK301. mandibule droite portant p3, p4 (faces buccale (haut), linguale (bas) et occlusale), **SK14005.** mandibule portant droite portant p2, p3, p4, m1 (faces buccale (haut) et linguale (bas)), **SK305.** maxillaire droit portant P2, P3, P4 (faces buccale (gauche), linguale (droite) et occlusale), **S94-7205.** mandibule gauche portant p3, p4, m1 (faces buccale (haut), linguale (bas) et occlusale), **KW7665.** m1 gauche (face linguale).

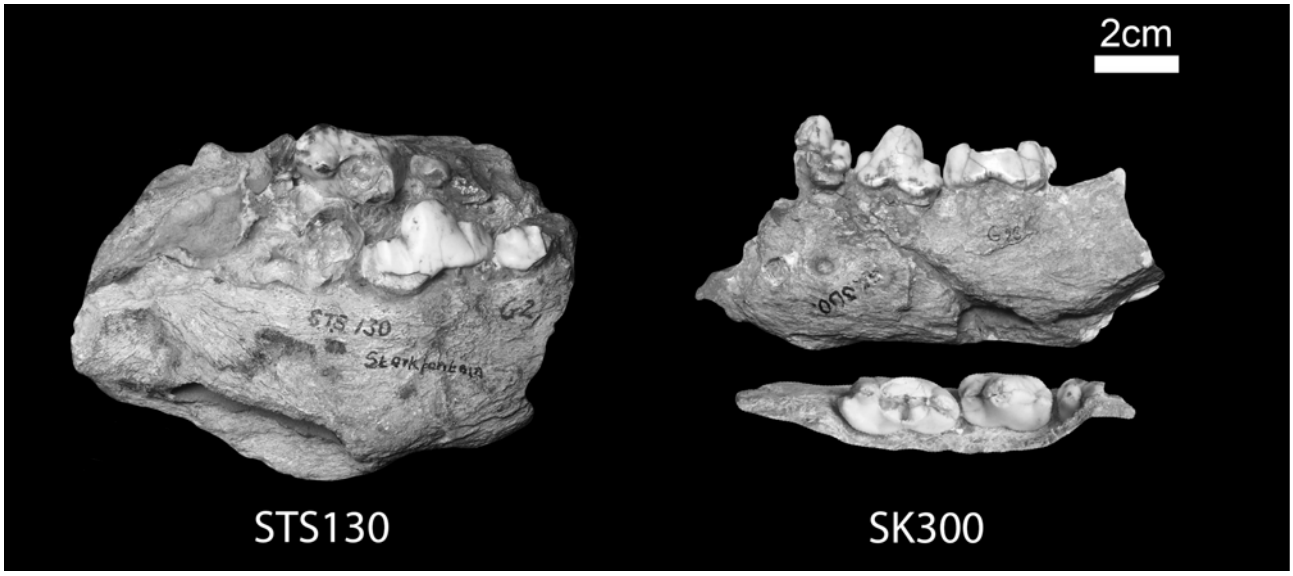


Figure 109. Planche du matériel dentaire de *Chasmaporthetes silberbergi*.

STS130. prémaxillaire droit portant P2, P3 en occlusation avec la mandibule portant p3, p4 (face buccale), **SK300.** mandibule gauche portant p3, p4, m1 (faces buccale (haut) et occlusale (bas)).

canine inférieure est également typique des hyénidés avec une section ovalaire et une carène marquée sur la face distale. Elle est bien plus petite et plus gracile que chez *C. crocuta*, *Parahyaena brunnea* ou *H. hyaena*. Deux canines (SK13481 et SK1831) sont connues pour le genre *Chasmaporthetes* dans le Membre 1 de Swartkrans, et sont rapportées à *C. nitidula* par Brain (1993). Or Swartkrans Mb.1 ressence à la fois *C. silberbergi* et *C. nitidula*, c'est pourquoi nous réattribuons ces spécimens à *Chasmaporthetes* sp. Les prémolaires inférieures, comme décrit pour les supérieures adoptent une morphologie générale moins sécante et moins spécialisée chez *C. silberbergi* (SK300, STS126, STS863) que chez *C. nitidula* (SK301, SK302, SK14005, SK304, STS S94-7205, SK303, SK638, SK21615) (Figure 108) ; (Figure 109). Les bords mésial et distal chez *C. silberbergi* tendent à être droits tandis qu'ils sont en fleur-de-lys chez *C. nitidula* avec des bords très arrondis (Turner 1987). De plus, les cuspides antérieure et postérieure sont plus dessinées et détachées du protoconide chez *C. nitidula* que chez *C. silberbergi*. Toujours chez *C. nitidula*, on retrouve la forme en fleur-de-lys décrite sur le protoconide pour les cuspides antérieure et postérieure. En outre, en vue occlusale les prémolaires sont de formes ovalaires et plus fines chez *C. nitidula* tandis qu'elles sont plus robustes et de forme rectangulaire chez *C. silberbergi* (Turner 1987) (Figure 108) ; (Figure 109). La

seule m1 probablement rattachée à *C. silberbergi* est décrite par Turner (1997) dans le Membre 5 de Sterkfontein et nous n'avons pas eu accès à la pièce S94-195. Turner (1997) la décrit comme beaucoup plus robuste que la m1 de *C. nitidula*. En outre, un métaconide est présent sur le spécimen tandis que *C. nitidula* en est dépourvu. Il fait le choix de laisser ce spécimen en *Chasmaporthetes* sp. en l'absence de comparaison pour *C. silberbergi* mais mentionne toutefois un probable rattachement à cette espèce. En effet, il compare le fossile à l'espèce *C. australis* de Langebaanweg (~5 Ma) dont la m1 comporte un métaconide. Ainsi, il suppose que les formes plus anciennes du genre *Chasmaporthetes* sont moins sécantes et plus robustes avec la présence d'un métaconide, ce qui n'est plus le cas pour les formes évoluées telles que *C. nitidula* (Turner 1997). Les m1 de Swartkrans (SK14005, SK336) ne comportent pas de métaconide et ont une morphologie générale fine à l'image des prémolaires, c'est pourquoi elles sont attribuées à *C. nitidula* (Figure 108) ; (Figure 109). Enfin, la m1 KW7665 du Membre 2 de Kromdraai adoptant la même morphologie est aussi attribuée à *C. nitidula* (Figure 108) ; (Figure 109).

3. 1. 2. 3. Description et comparaison du matériel postcrânien

Aucun reste postcrânien du genre *Chasmaporthetes* n'est décrit dans la littérature et nous les identifions à partir de critères diagnostiques dominants propres aux hyénidés, associés à d'autres critères féliformes. Par conséquent, la taille n'est pas un critère de diagnose (Tableau 64) ; (Tableau 65).

L'épiphyse proximale KW10562 d'ulna gauche comporte une incisure radiale très fine, comme chez les hyénidés tandis qu'elle est épaisse chez les félidés (Figure 110). En vue latérale, le processus coronoïde médial est semblable à celui des hyénidés bien que légèrement plus saillant. Il ne déborde pas autant de la diaphyse que chez les félidés chez qui il est très arrondi et ressort largement. De plus, comme chez les hyénidés, la diaphyse rejoint le processus coronoïde médial en oblique. Chez les félidés, les bords antérieur et postérieur de la diaphyse restent parallèles formant une encoche

Membres antérieur & postérieur	Nombre	Range	Moy.	S.D.	Nombre	Range	Moy.	S.D.
	DAP olécrâne ulna				DT olécrâne ulna			
C. nitidula	1		29,68		1		16,28	
	DAP incisure trochléaire				DT processus coronoïde			
C. nitidula	1		23,45		1		27,38	
	DAPP MT3				DTP MT3			
C. nitidula					1		13,86	
	DAPP MT4				DTP MT4			
C. nitidula	2		20,15		2		13,91	

Tableau 64. Mesures du matériel postcrânien de *Chasmaporthetes*.

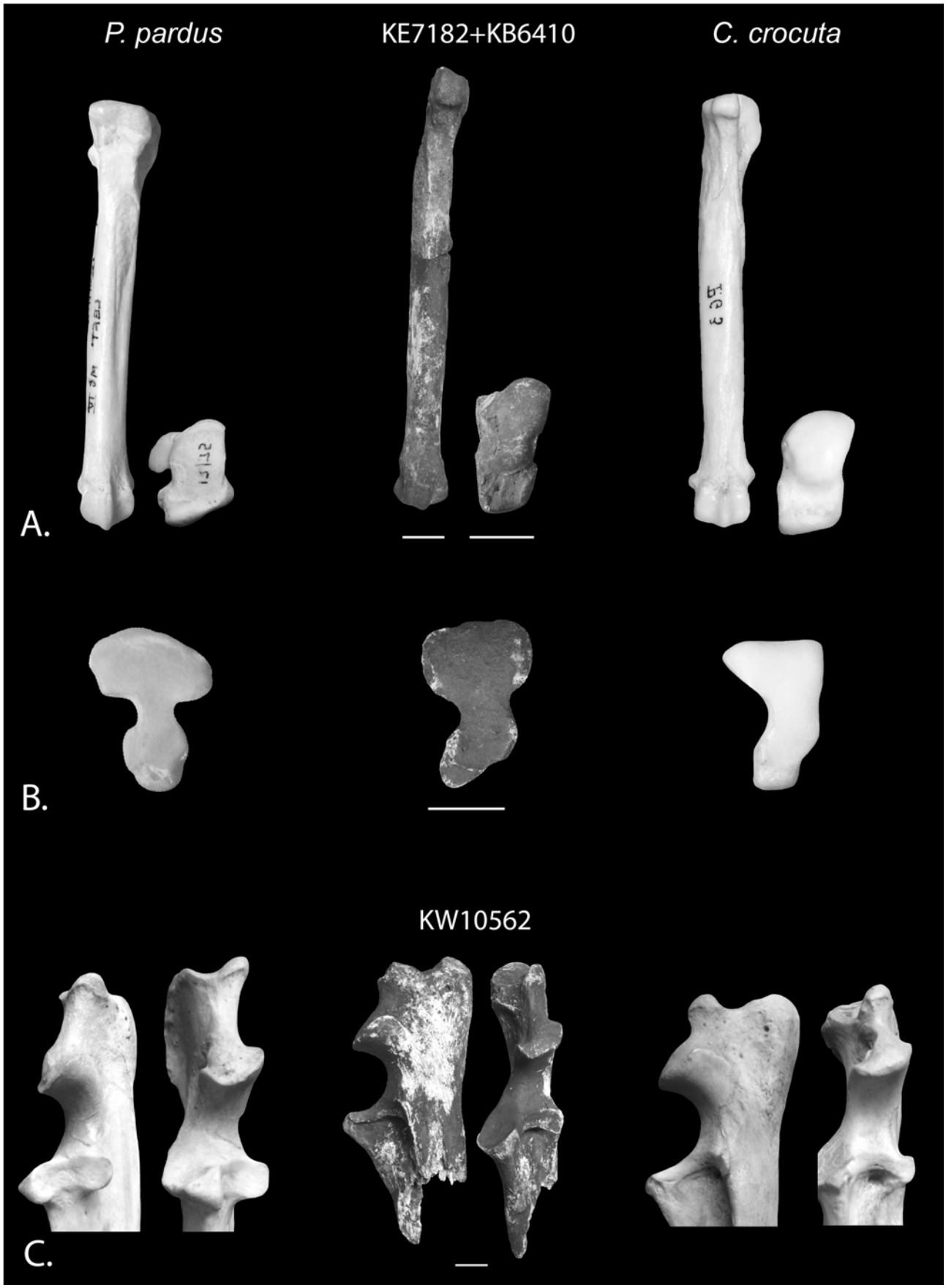


Figure 110. Planche comparative du matériel postcrânien de *Chasmaporthetes*.

A. MT4 droite (faces postérieure (gauche) et proximale (droite)) ; **B.** MT3 droit (face proximale) ; **C.** ulna gauche (faces latérale (gauche) et antérieure (droite)).
P. pardus (actuel) : **A.** BPI-C-12-75, MNHN ; **B.** AZ420, Ditsong Museum ; **C.** OM6346, NMK (© J.-P. Brugal).
*C. crocuta (*actuel) : **A.-B.** CG1936-609, MNHN, **C.** OM374, NMK (© J.-P. Brugal).

Denture supérieure & inférieure	Nombre	Range	Moy.	S.D.	Nombre	Range	Moy.	S.D.
	DMD C				DVL C			
P. brevirostris	2	18,8-19,34	19,07	0,38	2	14,19-14,66	14,43	0,33
	DMD P1				DVL P1			
P. brevirostris	4	5,75-7,78	6,95	0,86	4	6,13-8,04	6,94	0,88
	DMD P2				DVL P2			
P. brevirostris	4	15,96-18,9	17,96	1,35	3	23,3-26,96	25,25	1,19
	DMD P3				DVL P3			
P. brevirostris	6	23,3-26,96	25,25	1,19	4	15,91-19,12	17,71	1,34
	DMD P4				DVL P4			
P. brevirostris - P. cf. brevirostris	5	39,14-43,19	40,31	1,72	5	18,69-24,02	21,28	2,48
	DMD c				DVL c			
P. brevirostris	2	20,04-20,20	20,12		2	15,07-15,44	15,26	0,26
	DMD p2				DVL p2			
P. brevirostris	2	16,79-18,16	17,48	0,97	2	11,63-12,85	12,24	0,86
	DMD p3				DVL p3			
P. brevirostris	3	23,34-24,10	23,76	0,39	3	17,13-17,24	17,19	0,08
	DMD p4				DVL p4			
P. brevirostris	1		25,53		1		15,02	
	DMD m1				DVL m1			
P. brevirostris	1		28,97		1		13,36	

Tableau 65. Odontométrie de la denture supérieure et inférieure de *Pachycrocuta brevirostris*.

marquée à la jonction avec le processus coronoïde médial (Figure 110). KW10562 a également une gorge très marquée sous l'incisure radiale qui est typique des hyénidés tandis qu'elle est pratiquement absente chez les félidés. Toutefois, chez les hyénidés l'olécrâne est bien moins haut que sur le KW10562. La hauteur entre le processus anconé et les processus crâniaux est similaire à celle retrouvée chez les félidés. De plus, KW10562 a un olécrâne aussi fin que chez les félidés tandis qu'il est significativement plus robuste chez les hyénidés (Figure 110).

Deux métatarses proximaux 4 gauche (KD1669) et droit (KW7182+KW6410) et un métatarse proximal 3 gauche (KD1671) sont identifiés sur les localités de Kromdraai D et Kromdraai Mb.2. Les surfaces articulaires proximales ont une morphologie intermédiaire aux félins et aux hyénidés (Figure 110). Le métatarse KW7182+KW6410 est complet et le bord latéral comporte un léger renflement comme chez les hyénidés bien qu'il soit moins marqué. La morphologie de la diaphyse est mixte car l'on retrouve la section ronde des félidés avec toutefois les bords carénés comme chez les hyénidés (Figure 110). La surface proximale du métatarse 4 se rapproche d'avantage des hyénidés avec une forme en parallélogramme tandis qu'elle est sub-rectangulaire chez les félidés. Toutefois la partie antérieure est largement plus développée que chez les hyénidés. En outre, l'angle postéro-latéral comporte une petite facette à peine en-dessous de la facette articulaire principale, rapprochant les spécimens des félidés chez qui cette facette est présente bien qu'elle soit largement plus grande (Figure 110). Un spécimen de Cooper's D (CD16767) observe strictement la même morphologie que les spécimens de Kromdraai D et Kromdraai Mb.2 (Fourvel comm. pers.). Le métatarse 3 KD1671 a également une morphologie mixte. La partie antérieure de la facette articulaire est orientée de biais comme chez les hyénidés tandis qu'elle tend à être orientée à la verticale chez les félidés (Figure 110). A l'inverse, la partie postérieure se rapproche d'avantage des félidés avec les deux angles postéro-latéral et postéro-médial très arrondis tandis que chez les hyénidés la partie postérieure forme un angle droit à l'angle antéro-latéral (Figure 110).

3. 1. 3. Pachycrocuta brevirostris (Gervais, 1850)

L'espèce *Pachycrocuta brevirostris* est identifiée dans le Plio-Pléistocène d'Afrique du Sud pour la première fois par Toerien (1952) à Makapansgat Mb.3 sous la dénomination de *Crocuta* cf. *brevirositris*, puis par Ewer (1955c) sous la dénomination *Hyaena bellax* à Kromdraai A. Turner (1988) propose une mise en synonymie avec le genre et l'espèce eurasiatique *Pachycrocuta brevirostris*.

L'hyène géante est rare dans les sites du *Cradle of Humankind* avec un total de 18 restes étudiés. La majorité des fossiles provient de Makapansgat Mb.3, aux côtés de deux restes à Kromdraai A et un unique reste à Sterkfontein Mb.4.

Matériel :

P. brevirostris :

Makapansgat Mb.3 : maxillaire gauche (M39) ; maxillaire droit portant fragment de P3, P4 (M2533) ; mandibule droite portant p2, p3 (M2565) ; mandibule droite portant p3 (M604) ; mandibule indéterminée (M2600, M2604, M2603) ; I3 indéterminée (M6885) ; canine indéterminée (M279, M8225, M606) ; racine (M6771, M6897) ; scapula droite (3083M)

Le NMI est de deux individus, calculé à partir des deux mandibules droites (M265, M604) (Annexe 3).

Sterkfontein Mb.4 : maxillaire gauche portant P1, P2, P3, P4 (STS128)

Kromdraai A : crâne et mandibule sub-complète (KA55) ; crâne sub-complet portant I3, P1, P2, P3, P4 (KA56)
Le NMI est de deux individus, calculé à partir des deux crânes sub-complets (KA55, KA56) (Annexe 3).
cf. *P. brevirostris :*
Makapansgat Mb.3 : fragment P4 gauche (M6910).

3. 1. 3. 1. Description et comparaison de la denture supérieure et inférieure

L'ensemble des rangs dentaires sont identifiables par une taille largement supérieure à l'ensemble des autres espèces de hyénidés modernes et fossiles, et intègrent par ailleurs les valeurs des *P. brevirostris* eurasiatiques (Figure 111). Les prémolaires supérieures (STS128, KA56) sont dépourvues de cuspide antérieure tandis que les prémolaires inférieures (M2565, M6004) ont une cuspide

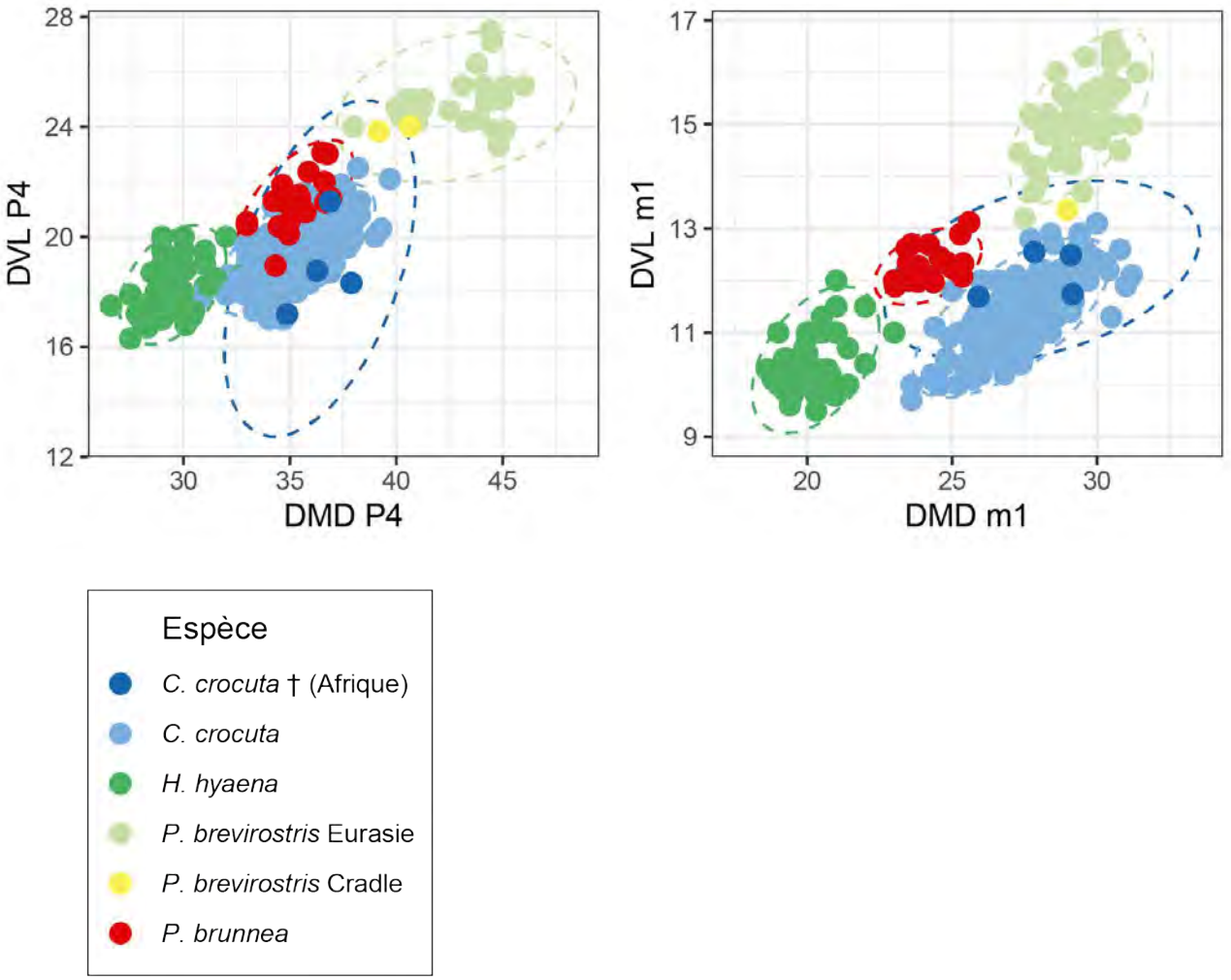


Figure 111. Diagrammes bivariés des carnassières des hyénidés.

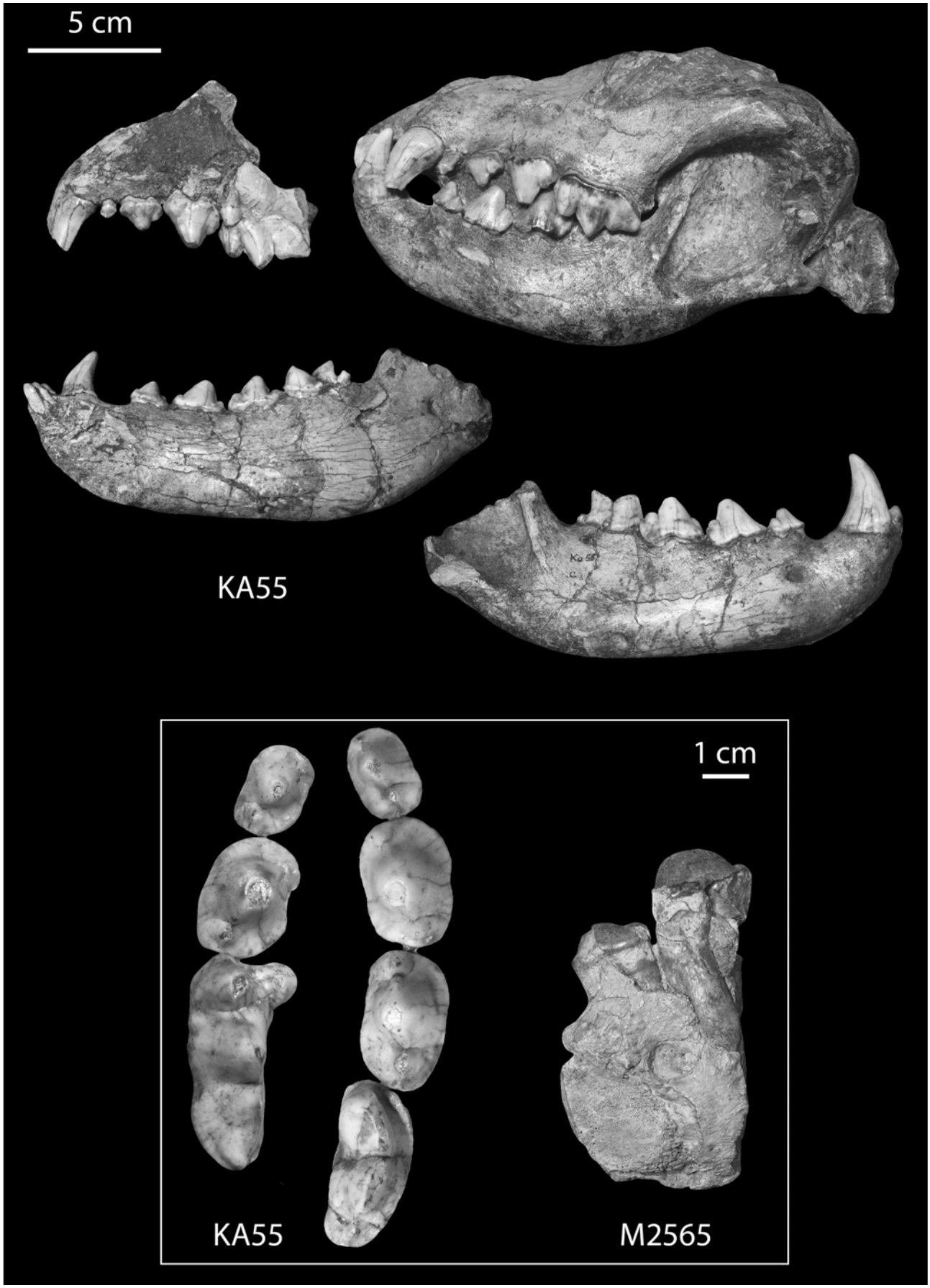


Figure 112. Planche du matériel dentaire de *Pachycrocuta brevirostris*.

KA55. Prémaxillaire et maxillaire droit (face linguale), côté droit du crâne et mandibule droite en occlusion, mandibule droite (faces linguale (gauche) et buccale (droite) ; denture supérieure droite (P2, P3, P4) et denture inférieure droite (p2, p3, p4, m1) en vue occlusale ; **M2565.** Mandibule droite portant p2 et p3 (vue linguale).

antérieure modérément développées sous forme de cingulum tel qu'on peut l'observer chez les genres *Crocuta* et *Parahyaena* (Figure 112). Le genre *Hyaena* diffère par la présence de trois cuspides distinctes sur les prémolaires. Ainsi, nous ne reconnaissons pas les similitudes observées par Ewer (1955c) entre le spécimen KA55 et le genre *Hyaena*. En outre, la P4 (M2533, KA55) ne comporte pas de cuspide accessoire devant le parastyle, ce qui à nouveau semble exclure un lien avec *Hyaena* (Figure 112). Le métacône et le paracône sont relativement fins et longs bien que la dent ne soit pas aussi spécialisée que pour le genre *Crocuta* (Figure 112). De la même manière, la m1 observe une morphologie générale proche de *Crocuta* avec un paraconide et un protoconide long et fin mais dont le talon reste toutefois encore bien développé (Figure 112). Les carnassières pourraient alors indiquer une denture en cours de spécialisation à l'hypercarnivorie, avec une morphologie qui reste pour le moment moins dérivée que chez *Crocuta*.

3. 2. Les genres *Crocuta* et *Parahyaena*

Exception faite des hyènes spécialisées, la majorité des restes d'hyéninés du *Cradle of Humankind* sont attribués dans la littérature aux trois genres africains existants : *Crocuta*, *Parahyaena* et *Hyaena* (Brain 1981, 1993; Reed 1996). La révision paléontologique des assemblages se base sur la comparaison avec des échantillons modernes afin d'effectuer, en premier lieu, une diagnose différentielle pour le genre (Figure 113).

3. 2. 1. Parahyaena makapani (Toerien, 19552)

Hyaena makapani est décrite par Toerien (1952) à partir de l'holotype M242 dans le Membre 3 du site de Makapansgat. Ewer (1957) considère que les diffèrences avec *H. hyaena* sont trop faibles pour en faire une espèce et propose une distinction sous-spécifique : *H. hyaena makapani*. Turner (1986) quant à lui ne reconnait pas les sous-espèces pour le registre fossile et maintient l'attribution spécifique.

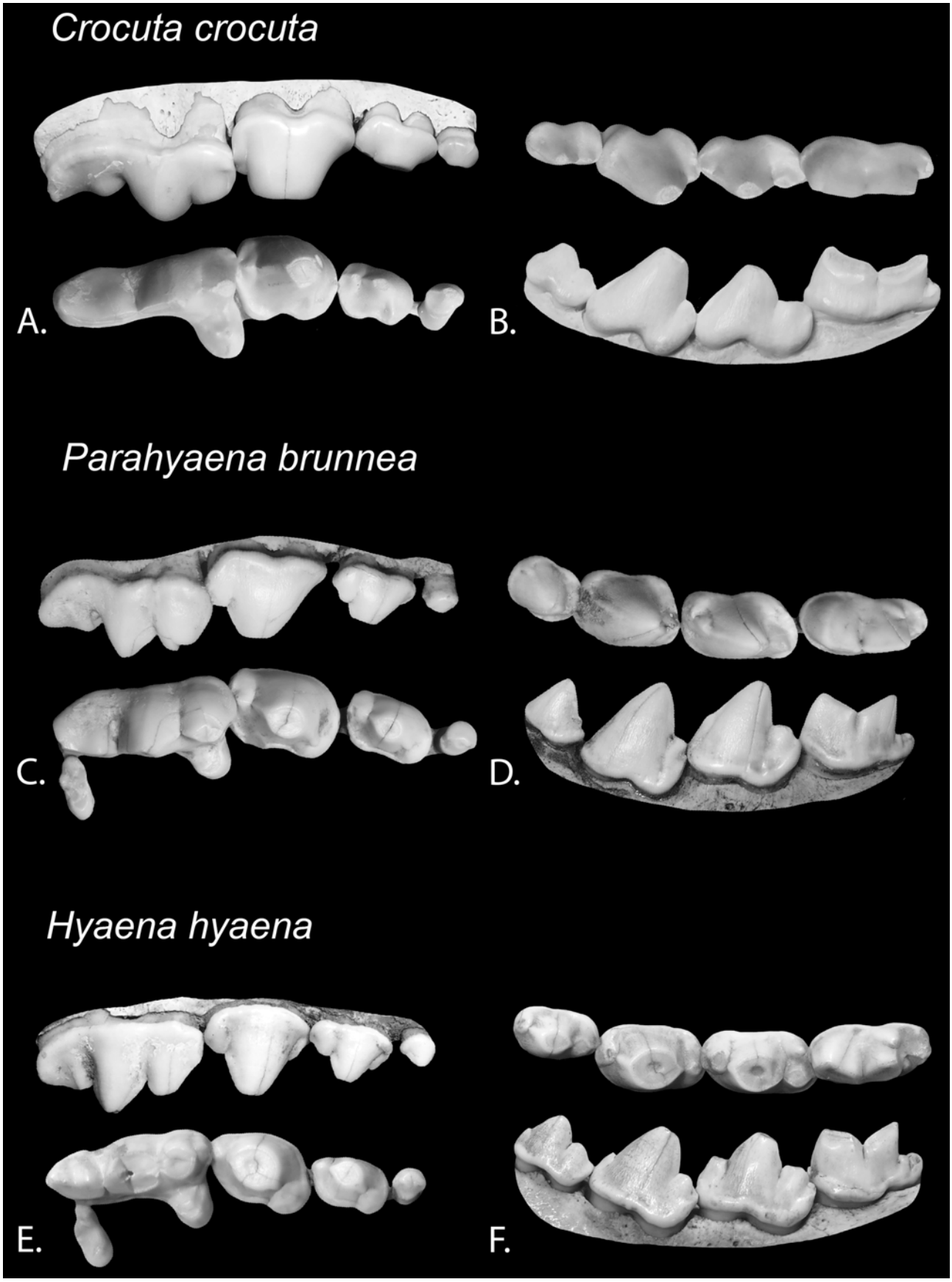


Figure 113. Planche comparative de la denture supérieure et inférieure des genres d'hyénidé.

Crocuta crocuta (CG1972-400, MNHN) : **A.** denture supérieure droite (faces buccale (haut) et occlusale (bas)) ; **B.** denture inférieure gauche (face occlusale (haut) et buccale (bas)).
Parahyaena brunnea (A1542, MNHN) : **A.** denture supérieure droite (faces buccale (haut) et occlusale (bas)) ; **B.** denture inférieure gauche (face occlusale (haut) et buccale (bas)).
Hyaena hyaena (AZ2450, Ditsong Museum) : **A.** denture supérieure droite (faces buccale (haut) et occlusale (bas)) ; **B.** denture inférieure gauche (face occlusale (haut) et buccale (bas)).

Hendey (1974) sépare l'hyène brune et l'hyène rayée selon deux genres distincts : l'hyène rayée *Hyaena hyaena* reste inchangée et l'hyène brune autrefois nommée *H. brunnea* devient un nouveau genre : *Parahyaena brunnea*. Depuis lors, aucune comparaison avec cette dernière n'a été entreprise bien que différentes études questionnent à nouveau le statut sous-spécifique des fossiles. Howell & Petter (1980) suggèrent que *H. makapani* est intermédiaire à *Hyaena abronia* (~5 Ma) et *H. hyaena* tandis que Reed (1996) confirme le caractère plésiomorphe de la m1, réaffirmant une distinction spécifique avec l'hyène rayée actuelle.

Un total de 289 restes sont étudiés dont 18 sont à priori inédits puisque Reed (1996) mentionne 271 restes pour l'assemblage de *H. makapani*. En l'état, nous ne pouvons pas préciser la liste des spécimens inédits, Reed (1996) ne produisant aucun inventaire détaillé du matériel. Un spécimen a en revanche été révisé et réassigné à un autre genre : M8926 rapporté à *Hyaenictis* nov. sp. (cf. *supra*).

Matériel :

P. makapani :

Makapansgat Mb.3/4 : crâne sub-complet (BPI3-242, M2530, M245, M299, M244, M8348) ; maxillaire droit portant D3, D4, P4, M1 (M603) ; maxillaire gauche portant P2, P3 (M2553) ; maxillaire droit portant P3 (M2552) ; maxillaire gauche portant P3 (M8313) ; maxillaire droit portant P3, P4 (M260.1) ; maxillaire gauche portant P3, P4 (M2550, M8305, M2560) ; maxillaire droit portant P4 (M8349, M2551) ; maxillaire gauche portant P4 (M2554) ; maxillaire droit portant P4, M1 (M2561) ; maxillaire gauche portant P4, M1 (M2550) ; maxillaire gauche portant M1 (M2556) ; maxillaire édenté (M2564, M2559, M2555) ; rostre (M2536, M8927, M2532, M2476, M248, M2531, M247) ; palais portant P2, P3, P4 (M8925) ; palais portant P2, P4, M1 (M2022.20) ; arrière-crâne (M243, M543, M272, M300, M298) ; fragment crânien indéterminé (M2022.13) ; P2 droite (M274) ; P2 gauche (M8334, M6935) ; P3 droite (M6920, M6920.1, M2022.10, M2022.6, M8315, M260, M8318, M6917, M269) ; P3 gauche (M8314, M6928, M8316, M6927) ; P4 droite (M6913, M262, M8311, M6908, M2156, M8308) ; P4 gauche (M6940, M6939, M6909, M8347, M6912, M6911, M6915, M8307, M8307.1, M8306, M8310) ; P4 indéterminée (M6941, M2022.11, M2022.5, M2022 .7) ; M1 gauche (M2349) ; mandibule droite portant c, p2, p3, p4, m1 (M252) ; mandibule gauche portant c, p2, p3, p4, m1 (M2153) ; mandibule gauche portant p2 (M2569, M2570, M2558) ; mandibule droite portant p3, p4 (M8295, M301) ; mandibule droite portant p2,

p4, m1 (M610) ; mandibule droite portant p2, p3, p4 (M253) ; mandibule droite portant p2, p3, p4, m1 (M554, M254, M2568, M2579) ; mandibule gauche portant p2, p3, p4, m1 (M251, M2169) ; mandibule droite portant p2, p3, m1 (M2587) ; mandibule droite portant p3 (M8303) ; mandibule droite portant p3, p4 (M8304) ; mandibule gauche portant p3, p4 (M2577) ; mandibule droite portant p3, p4, m1 (M8297) ; mandibule gauche portant p4 (M2576, M2578, M8932, M2573, M2575) ; mandibule droite portant p4, m1 (M8296) ; mandibule droite portant m1 (M2303) ; p2 droite (M6933, M6951, M6936) ; p2 gauche (M8333, M6932) ; p3 droite (M8331, M275, M8332, M6934) ; p3 gauche (M6946, M6942, M211, M8330, M6925) ; p4 droite (M8328, M2157, M5929, M6926, M8327, M268, M8329, M8312, M6923, M8312, M6924) ; p4 gauche (M8325, M2022.8, M2159, M276, M6921, M8326, M273, M8317, M313, M6918) ; m1 droite (M8321, M8320, M832, M270, M2338) ; m1 gauche (M277, M8323, M8346) ; m1 indéterminée (M2022.9) ; humérus complet (736M) ; humérus proximal droit (1931M) ; humérus distal droit (737M, 727M) ; humérus distal gauche (4011M, 3981M) ; radius gauche (4788M, 4789M) ; ulna proximal gauche (1180M) ; MC3 proximal droit (13974M, 1932M) ; fémur proximal gauche (5885M) ; fémur distal droit (1926M) ; fémur distal gauche (5911M, 1928M, 1927M) ; tibia proximal droit (6250M, 13186M) ; tibia distal droit (4798M) ; calcanéum gauche (2221M)

P. cf. *makapani :*

Makapansgat Mb.3/4 : mandibule édentée droite (M8299, M8298, M2590) ; mandibule édentée gauche (M2583, M2580, M2571, M9138) ; mandibule édentée indéterminée (M2593) ; I3 déciduale (M2022.14) ; D2 gauche (M295) ; I3 droite (M289, M8344, M6874, M6872) ; I3 gauche (M8343, M2317, M6876, M8342, M290, M8341) ; C droite (M6898, M2158, M287, M2137, M8336, M6890, M6884, M605) ; C gauche (M6894, M286, M280, M6881, M2155, M6882, M8338, M284) ; d4 droite (M12344) ; d4 gauche (M2154, M12342) ; i3 droite (M2314, M236) ; i3 gauche (M2315, M291) ; c droite (M6888, M6891, M8340, M2152, M6883, M8335) ; c gauche (M8337, M8924, M8231, M6887) ; canine indéterminée (M6905, M6900, M6904, M6895, M2326) ; prémolaire indéterminée (M3945, M6937, M6906) ; racine (M6919, M6877, M6880) ; axis (2814M, 2813M, M158, M2916) ; vertèbre thoracique (7941M) ; scapula gauche (3174M, 3173M) ; pelvis indéterminé (5688M, 1816M, 5354M, 14816M, 11460M) ; humérus proximal droit (4080M) ; diaphyse humérale droite (4140M, 4033M) ; diaphyse humérale indéterminée (14870M) ; humérus distal droit (3983M, 738M, 734M) ; humérus distal gauche (4008M, 735M, 743M, 741M, 10023M, 739M, 4098M) ; radius proximal droit (4445M, 4351M) ; radius proximal gauche (10948M, 14529M) ; radius proximal indéterminé (2605M, 4491M, 4505M, 12363M) ; diaphyse de radius indéterminé (5143M, 2603M) ; ulna proximal droit (1182M, 5189M) ; ulna proximal gauche (14723M) ; diaphyse d'ulna gauche (2673M, 5025M, 12465M, 5073M, 5074M) ; fémur proximal gauche (12537M, 1936M) ; fémur distal droit (5914M) ; tibia proximal droit (6054M) ; tibia proximal gauche (15014M) ; diaphyse tibiale droite (6179M) ; tibia distal gauche (2037M) ; calcanéum droit (11211M) ; talus gauche (11163M) ; métapode indéterminé (2022.16M, 2022.17M, 2022.18M, 1574M, 2493M) ;

Le NMI est de 26 individus, calculé à partir des p4 : 12 dents non usées dont neuf droites et 12 gauches, associées à trois dents droites peu usées, associées à 10 dents droites usées dont six droites et quatre gauches, associées à cinq dents très usées dont trois droites et deux gauches, associées à deux individus juvéniles identifiés à partir de deux d4 gauches (Annexe 3).

3. 2. 1. 1. Description et comparaison de la denture supérieure

La morphologie de la denture supérieure des hyènes de Makapansgat se distingue aisément du genre *Hyaena* et comporte des similitudes avec le genre *Parahyaena*. En revanche, la métrique indique des spécimens intégrant les valeurs basses de *H. hyaena* pour l'ensemble des rangs dentaires (Figure 115) ; (Tableau 66).

Denture supérieure	Nombre	Range	Moy.	S.D.	Nombre	Range	Moy.	S.D.
	DMD C				DVL C			
P. makapani – P. cf. makapani	14	11,81-14,75	13,04	0,89	15	8,56-10,5	9,59	0,56
P. brunnea †	2	13,63-17,39	15,51		1		10,61	
P. brunnea	12	14,65-17,66	16,25	0,92	13	11,49-12,63	12,01	0,39
	DMD P1				DVL P1			
P. makapani	3	6,53-6,76	6,66	0,12	3	5,64-6,32	6,05	0,36
P. brunnea †	2	6-6,19	6,10		1		6,63	
	DMD P2				DVL P2			
P. makapani	22	12,72-16,24	14,98	1,08	22	8,52-10,76	9,37	0,58
P. brunnea †	3	6-6,19	6,10	0,13	2	10,60-10,98	10,79	
P. brunnea	18	16,71-17,67	17,20	0,27	18	11,07-12,19	11,55	0,35
	DMD P3				DVL P3			
P. makapani – P. cf. makapani	32	13,17-21,48	19,33	1,59	32	6,07-13,6	12,21	1,37
P. brunnea †	3	20,52-22,44	21,21	1,07	3	12-15,37	14,04	1,79
P. brunnea	20	21,85-24,53	23,08	0,65	20	14,86-16,83	15,97	0,60
	DMD P4				DVL P4			
P. makapani	30	25,7-30,39	28,65	1,09	32	15,12-18,89	16,61	0,87
P. brunnea †	4	30,59-32,95	31,86	0,98	4	18,95-19,6	19,37	0,29
P. brunnea	19	32,98-36,94	35,23	1,18	19	18,95-23,06	21,22	1
	DMD M1				DVL M1			
P. makapani	11	4,09-7,05	5,37	0,71	11	11,41-13,53	12,43	0,71
P. brunnea †	1		6,25		1		15,08	
P. brunnea	17	4,55-5,47	5,13	0,24	17	11,11-14,25	12,78	1,01

Tableau 66. Odontométrie de la denture supérieure de *Parahyaena*.

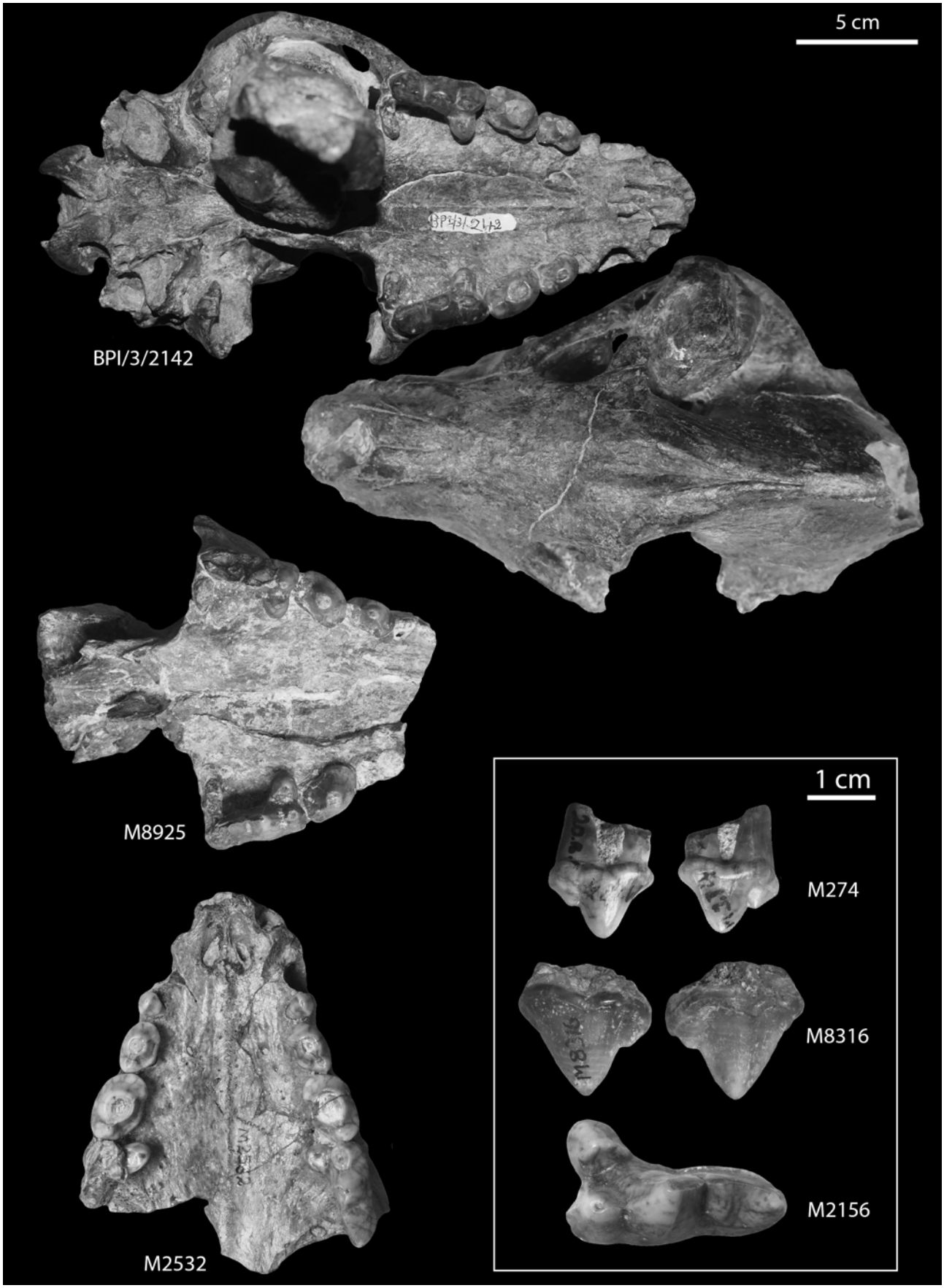


Figure 114. Planche du matériel de la denture supérieure de *Parahyaena makapani*.

BPI/3/2142. crâne complet (vue ventrale (gauche) et crâniale (droite) ; **M8925.** palais portant P2 droite et P3, P4 droites et gauches (vue ventrale) ; **M2532.** palais portant P1, P2, P3, P4 droites et gauches (vue ventrale) ; **M274.** P2 droite (faces buccale (droite) et linguale (gauche)) ; **M8316.** P3 gauche (faces (buccale (droite) et linguale (gauche)) ; **M2156.** P4 droite (face occlusale).

Les P2 et P3 des spécimens de Makapansgat ne comportent pas de cuspide antérieure, tout comme chez *P. brunnea* et *C. crocuta* tandis que *H. hyaena* a une cuspide antérieure bien développée et individualisée du protocône . Toerien (1952) évoque d'ailleurs cette différence dans sa diagnose de *H. makapani*. Il mentionne également que les spécimens de Makapansgat comportent un cingulum lingual sur les prémolaires supérieures plus développé que chez *H. hyaena* (Figure 113) ; (Figure 114). Nous ne considérons toutefois pas ce trait morphologique comme diagnostique car le développement du cingulum est variable d'un individu à l'autre pour les trois genres de hyénidés actuels tout comme pour les spécimens fossiles. Pour les hyènes de Makapansgat, les cuspides postérieures des prémolaires supérieures sont développées au regard de la taille du protocône, tout comme chez *P. brunnea* (Figure 113) ; (Figure 114). En revanche, chez *C. crocuta* les cuspides postérieures sont bien plus petites, notamment pour la P3 où elle se réduit à un bourrelet cingulaire (Figure 113). En outre, chez les spécimens de Makapansgat et *P. brunnea*, le protocône est orienté, en vue de profil, à l'oblique tandis qu'il est davantage orienté à la verticale chez *C. crocuta* (Figure 113) ; (Figure 114). Les prémolaires chez *C. crocuta* ont également un protocône plus haut que chez les spécimens de Makapansgat ou *P. brunnea* (Figure 113) ; (Figure 114).

Les P4 de Makapansgat a une morphologie peu sécante en raison d'un métacône court et robuste, tout comme chez *P. brunnea* et *H. hyaena* (Figure 113) ; (Figure 114). *C. crocuta* qui a une morphologie bien plus sécante a une P4 dont le métacône est fin et long. Elle a également un paracône plus haut et bien pus fin que *P. brunnea*, *H. hyaena* ou les spécimens de Makapansgat (Figure 113) ; (Figure 114). Au regard de la taille de la dent, les protocône et parastyle sont plus imposants chez les spécimens de Makapansgat, *P. brunnea* et *H. hyaena* que chez *C. crocuta*. Chez *H. hyaena*, le parastyle est flanqué en face mésiale d'une cuspide additionnelle. Cette dernière ne se retrouve pas chez *P. brunnea* ni chez les spécimens de Makapansgat (Figure 113) ; (Figure 114).

3. 2. 1. 2. Description et comparaison de la mandibule et de la denture inférieure

La denture inférieure des spécimens de Makapansgat a une morphologie comportant des similitudes avec le genre *Parahyaena* et une taille intégrant les valeurs basses de *H. hyaena* (Figure 116) ; (Tableau 67).

Les p2 et p3 des hyènes de Makapansgat comporte un protoconide dont le bord mésial peut être pincé, formant une crête plus ou moins marquée qui est également présente chez *P. brunnea* et *C. crocuta* (Figure 113) ; (Figure 115). Toerien (1952) décrit des cuspides antérieures accolées à la cuspide principale de telle sorte qu'elles paraissent absentes. Les p4 comportent une cuspide

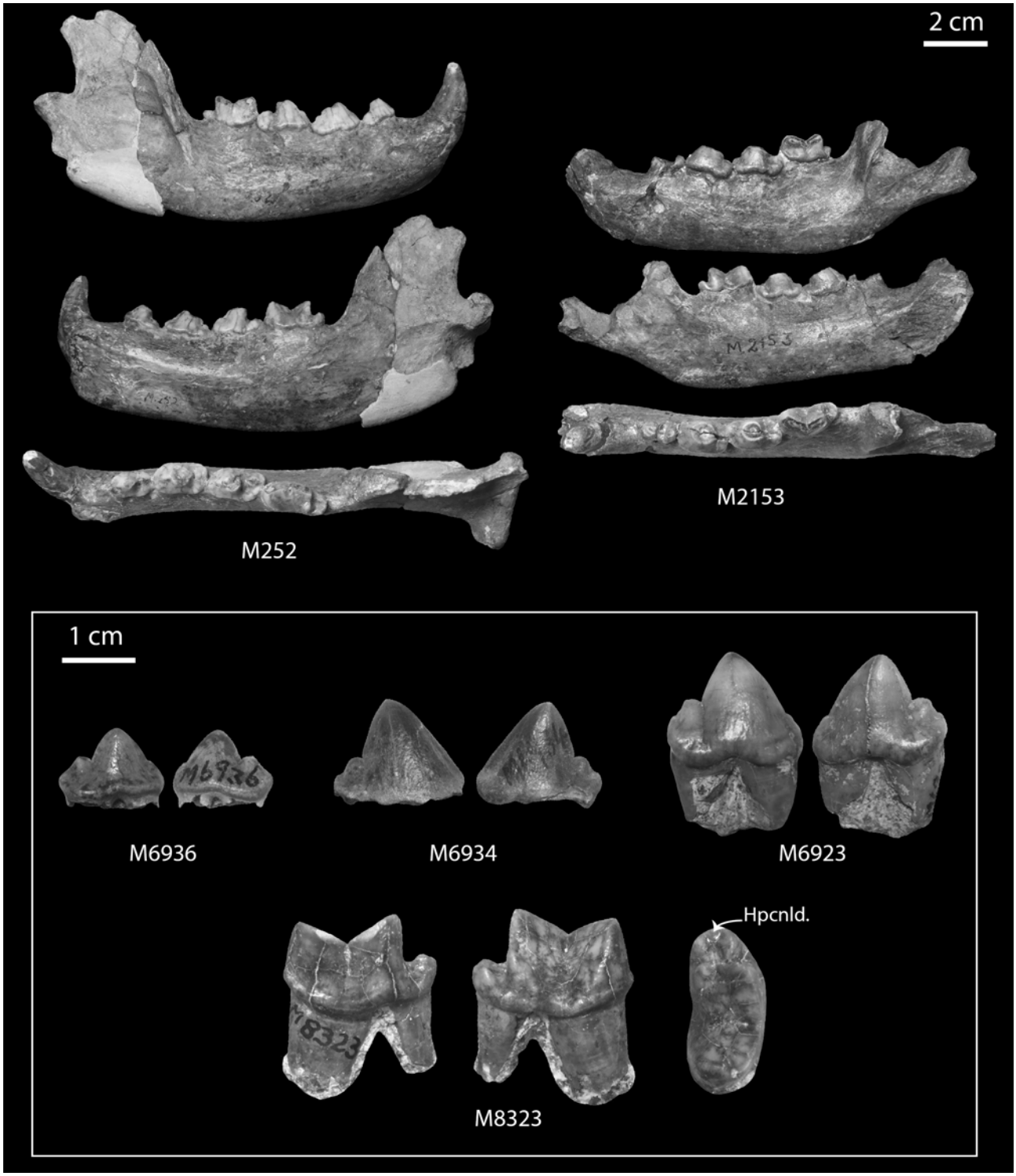


Figure 115. Planche pour le matériel de la denture inférieure de *Parahyaena makapani*.

M252. mandibule droite portant p2, p3, p4, m1 (de haut en bas : faces buccale, linguale, occlusale) ; **M.2153.** mandibule gauche portant p2, p3, p4, m1 (de haut en bas : buccale, linguale, occlusale) ; **M6936.** p2 droite, M6934. p3 droite, **M6934.** p4 droite (faces buccale (gauche) et linguale (droite)) ; **M8323.** m1 gauche (de gauche à droite : faces buccale, linguale, occlusale) ; **Hpcnld.**= hypoconulide.

antérieure qui est très fine et haute et qui peut, dans certains cas, d'avantage ressembler à une crête fortement développée (Figure 113) ; (Figure 115). Ces variations se retrouvent chez *P. brunnea* et *C. crocuta* (Figure 113). *H. hyaena* a des prémolaires, depuis la p2 jusqu'à la p4, dont la morphologie diffère nettement des deux autres espèces, comportant une cuspide antérieure et une cuspide postérieure bien développées et individualisées du protoconide (Figure 113). *H. hyaena* a également un cingulum buccal qui est fortement développé. Ce cingulum peut se retrouver sur les spécimens de Makapansgat comme chez *P. brunnea* et *C. crocuta*, mais il n'est jamais aussi marqué que chez *H. hyaena* (Figure 113) ; (Figure 115). De plus, chez *C. crocuta* et *P. brunnea* comme les spécimens de Makapansgat, ce trait est fortement variable depuis une absence complète jusqu'à un cingulum distinct. Néanmoins, les hyènes de Makapansgat étant plus petite que *H. hyaena*, elles n'ont aucun champ de recouvrement avec *C. crocuta*, permettant de les discriminer de cette dernière malgré une morphologie proche (Figure 116).

Les m1 des spécimens de Makapansgat comportent un trigonide occupant plus des 2/3 de la longueur totale de la dent (Figure 115). Il est composé d'un paraconide et d'un métaconide de taille subégale tandis que le métaconide est peu développé et accolé au protoconide. Le talonide est composé d'un

Denture inférieure	Nombre	Range	Moy.	S.D.	Nombre	Range	Moy.	S.D.
	DMD c				DVL c			
P. makapani – P. cf. makapani	10	9,36-14,18	10,24	1,47	10	10,63-13,44	12,35	0,86
P. brunnea	12	16,69-18,28	17,43	0,50	12	12,15-14,38	13,13	0,54
	DMD p2				DVL p2			
P. makapani	17	12,2-14,86	13,72	0,68	17	6,9-8,95	8,02	0,56
P. brunnea †	2	15,21-15,24	15,23		2	9,97-10,97	10,47	
P. brunnea	20	14,71-16,26	15,48	0,47	20	10,40-11,96	11,11	0,41
	DMD p3				DVL p3			
P. makapani	20	16,7-18,77	17,72	0,55	22	9,47-11,67	10,68	0,61
P. brunnea †	4	19,67-20,20	19,90	0,22	4	12,37-13,97	13,40	0,71
P. brunnea	20	20,10-21,95	21,02	0,55	20	13,62-14,91	14,32	0,40
	DMD p4				DVL p4			
P. makapani	28	14,8-20,04	18,74	1,06	26	5,91-11,55	10,33	1,07
P. brunnea †	4	21,27-22,20	21,75	0,40	4	11,75-12,80	12,38	0,47
P. brunnea	19	21,96-24,66	23,31	0,66	20	12,84-14,58	13,68	0,45
	DMD m1				DVL m1			
P. makapani	18	17,27-21,99	20,16	1,19	17	6,83-11,16	9,82	0,93
P. brunnea †	5	22,53-25,62	23,79	0,88	5	10,28-12,09	11,38	0,69
P. brunnea	19	23,03-25,59	24,32	0,76	19	11,89-13,12	12,35	0,33

Tableau 67. Odontométrie de la denture inférieure de *Parahyaena*.

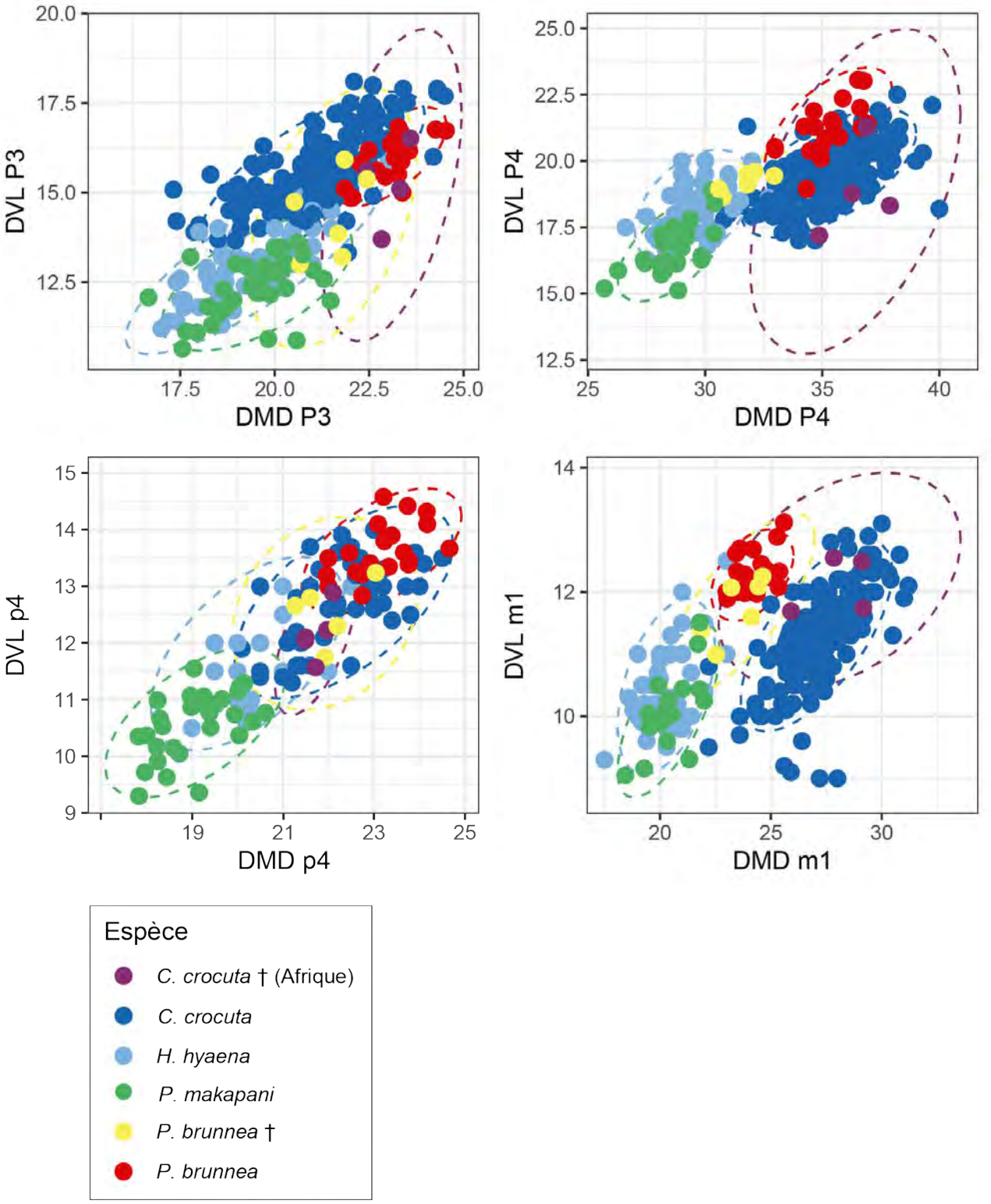


Figure 116. Diagramme bivarié de la denture supérieure et inférieure des hyénidés.

hypoconide et d'un entoconide de taille subégale (Figure 115). Cette morphologie est similaire à *P. brunnea* (Figure 113). Chez *H. hyaena*, le métaconide a un développement similaire à *P. brunnea* et les hyènes de Makapansgat (Figure 113) ; (Figure 115). En revanche, *H. hyaena* comporte un ectostylide (cuspide située entre l'hypoconide et le protoconide en face buccale) fortement développé que l'on

ne retrouve pas chez *P. brunnea* ou les spécimens fossiles (Figure 113) ; (Figure 115). Quant à *C. crocuta*, elle adopte une morphologie spécialisée très différente des spécimens de Makapansgat avec un paraconide et un protoconide très allongés et fins ainsi qu'un talonide résiduel (Figure 113) ; (Figure 115). Enfin, les spécimens fossiles comportent également un hypoconulide qui est considéré comme un caractère primitif par Werdelin & Solounias (1991).

3. 2. 1. 3. Description et comparaison du membre antérieur

A l'instar du matériel dentaire, les éléments postcrâniens intègrent les valeurs basses de *H. hyaena* (Figure 117) ; (Tableau 68). L'épiphyse proximale de l'humérus, en face mésiale, comporte un grand trochanter plus haut que la tête humérale des hyènes de Makapansgat, tout comme chez *P. brunnea,* tandis que la tête humérale est plus basse chez *H. hyaena* (Figure 119) ; (Figure 118). Chez *C. crocuta*, la tête humérale et le grand trochanter sont sensiblement à la même hauteur (Figure 119) ; (Figure 118). De plus, *P. brunnea* et les hyènes de Makapansgat ont le grand trochanter arrondi, tandis que chez *C. crocuta* il adopte une forme plus anguleuse (Figure 119) ; (Figure 118).

Les épiphyses distales d'humérus sont semblables à *P. brunnea* avec le *capitulum* formant une encoche marquée sur le bord latéral tandis qu'elle est moins dessinée chez *C. crocuta* (Figure 119) ; (Figure 118). De plus, la jonction entre le capitulum et la trochlée forme un angle fermé chez *P. brunnea* et les hyènes de Makapansgat alors que l'angle est plus ouvert chez *C. crocuta* (Figure 119) ; (Figure 118). L'arête de l'épicondyle latéral forme une ligne continue chez *P. brunnea* et les hyènes fossiles tandis que chez *C. crocuta* l'arête forme une encoche en son milieu (Figure 119) ; (Figure 118). Quant à *H. hyaena*, elle diffère des autres hyénidés moderne et des spécimens de Makapansgat en raison d'une trochlée extrêmement comprimée transversalement (Figure 119) ; (Figure 118). De plus, l'angle à la jonction capitulum-trochlée est encore plus fermé que chez *P. brunnea* et les hyènes fossiles (Figure 119) ; (Figure 118).

Le radius n'est représenté que par des épiphyses proximales dans l'assemblage des hyènes de Makapansgat. En face postérieure, la tubérosité radiale est bien développée (Figure 119) ; (Figure 118). Elle commence directement sous la tête radiale, au niveau du cou et se termine sur la face latérale, formant une protubérance qui se détache nettement de la diaphyse. Cette morphologie est similaire à celle de *P. brunnea* (Figure 119) ; (Figure 118). Chez *C. crocuta*, la tubérosité radiale commence plus bas, en dessous du cou du radius (Figure 119) ; (Figure 118). De plus, elle n'est pas aussi saillante en face latérale. Quant à *H. hyaena*, la tubérosité radiale est absente sur la face postérieure et ne se développe que légèrement sur le bord latéral où elle forme une fine protubérance (Figure 119) ; (Figure 118).

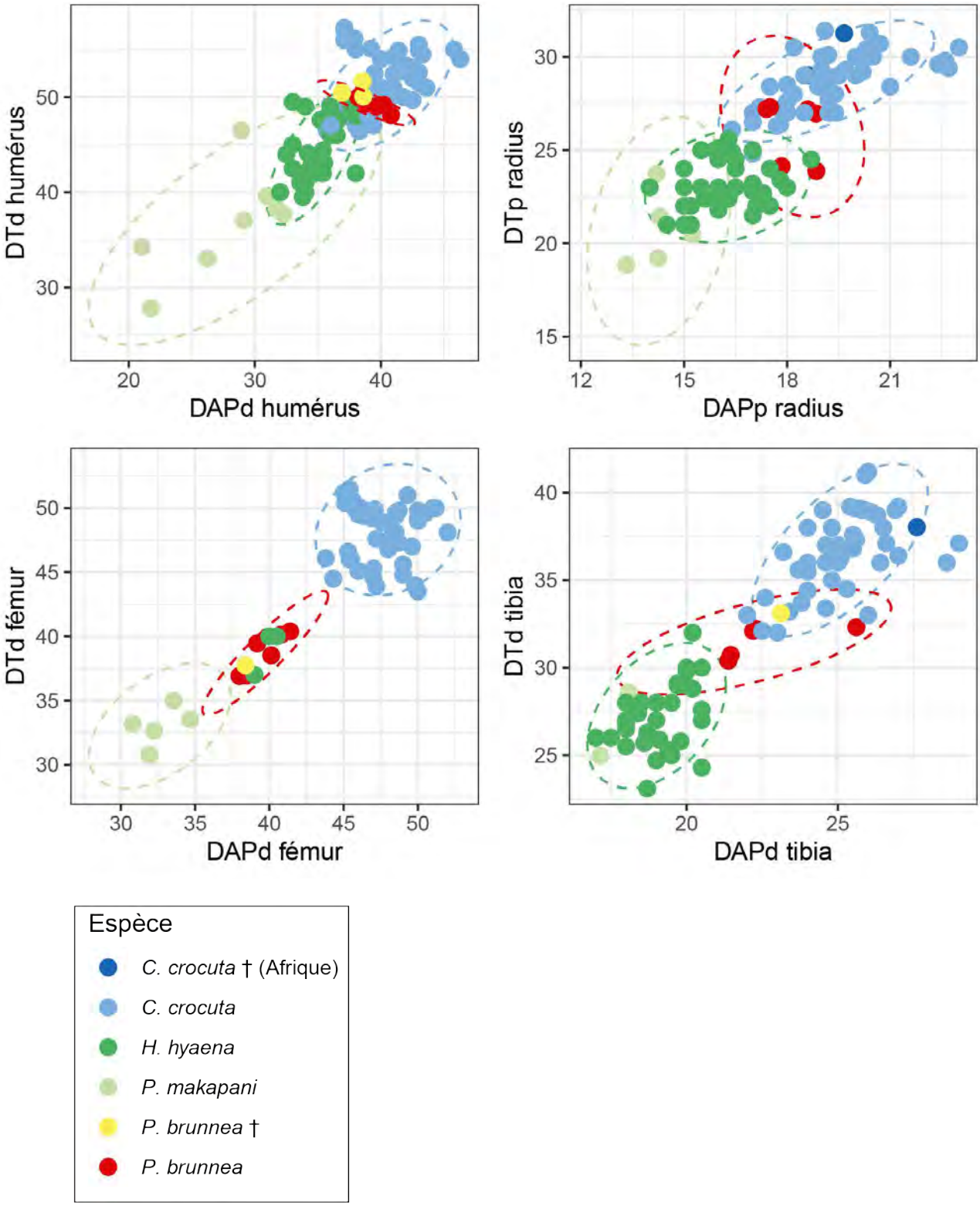


Figure 117. Diagrammes bivariés des longueurs maximales des épiphyses des os longs de hyénidés.

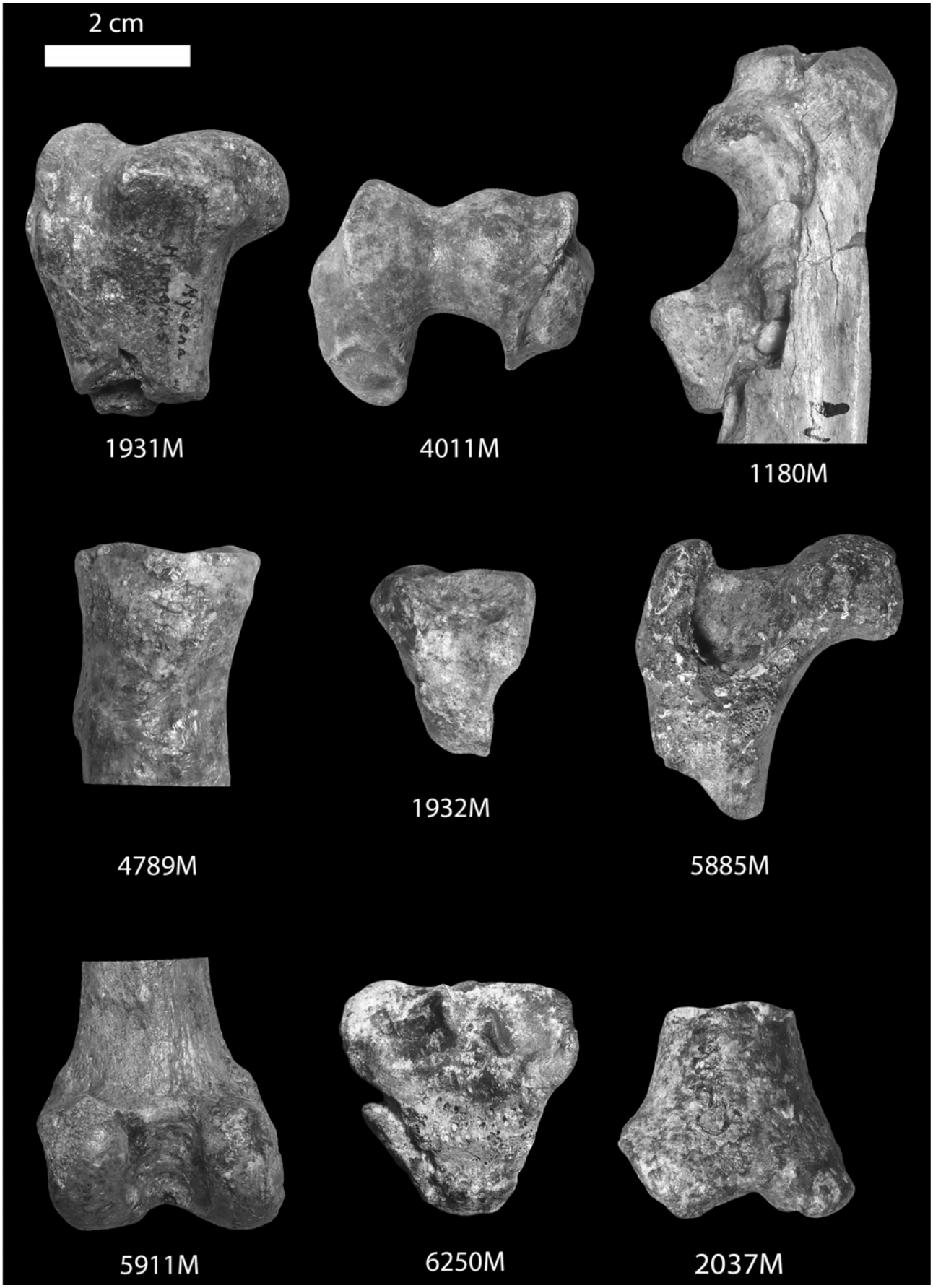


Figure 118. Matériel postcrânien de *Parahyaena makapani*.

1931M. humérus proximal droit, face mésiale ; **4011M.** humérus distal gauche, face distale ; **1180M.** ulna proximal gauche, face latérale ; **4789M.** radius proximal gauche, face postérieure ; **1932M.** MC3 droit, face proximale ; **5885M.** fémur proximal gauche, face postérieure ; **5911M.** fémur distal gauche, face postérieure ; **6250M.** tibia proximal gauche, face proximale ; **2037M.** tibia distal gauche, face antérieure.

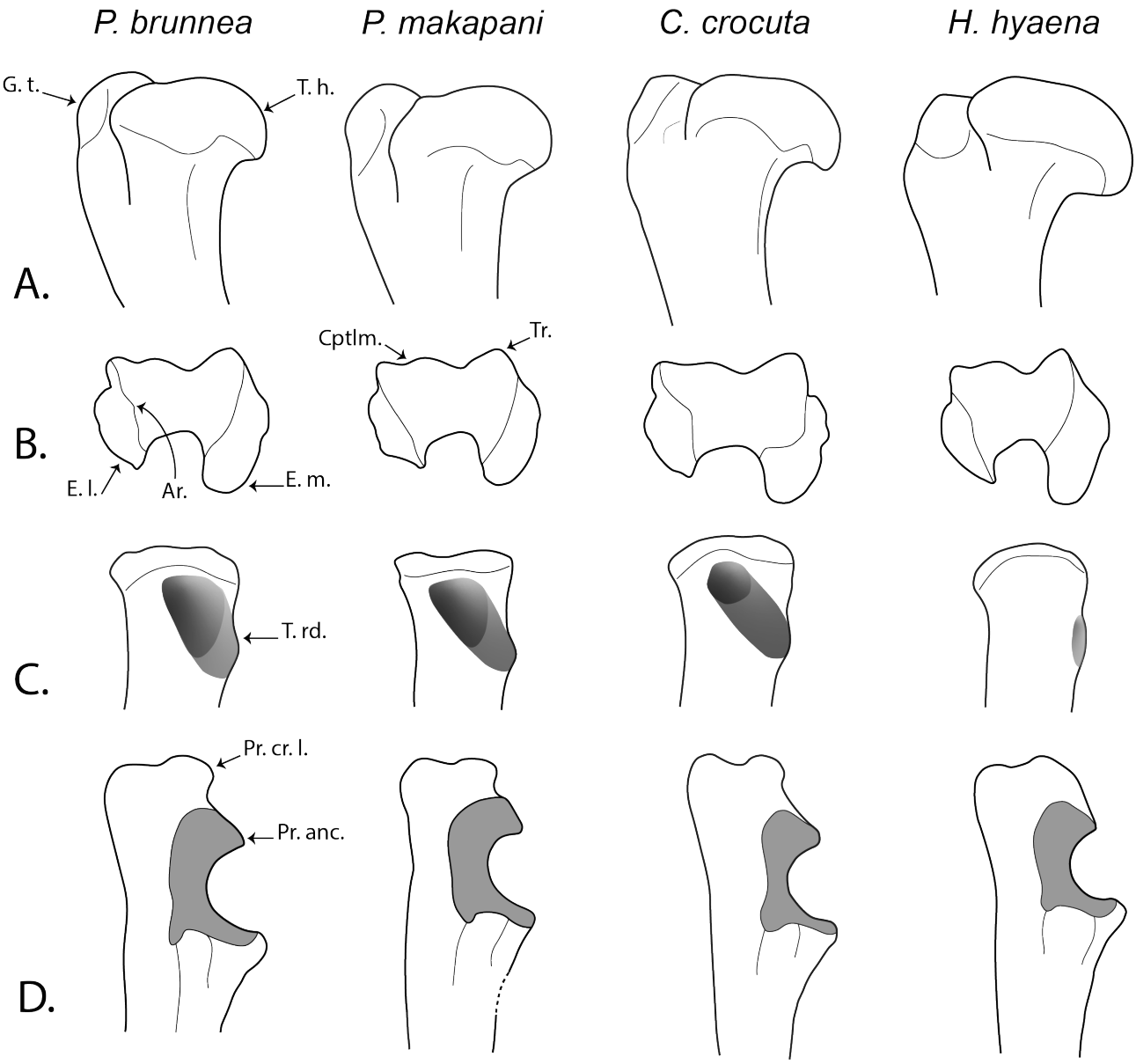


Figure 119. Schéma du membre antérieur droit des hyénidés.

A. Humérus proximal, face mésiale ; **B.** humérus distal, face distale ; **C.** radius proximal, face postérieure ; **D.** ulna proximal, face latérale.

G. t.= grand trochanter, **T. h.**= tête humérale, **E. l.**= épicondyle latéral, **Ar.**= arête, **E. m.**= épicondyle médial, **CptIm.**= capitulum, **Tr.**= trochlée, **T. rd.**= tubérosité radiale, **Pr. cr. l.**= processus crânial latéral, **Pr. anc.**= processus ancôné.

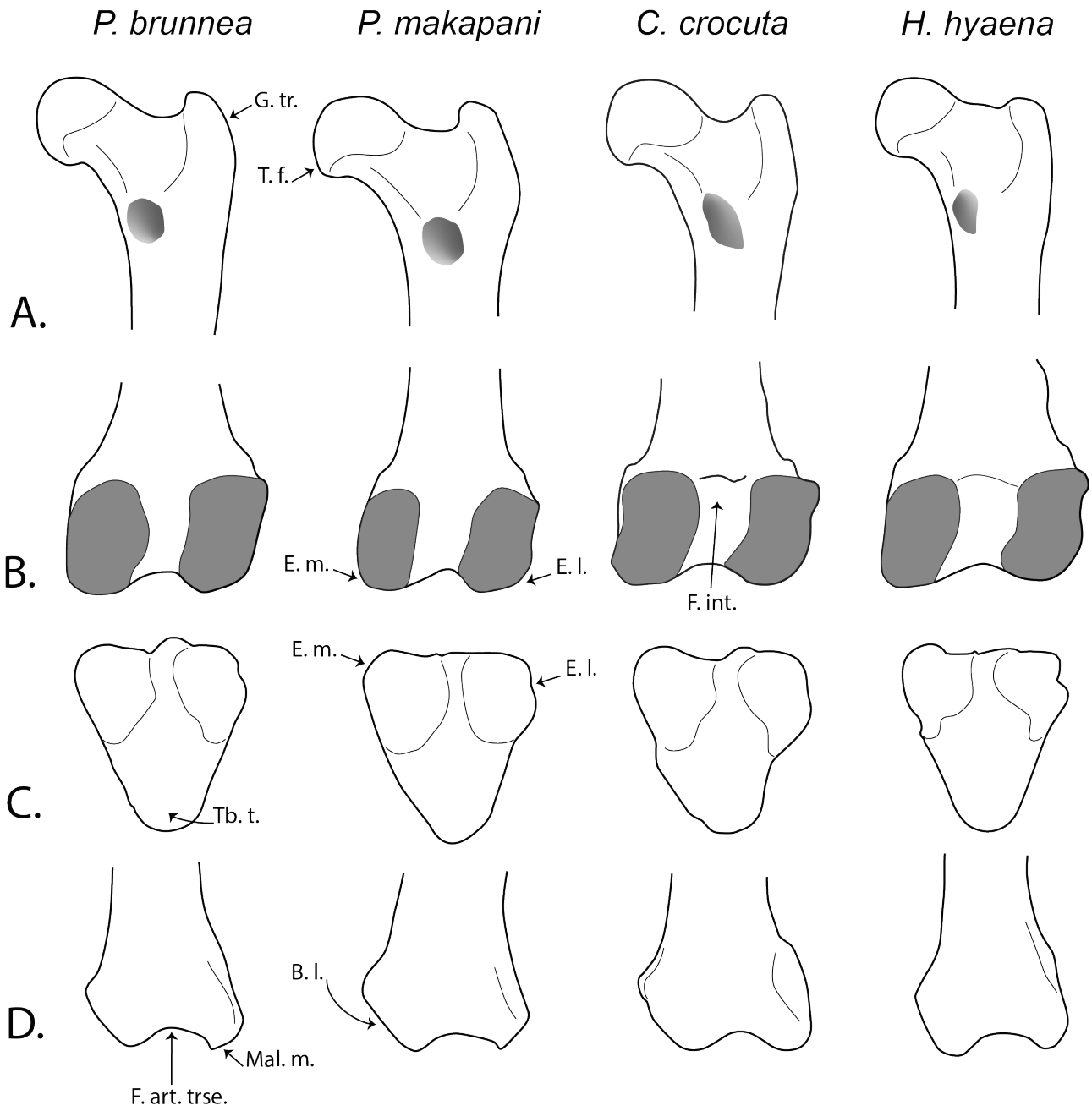


Figure 120. Schéma du membre postérieur droit des hyénidés.

A. fémur proximal, face postérieure, **B.** fémur distal, face postérieure, **C.** tibia proximal, face proximale, **D.** tibia distal, face antérieure.

G. tr.= grand trochanter, **T. f.**= tête fémorale, **E. m.**= épicondyle médial, **E. l.**= épicondyle latéral, **F. int.**= fosse intercondylaire, **Tb. t.**= tubérosité tibiale, **F. art. trse.**= facette articulaire du tarse, **Mal. M.**= malléole médiale, **B. l.**= bord latéral.

Membre antérieur	Nombre	Range	Moy.	S.D.	Nombre	Range	Moy.	S.D.
	DAPP humérus				DTP humérus			
P. makapani	3	44,37-51,16	48,76	3,82	3	37,59-41,98	39,46	2,26
P. brunnea	4	59,83-61,1	60,37	0,54	4	49,52-52,58	51,03	1,28
	DAP diaphyse humérus				DT diaphyse humérus			
P. makapani	7	12,4-21,2	17,04	2,67	7	9,77-16,89	13,32	2,66
P. brunnea †	1		27,76		1		17,24	
P. brunnea	4	23,43-26,89	25,34	1,79	4	15,65-17,58	16,62	1,03
	DAPD humérus				DTD humérus			
P. makapani	8	21,04-32,27	27,75	4,36	8	27,8-46,49	36,78	5,43
P. brunnea †	3	36,92-38,6	38,02	0,95	3	50,09-51,68	50,74	0,83
P. brunnea	4	38,82-40,82	39,87	0,85	4	48,11-49,31	48,89	0,54
	DAP trochlée humérale				DT trochlée humérale			
P. makapani	5	26,69-30,16	28,15	1,27	5	13,82-14,8	14,38	0,36
P. brunnea †	3	26-35,78	31,74	5,11	3	14,81-17,62	16,02	1,44
P. brunnea	4	16,15-16,72	16,42	0,26	4	35,54-37,37	36,17	0,85
	DAPP radius				DTP radius			
P. makapani	5	13,32-15,25	14,26	0,68	7	18,85-29,76	21,96	3,79
P. brunnea	4	17,84-18,85	18,53	0,47	4	23,88-27,18	25,54	1,77
	DAP diaphyse radius				DT diaphyse radius			
P. makapani	6	7,55-13,18	9,91	2,19	6	12,32-18,05	15,71	1,95
P. brunnea †	1		7,63		1		14,36	
P. brunnea	4	11,92-12,42	12,16	0,21	4	17,88-19,41	18,74	0,68
	DAP incisure trochléaire ulna				DT processus coronoïde ulna			
P. makapani	4	17,58-20,9	18,89	1,42	4	18,64-21,33	20,05	1,24
P. brunnea	4	21,25-26,34	23,79	2,18	4	28,56-30,52	29,52	1,11
	DAP diaphyse ulna				DT diaphyse ulna			
P. makapani	4	16,06-17,67	16,98	0,71	4	10,14-11,84	11,07	0,74
P. brunnea	4	16,47-18,42	17,27	0,82	4	12-14,22	13,45	0,99
	DAPP MC2				DTP MC2			
P. brunnea †	2	12,9-13,98	13,44		2	11,17-12,55	11,86	
P. brunnea	5	15,27-15,79	15,27	0,26	5	12,19-13,18	12,19	0,40
	DAPP MC3				DTP MC3			
P. makapani	1		13		1		10,16	
P. brunnea	5	16,94-18,01	17,45	0,43	5	12,41-13,65	12,98	0,49
	DAPP MC4				DTP MC4			
P. brunnea †	1		15,08		1		8,73	
P. brunnea	5	15,66-17,48	16,51	0,67	5	11,34-12,13	11,83	0,30

Tableau 68. Mesures du membre antérieur de *Parahyaena*.

Membre postérieur	Nombre	Range	Moy.	S.D.	Nombre	Range	Moy.	S.D.
	DAPP fémur				DTP fémur			
P. makapani	3	20-21,91	20,78	0,99	3	42,33-43	42,65	0,34
P. brunnea	6	22,93-24,88	23,91	0,81	6	51,96-54,16	53	0,75
	DAPD fémur				DTD fémur			
P. makapani	5	30,8-34,67	32,64	1,51	5	30,78-35	33,03	1,53
P. brunnea	6	37,99-41,4	39,66	1,34	6	36,92-40,39	38,73	1,53
	DAPP tibia				DTP tibia			
P. makapani	2	37,54-41	39,27		4	33,76-40,44	36,05	2,99
P. brunnea †	1		45,33		1		42,47	
P. brunnea	3	46,57-48,19	47,47	0,83	3	39,42-42,13	40,42	1,49
	DAP diaphyse tibia				DT diaphyse tibia			
P. makapani	5	14,88-26,31	19,34	4,78	5	11,78-22,35	15,87	4,72
P. brunnea †	1		23,23		1		16,69	
P. brunnea	3	17,5-18,58	17,9	0,59	3	14,69-15,23	15,01	0,28
	DAPD tibia				DTD tibia			
P. makapani	2	17,15-18,09	17,62		2	24,98-28,58	26,78	
P. brunnea †	1		23,12		1		33,11	
P. brunnea	3	21,38-25,61	22,82	2,42	3	30,4-32,32	31,15	1,03
	DAPP MT2				DTP MT2			
P. brunnea †	2	12,9-13,98	13,44		2	11,17-12,55	11,86	
P. brunnea	5	15,27-15,79	15,50	0,26	5	12,19-13,18	12,85	0,40
	DAPP MT3				DT MT3			
P. makapani	1		13		1		10,16	
P. brunnea	5	16,94-18,01	17,45	0,43	5	12,41-13,65	12,98	0,49
	DAPP MT4				DT MT4			
P. brunnea †	1		15,08		1		8,73	
P. brunnea	5	15,66-17,48	16,51	0,67	5	11,34-12,13	11,83	0,30

Tableau 69. Mesures du membre postérieur de *Parahyaena*.

L'ulna n'est représenté que par des épiphyses proximales. Les hyènes de Makapansgat adoptent une morphologie se rapprochant de celle de *P. brunnea* car une encoche marquée est présente entre le processus crânial latéral et le processus ancôné tandis que chez *C. crocuta* la jonction forme un angle beaucoup plus ouvert (Figure 119) ; (Figure 118). Enfin, *H. hyaena* a une morphologie très différente car les deux processus se rejoignent en ligne droite (Figure 119) ; (Figure 118).

Seul le métacarpe 3 est présent dans l'assemblage de Makapansgat (M13974, M1932). La facette articulaire a une morphologie se rapprochant de celle de *P. brunnea* (Figure 118) ; (Figure 121). En effet, le bord latéral est relativement droit alors qu'il est légèrement concave chez *C. crocuta*

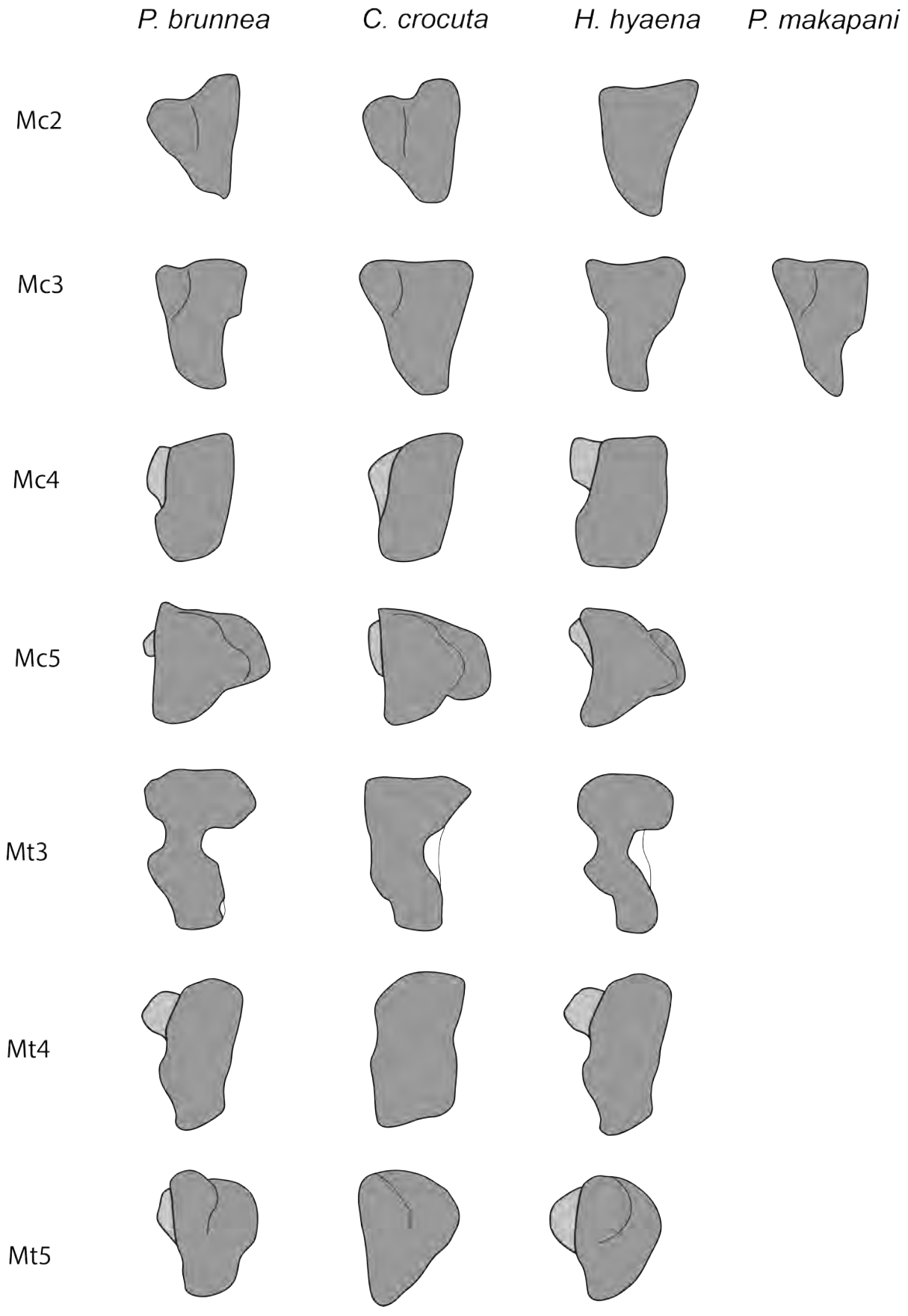


Figure 121. Métacarpes et métatarses droits de hyénidés.

tandis que chez *H. hyaena* il forme une encoche marquée en dessous de l'angle postéro-latéral. Le spécimen de Makapansgat, tout comme *P. brunnea*, présente à l'inverse une encoche marquée sous l'angle postéro-médial (Figure 118) ; (Figure 121).

3. 2. 1. 4. Description et comparaison du membre postérieur

Tout comme pour le membre antérieur, les fémurs et les tibias des hyènes de Makapansgat intègrent les valeurs basses de *H. hyaena* (Figure 117) ; (Tableau 68). Les épiphyses proximales des fémurs de Makapansgat ont une morphologie similaire à *P. brunnea* avec un grand trochanter relativement haut qui forme un angle ouvert avec la tête fémorale (Figure 120) ; (Figure 118). Chez *C. crocuta*, le grand trochanter est également haut mais forme un angle fermé avec la tête fémorale. Enfin, *H. hyaena* a un grand trochanter très bas (Figure 120) ; (Figure 118).

Les spécimens de Makapansgat ont l'épiphyse distale du fémur, en vue postérieure, qui est similaire à celle de *P. brunnea* car l'épicondyle latéral ne dépasse que très légèrement du bord de la diaphyse (Figure 120) ; (Figure 118). Chez *C. crocuta*, l'épicondyle latéral déborde largement du bord de la diaphyse formant une protubérance, ce qui est également le cas, de manière un peu moins prononcée, chez *H. hyaena* (Figure 120) ; (Figure 118). Enfin, les hyènes de Makapansgat ont une fosse intercondylaire peu marquée comme chez *P. brunnea* tandis qu'elle est profonde chez *C. crocuta* et *H. hyaena* (Figure 120) ; (Figure 118).

L'épiphyse proximale des tibias de Makapansgat a une morphologie se rapprochant de *P. brunnea* car le bord mésial du tibia est droit (Figure 120) ; (Figure 118). A l'inverse, le condyle mésial est concave chez *C. crocuta* avec un angle marqué entre ce dernier et la tubérosité tibiale (Figure 120) ; (Figure 118). Chez *H. hyaena*, une encoche marquée est présente à l'angle du condyle mésiale que l'on ne retrouve ni à Makapansgat, ni chez *P. brunnea* (Figure 120) ; (Figure 118).

L'épiphyse distale des tibias de Makapansgat se rapproche à nouveau de la morphologie de *P. brunnea* car la malléole médiale tend à avoir une extrémité apointée tandis qu'elle est arrondie chez *H. hyaena* (Figure 120) ; (Figure 118). Le bord latéral de l'épiphyse est davantage en biais chez les hyènes de Makapansgat et *P. brunnea* que chez *H. hyaena* (Figure 120) ; (Figure 118). Enfin, le bord latéral est situé légèrement en-dessous de la malléole médiale chez *H. hyaena* tandis qu'à Makapansgat les deux tendent à être à la même hauteur (Figure 120) ; (Figure 118). Enfin, *C. crocuta* a une morphologie qui se distingue aisément des spécimens fossiles et de *P. brunnea* car l'épiphyse est robuste et large (Figure 120) ; (Figure 118). En outre, la facette articulaire du tarse forme un angle fermé chez *C. crocuta* que l'on ne retrouve pas chez les autres genres de hyénidés (Figure 120) ; (Figure 118).

Crocuta : **M2567.** mandibule gauche portant p2, p3, p4, m1 (de haut en bas : faces occlusale, buccale, linguale) ; **SK323.** P4 droite (face occlusale) ; **KA6026.** P3 droite (faces buccale (gauche) et linguale (droite)) ; **KA58.** mandibule gauche portant p2, p3, p4, m1 (faces buccale (haut) et linguale (bas)).
P. brunnea : **SK315.** mandibule gauche portant p3, p4, m1, m2 (faces occlusale (haut), linguale (gauche), buccale (droite)) ; **KA538.** P3 et P4 droite (faces buccale (haut), occlusale (bas)) ; **KA60.** P3 gauche (faces buccale (gauche) et linguale (droite)).

3. 2. 1. 5. Diagnose amendée

L'ensemble des critères morphologiques, dentaires et postcrâniens, concordent pour réattribuer *H. makapani* au genre *Parahyaena*. *P. makapani* est une hyène dont la taille intègre les valeurs basses de *H. hyaena* mais dont la morphologie dentaire et osseuse est similaire au genre *Parahyaena*. Les prémolaires supérieures ne comportent pas de cuspide antérieure et la P4 ne comporte pas de cuspide additionnelle devant le parastyle. Les p2 et p3 comportent une crête sur le bord antérieur du protoconide. La cuspide antérieure de la p4 est réduite au regard de la taille du protoconide. La m1 comporte un talon bien développé sur lequel l'ectostylide est absent. L'hypoconulide, considéré comme caractère primitif, est toujours présent sur le talon. L'humérus a le grand trochanter situé plus haut que la tête humérale et la jonction capitulum-trochlée forme un angle fermé. La tubérosité radiale est développée et située directement sous le cou du radius. Le processus crânial latéral et le processus ancôné de l'ulna forment une encoche marquée en vue de profil. Le grand trochanter du fémur est haut et forme un angle ouvert avec la tête fémorale. L'épicondyle latérale du fémur est dans le prolongement de la diaphyse. Le bord latéral du tibia est droit. La malléole médiale du tibia est relativement apointée et le bord latéral est de biais.

3. 2. 2. Parahyaena brunnea Hendey, 1974 VS *Crocuta crocuta* Erxleben, 1777

Ewer (1955c) décrit une sous-espèce fossile d'hyène brune, *P. brunnea dispar* sur le site de Swartkrans qui ne sera jamais mentionnée dans la littérature postérieure (Brain 1981, 1993; Werdelin & Solounias 1991). La forme moderne P. *brunnea* est la seule espèce d'hyène brune décrite pour le *Cradle of Humankind*. A l'inverse, un nombre important d'espèces et de sous-espèces d'hyène tachetée est créé par Ewer (1955a, 1955c) : *C. spelaea capensis*, *C. ultra*, *C. ultra latidens*, *C. venustula*. Lewis & Werdelin (2022) fournissent une révision du genre *Crocuta* et reconnaissent la valeur spécifique des espèces décrites par Ewer. Ainsi, Swartkrans Mb.1 (~2,27 – 1,7 Ma) comporte l'espèce *C. venustula* ; tandis que Kromdraai A (~1,8 Ma) et Swartkrans Mb.3 (~0,9 Ma) comportent l'espèce *C. ultra* (Lewis & Werdelin 2022). Les auteurs dépeignent l'histoire évolutive du genre *Crocuta* en Afrique avec le taxon le plus ancien qu'est *C. venustula*, puis *C. eturono* qui est une espèce strictement Est-Africaine et enfin *C. ultra* qui est une forme plus évoluée. Toutefois, la présence de la forme moderne *C. crocuta* dans le membre 3 de Makapansgat (~3,3 Ma) n'est pas rediscuté, créant une incohérence dans la succession des espèces. De plus, certaines diagnoses se basent sur de faibles échantillons

qui ne semblent pas représentatif de la variabilité propre au genre *Crocuta* (hyénidé extrêmement polymorphe). Ainsi, l'espèce *C. ultra* est décrite à partir de trois spécimens de Kromdraai A (KA58, KA59, KA60). En l'absence d'une reprise plus approfondie de ces données, nous ne discuterons pas la validité des différentes espèces et nous les mentionnerons sous la dénomination *Crocuta* spp. En effet, le but de ce travail est avant tout de discriminer les deux genres d'hyènes coexistant sur les sites : *Parahyaena* et *Crocuta*.

La présente étude révèle que l'espèce *P. brunnea* est représentée dans le *Cradle of Humankind* par 47 restes (seulement 10 lui étaient attribués jusqu'à présent) tandis que le genre *Crocuta* est représenté par 80 restes dont 75 sont déjà mentionnés dans la littérature (Brain 1981, 1993).

Matériel :

P. brunnea :

Swartkrans Mb.1 : crâne complet (SK314) ; rostre portant P3, P4, M1 (SK326) ; mandibule gauche portant p3, p4, m1, m2 (SK315) ; mandibule gauche portant m1 (SK329) ; P4 droite (SK2695) ; P4 gauche (SK2566, SK327) ; m1 droite (SK1830) ; fémur distal droit (SK1880)

Le NMI est de quatre individus, calculé à partir des P4 : le crâne complet (SK314) et le rostre (SK326) qui ont tous les deux des P4 gauches, associés à deux P4 gauches (SK2566, SK327) (Annexe 3).

Swartkrans Mb. 2 : mandibule droite portant p3, p4, m1 (SK316) ; prémolaire indéterminée (SK50, SK51)

LE NMI est d'un individu car tous les éléments peuvent être appariés (Annexe 3).

Kromdraai Mb.2 : rostre gauche portant C, P1, P2 (KW10144A.1) ; palais droit portant P2 (KW10144A.2) ; mandibule gauche portant i3, p2, p3, p4, m1 (KW8248) ; mandibule gauche portant p3, p4 (KW8248.1) ; mandibule droite portant m1 (KW10144B.1) ; P3 droite (KW10144A.4) ; incisive indéterminée (KW8248.4) ; p2 gauche (KW8248.3) ; m1 gauche (KW8248.2) ; côte (KW6582.2) ; axis (KW8830, KW8292, KW9594) ; humérus distal gauche (KW9599, KW6582.1, KW8299) ; radius proximal droit (KW9969A) ; tibia complet droit (KW10028.1) ; MC4 proximal gauche (KW9934) ; MT4 proximal droit (KW9921) ; métapode indéterminé (KW6582.3)

LE NMI est de trois individus, calculés à partir de trois humérus distaux gauches (KW9599, KW6582.1, KW8299) (Annexe 3).

Cooper's : mandibule gauche portant p2, p3, p4, m1 (KA2-11y)

Kromdraai A : maxillaire droit portant P3, P4 (KA538) ; P3 gauche (KA60) ; P4 gauche (KA1437)

Kromdraai D : MT3 proximal droit (KD1557)

Swartkrans Mb.3 : P4 gauche (SK31535, SK20182) ; M1 droite (SK30831) ; m1 gauche (SK30037+SK34159) ; MC2 proximal droit (SK22538) ; MC2 proximal gauche (SK37235) ; MT3 proximal droit (SK26268)

LE NMI est de deux individus, calculé à partir des deux P4 gauches (SK31535, SK20182) (Annexe 3).

cf. *Parahyaena :*

Swartkrans Mb.2 : scapholunaire gauchee (SK2469c) ; magnum droit (SK2469f)

C. crocuta :

Makapansgat Mb.3 : maxillaire gauche portant P2, P3, P4 (M2022.19) ; mandibule gauche portant p2, p3, p4, m1 (M2567) ; radius proximal indéterminé (14650M) ; tibia distal gauche (903M)

Le NMI est d'un individu car tous les éléments peuvent être appariés (Annexe 3).

Swartkrans Mb.1 : rostre portant P2, P3, P4 (SK319) ; P4 droite (SK323) ; P4 gauche (SK324) ; mandibule droite portant c, p2, p3, p4, m1 (SK317) ; mandibule gauche portant p2, p3, p4, m1 (SK318)

Le NMI est de deux individus, calculé à partir du rostre SK319 associé à deux P4 droite et gauche (SK323, SK324) (Annexe 3).

Swartkrans Mb.2 : prémolaire indéterminée (SK1146)

Kromdraai A : rostre portant P2 (KA58.68) ; arrière-crâne (KA58.67) ; mandibule droite portant p3, p4, m1 (KA58.50) ; mandibule gauche portant p2, p3, p4, m1 (KA58) ; P3 droite (KA60026) ; m1 droite (KA59) ; disque vertébral (KA58.8 à KA58.14) ; vertèbre thoracique (KA58.64) ; côte (KA58.1 à KA58.7) ; radius proximal gauche (KA58.66) ; diaphyse droite de radius (KA58.65) ; radius distal indéterminé (KA58.42) ; naviculaire droit (KA58.61) ; unciforme droit (KA58.62) ; MC3 proximal gauche (KA58.57, KA795) ; MC5 gauche (KA58.56) ; tibia distal droit (KA58.44) : tibia distal gauche (KA58.55) ; épiphyse proximale de calcanéum indéterminé (KA58.43) ; cunéiforme II gauche (KA58.63) ; MT3 proximal droit (KA58.60) ; MT4 proximal gauche (KA58.59) ; MT5 proximal gauche (KA58.58) ; métapode distal (KA58.45 à KA58.49) ; sésamoïde (KA58.34 à KA58.39) ; phalange 1 (KA58.24, KA58.25, KA58.40) ; phalange 2 (KA58.26 à KA58.33) ; phalange 3 (KA58.15 à KA58.23)

LE NMI est de deux individus, le squelette KA58 associés à trois autres éléments pouvant être appariés (KA59, KA60026, KA795) (Annexe 3).

Swartkrans Mb.3 : P3 gauche (SK37433+SK38256c) ; radius proximal droit (SK37591)

Le NMI est d'un individu car tous les éléments peuvent être appariés (Annexe 3).

3. 2. 2. 1. Description et comparaison du matériel cranio-dentaire

Pour le matériel dentaire comme postcrânien, les spécimens fossiles de *Crocuta* ont une taille comparable à la forme moderne *C. crocuta* tandis que les *P. brunnea* fossiles sont en moyenne plus petites que la forme actuelle puisqu'elles intègrent les valeurs basses de son champ de variation

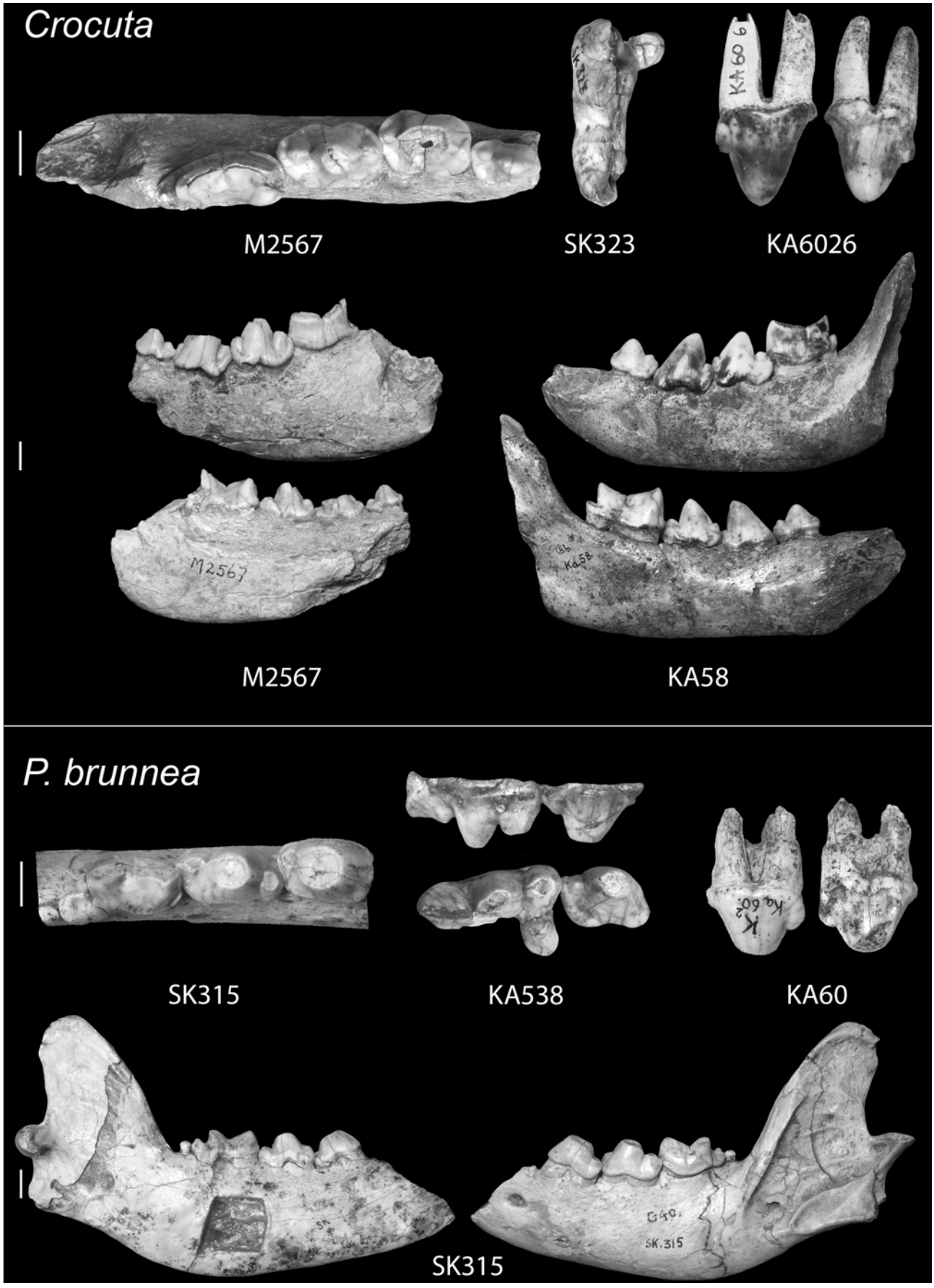


Figure 122. Planche du matériel cranio-dentaire de *Crocuta* et *P. brunnea*.

(Figure 117). En revanche, la morphologie des *P. brunnea* fossile est similaire à la forme moderne, tout comme les *Crocuta* fossiles qui son similaire à l'espèce actuelle (Figure 117). La diagnose différentielle de *P. brunnea* et *Crocuta* figure dans la partie précédente (cf. *supra*).

La révision du matériel dentaire conclue aux mêmes attributions que celles proposées dans la littérature pour les carnassières (Brain 1981, 1993). Concernant les prémolaires supérieures, seulement six individus sont réattribués (SK2695, KA60, SK314, KA1437 et KA538 à *P. brunnea* ; SK37433+38256c à *Crocuta*). En revanche, l'ensemble des prémolaires inférieures isolées ou des séries jugales dépourvues de carnassière sont placées en hyénidé indéterminé (SK30401, SK365, SK333, KA57, SK328, KA1893+KA1252, KA985, SK320) car même si Brain (1981, 1993) les attribue à *P. brunnea* ou *C. crocuta*, aucune justification n'est fournie. Or, nous n'observons aucun critère de diagnose permettant de discriminer les deux genres sur la base des échantillons de comparaison modernes (Figure 113) ; (Figure 122).

3. 2. 2. 2. Description et comparaison du matériel postcrânien

La diagnose différentielle de *Crocuta* et *Parahyaena* est effectuée dans la partie précédente sur *P. makapani* (cf. *supra*) pour les éléments postcrâniens. Les métapodes n'y figurent pas (excepté le MC3) et leur description est produite ici.

La proximale du métacarpe 2 de *P. brunnea* est plus anguleuse que chez *C. crocuta*. Chez *P. brunnea*, la face proximale forme une pointe tandis que le bord est arrondi chez *C. crocuta* (Figure 121). De plus, l'encoche à l'angle postéro-latéral est très ouverte chez *P. brunnea* tandis qu'elle est fermée chez *C. crocuta*. Quant à *H. hyaena*, la surface articulaire forme un triangle isocèle et aucune encoche n'est présente (Figure 121). Ainsi, les spécimens SK37325 et SK22358 ont une morphologie semblable à *P. brunnea*.

La proximale du métacarpe 4 chez *P. brunnea* est sub-rectangulaire avec un angle sur le bord latéral, en partie antérieure de la seconde facette articulaire, tout comme KW9934. De plus, la deuxième surface articulaire située à l'angle latéro-postérieur est de forme rectangulaire chez les deux espèces. Chez *C. crocuta,* la proximale a une forme générale losangique, la seconde surface articulaire est triangulaire et aucun angle n'est visible en face latérale (Figure 121). Quant à *H. hyaena*, la seconde surface articulaire est très différente de *Crocuta* ou *Parahyaena* car elle très comprimée antéro-postérieurement, saillante et sub-carrée (Figure 121).

La proximale du métacarpe 5 de *C. crocuta*, tout comme KA58, possède une encoche sur le bord antérieu que l'on ne retrouve pas chez *P. brunnea* (Figure 121). En outre, il est plus comprimé transversalement que chez *P. brunnea* (Figure 121). *H. hyaena* a une morphologie qui diffère des autres hyénidés avec une encoche sur le bord mésial (Figure 121).

La proximale du métatarse 3 de *P. brunnea* comporte une partie postérieure arrondie avec une forte constriction en son milieu, tout comme SK26268 et KD1557 (Figure 121). Chez *C. crocuta*, l'angle latéro-postérieur forme un angle droit et l'angle mésio-postérieur est appointé, à l'instar de KA58 (Figure 121). Enfin, une constriction au milieu de la facette articulaire n'est présente que sur le bord mésial tandis que le bord latéral est droit chez *C. crocuta* et KA58 (Figure 121). La morphologie de *H. hyaena* diffère par une partie postérieure arrondie mais beaucoup plus comprimée que chez *P. brunnea* ainsi qu'une constriction moins marquée (Figure 121). De plus, la partie antérieure forme un « L » tandis qu'elle est sub-rectangulaire chez les autres hyénidés (Figure 121).

La proximale du métatarse 4 chez *C. crocuta* et KA58 ne comporte pas de facette articulaire secondaire sur le bord latéral, comme chez *P. brunnea* ou *H. hyaena* (Figure 121). En outre, le bord antérieur est aussi large que le bord postérieur tandis que chez *P. brunnea* ou *H. hyaena* le bord antérieur est plus fin (Figure 121).

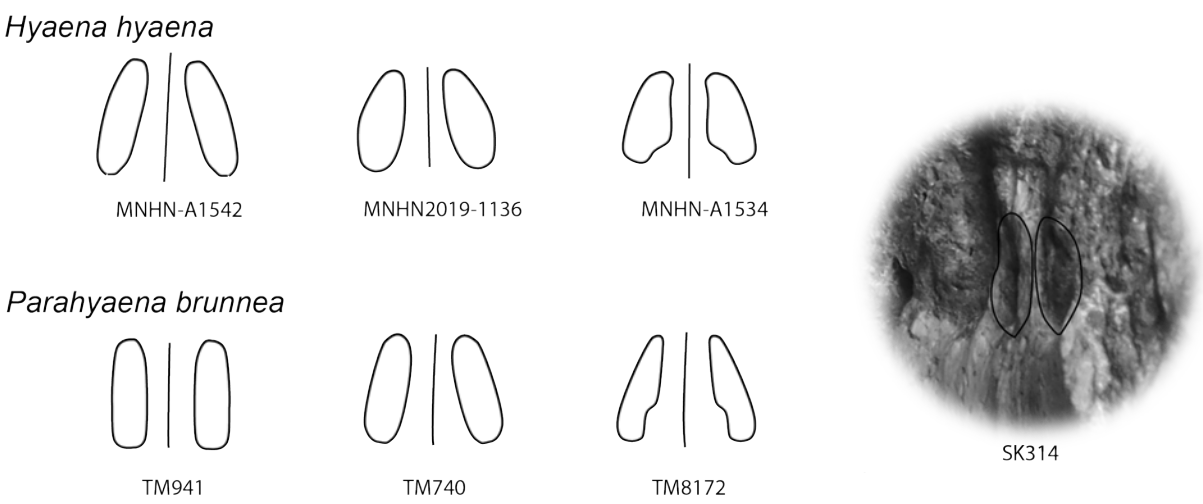
Enfin, la proximale du métatarse 5 de *C. crocuta* et KA58 ne comporte pas de facette articulaire secondaire sur le bord latéral tandis que *P. brunnea* et KW9921 en ont une (Figure 121). En revanche, chez *P. brunnea* et KW9921 la facette secondaire forme une fine bande, tandis qu'elle forme un demi-cercle saillant chez *H. hyaena* (Figure 121).

3. 2. 3. La question du genre *Hyaena* Brisson, 1762

L'hyène rayée *H. hyaena* est mentionnée pour deux sites du *Cradle of Humankind* : Swartkrans Mb.1 et Cooper's D (Kuhn *et al*. 2017). A l'instar de l'hyène de Makapansgat que nous considérons être une représentante du genre *Parahyaena* (cf. *supra*), nous plaçons ces quelques spécimens au sein du même genre et nous ne reconnaissons pas l'existence du genre *Hyaena* pour l'Afrique du Sud.

3. 2. 3. 1. Le cas de *Hyaenictis forfex*

Trois spécimens de Swartkrans, le crâne complet SK314, la mandibule droite SK316 et la mandibule gauche SK315, sont considérés par Ewer (1955c) comme constituant un seul individu qu'elle attribue à *Leecyaena forfex*. Hendey (1974), révise cette attribution en *Hyaenictis forfex* sur la base d'un spécimen du genre *Hyaenictis* provenant de Langebaanweg qu'il considère comme faisant partie de la même lignée que les fossiles de Swartkrans. Toutefois, Hendey (1978) finit par réattribuer les spécimens de Langebaanweg au genre *Ictitherium* sans mentionner les fossiles de Swartkrans. En l'absence de justifications recevables pour l'attribution de ces fossiles, Turner (1988) décide de les redécrire. Il considère qu'il s'agit de deux individus différents dont le crâne SK314 est rapporté à *H. hyaena* tandis que les mandibules SK315 et SK316 sont rapportées à *P. brunnea*. Si les mandibules appartiennent effectivement à *P. brunnea*, nous contestons l'attribution du crâne à *H. hyaena* et le réattribuons aussi à *P. brunnea*.



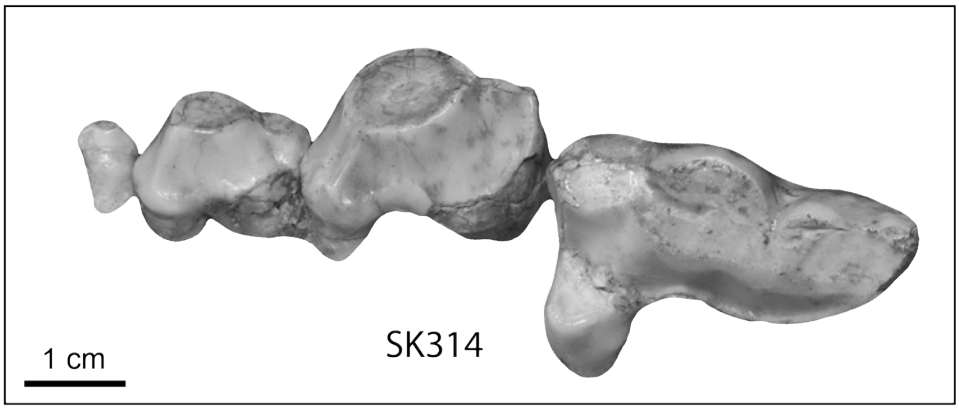


Figure 123. Planche comparative *Hyaena hyaena* – *Parahyaena brunnea* & *P. brunnea* SK314. **SK314.** denture gauche (P1, P2, P3, P4) en vue occlusale.

Turner (1988) base sa diagnose sur différents critères crâniens. Tout d'abord, il mentionne que chez *P. brunnea* l'ouverture du nasal qui est plus large et rectangulaire que chez *H. hyaena*. Il s'avère que ce critère observe une forte variabilité chez les deux espèces modernes et ne peut être considéré comme un élément de diagnose fiable (Figure 123). Il décrit ensuite les foramens palatins qui sont en moyenne situés en partie mésiale de la P2 chez *P. brunnea* tandis qu'ils tendent à être situés en partie distale de la P2 chez *H. hyaena* (Turner 1988). Toutefois, chez les deux espèces, les foramens sont régulièrement situés en partie centrale de la dent et ce critère, s'il n'est pas associé à d'autres éléments diagnostiques, ne peut être considéré comme discriminant. Il distingue ensuite les deux espèces à partir des condyles occipitaux en vue ventrale. Chez *P. brunnea*, les bords internes sont droits formant un « V » bien défini dont la pointe est nette à hauteur du basioccipital. Chez *H. hyaena* le « V » est moins marqué et forme un arrondi au niveau du basioccipital (Turner 1988). A nouveau, il s'agit d'un critère morphologique variable et les deux morphotypes décrits se retrouvent chez les deux espèces, ne pouvant alors pas être utilisés comme critère discriminant (Figure 123).

Enfin, il évoque la morphologie du méat auditif externe que nous n'avons pas pu vérifier. Excepté les critères crâniens, il ne compare pas la morphologie dentaire du crâne de Swartkrans. S'il est vrai que les mesures dentaires des spécimens fossiles de *P. brunnea*, dont fait partie SK314, tendent à être inférieures à la forme actuelle, la morphologie dentaire permet malgré tout de les rattacher à cette espèce. En effet, les prémolaires ne sont pas distinctement tricuspides comme chez *H. hyaena* tandis que la P4 ne comporte pas de cuspide devant le parastyle, ce qui est systématiquement le cas chez *H. hyaena* (Figure 123).

3. 2. 3. 2. Le cas de *Hyaena hyaena* de Cooper's D

La présence de *H. hyaena* est mentionnée à Cooper's A et D par Kuhn *et al*. (2017) avec différents restes dentaires. La P2 gauche (CD3209) prise partiellement dans la brèche, est quant à elle représentée en vue occlusale (Kuhn *et al*. 2017, Fig.1 : p.8). Or, en l'absence d'une vue sur une probable cuspide antérieure propre au genre *Hyaena*, il est impossible de donner une identification fiable à ce spécimen. De plus, les auteurs ne fournissent aucun critère morphologique permettant de justifier l'attribution. Une P4 gauche (CD10964) est attribuée sur les bases de la métrique à *Hyaena* sp. Or, l'hyène brune fossile étant en moyenne plus petite que la forme moderne et pouvant atteindre le champ de variation de l'hyène rayée, il est difficile d'utiliser la métrique comme unique critère de diagnose (Figure 116). Enfin, la m1 droite (CA1146) est décrite comme correspondant morphologiquement à l'hyène rayée actuelle, sans qu'aucune description ne soit produite (Kuhn *et al*. 2017). Toutefois, l'absence d'ectostylide permet de rejeter toute appartenance à *H. hyaena* tandis que le métaconide développé ainsi que le talonide non résiduel composé d'un hypoconide et d'un entoconide de taille subégale permettent de l'attribuer à *P. brunnea*.

3. 3. Synthèse des hyénidés

La famille des hyénidés est la moins diversifiée avec seulement sept espèces dont une seule de grande taille représentée par *P. brevirostris*. Cette dernière, issue des faunes pliocènes et présente à Makapansgat Mb.3 et Sterkfontein Mb.4, est rare dans les assemblages fauniques du Pléistocène inférieur car on ne la recense qu'à Kromdraai A (Figure 124) ; (Tableau 70). L'autre hyène spécialisée du genre *Chasmaporthetes* est en revanche un taxon que l'on retrouve à Sterkfontein Mb.2 et Mb.4, Kromdraai Mb.2, Swartkrans Mb.1 à Mb.3 et Cooper's, couvrant alors toute la transition Plio-Pléistocène (Figure 124) ; (Tableau 70). Enfin, il y a un second taxon plésiomorphe aux côtés de l'hyène géante, qui est représenté par *Hyaenictis* sp., sur le site de Makapansgat Mb.3 (Figure 124) ; (Tableau 70). L'hyène brune, que ce soit sous sa forme fossile, *Parahyaena makapani*, ou actuelle, *P. brunnea*, est un taxon abondant dans les sites que l'on retrouve partout excepté à Sterkfontein Mb.4 et Kromdraai B. En revanche, la présence de *Crocuta* n'est pas encore bien établie pour la transition Plio-Pléistocène et bien qu'on la retrouve sur plusieurs sites (Makapansgat Mb.3, Swartkrans Mb.1 à Mb.3, Cooper's), elle n'est jamais abondante (Figure 124) ; (Tableau 70).

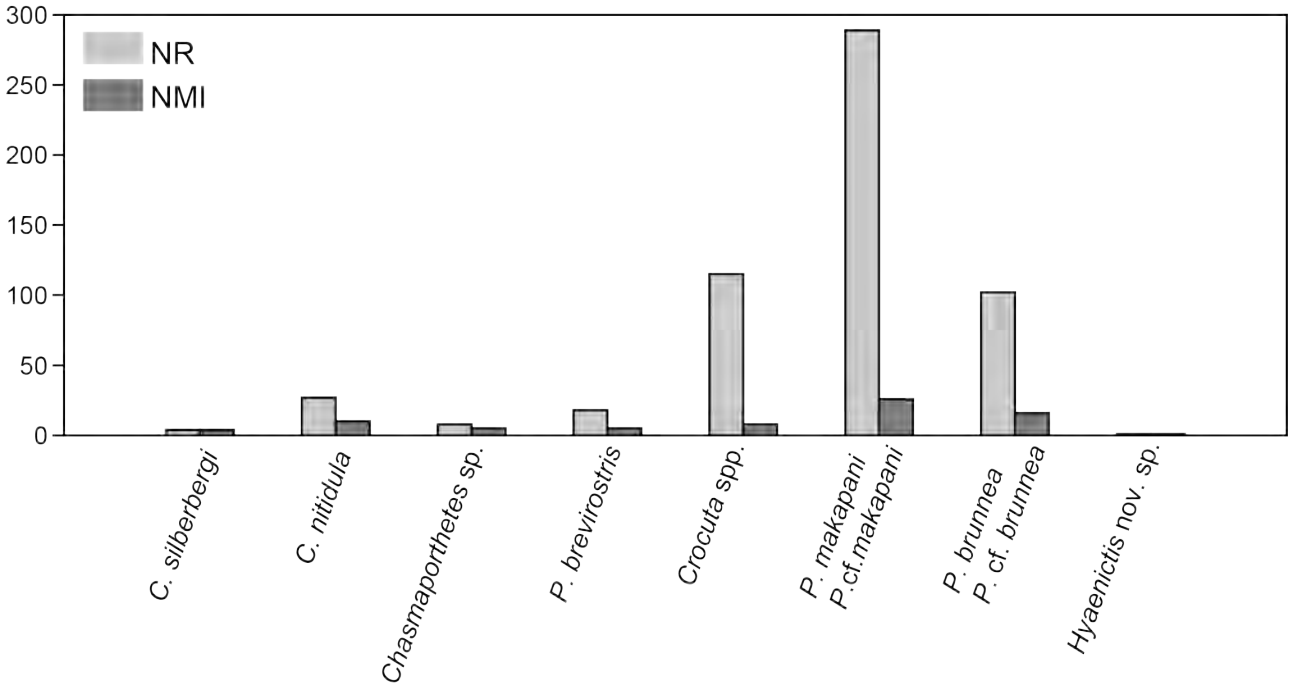


Figure 124. NR et NMI des espèces de hyénidés.

	MAKA-MB3	STERK-MB2	STERK-MB4	KROM-MB2	KB	SK-MB1	KA-D	SK-MB2	COOPERS	SK-MB3	SK-INDET	Total espèce
NR												
C. silberbergi		1	2			1						4
C. nitidula		1		1		19		1	1	3		27
Chasmaporthetes sp.				2		2	2		2			8
P. brevirostris	14		1				2					17
cf. P. brevirostris	1											1
Crocuta spp.	4					5	67	1	36	2		115
P. makapani	166											166
P. cf. makapani	123											123
P. brunnea				21		9	4	3	41	7		85
cf. P. brunnea								2	15			17
Hyaenictis nov. sp.	1											1
Hyaenidae indet.	2		2	27	2	48	40	7		67	2	197
Total site	311	2	5	51	2	84	115	14	95	80	2	761
NMI												
C. silberbergi		1	2			1						4
C. nitidula		1		1		3		1	1	2		9
Chasmaporthetes sp.				1		2	1		1			5
P. brevirostris/P. cf. brevirostris	3						2					5
Crocuta spp.	1					2	2	1	2	1		9
P. makapani/P. cf. makapani	26											26
P. brunnea/cf. P. brunnea				3		4	1	1	5	2		16
Hyaenictis nov. sp.	1											1
Total site	31	2	2	5	0	12	6	3	9	5	0	75

Tableau 70. Liste du matériel étudié pour les hyénidés (NR et NMI).

Chapitre 5 : Paléoécologie

Une fois les guildes de carnivores réévaluées, tant en termes de diversité spécifique (réévaluation taxinomique) que d'abondance (quantification, NR, NMI), il s'agit de déterminer s'il existe une incidence entre la représentativité et la composition de celle-ci et la présence des homininés dans les assemblages. La façon dont s'organise la guilde des carnivores pour chacun des groupes est évaluée (SIMPER, ratios proie-prédateur, biomasses). L'étude visera à décrire les guildes d'un point de vue taxinomique (composition en espèces, abondance) et structurel (spécificités écologiques des carnivores pour leur inférer une niche d'exploitation des ressources), dans le but de comprendre la façon dont les espèces interagissent (p. ex. compétition) et la façon dont elles se distribuent dans la chaîne trophique.

1. Evaluer l'effort d'échantillonnage : peut-on comparer les sites ?

Les comparaisons inter-sites peuvent être difficiles à interpréter en raison de processus taphonomiques variés (morphologie de la cavité (avens vs tanières, agents accumulateurs, fouisseurs...), depuis les dynamiques de dépôts et de conservation des fossiles jusqu'aux biais de collecte lors de la fouille. Afin d'évaluer l'impact de ces biais sur la représentativité des assemblages fossiles, des courbes de raréfaction individuelles et l'estimateur Chao-1 sont calculés.

Les courbes de raréfaction individuelle estiment le nombre de taxons présents à partir du tirage aléatoire au sein du plus grand échantillon du nombre d'espèces égal au plus petit échantillon, ce qui permet de comparer les efforts d'échantillonnage.

Si l'on s'intéresse au nombre de spécimens nécessaires (axe des abscisses) pour obtenir une estimation de la diversité spécifique à partir de l'effort d'échantillonnage le plus faible (KB) en raréfiant tous les autres échantillons, les sites les plus divers sont COOPERS, KA-D, KROM-MB2 et SK-MB1 (Figure 125). Bien que les échantillons avec la plus forte diversité échantillonnée sont MAKA-MB3-4, SK-MB2, KA-D et COOPERS, ce ne sont pas forcément les sites avec la plus forte diversité estimée (Figure 125). La richesse spécifique élevée pour ces sites est liée à un nombre de spécimens plus élevé. A effort d'échantillonnage égal (ou même nombre de spécimens), les sites de KROM-MB2, SK-MB1 et KA-D sont plus divers.

Ainsi, les courbes de raréfaction indiquent un effort d'échantillonnage plus exhaustif pour le second groupe de courbes (KROM-MB2, SK-MB1 et KA-D). Toutefois, les intervalles de confiance à 95% se recouvrent pour toutes les courbes. Cela indique qu'en dépit d'une représentation différentielle liée à l'effort d'échantillonnage qui n'est pas égal, ce dernier autorise toutefois des comparaisons

d'un assemblage à l'autre car il ne montre pas d'enregistrements radicalement différents. En effet, l'orientation des courbes et les intervalles de confiances pour l'ensemble des sites ne montrent pas de différences notables (Figure 125).

Les courbes de raréfaction ne sont pas utilisées ici pour estimer un nombre exact de taxons mais pour observer des tendances générales. C'est pourquoi ces observations sont affinées en utilisant l'estimateur Chao-1 qui permet de faire le lien entre les espèces observées un petit nombre de fois (espèces rares) et les espèces non échantillonnées (Marcon, 2015). Chao-1 propose ainsi une estimation du nombre de taxons si les échantillons avaient enregistré 100% des espèces rares composant les communautés. Il est de fait plus intéressant d'évaluer l'effort d'échantillonnage des sites plutôt que d'estimer le nombre supposé de taxons présents car le but est de savoir si les échantillons sont comparables entre eux sur la base des données disponibles. Ainsi, le delta entre l'estimateur Chao-1 et le nombre de taxons observés est calculé pour obtenir le pourcentage estimé d'échantillonnage de l'assemblage (Tableau 71).

L'assemblage ayant l'effort d'échantillonnage le plus élevé est KROM-MB2 avec une estimation à 91,5% (Figure 125) ; (Tableau 71). COOPERS a lui aussi un effort d'échantillonnage important avec 87,1% (Figure 125) ; (Tableau 71). Viennent ensuite les sites de KA-D (80,5%) et de MAKA-MB3-4 (80,03%) qui ont aussi des représentativités élevées avec seulement 20% des espèces non échantillonnées (Figure 125) ; (Tableau 71). Ces assemblages sont suivis par STERK-MB4 (75,04%), KB (73,7%) et SK-MB3 (71,3%) dont l'effort d'échantillonnage est toujours important avec moins de 30% d'espèces non échantillonnées (Figure 125) ; (Tableau 71). Les sites les moins bien échantillonnés sont SK-MB2 (65,6%) et SK-MB1 (64,4%) avec toutefois plus de la moitié des espèces reconnues (Figure 125) ; (Tableau 71).

Les percentiles indiquent que la distribution autour de la médiane (valeur choisie pour Chao1 comme estimatif du nombre de taxa) est large. Cela implique que le nombre d'espèces estimé par assemblages pourrait être plus élevé et donc que les échantillons ne seraient pas si exhaustifs que ce qui est estimé par le delta Chao1 – nombre réel de taxa. Néanmoins, cette dispersion autour de la valeur centrale est relativement similaire d'un échantillon à l'autre.

	MAKA MB3-4	STERK-MB4	KROM-MB2	KB	SK-MB1	KA-D	SK-MB2	COOP	SK-MB3
Taxa	45	37	35	20	35	38	40	38	37
Chao-1	56,23	49,31	38,25	27,11	54, 28	47,17	60,93	43,59	51,92
Intervalle de confiance -95%)	45,7-63,3	35,1-70,8	33,3-55,6	17,7-44,2	34,1-69,7	40,7-66,3	41,8-63,9	37,1-56,8	38,2-66,8

Tableau 71. Tableau du nombre de taxons observés et estimés (Chao-1) et intervalles de confiance à 95%.

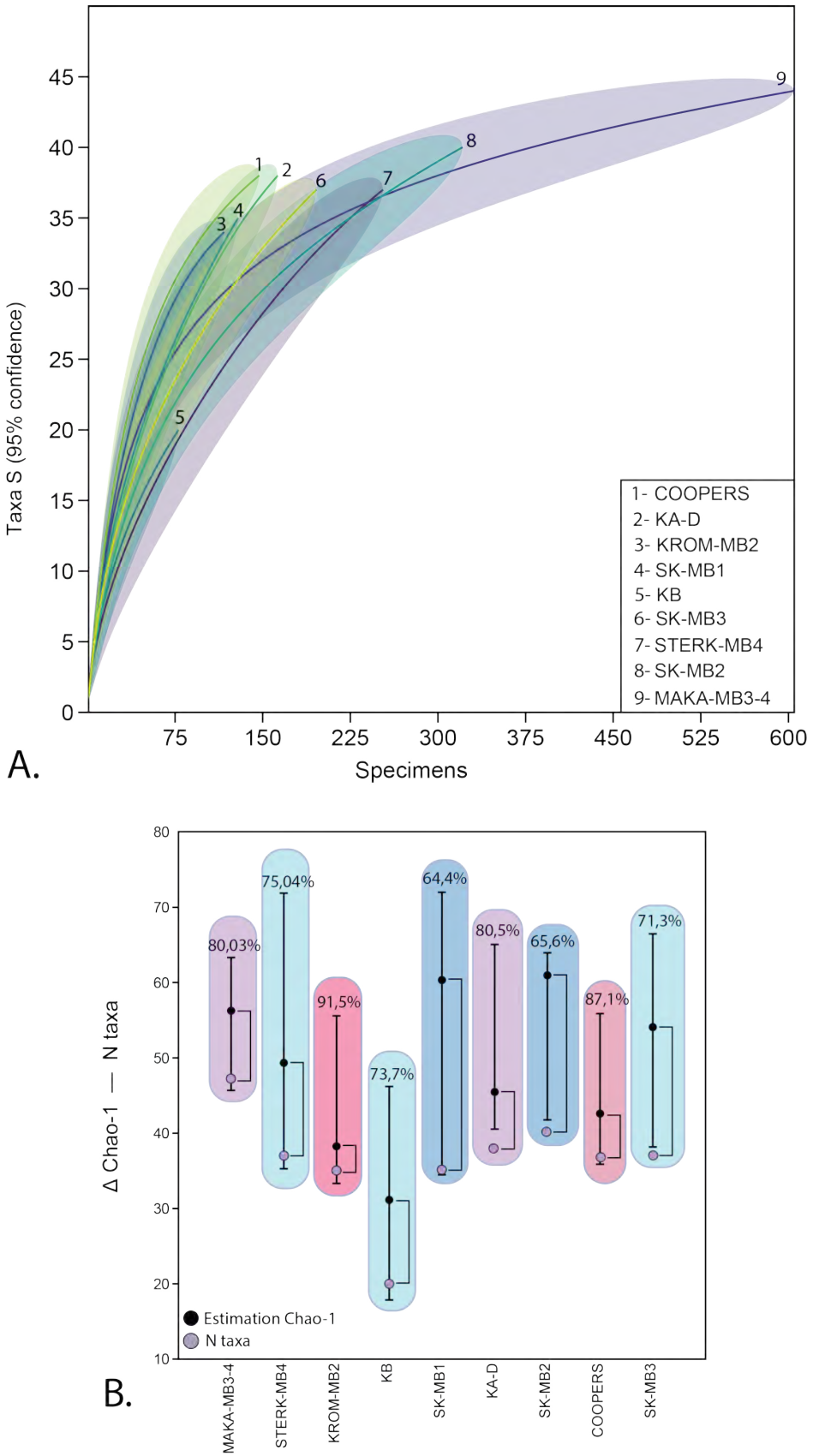


Figure 125. **A.** Courbe de raréfaction avec intervalles de confiance à 95%. **B.** Représentation du delta Chao1-Nombre réel de taxa.

Pour conclure, malgré une incertitude quant à l'exactitude du nombre d'espèces réel par échantillon, les assemblages sont comparables car l'effort d'échantillonnage apparait globalement similaire d'un site à l'autre, avec des incertitudes statistiques semblables. Or le plus important pour pouvoir comparer les sites entre eux est de s'assurer de l'absence de biais de représentation marqués entre les échantillons et empêchant les comparaisons, ce qui est le cas pour le corpus d'étude avec des échantillons comparables les uns aux autres.

2. La biodiversité : quelle incidence pour les homininés ?

La diversité alpha ou intra-sites caractérise la richesse spécifique et l'équitabilité des assemblages du corpus. Le but est d'évaluer si on retrouve des différences de biodiversité d'un assemblage à l'autre et si elles sont liées à la présence et/ou l'absence des homininés.

L'indice de Shannon (H') permet d'évaluer l'hétérogénéité des échantillons et la façon dont les individus sont répartis entre les différentes espèces. Trois groupes sont identifiables (Figure 126) ; (Tableau 72). Le premier est constitué de MAKA-MB3-4 (H'= 3,23), KROM-MB2 (H'= 3,35) et COOPERS (H'= 3,46) qui comporte les assemblages avec la plus grande richesse spécifique et les plus équitablement répartis. Le second groupe comprend SK-MB1 (H'= 3,08), KA-D (H'= 2,97) et SK-MB3 (H'= 2,94) qui sont des sites à richesse spécifique et équitabilité moyenne par rapport à l'ensemble des échantillons (Figure 126) ; (Tableau 72). Enfin, le dernier groupe comprend les sites les moins riches et dont les individus sont les moins équitablement répartis entre les taxons présents : STERK-MB4 (H'= 2,43), KB (H'= 2,44) et SK-MB2 (H'= 2,64) (Figure 126) ; (Tableau 72).

	MAKA MB3-4	STERK-MB4	KROM-MB2	KB	SK-MB1	KA-D	SK-MB2	COOP	SK-MB3
Taxa	45	37	35	20	35	38	40	37	37
Specimens	606	253	120	88	129	163	321	144	196
H'	3,23	2,43	3,35	2,44	3,09	2,96	2,64	3,49	2,94
Intervalle de confiance -95%)	3,2-3,3	2,2-2,6	3,1-3,4	2,2-2,6	2,8-3,3	2,9-3,2	2,5-2,8	3,3-3,5	2,8-3,1
J'	0,84	0,65	0,91	0,77	0,83	0,78	0,69	0,93	0,79
Intervalle de confiance -95%)	0,8-0,8	0,6-0,7	0,8-0,9	0,7-0,8	0,8-0,9	0,7-0,8	0,6-0,7	0,8-0,9	0,7-0,8
D'	0,05	0,18	0,05	0,14	0,07	0,11	0,17	0,04	0,08
Intervalle de confiance -95%)	0,1-0,1	0,2-0,2	0,1-0,1	0,1-0,1	0,1-0,1	0,1-0,2	0,1-0,2	0,1-0,1	0,1-0,1

Tableau 72. Indices de Shannon (H'), Piélou (J') et Simpson (D) et intervalle de confiance à 95%.

L'indice de Shannon est sensible aux espèces rares car il les détecte et les prend en compte dans son calcule de la richesse spécifique. Toutefois, plus les échantillons sont riches et plus l'indice lisse les différences d'abondance. C'est pourquoi il est couplé à l'indice d'équitabilité de Piélou (J') qui mesure la régularité de la répartition des individus entre les espèces. A nouveau trois groupes se distinguent (Figure 126) ; (Tableau 72). Le premier indiquant une répartition équitable comprend KROM-MB2 (J'= 0,91) et COOPERS (J'= 0,93). Le second groupe indiquant une répartition moyennement équitable comprend MAKA-MB3-4 (J'= 0,84), KB (J'= 0,77), SK-MB1 (J'= 0,83), KA-D (J'= 0,78) et SK-MB3 (J'= 0,79). Enfin, le dernier groupe comprend les sites avec une répartition peu équitable (inégale), à savoir STERK-MB4 (J'= 0,65) et SK-MB2 (J'= 0,69).

L'indice de Piélou est également sensible aux espèces rares mais il évalue plus finement l'équitabilité que l'indice de Shannon. Ainsi, le site MAKA-MB3-4 qui a un indice de Shannon élevé en raison de sa richesse spécifique importante (45 taxa) est complété par l'indice de Piélou qui indique une équitabilité moyenne. Les sites de KROM-MB2 et COOPERS ont des indices de Shannon et de Piélou élevés, ce qui peut être expliqué aussi par l'effort d'échantillonnage important, qui est estimé respectivement à 91,5% et 87% (Figure 126) ; (Tableau 72). Ce sont en effet les deux sites les mieux échantillonnés du corpus. Les sites de SK-MB1, KA-D et SK-MB3 ne diffèrent pas dans leur interprétation en couplant les deux indices de diversité et ont toujours une équitabilité moyenne. De la même manière, les sites STERK-MB4 et SK-MB2 sont toujours interprétés comme ayant une équitabilité faible. En revanche KB qui a un indice de Shannon faible en raison de sa richesse spécifique faible (20 taxa) est complété par l'indice de Piélou qui indique une équitabilité moyenne.

En dernier lieu, ces interprétations sont couplées à l'indice de Simpson (D) qui évalue les dominances en étant peu sensible aux espèces rares. Deux groupes principaux sont identifiés. Les sites ayant une dominance faible (= répartition équitable) sont MAKA-MB3-4 (D= 0,05), KROM-MB2 (D= 0,05), SK-MB1 (D= 0,07), KA-D (D= 0,11), COOPERS (D= 0,04) et SK-MB3 (D= 0,08) (Figure 126) ; (Tableau 72). A l'opposé les sites ayant une dominance forte (= répartition inéquitable) sont STERK-MB4 (D= 0,18) et SK-MB2 (D= 0,17) tandis que KB est en position intermédiaire avec une répartition moyennement inégale (D= 0,14) (Figure 126) ; (Tableau 72). Cela indique des taxons relativement abondants qui sont signifiés par un indice de Piélou moyen sans que des espèces ne dominent complètement l'assemblage, expliquant pourquoi l'indice de Simpson reste faible. A l'inverse, les sites de STERK-MB4 et SK-MB2 dont les deux indices sont bas, indiquent une dominance d'un taxon tandis que les sites de KROM-MB2 et COOPERS indiquent une répartition égale sans dominance (Figure 126) ; (Tableau 72).

Pour synthétiser, les trois indices (H', J', D) indiquent une gradation depuis une répartition inégale associée à une faible richesse spécifique jusqu'à une répartition homogène associée à une forte richesse spécifique comme suit : le lot STERK-MB4 et SK-MB2 ; KB ; le lot SK-MB1, KA, SK-MB3 ; MAKA-MB3-4 ; KROM-MB2 et enfin COOP (Figure 126) ; (Tableau 72).

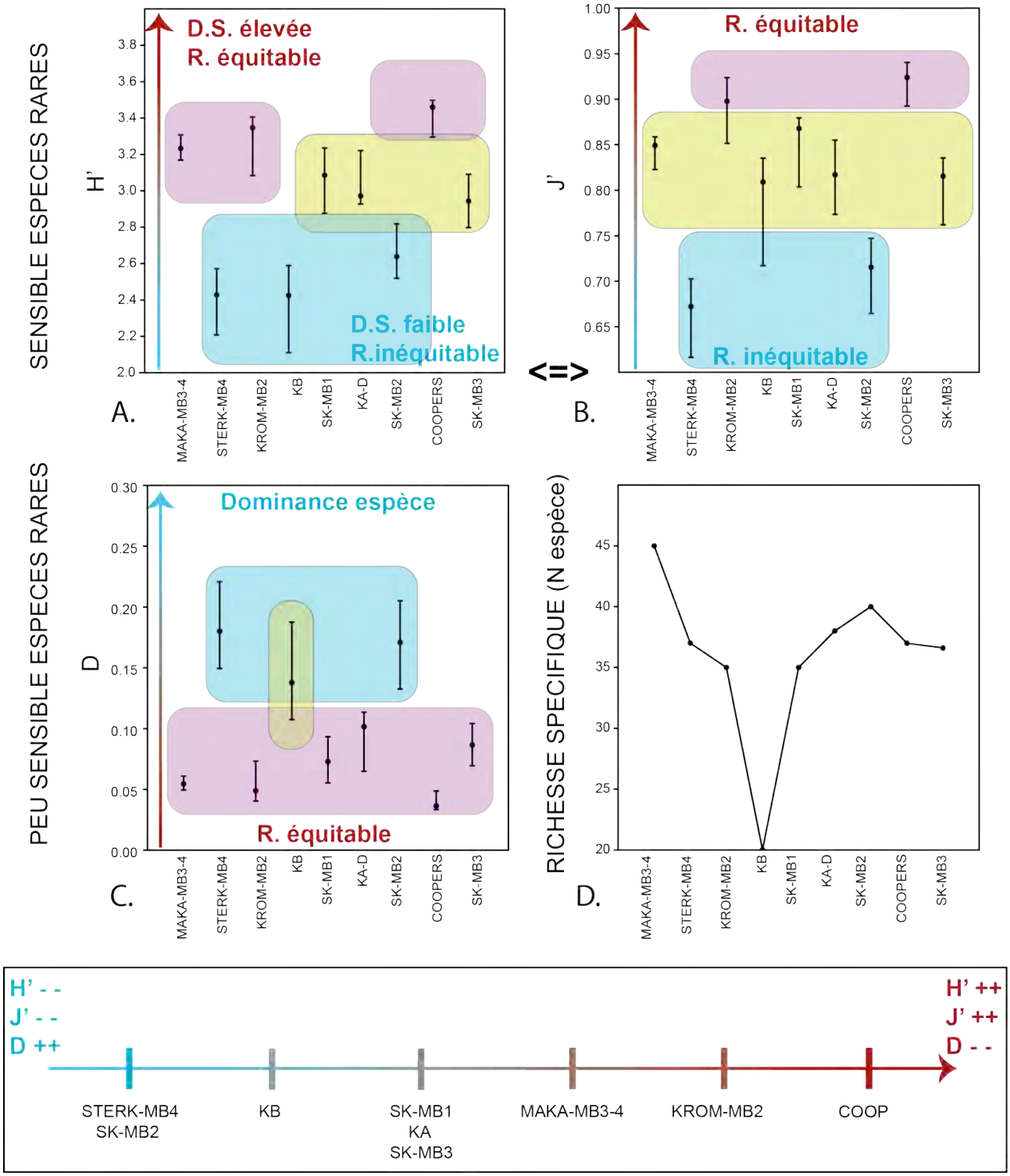


Figure 126. Graphes figurant les indices de diversité (**A.** Indice de Shannon. **B.** Indice de Piélou. **C.** Indice de Simpson) et la richesse spécifique (D).

Ces différences de biodiversité parmi les sites sont indépendantes de leur chronologie. L'on ne retrouve pas de similarités de richesse ou d'hétérogénéité en fonction de l'âge des sites. La présence des différents taxons d'homininés n'est également pas un facteur de regroupement entre sites. Enfin,

l'effort d'échantillonnage ne permet pas non plus d'expliquer des différences de biodiversité. A titre d'exemple, STERK-MB4 qui a un effort d'échantillonnage estimé à 75,04% fait partie des sites avec la plus faible richesse spécifique et la répartition la plus inégale.

Ainsi, les différences de biodiversité ne semblent pas se corréler à une période donnée qui pourrait être reliée à des types d'environnements différents, ni à la présence ou l'absence des hominiinés sur les sites.

3. Compositions fauniques : des variations selon la présence des hominiinés ?

Les analyses de la diversité inter-site ont pour but d'estimer si des différences significatives existent dans la composition en espèces et si elles sont corrélées à la présence des genres *Australopithecus*, *Paranthropus* et *Homo*.

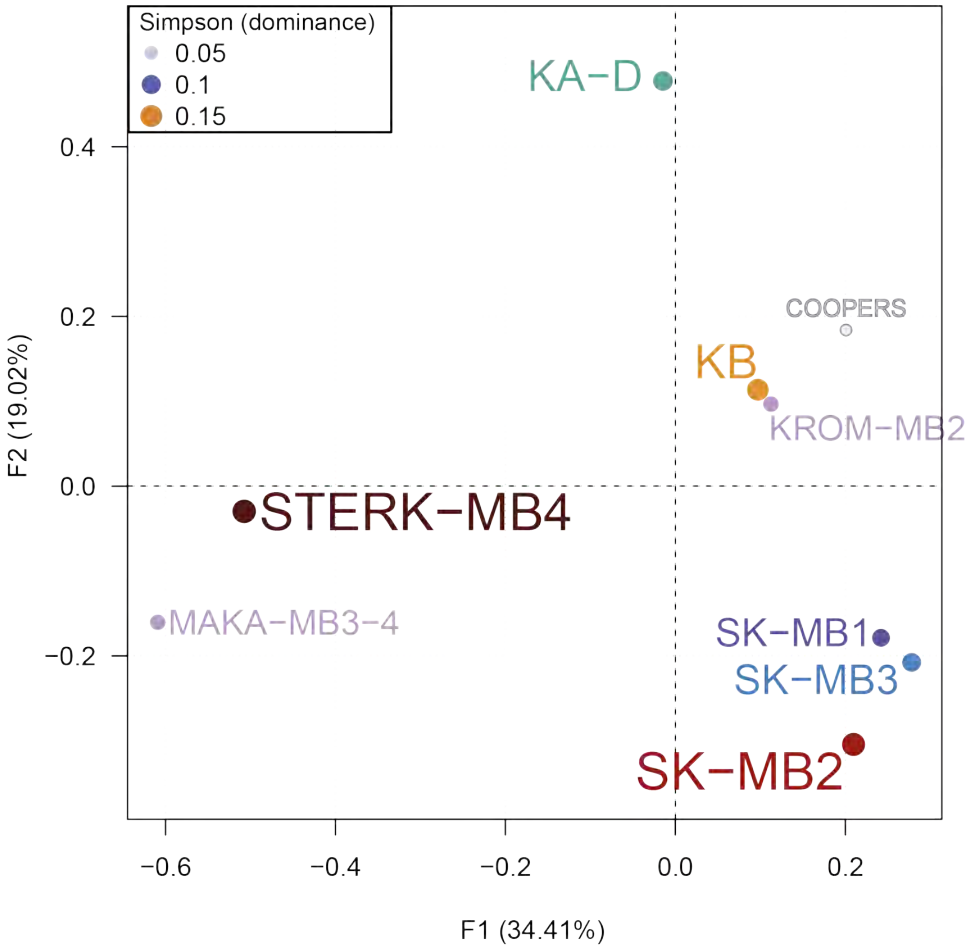


Figure 127. Analyse en Coordonnées Principales (matrice de distance de Bray-Curtis) de l'ensemble des assemblages.

Une analyse en coordonnées principales (PCoA) à partir d'une matrice de distance de Bray-Curtis est réalisée afin de mettre en évidence des similarités compositionnelles entre les assemblages (Annexe 15). L'axe 1 explique 33,88% et l'axe 2 en explique 19,13%, soit 53,01% de la variance compositionnelle totale entre les sites (Figure 127).

L'indice de Simpson figuré sur le graphique indique des dominances d'espèces qui varient depuis une répartition inégale à une répartition homogène au sein des échantillons. Ces inégalités dans la répartition des individus entre les taxons n'ont pas d'incidence sur les distances (et donc les similarités/dissimilarités compositionnelles) entre les assemblages puisqu'ils se répartissent indépendamment de ce paramètre (Figure 127). Cela signifie que les regroupements ne sont pas dictés par des efforts d'échantillonnages distincts mais par des différences de richesse et d'abondance. Trois grands sous-ensembles se distinguent (Figure 127) : STERK-MB4 et MAKA-MB3 sont proches, dans le cadran inférieur gauche du graphe ; SK-MB1 à 3 sont regroupés dans le cadran inférieur droit ; et KROM-MB2, KB et COOP sont dans le cadran supérieur droit et KA-D tend à se rapprocher de ce groupe, bien que positionné dans le cadran supérieur gauche.

Cette première représentation de la diversité béta montre un regroupement entre les assemblages qui semble, en partie, signer la présence de taxons d'homininés distincts. Le premier sous-ensemble formé par STERK-MB4 et MAKA-MB3 ont comme point commun de ne comporter que l'espèce *A. africanus*. Le deuxième sous-ensemble (SK-MB1 à 3) comporte l'association *P. robustus-early Homo*. Enfin, le troisième sous-ensemble est composé de Cooper's qui comporte uniquement l'espèce *P. robustus ; Kromdraai B dont la présence de paranthrope est associée à celle plus débattue d'early Homo* (Braga & Thackeray 2003; Grine *et al.* 2009; Zanolli *et al.* 2025) ; et Kromdraai Mb.2 où paranthrope est associée à la présence supposée d'early Homo (Braga *et al.* 2022) (Figure 127).

La PCoA permet de distinguer une répartition des sites en fonction de la présence des homininés et isole particulièrement les sites à australopithèque (STERK-MB4 et MAKA-MB3-4) du reste des assemblages comportant des paranthropes et/ou de l'*Homo*. Cela indique des ressemblances dans la composition taxinomique entre les sites à australopithèques qui diffèrent du reste des assemblages.

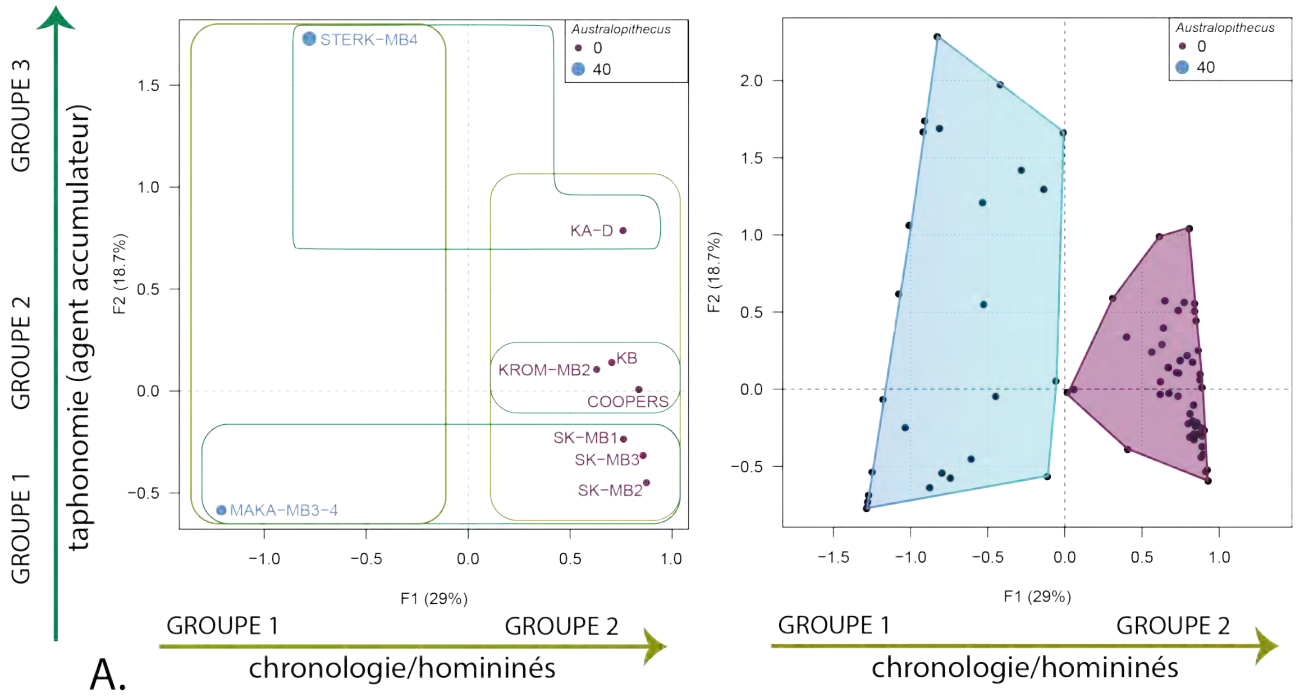
3. 1. Analyse de Correspondance : les sites à australopithèques

La PCoA ayant mis en évidence des différences dans la composition des espèces entre les sites à australopithèques et le reste des assemblages du corpus, une Analyse de Correspondance (AC) est pratiquée afin de visualiser les relations entre les groupes de sites et les espèces. L'axe 1 représente 28,9% de la variance et l'axe 2 en représente 18,7%, soit 47,6% de la variance compositionnelle totale du jeu de données (Annexe 16) ; (Annexe 17).

L'axe 1 sépare clairement les sites à australopithèques (STERK-MB4 et MAKA-MB3-4) dans les cadrans négatifs selon l'axe des abscisses, du reste des sites occupés par les paranthropes et/ou Homo, situés dans les cadrans positifs (KA-D ; KROM-MB2 ; COOPERS ; SK-MB1 ; SK-MB2 ; SK-MB3).

L'ordination des sites sur cet axe peut être interprétée comme un gradient chronologique, avec les sites pliocènes associés à des espèces qui ont des coordonnées négatives et les sites Pléistocène inférieur associés à des espèces qui ont des coordonnées positives (Figure 128).

Les assemblages de MAKA-MB3-4 et STERK-MB4 sont associés à des formes anciennes de carnivores (p. ex., *D. darti*, *N. makapani* et *N. brevirostris*, *Homotherium*), de bovidés (p. ex., *Parmularius vrbae*, *P. braini*, *Gazella gracilore*, *G. vanhoepeni*, *Tragelaphus angasi*) et de primates (ex. *Parapapio broomi*). A l'inverse, les formes modernes sont associées à l'autre groupe de sites plus récents, avec des espèces telles que *Papio hamadryas*, *P. pardus* et *P. leo*, *A. marsupialis*, *Kobus leche* ou encore *Equus quagga*.



B.

ANOSIM inter-groupes de localités selon axe 1 (chronologie)
GROUPE 1 vs GROUPE 2

Permutation : 9999
p-value : 0,0261

ANOSIM inter-groupes de localités selon axe 2 (taphonomie)
GROUPE 1 vs GROUPE 2 vs GROUPE 3

Permutation : 9999
p-value : 0,1718

Figure 128. **A.** Analyse de Correspondance de l'ensemble des assemblages. **B.** ANOSIM inter-groupes.

L'axe 2 indique un signal secondaire car les sous-ensembles d'individus (sites) ne sont pas marqués par une séparation des variables (espèces). Néanmoins les sites semblent s'ordonner selon un gradient lié aux dynamiques d'accumulation. Les sites identifiés comme des tanières d'hyène ou de léopard sont situés dans les cadrans négatifs selon l'axe des ordonnées (MAKA-MB3-4 ; SK-MB1, SK-MB2, SK-MB3) ; les sites aux *bioevents* multiples représentant une succession d'agents accumulateurs au fil du temps (sleeping sites de cercopithécidés, occupations de carnivores multiples…) sont situés en place intermédiaire (COOPERS ; KROM-MB2 ; KB) tandis que les sites accumulés par des carnivores non identifiés (STERK-MB4 ; KA-D) sont en haut de l'axe des ordonnées (Figure 128).

Afin de tester si les différences compositionnelles entre les groupes définis par l'AC (selon l'axe 1 ou l'axe 2) sont significatives, une analyse des similarités (ANOSIM) est effectuée (Figure 128) (Annexe 17). Les trois groupes ordonnés selon le gradient taphonomique (axe 2) ne montrent pas de différences significatives (p-value= 0,172). En revanche, les groupes ordonnés selon le gradient chronologique (axe 1) sont significativement différents (p-value= 0,026) indiquant des différences compositionnelles qui ne sont pas dues au hasard. Par conséquent, cela vient confirmer l'observation issue de la PCoA (Figure 127) qui distingue deux ensembles : le risque d'erreur que les deux groupes proviennent d'un unique ensemble est inférieur à <5% (2,6%). Par conséquent, l'on peut raisonnablement affirmer que le groupe avec les sites à australopithèques et le groupe avec les sites *Paranthropus-early Homo* proviennent de deux ensembles d'espèces différents. Dans ce dernier groupe, nous avons choisi d'intégrer le site de KA-D qui est un niveau sans restes d'homininés mais avec présence d'outils lithiques. Ce parti-pris vient du fait que le site montre des preuves indirectes d'occupation anthropique et bien que l'on ne sache pas précisément quelle espèce d'homininé est concernée ici, il s'intègre au groupe *Paranthropus-early Homo*.

3. 2. Analyse de Correspondance : les sites à *Paranthropus-early Homo* & les sites à paranthropes

La première étape de caractérisation des communautés selon la présence des homininés discrimine les sites à australopithèque du reste des assemblages regroupés dans un même sous-ensemble *Paranthropus-early Homo* (cf. *supra*). Toutefois, pour ce dernier groupe, il est nécessaire d'en étudier la structure selon les sites comportant seulement des paranthropes et les sites comportant l'association *Paranthropus-early Homo*.

Une AC est de nouveau réalisée, cette fois sans les sites à australopithèques afin d'enlever la variable chronologique entre les sites pliocènes et les sites pléistocènes (Figure 128). Des regroupements de sites suivant l'axe 1 qui représente 32,8% de la variance compositionnelle totale apparaissent (Figure 129) (Annexe 20) ; (Figure 75). Les sites aux coordonnées positives se composent de Cooper's où la présence de *P. robustus* est avérée et le site de KA-D où elle est supposée. S'ajoute le site de KB dont la position sur le graphe ne corrobore pas la présence d'*early Homo* telle que proposée par Grine *et al.* (2009) (Figure 129). Les sites aux coordonnées négatives sont ceux où la présence d'*early Homo*

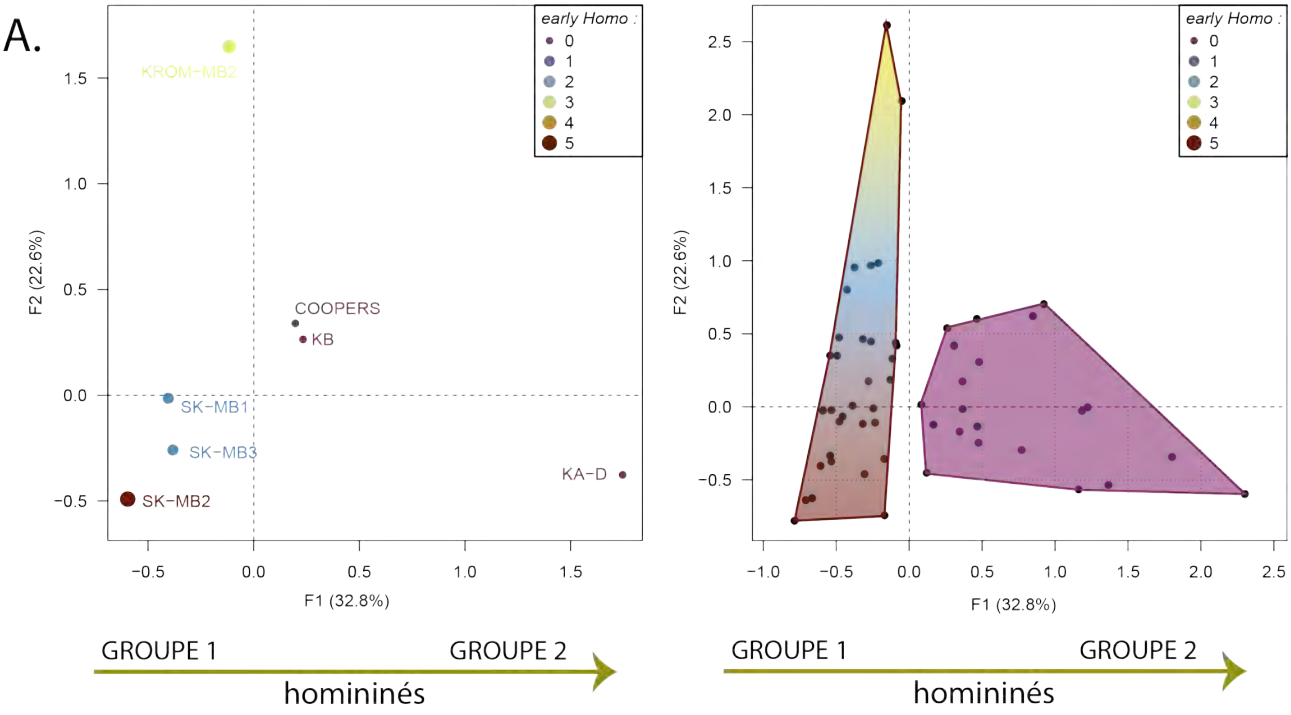


Figure 129. **A.** Analyse de Correspondance des assemblages pléistocènes inférieur. **B.** ANOSIM inter-groupes.

est avérée en association avec les paranthropes (SK-MB1, SK-MB2, SK-MB3) ; la position de KROM-MB2 sur le graphe appuie la présence du genre *Homo* tel que proposé par Braga *et al.* (2022) (Figure 129). Enfin, les sites ne semblent pas s'ordonner selon un gradient le long de l'axe 2 qui regroupe 22,6% de la variance compositionnelle totale, car il n'y a pas de regroupements entre les sites, ni entre les espèces (Figure 129).

Une ordination des sites selon la chronologie est exclue puisque le groupe de sites occupant les coordonnées négatives s'échelonnent de 2 Ma (KB) à 1,4 Ma (COOPERS) ; et le groupe de sites occupant les coordonnées positives occupent une fourchette chronologique qui recouvre celle de l'autre groupe, bien que plus large, allant de 2,5 Ma (KROM-MB2) à 0,9 Ma (SK-MB3).

Une ANOSIM est réalisée selon les groupes de l'axe 1 afin de s'assurer que les différences soient statistiquement significatives (Annexe 19). Le groupe Paranthropus est significativement différent du groupe comportant l'association *Paranthropus-early Homo*, avec une p-value de 0,0273 (Figure 129). Si l'AC met en évidence deux groupes à priori, formés à partir de la présence ou de l'absence d'*early*

Homo, elle ne permet pas d'identifier un gradient ou une structure écologique à partir des espèces. Afin d'identifier les variables qui conduisent à ces différences compositionnelles, les interactions entre espèces sont étudiées, et plus particulièrement au sein de la communauté des carnivores.

4. Les carnivores : des interactions qui conditionnent la présence des homininés ?

Les carnivores sont particulièrement importants pour l'étude de l'évolution des homininés car ils ont certainement impacté leurs comportements de subsistance de trois façons différentes : en tant que prédateur, en tant que compétiteur mais aussi en tant que pourvoyeur de carcasses. Pour comprendre ces relations entre carnivores et homininés, l'identification de la fonction de chaque espèce de carnivore au sein des paléocommunautés est nécessaire. Nous cherchons alors à identifier si la présence des différents genres d'homininés dans les sites est en lien avec des différences structurelles (identification de la niche et des interactions) et des différences compositionnelles (identification des espèces clés de prédateurs).

4. 1. Ethologie des carnivores plio-pléistocènes

La guilde des carnivores plio-pléistocènes comporte une richesse spécifique plus importante que les guildes de carnivores actuelles puisque les familles sont toutes deux fois plus nombreuses, induisant un éventail de comportements et de relations interspécifiques plus large. Sur la base de leur morphologie, les carnivores peuvent être divisés en deux grands groupes : les prédateurs sociaux et les prédateurs solitaires.

4. 1. 1. Les carnivores sociaux

L'ensemble des canidés et des hyénidés sont des espèces, à des degrés divers, dites « coureuses ». Ils immobilisent leur proie seulement à l'aide de leur mâchoire sans possibilité d'utiliser les membres antérieurs pour la maîtriser car ils n'ont pas de capacité au mouvement de supination – rotation externe de l'avant-bras – suffisante (Van Valkenburgh *et al*. 2016). C'est pourquoi la chasse en groupe est favorisée afin de pouvoir prédater des espèces dont la masse corporelle est supérieure à la leur. Les félins au contraire, ont une adaptation à la supination plus importante, doublé de griffes rétractiles (à l'exception du guépard) leur permettant de capturer seuls des proies plus grandes, c'est pourquoi ce sont des espèces solitaires, à l'exception des deux plus grands représentants : *Homotherium* et le lion.

4. 1. 1. 1. *Homotherium* et *Panthera leo*

Le lion est de nos jours le plus grand des carnivores africains et le seul félidé chassant en groupe, ce qui lui confère le plus haut rang trophique. Au Plio-Pléistocène, cette place était occupée par *Homotherium* dont l'estimation de la masse corporelle est de 242,16 kg en moyenne (n= 3). La masse

du plus petit spécimen est de 158,05 kg mais il peut atteindre 285,63 kg, ce qui est supérieur à la masse maximale d'un lion qui est autour de 225 kg pour les représentants actuels (Smuts 1982 *in* Kingdon & Hoffmann 2013). Une estimation de 260,13 kg est faite pour le plus grand lion fossile enregistré à KA. La masse corporelle moyenne pour les individus fossiles de SK-MB1 et KA est de 175,96 kg (n= 4) indiquant des masses similaires aux lions modernes dont la moyenne est de 188 kg pour les mâles et 152 kg pour les femelles (Smuts 1982 *in* Kingdon & Hoffmann 2013).

Les lions pratiquent la chasse coopérative lorsque l'environnement n'est pas optimal ou lors de la capture de grosses proies bien que la chasse en solitaire soit aussi un comportement observé, même s'il est moins courant (Kingdon & Hoffmann 2013). Ils pratiquent la chasse à l'affut se rapprochant le plus possible de leur proie pour ensuite attaquer rapidement. Quant à *Homotherium*, les études morpho-fonctionnelles indiquent un mode de locomotion permettant la pratique de la chasse en groupe, ce qui est une caractéristique unique parmi les machairodontes. Sa morphologie globale est relativement gracile avec une adaptation des membres davantage marquée au déplacement sur de longues distances en raison des membres antérieurs plus longs et plus fins que les membres postérieurs qui sont plus robustes et plus courts. Il a également des capacités de supination réduites et des griffes plus petites (Turner & Anton 1998 ; Lewis & Werdelin 2007). *Homotherium* a donc des capacités de préhension plus réduites que les autres machairodontes avec une capacité à l'endurance plus marquée en raison de l'allongement des apophyses vertébrales des lombaires, laissant penser à une pratique de la chasse collective (Turner & Anton 1998). Toutefois ces adaptations fonctionnelles sont encore sujet à discussion et la structure des membres postérieurs va à l'encontre d'une adaptation à la course. La robustesse et le raccourcissement du calcanéum et du talus témoignerait d'une posture semi-plantigrade (Croitor 2008). La masse imposante d'*Homotherium* aurait permis à un groupe qui coopère de chasser des proies dépassant les 5000 kg pour les estimations maximales. La taille préférentielle se rapproche de celle du lion avec des proies comprises entre 168,74 kg et 844,57 kg dans le cadre d'une chasse collective et des proies comprises entre 52,66 kg et 523,55 kg dans le scénario d'une chasse solitaire (Figure 130). Les lions fossiles ont une taille maximale de proie inférieure à celle d'*Homotherium* qui est estimée à 3900 kg environ. La gamme de taille préférentielle est de 123,27 kg à 779,18 kg pour les chasses coopératives et 47,63 kg à 375 kg pour une chasse solitaire (Figure 130).

A l'instar de l'ensemble des félidés, *Homotherium* et *P. leo* sont des hypercarnivores consommant des tissus mous sans aucune adaptation à la durophagie. Cela est encore plus vrai pour *Homotherium* qui a des canines hypertrophiées, très comprimées et donc fragiles lors du contact dent-os par rapport à un lion aux canines coniques (Van Valkenburgh & Ruff 1987). Cette caractéristique a menée à l'hypothèse selon laquelle les félins à dents de sabre sont incapables de décharner complètement une carcasse, abandonnant d'importantes portions de chair (Palmqvist *et al*. 2007). Toutefois, les incisives sont positionnées en arc-de-cercle et non en ligne comme chez les félidés actuels. Elles sont également bien plus allongées et coniques, notamment pour les troisièmes incisives. Cette morphologie pallie la contrainte des canines hypertrophiées pour pouvoir couper et décharner les

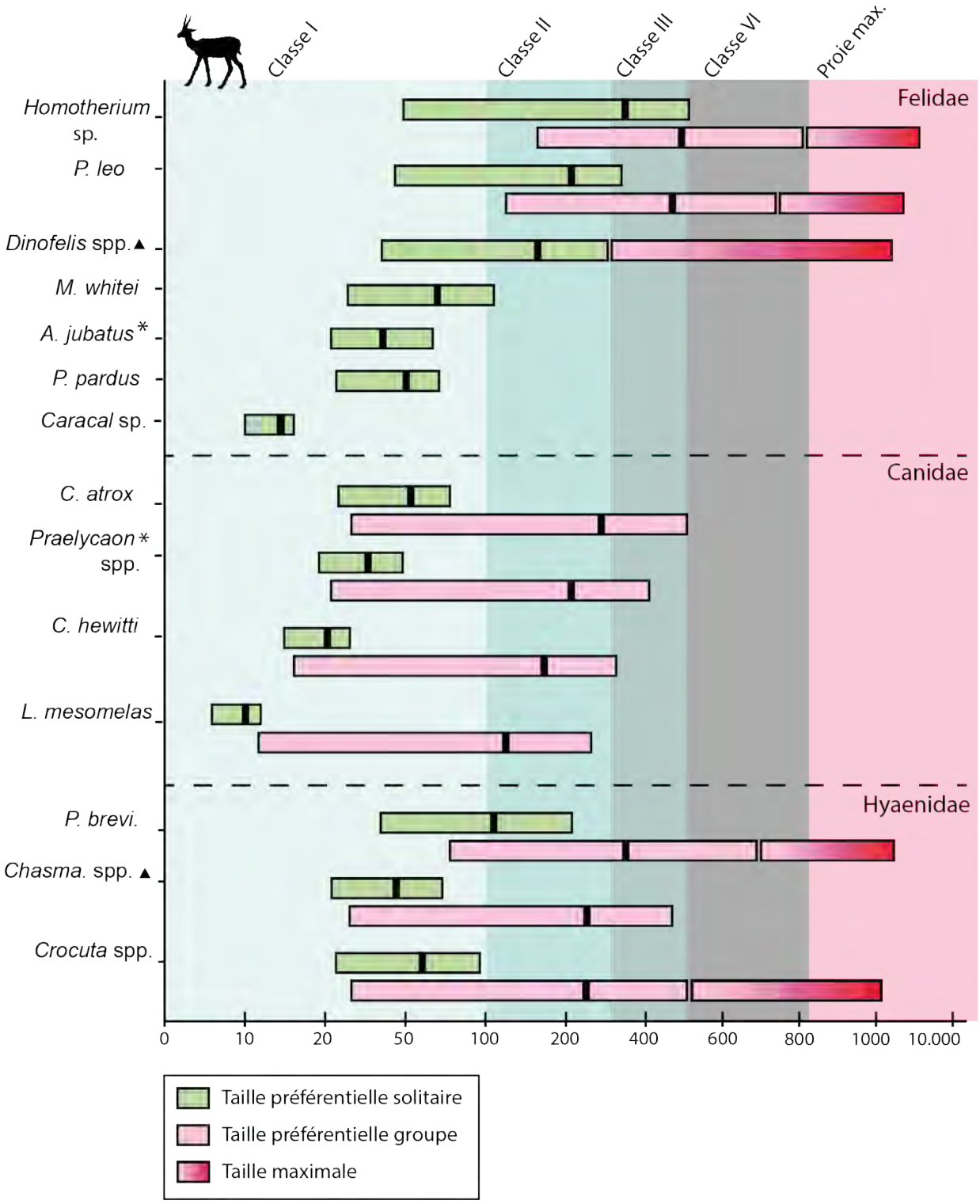


Figure 130. Estimation de la gamme de taille des proies (valeurs minimale, maximale et moyenne) chassées par les carnivores.

*la masse des prédateurs utilisée pour l'équation du calcul des proies préférentielles est calculée à partir de taxons analogues modernes. ▲moyenne des espèces pour le genre.

carcasses, venant nuancer la vision des machairodontes pourvoyeurs de quantités importantes de viande. S'ils ne peuvent accéder aux nutriments intra-osseux, ils auraient pu être des consommateurs efficaces ne laissant pas beaucoup plus de viande sur une carcasse que les grands félins actuels (Domínguez-Rodrigo *et al*. 2022). Il semble toutefois peu plausible qu'ils consomment un peu d'os comme le fait le lion lors du mâchonnement de certaines parties de carcasses pour consommer l'intégralité de la viande présente. *P. leo* exploite l'entièreté des tissus mous disponibles et n'hésite pas à désarticuler et mâchonner. Il mange directement sur le lieu de la mise à mort ou tire sa proie sur de faibles distances (Haas *et al*. 2005). Ce comportement semble exclu pour *Homotherium* en raison des canines hypertrophiées qui rendent compliqué le déplacement d'une carcasse ou partie de carcasse lourde (Turner & Anton 1997).

4. 1. 1. 2. *Pachycrocuta brevirostris* et *Crocuta* spp.

Avec une masse corporelle estimée à 110 kg (Palmqvist *et al*. 2011), *P. brevirostris* est le prédateur social dont la masse est située juste après le lion et *Homotherium*, pesant plus du double de *Crocuta* qui est évaluée à 52,64 kg (n= 4). Ces deux espèces pourraient en revanche avoir des régimes alimentaires convergents en dépit de traits comportementaux distincts. Les membres de *P. brevirostris* sont massifs avec un rapport de proportions entre les membres antérieurs et postérieurs similaire à celui de l'hyène brune qui est un charognard strict (Palmqvist *et al*. 2011). Cette morphologie pourrait être le résultat d'une adaptation au transport de carcasses lourdes sans qu'elles ne traînent au sol. En revanche, cette conformation des membres associée à une masse imposante suppose un animal qui ne pouvait pas couvrir de longues distances (Palmqvist *et al*. 2011). *Crocuta* quant à elle est endurante et peu parcourir 30 à 80 km à la recherche de nourriture (Mills 1990).

Chez *Crocuta*, la morphologie des carnassières indique une adaptation à la découpe de viande tandis que ses prémolaires robustes témoignent de capacités au broyage des os. Cette ambivalence de la denture se retranscrit dans son comportement de prédation qui varie grandement selon le contexte. En moyenne l'hyène tachetée acquiert 60% de sa nourriture par la chasse collective et les 40% restant sont le fruit de kleptoparasitisme (Cooper *et al*. 1999). *P. brevirostris* a des carnassières moins adaptées à la découpe de viande tandis que les prémolaires sont très robustes, indiquant une diète plus durophage que *Crocuta*. C'est pourquoi elle est considérée par une partie des auteurs comme un charognard strict qui ne peut pas parcourir de longues distances à la recherche de carcasses en raison de sa locomotion et de sa masse, kleptoparasitant les prédateurs capables de tuer de grandes proies (Palmqvist *et al*. 2011). Toutefois, il est difficile de considérer qu'un prédateur aussi imposant ne dépende uniquement du charognage ou du kleptoparasitisme et ne chasse pas pour couvrir ses besoins énergétiques (Carbone *et al*. 1999). Dans le scénario d'une chasse coopérative, *P. brevirostris* a une gamme de taille de proie allant de 77,96 kg à 682,97 kg et peut s'attaquer à une taille maximale atteignant les 2400 kg (Figure 130)). *Crocuta* chasse la plupart du temps en petits groupes de 2 à 4 même si elle vit en clan de plusieurs dizaines d'individus (Mills 1990). Elles isolent les ongulés faibles de leur troupeau pour ensuite les éventrer et les mordre aux flancs (Hayssen &

Noonan 2021). La taille de proie estimée pour les spécimens fossiles est comprise entre 38,56 kg et 532 kg pour une chasse collective et entre 40,24 kg et 227,19 kg pour une chasse solitaire (Figure 130). Mills (1990) précise qu'au-delà de 150 kg, les proies sont chassées avec un groupe d'à minima six individus. Enfin, l'hyène tachetée est l'une des quelques espèces dont la taille de proie maximale dépasse la tonne avec une masse estimée à plus de 1100 kg (Figure 130).

4. 1. 1. 3. *Chasmaporthetes* spp. et *Praelycaon* spp.

Le genre *Praelycaon* correspond à un lycaon en voie de spécialisation, avec des caractères moins dérivés que l'espèce actuelle qui est son analogue le plus proche. Sa masse de 29,88 kg (n= 10) est estimée à partir de *L. pictus* en l'absence de carnassière inférieure parmi les spécimens fossile. Toutefois, les autres éléments dentaires attribués à *Praelycaon* intègrent la taille du lycaon actuel. Pour le genre *Chasmaporthetes*, l'estimation de la masse corporelle est de 40,78 kg (n= 3) et est faite à partir de *C. nitidula* car il n'y a pas de carnassière inférieure dans le corpus pour *C. silberbergi*. Cela ne pose pas de problème car il n'y a pas d'évolution de la taille entre les deux formes. Sa locomotion est encore mal comprise mais les membres montrent un mélange de caractéristique féliformes et hyéniformes. Elle est d'ailleurs qualifiée de « hyène féline » en raison de certaines ressemblances avec le guépard (Kurtén 1968). En revanche, les adaptations cranio-dentaires se rapprochent du genre *Lycaon*, notamment par la denture et la morphologie du rostre (Antón *et al.* 2006). Elle est ainsi qualifiée de « *wolf-like ecotype », notamment par* (Croitor & Brugal 2010 ; Rodriguez *et al.* 2012). Phylogénétiquement éloignée des canidés comme des félidés, ces similitudes sont le fait de convergences évolutives. Une aptitude à la course d'endurance, comme chez les lycaons, lui est attribuée car la morphologie crânienne est trop différente du guépard pour induire un même mode de prédation, et donc de locomotion (Antón *et al.* 2006). En outre, la morphologie cranio-dentaire proche de celle des canidés appuie cette hypothèse. Il est donc supposé que *Chasmaporthetes* pratique la chasse coopérative, comme *L. pictus*. Les lycaons chassent en meute et peuvent poursuivre leur proie sur quelques kilomètres avant la capture. Un individu mord et retient la proie au flanc pendant que les autres membres de la meute la tue par éviscération (Kingdon & Hoffmann 2013). Comme tous les canidés ils n'ont pas la préhension pour immobiliser une proie seule tandis que la morphologie du rostre ne leur permet pas de pratiquer une morsure par étouffement mais par arrachement sans prise sur la proie, ce qui nécessite la coopération de plusieurs individus. Toutefois des différences dans la denture de *Chasmaporthetes*, avec des prémolaires plus robustes supposent un comportement de charognage qui n'est pas connu chez les lycaons (Creel & Creel 2002 *in* Antón et al. 2006). D'ailleurs les lycaons ne transportent pas leur proie ou seulement des morceaux de petite taille tandis que *Chasmaporthetes*, avec des adaptations durophages, a une force dans la mâchoire lui permettant probablement le déplacement de morceaux plus volumineux (Lewis 1997). La taille des proies estimée pour *Chasmaporthetes* s'étend de de 30,42 kg à 479,77 kg pour une chasse collective et de 24,62 kg à 71,96 kg pour une chasse solitaire (Figure 130). Le lycaon a une gamme de proie similaire pour la chasse collective allant de 22,93 kg à416,09 kg tandis que les proies sont plus petites et comprises entre 19,72 kg à 47,52 kg pour une chasse solitaire (Figure 130). Le lycaon

ne constitue pas de caches de nourriture et se nourrit sur place. Ce comportement est compliqué à restituer pour *Chasmaporthetes* pour laquelle on peut supposer qu'elle déplace plus facilement des proies (car capacités durophages) sans qu'elle ne constitue forcément d'accumulation comme l'hyène brune (car capacités à la découpe rapide de viande).

4. 1. 1. 4. *Canis atrox* et Canis hewitti

Le plus grand représentant du genre *Canis* est *C. atrox* dont la masse corporelle est estimée à 46,53 kg (n= 1). Sa masse corporelle intègre la variation propre à *C. lupus* dont les masses s'étendent de 20 kg à 80 kg (Mech 2004). Bien que n'ayant pas de matériel postcrânien pour *C. atrox*, la locomotion des canidés n'est pas aussi variable que celle des félidés (grimpeur, sprinter, polyvalent et préhenseur) pour lesquels elle induit des différences comportementales notables. L'ensemble des canidés sont des coureurs, la seule différence étant que les grands canidés tendent à être plus endurants que les canidés de taille moyenne. Ainsi, *C. atrox* est considéré comme endurant. En plus de sa taille corporelle, sa morphologie dentaire comporte des similitudes avec celle du loup. C'est pourquoi ce dernier est utilisé comme analogue concernant ses adaptations comportementales. Le loup est ubiquiste et peu occuper des environnements fermés comme ouverts. Chassant en meute, il consomme des proies allant des élans (270 kg – 771 kg, Myers *et al.* 2025) aux castors (13 kg – 35 kg, Myers *et al.* 2025). Le loup est également une espèce susceptible de pratiquer le vol de proies et le charognage. Dans certains contextes où il est le prédateur apex, notamment en l'absence de *Puma concolor*, il monopolise les carcasses au détriment du coyote *Canis latrans* notamment (Klauder *et al.* 2021). La gamme de taille des proies chassées par *C. atrox* est estimée entre 34,37 kg et 506,79 kg dans le cadre d'une chasse collective et 26,84 kg à 84,85 kg lors d'une capture en solitaire (Figure 130).

Le second représentant du genre *Canis* est *C. hewitti* dont la masse corporelle est estimée à 22 kg (n= 9). Il n'existe pas d'analogue moderne à *C. hewitti*. Ce dernier est plus grand que le coyote dont les plus grands individus atteignent les alentours de 20 kg mais reste plus petit que le loup, dont la taille moyenne estimée est de 48,14 kg (n= 49). Les adaptations morphologiques de sa denture sont tout à fait particulières puisqu'elle mélange des spécialisations à la découpe de la viande (notamment les cuspides antérieures des prémolaires) tout en conservant une capacité à la durophagie (molaires et talonide de la m1). Ces observations morphologiques le place assez nettement entre le chacal (kleptoparasite) et le lycaon (chasseur). Ainsi, comme pour tous les canidés, il est considéré comme prédateur social. Sa masse corporelle et la part sécante de sa denture laissent supposer un animal chassant préférentiellement pour subvenir à ses besoins, tout en complétant certainement sa diète avec des stratégies d'acquisition plus opportunistes si le contexte le permet. La gamme de taille des proies chassées par *C. hewitti* est estimée entre 17,60 kg et 354,51 kg dans le cadre d'une chasse collective et 14,99 kg à 30,11 kg lors d'une capture en solitaire (Figure 130).

4. 1. 1. 5. *L. mesomelas*

Le chacal à chabraque est le plus petit des prédateurs de la guilde des carnivores pratiquant la chasse en groupe. Sa masse corporelle est estimée à 13,85 kg (n= 15). Sa denture est le reflet d'un régime omnivore extrêmement variable (Thabard & Fourvel 2025). Généraliste et opportuniste, il chasse soit seul ou en couple, soit en groupe (Hayward *et al*. 2017). Les chacals à chabraque consomment des invertébrés, insectes et petits mammifères mais leurs proies préférentielles sont les ongulés de petite à moyenne taille, capturées lors de chasses coopératives (Hayward *et al*. 2017). La taille de proie estimée s'étend de 11,92 kg à 258,63 kg (Figure 130). Ce mésoprédateur est néanmoins caractérisé par une grande flexibilité alimentaire et comportementale en fonction des carnivores apex présents, ainsi qu'en fonction de la taille du groupe qui conditionne les schémas de prédations. Lorsque des prédateurs apex sont présents dans son environnement, le kleptoparasitisme sur de grandes carcasses d'ongulés devient sa ressource principale. Les préférences alimentaires du chacal à chabraque sont en fait à interpréter en fonction de la guilde de carnivores (Fourie *et al*. 2015). Enfin, c'est un coureur généraliste qui transporte des portions de carcasses de petite taille jusqu'à sa tanière, notamment pour nourrir ses petits (Klare *et al*. 2010).

4. 1. 2. Les carnivores solitaires

Les félins ne sont pas soumis aux mêmes contraintes morphologiques que les hyénidés ou les canidés et un individu seul peut maîtriser une proie plus grande que lui sans difficulté. Cette capacité de préhension et de maîtrise d'une proie les mènent à pratiquer un mode de chasse en solitaire (Van Valkenburgh *et al*. 2016).

4. 1. 2. 1. *Dinofelis* spp. & *M. whitei*

Il s'agit des deux prédateurs pratiquant la chasse à l'affût avec préhension de la proie par les pattes avant. La masse corporelle de *Dinofelis* est estimée à 144,34 kg (n= 7) et celle de *M. whitei à 54,44 kg (n= 3)*. Ils ont des membres antérieurs plus courts et robustes que les membres postérieurs qui sont plus longs et plus élancés (Turner & Anton 1998). Ce ratio suppose une capacité moins développée au saut que les félins actuels qui possèdent des membres postérieurs proportionnellement plus longs que les antérieurs (Christiansen & Adolfssen 2007). Ce trait morphologique est corroboré par une ossature massive aux insertions musculaires fortement développées. Il est donc supposé qu'ils ne constituent pas de cache dans les arbres (Lewis 1997). Les membres antérieurs montrent des adaptations à exercer une grande capacité de force, tandis que les membres postérieurs montrent des adaptations particulières aux contraintes de charges (Werdelin & Lewis 2001; Christiansen & Adolfssen 2007). Il est ainsi supposé que ce sont des chasseurs solitaires ayant une approche furtive suivie d'une course courte pour charger et capturer la proie, la faire tomber et l'immobiliser au sol de leurs pattes avant puissantes tout en étant ancrés fermement sur leurs pattes arrière (Turner & Anton 1998). La gamme de taille de proie estimée pour *Dinofelis* est comprise entre 44,51 kg et 304,19 kg et celle de *M. whitei* est comprise entre 29,17 kg et 102,59 kg (Figure 130). En revanche *Dinofelis* a

une gamme de taille maximale estimée à plus de 1300 kg lui permettant de prédater de la mégafaune (Figure 130). Tout comme pour *Homotherium*, *M. whitei* ne devait pas avoir la capacité à traîner de proies en raison de ses canines hypertrophiées, comprimées et donc fragiles (Turner & Anton 1997). *Dinofelis*, aussi appelé « faux félins à dents de sabre », a des canines moins développées et moins comprimées. Il s'agit du machairodonte le plus « *Panthera-like » mais aucune analogie n'est faite car il n'y a pas de convergence morphologique suffisante pour supposer un comportement de tirage semblable à celui du lion.*

4. 1. 2. 2. *Panthera pardus* et *Acinonyx* spp.

Le léopard et le guépard sont les deux prédateurs solitaires modernes de grande taille. *P. pardus* a une masse estimée de 42,49 kg. Pour *A. jubatus* la masse estimée de 36,87 kg est obtenue à partir de spécimens actuels car il n'y a pas de m1 fossiles dans le corpus. Les éléments dentaires et squelettiques s'intègrent aux valeurs du guépard moderne. L'unique m1 enregistrée est celle du spécimen SK357 de Swartkrans Mb.1, or il est placé en *Acinonyx* sp. en raison de dimensions largement supérieures à celles du guépard actuel et se rapprochant du guépard fossile européen, *A. pardinensis*. Sa masse est estimée à 63,76 kg. L'estimation de la gamme de taille des proies du léopard prédit des proies allant de 25,26 kg à 75,79 kg tandis que la gamme de taille d'*A. jubatus* est comprise entre 23,03 kg et 63,19 kg (Figure 130). L'estimation n'est pas faite pour *Acinonyx* sp. (SK357) car il s'agit certainement d'un individu extrême qui n'est pas représentatif d'une population puisque l'ensemble des restes attribués au guépard ont des proportions similaires à la forme actuelle. Le léopard pratique la chasse à l'affût. Il peut lui arriver de grimper aux arbres pour déloger des primates mais ces derniers ne représentent pas plus de 5-6% de sa diète (Kingdon & Hoffmann 2013). Les carcasses de grande taille sont consommées sur plusieurs jours et souvent dissimulées dans des arbres. Ainsi, le léopard est capable de traîner sa proie sur plusieurs centaines de mètres (jusqu'à 762 m) avec une distance moyenne de 140 m (Kingdon & Hoffmann 2013). Le guépard quant à lui est une exception parmi les félins car il ne pratique pas la chasse à l'affût. Adapté au sprint, c'est le seul félidé à ne pas avoir de griffes rétractiles : les proies sont poursuivies sur de courtes distances à grande vitesse (jusqu'à 110 km/h). Les mâles peuvent chasser en petits groupes (Kingdon & Hoffmann 2013). Les guépards sont capables de manger très vite afin de limiter les risques de vol par les lions, léopards, hyènes et chacals car ils ne défendent que rarement leur proie (Kingdon & Hoffmann 2013). Les proies sont consommées sur place ou traînées vers un abri à proximité directe mais ils ne reviennent pas consommer à différentes reprises les carcasses, contrairement aux léopards (Kingdon & Hoffmann 2013).

Deux autres taxons, non pris en compte dans l'analyse, sont présents parmi les félins de taille moyenne. Le nouveau genre de Makapansgat Mb.3 fait la taille d'un guépard mais son anatomie postcrânienne est complètement inconnue car il est décrit seulement à partir d'éléments dentaires.

Quant au nouveau genre de Kromdraai Mb.2, de la taille de *P. concolor*, il est décrit à partir de matériel dentaire auquel est associé un squelette subcomplet. Toutefois ce dernier n'étant pas encore étudié, aucune inférence comportementale ne peut être faite.

4. 1. 2. 3. *Caracal*

L'estimation de masse corporelle de *Caracal* est de 16,64 kg et sa taille de proie associée s'étend de 10,51 kg à 17,83 kg. Comme tous les félins solitaires à l'exception du guépard, le caracal pratique la chasse à l'affût en se rapprochant le plus possible de sa proie. La particularité de l'espèce est sa capacité à bondir sur ses proies (Kingdon & Hoffmann 2013). Les plus grosses prises peuvent être traînées dans des caches à proximité directe du lieu de mise à mort. En revanche le caracal n'effectue pas de cache dans les arbres (Kingdon & Hoffmann 2013). La gamme de taille des proies prédatées par Caracal est estimée entre 10,51kg et 17,83kg (Figure 130).

Un autre taxon de plus petite taille est présent à Makapansgat Mb.3. Il s'agit d'un genre indéterminé (décrit par Reed (1996) comme *Felis brickilli*), de la taille d'un lynx, qui est exclu de l'analyse en l'absence de matériel postcrânien connu.

4. 1. 3. Les mésocarnivores non-chasseurs

Les carnivores qui acquièrent leur nourriture par le biais du charognage strict (ou charognage passif) ne chassent pas de grands mammifères, à l'exception de captures opportunistes de petits mammifères au gré de leurs déplacements. Ces carnivores ont toutefois des interactions avec les taxons à la diète davantage carnée puisqu'ils consomment les carcasses. Il s'agit de l'hyène brune (*Parahyaena* spp.) et des deux taxons de canidés opportunistes, *L. adusta* (chacal à flancs rayés) et du chien viverrin (*Nyctereutes* spp.).

4. 1. 3. 1. *Parahyaena* spp.

La masse corporelle de *P. makapani* est estimée à 23,05 kg (n= 16) et celle de *P. brunnea* à 38,27 kg (n= 5). Il est constaté une augmentation de la masse corporelle des taxons fossiles jusqu'aux hyènes brunes actuelles qui pèsent une quarantaine de kilos en moyenne (Kingdon & Hoffmann 2013). L'hyène brune est une coureuse généraliste capable de couvrir de grandes distances à la recherche de nourriture (Kingdon & Hoffmann 2013). Avec une denture durophage, les carcasses constituent son principal apport en nourriture, notamment celles d'ongulés (Kingdon & Hoffmann 2013). Elle complémente sa diète avec des fruits, des insectes et des œufs. Occasionnellement, elle peut pratiquer une chasse non spécialisée et opportuniste qui ne cible que des petits mammifères et qui s'avère infructueuse dans la majorité des cas (Kingdon & Hoffmann 2013). Elles rapportent la nourriture aux tanières de mise-bas créant ainsi de vastes accumulations osseuses et les surplus

alimentaires sont fréquemment mis en cache (Skinner 2006 ; Kingdon & Hoffmann 2013). Grâce à la force de leurs mâchoires et de leurs membres antérieurs plus allongés, le déplacement de carcasses n'impacte pas leur locomotion.

4. 1. 3. 2. *Lupulella adusta* & *Nyctereutes* spp.

La masse corporelle du chacal à flancs rayés est estimée à 9,14 kg (n= 2) et celle du genre *Nyctereutes* à 10,41 kg (n= 8). Ces deux canidés de petite taille sont des opportunistes hypocarnivores qui ne pratiquent pas de chasses organisées. Ils ont un régime alimentaire similaire constitué de petits mammifères, reptiles, oiseaux insectes et charognes, le tout complémenté par des plantes et des fruits (Ward & Wurster-Hill 1990 ; Kingdon & Hoffmann 2013). Le chacal à flancs rayés se nourrit en majorité de manière solitaire, comme *Nyctereutes*, bien qu'il puisse occasionnellement charogner en groupe sur les proies de grands prédateurs. Toutefois, cela reste rare car elles sont généralement monopolisées par le chacal à chabraque dont la diète est plus carnée (Loveridge & Macdonald 2003 ; Kingdon & Hoffmann 2013).

Ces carnivores opportunistes et/ou charognards ne sont pas pris en compte dans le décompte des ratios proie-prédateur puisque la chasse n'est pas leur mode d'acquisition principal de la nourriture et qu'ils prélèvent sur des carcasses prédatées par d'autres carnivores ou mortes naturellement.

4. 2. Ratios proie-prédateur et biomasses : des pressions de compétition différentes selon les homininés présents ?

Les classes de taille vont permettre d'évaluer la pression de compétition à partir de ratios proie-prédateur selon les préférences alimentaires de chaque taxon de prédateurs. Pour se faire, elles sont basées sur la taille maximale des proies préférentielles estimées à partir de l'équation de Van Valkenburgh *et al*. (2016) (Figure 131) (Annexe 25). Ainsi, les classes de taille rassemblent les prédateurs susceptibles de rentrer en compétition pour la ressource car contraints par leur taille et leur mode de chasse : ils ne peuvent pas capturer de proies au-delà d'une certaine taille en raison de contraintes morphologiques mais doivent optimiser leur ratio dépense énergétique-proie chassée. Ils cherchent à capturer la plus grosse proie possible sans danger (Hayward & Kerley 2005).

La taille maximale des proies préférentielles est choisie car ce sont les proies « typiques » qui sont le plus facilement accessibles. La valeur maximale est discriminante car au-delà de ce seuil, le prédateur prend plus de risques ou n'a plus la capacité de chasser la proie. Cela permet d'évaluer quels prédateurs sont susceptibles d'entrer préférentiellement en compétition (Annexe 26) ; (Annexe 27).

La première classe est constituée de *Caracal* sp., *P. pardus*, *Acinonyx* spp. et *M. whitei* qui chassent des proies pesant jusqu'à 100 kg (Figure 131). Elle rassemble tous les félins de taille moyenne qui sont des chasseurs solitaires et dont la taille de la proie choisie dépend avant tout de leur masse

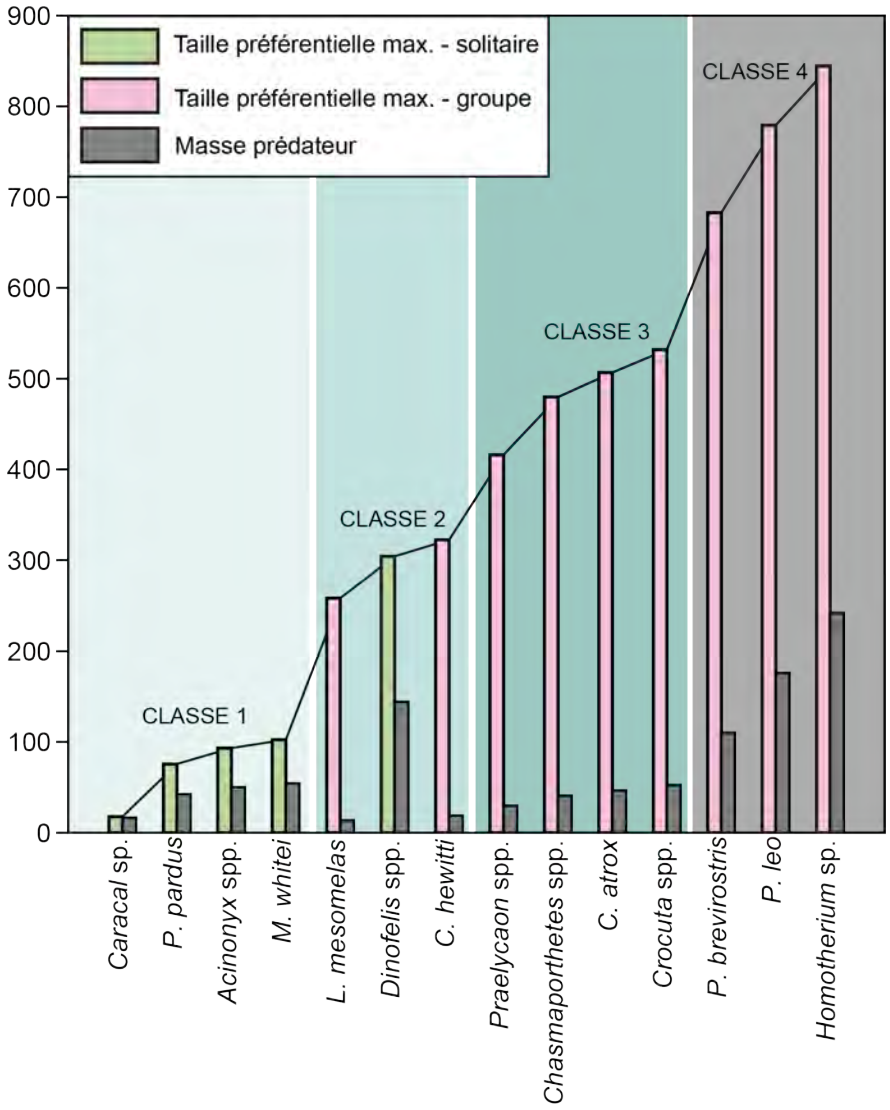


Figure 131. Classe de taille des carnivores déterminées à partir de la gamme de taille préférentielle des proies.

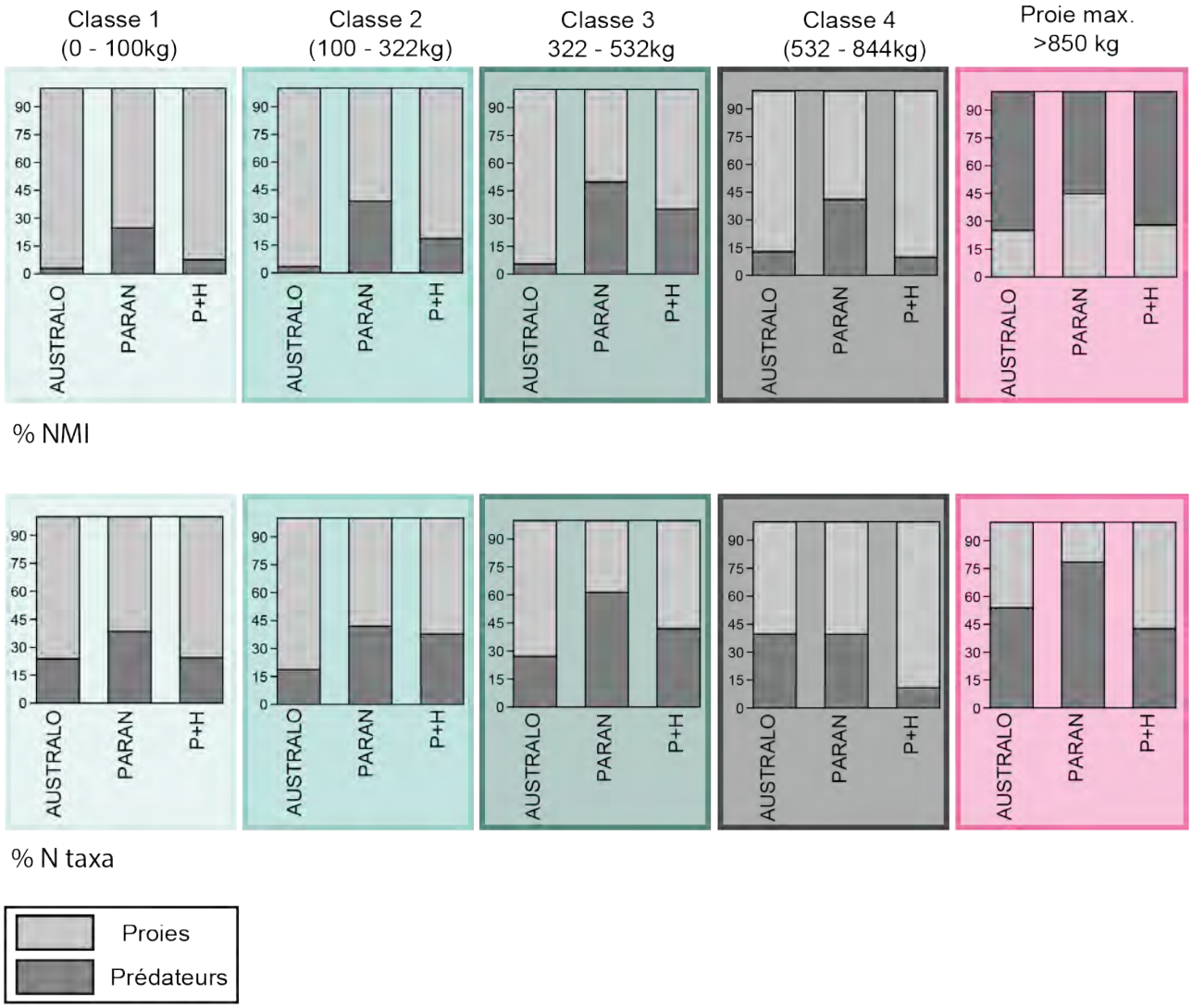
corporelle. La seconde classe de taille comporte *L. mesomelas*, *Dinofelis* spp. et *C. hewitti* qui peuvent prédater des proies allant jusqu'à 320 kg (Figure 131). La troisième classe concerne *Praelycaon* spp., *Chasmaporthetes* spp., *C. atrox* et *P. brevirostris* dont la taille maximale de proie est estimée à 530 kg. Enfin, la classe 4 composée de *P. brevirostris*, *P. leo* et *Homotherium* sp. dont la proie maximale atteint 840 kg environ (Figure 131). Les classes 2 et 3, à l'exception de *Dinofelis* spp. qui est un chasseur solitaire, regroupent les espèces de hyénidés et de canidés de moyenne taille à plus grande taille avec *C. atrox* et *Crocuta* spp. Ces dernières sont des espèces sociales qui chassent préférentiellement en groupe. Toutefois, il ne faut pas omettre la possibilité de chasse solitaire ou en couple selon l'environnement et les relations biotiques. La classe 4 concerne les plus grands carnivores de la guilde qui sont tous des prédateurs sociaux. Les estimations des gammes de taille des proies préférentielles indiquent que les plus grands carnivores ne prédateront pas au-delà de 850 kg, or la mégafaune est largement présente dans les écosystèmes du Plio-Pléistocène et peut

constituer une ressource de repli (Van Valkenburgh *et al*. 2016). C'est pourquoi la classe de taille des proies maximales est calculée : sept carnivores sont capables de chasser des proies au-delà de 850 kg : *Homotherium* sp., P. *brevirostris*, *P. leo*, *Crocuta* spp et *C. atrox* en raison de leur masse corporelle et de la pratique de la chasse collective ; ainsi que *Dinofelis* spp. et *M. whitei* en raison de leur masse corporelle et de leur capacité de préhension développée, permettant la capture de très grosses proies. Parmi cette catégorie, 5 d'entre eux ont la capacité de capturer de la mégafaune, c'est-à-dire des proies au-delà d'une tonne. Il s'agit de l'ensemble des prédateurs de la classe 4 aux côtés de *Crocuta* spp. et *Dinofelis* spp (Figure 131) (Annexe 28) ; (Annexe 29).

L'équation tend toutefois à surestimer les tailles maximales de proie consommées lorsque l'on compare avec les données écologiques actuelles (Hayward & Kerley 2005 ; Hayward 2006 ; Hayward *et al*. 2006, 2006, 2006, 2017). Cela est normal car elle établit une relation allométrique entre la masse des prédateurs et celle des proies chassées : il y a une corrélation positive où la taille de la proie chassée augmente en fonction de la taille du prédateur. Or, l'équation ne prend pas en compte les variables comportementales et environnementales (couvert végétal, abondance et répartition des proies, taille du groupe de prédateurs, comportements anti-prédation…) qui amènent au choix de la proie par le prédateur. Ces variables les poussent à capturer des proies dont la taille est inférieure aux limites maximales au profit de proies « rentables ». Selon la stratégie optimale de recherche de la nourriture, les prédateurs vont chercher à capturer des proies dont le rapport entre la valeur calorique obtenue et l'énergie dépensée pour sa capture sera le plus élevé possible (Stephens & Krebs 1987). Il s'agit de la taille optimale qui ne peut être connue que par l'observation empirique. Le calcul est une simplification qui estime la taille maximale de la proie selon le seul critère de la masse du prédateur. Par souci de cohérence, les gammes de taille sont toutes estimées à partir de l'équation, y compris pour les espèces modernes. La gamme de taille des prédateurs solitaires actuels (léopard, guépard) est en moyenne surestimée de 21,5 kg tandis que la gamme de taille des prédateurs sociaux actuels (lycaon, hyène tachetée, lion) est en moyenne surestimée de 263 kg. Pour le chacal à chabraque dont la taille de proie maximale est estimée à 258 kg, les données écologiques indiquent qu'il évite les proies au-delà de 120 kg (Hayward *et al*. 2017).

L'établissement des classes de taille évalue plus finement la pression de compétition et questionne la structure du réseau trophique, que ce soit lié à des processus descendants où les carnivores structurent les ressources par la prédation ou ascendants dans le cas où c'est la disponibilité des ressources qui contrôle la structure des carnivores.

Pour le groupe « AUSTRALO », le ratio proie-prédateur à partir du NMI indique un nombre important de proies, depuis 32,75 proies par prédateur pour la classe de taille 1 jusqu'à 6,71 proies par prédateur pour la classe de taille 4 (Figure 132). Avec respectivement 32,75 et 28,17 proies par prédateur, les classes de taille 1 et 2 représentent un nombre élevé de proies. Ces ratios sont largement supérieurs à ceux des groupes « PARAN » et « P+H ». Le premier groupe comporte 3,05 proies par prédateur pour la classe 1 et 1,64 proies par prédateur pour la classe 2 ; tandis que le second groupe en recense



Ratio Proies / Prédateurs	AUSTRALO		PARAN		P+H	
	NMI	N taxa	NMI	N taxa	NMI	N taxa
Classe 1	32,75	3,20	3,05	1,60	12,46	3,09
Classe 2	28,17	4,33	1,64	1,38	4,76	1,64
Classe 3	16,67	2,67	1,07	0,63	1,85	1,38
Classe 4	6,71	1,50	1,29	1,50	4	8
Proie max.	3	0,86	1,24	0,27	2,55	1,33

Figure 132. Ratios proie-prédateur par classes de taille des proies préférentiellement chassées par les carnivores selon leur masse corporelle.

12,46 pour la classe 1 et 4,76 pour la classe 2 (Figure 132). Une surestimation du NMI est possible pour les classes de taille 1 et 2 du groupe « AUSTRALO » car lorsque l'on regarde le ratio à partir du nombre de taxons, la diversité spécifique est la même que pour le groupe « PARAN » et « P+H » avec environ 3 espèces proies pour une espèce de prédateur (Figure 132).

Le groupe « PARAN » a un ratio proie-prédateur faible, indiquant un nombre réduit d'individus : il n'y a pas plus de 3,05 proies par prédateur (Figure 132). La diversité spécifique des proies est également plus faible pour l'ensemble des classes de taille car il n'y a pas plus de 1,6 espèces de proies pour une espèce de prédateur (Figure 132).

Enfin, le groupe « P+H » comporte des ratios moins contrastés. La classe de taille 1 est proche de celle du groupe « AUSTRALO » en termes de diversité spécifique avec environ 3 espèces de proie pour un prédateur. En outre, si l'on tient compte de la probable surestimation du NMI pour le site de MAKA-MB3 dans le groupe « AUSTRALO », le ratio tend à être similaire avec 12,46 proies par prédateur pour le site « P+H ». Les classes de taille 2 et 4 comportent une abondance modérée de 4,76 et 4 proies par prédateur tandis que la classe de taille 3 est celle avec la plus faible abondance de 1,85 proies par prédateur (Figure 132).

Ainsi, il est possible de conclure que les sites où évoluent les paranthropes sont faibles en nombre de proies par prédateur pour l'ensemble des classes de taille (Figure 132). C'est également le groupe de site comprenant la plus faible diversité de proies avec en moyenne 12,3 espèces mais la plus forte diversité de prédateur avec en moyenne 10 taxons. En revanche, le groupe de sites « AUSTRALO » et « P+H » ont en moyenne respectivement 7,5 et 8 taxons de prédateurs seulement pour 21,5 et 17 taxons de proies.

Enfin, concernant les prédateurs capables de chasser les plus grandes proies, dont la mégafaune, c'est à nouveau le groupe « AUSTRALO » qui a la plus forte abondance de proies avec 3 individus par carnivore, suivi de près par le groupe « P+H » avec 2,55 proies puis le groupe « PARAN » qui est à nouveau le moins abondant avec 1,24 proies (Figure 132).

Ces ratios montrent que les sites à paranthropes sont ceux avec la pression de compétition la plus forte tandis que les sites à australopithèques ont une pression de compétition faible. Les sites comportant l'association *Paranthropus- early Homo* indiquent une pression plus modérée à l'intermédiaire des deux autres groupes (Figure 132).

Afin d'estimer si les différences de pression pour l'accès aux ressources entre les groupes sont signe d'une compétition interspécifique forte, les biomasses pour les proies et les prédateurs sont calculées. Un ratio en est fait puis est comparé au seuil de 10000 kg de proies nécessaires aux besoins de 90kg de prédateurs sur une aire de 100 km^2, équivalant à 111 kg de proies par kg de prédateur (Carbone & Gittleman 2002) (Figure 134). Enfin, l'aire des assemblages fossiles étant inconnue, la loi des 10% de Lindeman (1942) est appliquée afin de s'assurer que les biomasses fossiles estimées

	Biomasse conso. primaires	→	Biomasse conso. tertiaires	= ~10% × ~10% = ~1% (± 1)
«AUSTRALO»	2.582.296,5	⟶	11.758,9	= 0,49
«PARAN»	1.791.974,7	⟶	22.737,4	= 1,4
«P+H»	4.385.512,7	⟶	22.852,7	= 0,54

Figure 133. Ratio consommateurs primaires-consommateurs tertiaires selon la loi des 10% de Lindeman.

Ratio $\frac{\text{Biomasse proies}}{\text{Biomasse prédateurs}}$	Biomasses estimées	Biomasses brutes
AUSTRALO	219,60	62,27
PARAN	78,81	10,45
P+H	191,91	35,42

Figure 134. Ratio des biomasses des proies-biomasse des prédateurs (biomasse brute et estimée).

à partir des équations de régression soient représentatives d'une réalité écologique. Elle stipule l'existence d'un rapport moyen d'environ un dixième entre l'énergie totale (biomasse) d'un niveau trophique donné et celle du niveau directement inférieur. Ainsi, pour les super-prédateurs, le ratio de biomasse attendu vis-à-vis des herbivores est d'environ 1% (± 1 ordre de grandeur) (Lindeman 1942 ; Odum 1971) (Figure 133).

Les ratios des biomasses brutes sont calculés à partir du NMI des assemblages et ils ne peuvent pas être comparés directement au seuil des 111 kg (Figure 134). En effet, ces biomasses ne sont pas représentatives d'un écosystème complet puisqu'elles résultent d'accumulations faites par les prédateurs (tanières) ou d'accumulations naturelles (aven). Le nombre de spécimens sélectionnés et accumulés par un prédateur ou le nombre de taxons tombés de manière aléatoire dans une faille ne peut être représentatif de la biomasse complète de l'environnement direct. De plus, selon l'agent accumulateur, les assemblages ont des compositions variables avec des sélections effectuées sur certains types de proies et éléments anatomiques (Brain 1981).

Afin d'avoir une estimation plus proche d'une réalité écologique non biaisée, des biomasses sont calculées à partir de densité de population estimées en fonction de la taille corporelle des taxons (Figure 134). L'ensemble des biomasses brutes sont évidemment inférieures aux biomasses estimées et toutes en-dessous du seuil des 111 kg. Le groupe de sites « AUSTRALO » est celui avec la plus forte biomasse brute (62,27 kg de proies par kg de prédateur), suivi du groupe « P+H » avec 35,42 kg de proies et enfin le site « PARAN » dont le ratio est très faible par rapport aux autres groupes, avec

seulement 10,45 kg de proies par kg de prédateur (Figure 134). Il est intéressant de constater que les biomasses estimées suivent la même tendance : le groupe « AUSTRALO » a un ratio de 219,60 kg, le groupe « P+H » un ratio de 191,91 kg et le groupe « PARAN » un ratio de 78,81 kg (Figure 134).

Ainsi, les biomasses estimées indiquent que les groupes de sites « AUSTRALO » et « P+H » sont en mesure de subvenir aux besoins des carnivores présents tandis que le groupe « PARAN » montre une forte pression de compétition avec seulement 78,81 kg de proies par kg de prédateur en-dessous du seuil des 111 kg. En outre, les assemblages fossiles semblent représentatifs de tendances structurelles, en dépit des biais taphonomiques, puisque les ratios estimés à partir des biomasses brutes (NMI) suivent la même tendance que ceux obtenus à partir des biomasses dont les densités sont estimées. Cela indique que les accumulations fossiles sont suffisamment représentatives de tendances structurelles dans l'écosystème pour que les différences d'abondance reflètent des différences de pressions de compétition.

4. 3. Les histogrammes éthologiques : des comportements différents selon les homininés ?

Les histogrammes éthologiques vont permettre de déterminer si des différences dans les adaptations comportementales sont perceptibles. Quantifier la locomotion, le mode d'acquisition des ressources, la diète et le transport des carcasses en fonction de la présence des espèces d'homininés peut aider à comprendre comment ces derniers s'intègrent au sein de la guilde des carnivores (Tableau 73).

Le trait comportemental assigné pour chaque taxon correspond aux comportements majoritaires et récurrents car les carnivores peuvent adopter différentes stratégies d'acquisition de la nourriture en fonction des interactions inter- et intraspécifiques et des pressions de leur environnement (Pereira *et al*. 2014). C'est pourquoi la distinction entre prédateur et charognard est parfois trompeuse car la réalité écologique est un continuum de comportements allant des prédateurs les plus stricts qui ne mangent que les animaux qu'ils ont tués (p. ex., le guépard) à ceux qui consomment principalement des carcasses (p. ex., l'hyène brune). De plus, la plupart des prédateurs ne laisseront pas passer l'occasion de consommer de la viande s'ils trouvent par hasard une carcasse (Pereira *et al*. 2014). Par exemple, les lions charognent jusqu'à 8,8% de leur nourriture (Kingdon & Hoffmann 2013) mais ne seront pas catégorisés comme charognards car ce n'est le reflet ni de leur adaptation morphologique, ni de leur mode d'acquisition principal de nourriture.

Pour la variable de la locomotion, l'ensemble des groupes de sites sont dominés par un nombre important de spécimens coureurs généralistes (*P. brevirostris, Parahyaena* spp., *C. hewitti*, *Lupulella* spp., *Nyctereutes* spp.) avec 45,98% pour le groupe « P+H », 38,75% pour le groupe « PARAN » et 68,25% pour le groupe « AUSTRALO ». Ce dernier a une fréquence supérieure à celle des deux autres groupes en raison de la surreprésentation des individus de *P. makapani* dans le site MAKA-MB3 (NMI= 26) par rapport aux autres sites du corpus qui recensent entre un et cinq individus de *P. brunnea*.

Taxon	Locomotion	Acquisition de la nourriture	Diète	Transport de la nourriture
Homotherium sp.	Préhenseur	Chasse à l'affut groupe	Hypercarnivore strict	Aucun
P. leo	Polyvalent	Chasse à l'affut groupe	Hypercarnivore strict	Tirage
Dinofelis spp.	Préhenseur	Chasse à l'affut solitaire	Hypercarnivore strict	Aucun
M. whitei	Préhenseur	Chasse à l'affut solitaire	Hypercarnivore strict	Aucun
P. pardus	Grimpeur	Chasse à l'affut solitaire	Hypercarnivore strict	Cache
Acinonyx spp.	Sprinteur	Course-poursuite	Hypercarnivore strict	Aucun
Caracal sp.	Grimpeur	Affut solitaire	Hypercarnivore strict	Aucun
Chasmaporthetes spp.	Endurant	Chasse en groupe	Hypercarnivore mixte	Grosses portions, locomotion normale
P. brevirostris	Généraliste	Chasse en groupe	Hypercarnivore mixte	Grosses portions, locomotion normale
Crocuta spp.	Endurant	Chasse en groupe	Hypercarnivore mixte	Grosses portions, locomotion normale
Parahyaena spp.	Généraliste	Charognard	Mésocarnivore durophage	Grosses portions, locomotion normale
Praelycaon spp.	Endurant	Chasse en groupe	Hypercarnivore mixte	Petites portions, locomotion normale
C. atrox	Endurant	Chasse en groupe	Hypercarnivore mixte	Petites portions, locomotion normale
C. hewitti	Généraliste	Chasse en groupe	Mésocarnivore carnivore	Petites portions, locomotion normale
L. mesomelas	Généraliste	Chasse en groupe	Mésocarnivore carnivore	Petites portions, locomotion normale
L. adusta	Généraliste	Charognard occasionnel	Hypocarnivore	Occasionnel
Nyctereutes spp.	Généraliste	Charognard occasionnel	Hypocarnivore	Occasionnel

Tableau 73. Tableau des variables pour les histogrammes éthologiques.

Le groupe « P+H » est celui avec le plus de grimpeurs (*P. pardus*, *Caracal*) avec 22,99% d'individus tandis que les groupes « AUSTRALO » et « PARAN » en regroupent moins : respectivement 12,70% et 11,25% (Figure 135). Les spécimens endurants (*Chasmaporthetes* spp., *Crocuta* spp., *Praelycaon* spp.,

%	GRIMPEUR	ENDURANT	SPRINTEUR	GENERALISTE	POLYVALENT	PREHENSEUR
Australo.	12,70	4,76	1,59	68,25	1,59	11,11
Paran.	11,25	17,50	3,75	38,75	5,00	23,75
P+H	22,99	14,94	3,45	45,98	3,45	9,20

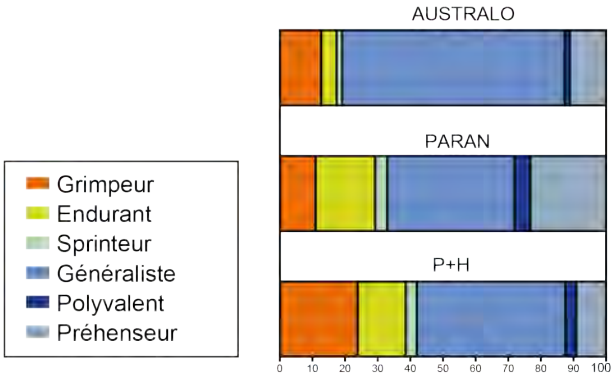


Figure 135. Histogramme de la variable de la locomotion.

C. atrox) sont les plus nombreux dans le groupe « PARAN » avec 17,50% des individus, ce qui est proche de la fréquence du groupe « P+H » qui est de 14,94% tandis que le groupe « AUSTRALO » a une valeur faible de 4,76% (Figure 135). Les préhenseurs (machairodontes) dominent dans le groupe « PARAN » avec 23,75%, puis 11,11% dans le groupe « AUSTRALO » et 9,20% dans le groupe « P+H ». Enfin, les individus sprinteurs (guépard) et polyvalents (lion) sont faiblement représentés dans l'ensemble des groupes, ce qui est normal puisque chacune des variables ne représente qu'un seul taxon dont le guépard qui a une abondance naturellement faible dans les écosystèmes (Figure 135).

En résumé, l'ensemble des groupes sont dominés par les coureurs généralistes. Le groupe « P+H » diffère des autres par sa forte proportion d'espèces capables de grimper aux arbres et le groupe « PARAN » par les préhenseurs qui ne sont adaptés ni pour la course modérée, ni pour le saut. Enfin, les espèces endurantes capables de courir sur de longues distances sont peu présentes dans le groupe de sites « AUSTRALO ».

Pour la variable du mode d'acquisition des ressources, le groupe « AUSTRALO » est largement dominé par les individus charognards (*Parahyaena* spp., *L. adusta*, *Nyctereutes* spp.), toujours en raison des 26 spécimens de *P. makapani* identifiés tandis que le groupe « P+H » a une fréquence de 23,26% et le groupe « PARAN » de 15% (Figure 136). Les groupes « PARAN » (33,75%) et « P+H » (32,56%) ont des fréquences aux environs de 30% pour les individus qui chassent à l'affut en solitaire (tous les félidés sauf *Homotherium* sp. et *P. leo*) contre 19,05% pour le groupe « AUSTRALO ». Le groupe « PARAN » compte également 23,75% des individus chassant en groupe contre seulement

%	AFFUT SOLITAIRE	AFFUT GROUPE	CHASSE GROUPE	KLEPTO	CHAROGNAGE	COURSE-POURSUITE
Australo.	19,05	6,35	12,70	0	60,32	1,59
Paran.	33,75	6,25	23,75	17,50	15,00	3,75
P+H	32,56	3,49	26,74	11,63	23,26	2,33

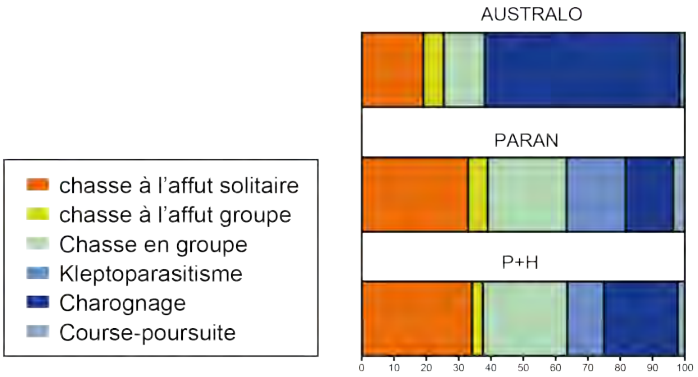


Figure 136. Histogramme de la variable du mode d'acquisition des ressources.

12,70% dans les sites « AUSTRALO » tandis que les sites « P+H » en comptabilisent 26,74% (Figure 136). Le groupe « PARAN » a une forte pression de compétition, c'est pourquoi les spécimens de *P. brevirostris* présents sur le site de KA-D ne sont pas considérés comme chassant en groupe mais comme pratiquant le kleptoparasitisme. Ainsi, ce groupe cumule 17,50% de kleptoparasites (*L. mesomelas*, *P. brevirostris*) contre 11,63% dans le site « P+H » tandis qu'ils sont absents du groupe « AUSTRALO ». Les valeurs sont faibles pour la variable de la chasse à l'affut en groupe car elles ne concernent que *Homotherium* sp. et *P. leo* qui sont rares sur les sites. Il en va de même pour le mode de chasse par la course-poursuite qui ne concerne que le guépard. Les trois sites ont des valeurs faibles et approchantes (Figure 136).

En résumé, les sites du groupe « PARAN » et « P+H » ont des valeurs proches pour toutes les catégories sauf les kleptoparasites qui sont plus nombreux dans le groupe « PARAN » tandis que les charognards ont une fréquence plus haute dans les sites « P+H ». Enfin, le groupe « AUSTRALO » diffère des deux autres en raison de sa forte proportion de charognards.

Pour la variable de la diète, le groupe « AUSTRALO » présente une surreprésentation des mésocarnivores durophages (*Parahyaena* spp.) en raison du NMI élevé de *P. makapani* (n= 26) tandis qu'ils sont peu nombreux dans le groupe « PARAN » avec seulement 7,50% des individus et 12,64% des individus dans le groupe « P+H » (Figure 137). Les mésocarnivores à tendance carnivore (*C. hewitti*, *L. mesomelas*) sont en proportion quasiment égale, aux alentours de 22%, dans les sites « PARAN » (21,25%) et « P+H » (22,99%) tandis qu'ils sont quasiment absent du groupe « AUSTRALO » avec seulement 3,17% (Figure 137). Les hypercarnivores stricts (félidés) et mixtes (*Chasmaporthetes* spp., *Praelycaon* spp., *C. atrox*) dominent le groupe « PARAN » avec 43,75% pour la première variable et 20% pour la seconde (Figure 137). Le groupe « P+H » comporte légèrement moins d'individus :

%	HYPERCARNI. STRICT	HYPERCARNI. MIXTE	MESO. DUROPHAGE	MESO. CARNI	HYPOCARNI.
Australo.	26,98	9,52	42,86	3,17	17,46
Paran.	43,75	20,00	7,50	21,25	7,50
P+H	39,08	14,94	12,64	22,99	10,34

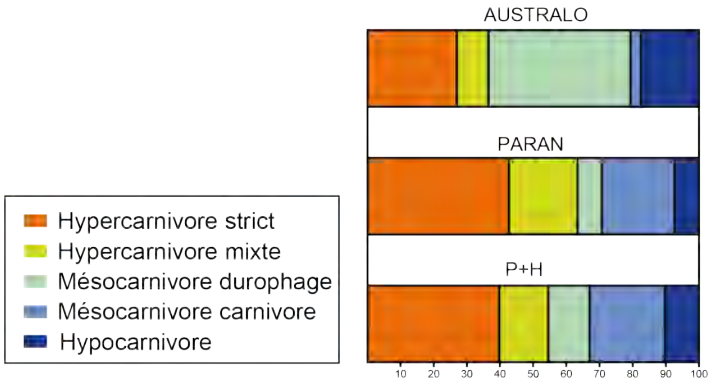


Figure 137. Histogramme de la variable de la diète.

39,08% pour les hypercarnivores stricts et 14,94% pour les hypercarnivores mixtes (Figure 137). Le groupe « AUSTRALO » présente une faible proportion d'individus hypercarnivores mixtes avec seulement 9,52% (Figure 137).

Pour résumer, les groupes « PARAN » et « P+H » ont des distributions relativement similaires même si le premier a plus d'individus hypercarnivores et le second plus d'individus mésocarnivores durophages. Quant au groupe « AUSTRALO », il est caractérisé par les durophages.

La dernière variable est celle du mode de transport de la nourriture. Le groupe « AUSTRALO » présente une forte représentation de spécimens pouvant déplacer de grandes portions de carcasses avec une locomotion normale (hyénidés) avec 50,79% des individus, de nouveau en raison de la présence des 26 individus de *P. makapani*. Le groupe « P+H » a 27,59% des individus ayant ce mode

%	AUCUN	CACHE	TIRAGE	Grands morceaux loco. norm.	Petits morceaux loco. norm.	OCCASIONNEL
Australo.	20,63	4,76	1,59	50,79	3,17	19,05
Paran.	31,25	7,50	5,00	18,75	30,00	7,50
P+H	14,94	20,69	3,45	27,59	22,99	10,34

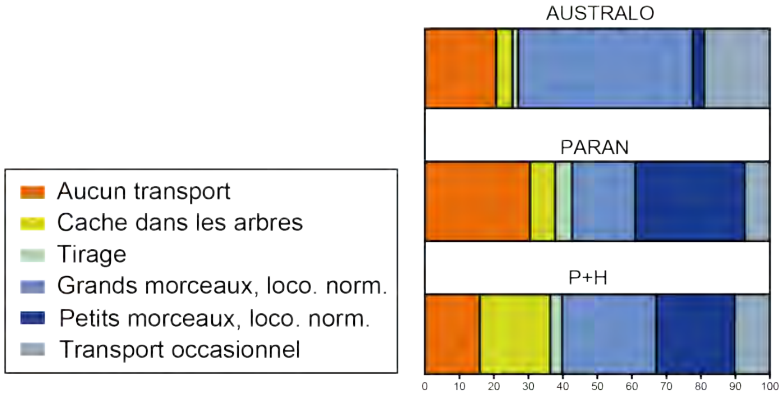


Figure 138. Histogramme de la variable du transport.

de transport contre 18,75% pour le groupe « PARAN ». En revanche, le groupe « PARAN » a 30% d'individus pouvant transporter de petites portions (canidés excepté *L. adusta* et *Nyctereutes* spp.) contre 22,99% pour le groupe « P+H » et seulement 3,17% pour le groupe « AUSTRALO » (Figure 138). Le groupe de sites « PARAN » a 31,25% des individus qui ne transportent pas les carcasses (félidés sauf le lion et les machairodontes), 20,63% sur les sites « AUSTRALO » et seulement 14,94% sur les sites « P+H » (Figure 138). Ce dernier groupe a 20,69% de ses individus qui font des caches dans les arbres contre seulement 7,50% pour le groupe « PARAN » et 4,76% pour le groupe « AUSTRALO » (Figure 138). Le transport occasionnel (*Nyctereutes* spp. et *L. adusta*) est de 19,05% pour le groupe « AUSTRALO », 10,34% pour le groupe « P+H » et seulement 7,50% pour le groupe « PARAN » (Figure 138). Enfin, le tirage de carcasses ne concernant que le lion, les fréquences dans les groupes sont faibles (Figure 138).

Pour résumer, les sites « P+H » sont caractérisés par les caches et le déplacement de grandes portions de carcasses tandis que le groupe « PARAN » » est lui caractérisé par le déplacement de petites portions ou des prédateurs qui laissent les proies sur place. Le groupe « AUSTRALO » quant à lui est majoritairement représenté par *P. makapani* et donc par une espèce capable de déplacer de grandes portions de carcasses.

Néanmoins, les conditions environnementales sont déterminantes pour établir des analogies, comme en témoigne la grande variabilité des comportements observées dans le registre actuel (Blumenschine 1986). Les facteurs qui influencent le choix des proies en fonction de leur abondance, de leur répartition spatiale et des techniques d'anti-prédation mises en place ne sont pas connus (Hayward & Kerley 2005). En effet, le comportement et le type de proie choisie par un prédateur peut fluctuer dans le temps et dans l'espace. Ainsi, bien que la masse corporelle joue un rôle essentiel dans la structuration du réseau trophique et des niches écologiques (partage de la ressource selon la taille), les préférences spécifiques, adaptations comportementales et la présence aléatoire de carcasses ne permet pas d'établir de relations strictes entre taille du prédateur et de la proie. C'est pourquoi une analyse SIMPER est menée afin de déterminer les taxons de carnivores qui sont directement liés à la présence des différents homininés, ce qui pourrait être le reflet d'adaptations à ces variables.

4. 4. Analyse SIMPER : des compositions différentes selon les homininés ?

L'analyse SIMPER identifie les espèces contribuant le plus à la différence moyenne de composition entre deux groupes. Ainsi, elle permet de mettre en évidence les espèces clés liées à la présence des différents homininés.

SIMPER : dissimilarité globale = 76, 07%

Carnivores	Contribution % (*1)	Cumulative %	Moy. (*2) *Australopithecus*	Moy. (*3) *Paranthropus + Homo*
P. makapani	24,36	24,36	13	0
L. mesomelas	8,529	32,89	0	3,43
P. brunnea	5,794	38,68	0	2,43
P. pardus	4,899	43,58	1,5	3,43
M. whitei	4,724	48,31	0	1,86
L. adusta	4,685	52,99	3	1,14
Homotherium sp.	3,928	56,92	1,5	0,143
C. nitidula	3,504	60,43	0	1,43
C. hewitti	3,335	63,76	1	1,86
N. brevirostris	3,325	67,09	1	0
C. silberbergi	3,242	70,33	1	0,143
P. brevirostris	2,978	73,31	1,5	0,286
N. makapani	2,811	76,12	1,5	0
D. barlowi	2,755	78,87	1	0,714
Caracal sp.	2,666	81,54	2	0,714
N. terblanchei	2,432	83,97	0	1
Crocuta spp.	2,35	86,32	0,5	1,14
P. leo	2,252	88,57	0,5	1
D. darti	2,031	90,6	1	0,143
Acinonyx spp.	1,471	92,07	0,5	0,857
P. sekowei	1,107	93,18	0	0,571
D. cf. *aronoki*	1,107	94,29	0	0,571
D. piveteaui	1,062	95,35	0	0,429
Felid. Nov. Gen. A.	0,937	96,29	0,5	0
Gen.Indet.	0,937	97,22	0,5	0
Hyaenictis nov. sp.	0,937	98,16	0,5	0
Praelycaon sp.	0,4695	98,63	0	0,143
Felid. Nov. Gen. B.	0,3689	99	0	0,143
C. atrox	0,3338	99,33	0	0,143
P. thackereyi	0,3338	99,67	0	0,143
Chasmaporthetes sp.	0,3338	100	0	0,143

Contributions cumulées par groupes phylétiques

	(*1)	(*2)	(*3)
Parahyaena spp.	30,15	13	2,43
Nyctereutes spp.	8,57	2,5	1
Chasmaporthetes spp.	7,08	1	1,71
Dinofelis spp.	4,97	1	1,72
Praelycaon spp.	1,91	0	0,85

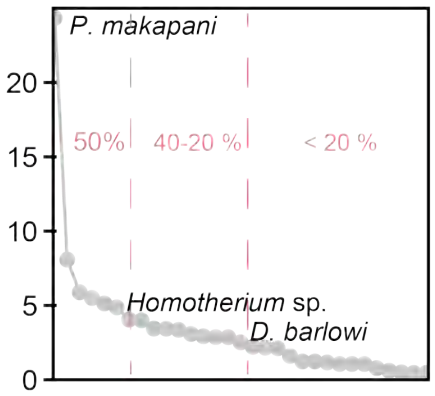


Figure 139. Analyse SIMPER (distance Bray-Curtis) des sites « AUSTRALO » VS les sites « P+H ».

Dans un premier temps, sont testés le groupe de sites « AUSTRALO » et le reste des sites (« P+H »). Une ANOSIM est effectuée sur le sous-ensemble trophique des carnivores. Le résultat est marginalement significatif avec une p-value de 0,05, ce qui est souvent le cas avec de petits échantillons (n= 2 pour le groupe « AUSTRALO »). Afin de s'assurer d'une différence qui n'est pas uniquement liée à un échantillonnage insuffisant, le site à australopithèque de Gladysvale est rajouté au groupe « AUSTRALO » pour recalculer l'ANOSIM qui devient significative avec une p-value de 0,0096 (Annexe 22). Le site de Gladysvale ne faisant toutefois pas partie du corpus d'étude, il n'est pas pris en compte dans l'analyse SIMPER.

L'analyse SIMPER donne une dissimilarité compositionnelle globale entre le groupe « AUSTRALO » et le groupe « P+H » de 76,07%, indiquant des guildes fortement distinctes dans leur composition en carnivores. Le diagramme des contributions figure trois sous-ensembles d'espèces séparées par des ruptures de pente qui correspondent à la différence de contribution relative à l'hétérogénéité compositionnelle globale (Figure 139). Les espèces qui sont regroupées ont des contributions relatives proches, à l'exception de *P. makapani* dans le premier sous-ensemble dont la contribution de 24,36% est bien plus forte que pour le reste des espèces (Figure 139). Les taxons de ce premier sous-ensemble ont la plus forte contribution cumulée (52,99%) et ce sont les espèces principales qui expliquent le plus fortement les différences entre les groupes « AUSTRALO » et « P+H » avec des contributions comprises entre 24,36% et 4,68% (Figure 139). Ces différences compositionnelles semblent refléter un signal majoritairement fonctionnel plutôt que chronologique. En effet, *L. adusta* est une espèce que l'on retrouve tout au long de la transition plio-pléistocène, pourtant elle est plus abondante dans le groupe « AUSTRALO » que dans le groupe « P+H ». L'espèce *L. mesomelas* quant à elle semble apparaitre dans le *Cradle of Humankind* à 2,5 Ma sur le site de KROM-MB2 et n'est pas présente dans les sites pliocènes, ce qui explique la différence de contribution entre le groupe « AUSTRALO » et « P+H » (Figure 139). En revanche, le léopard qui n'est pas un marqueur chronologique est bien mieux représenté dans le groupe « P+H » que dans le groupe « AUSTRALO » (Figure 139). Les deux espèces d'hyène brune (la forme ancienne *P. makapani* présente dans le groupe « AUSTRALO » et la forme actuelle *P. brunnea* présente dans le groupe « P+H ») sont interprétées sous la forme d'un seul groupe phylétique ayant le même rôle fonctionnel (charognard), ce qui permet de les comparer en faisant fi de la chrono-forme. L'espèce a une contribution très importante dans le groupe « AUSTRALO » et bien plus marginale dans le groupe « P+H » (Figure 139). *M. whitei*, associé au groupe « P+H », est reconnu pour la première fois à KROM-MB2 (~ 2,5 Ma), au début du Pléistocène inférieur et ne contribue donc pas au groupe « AUSTRALO » (Figure 139).

Le deuxième sous-ensemble est composé des espèces secondaires qui contribuent moins fortement à la dissimilarité cumulée entre les deux groupes (23,88%) et dont les contributions varient entre 3,93% et 2,81% (Figure 139). Ce deuxième sous-ensemble est structuré par des différences chronologiques. Des chrono-formes anciennes telles que *N. makapani* et *N. brevirostris* contribuent au groupe « AUSTRALO » car elles sont présentes sur les sites pliocènes, tandis que *N. terblanchei* qui contribue au groupe « P+H » est identifié sur les sites pléistocènes inférieur (Figure 139). En

revanche, lorsque l'on rassemble les *Nyctereutes* dans un même groupe phylétique, les différences deviennent fonctionnelles avec une contribution plus forte dans le groupe « AUSTRALO » plutôt que dans le groupe « P+H » (Figure 139). De la même manière, *C. silberbergi*, plus abondante dans le groupe « AUSTRALO », est la chrono-forme antérieure à *C. nitidula* qui est plus abondante dans le groupe « P+H » (Figure 139). En revanche, lorsqu'on les rassemble dans un même groupe phylétique aucune différence fonctionnelle n'apparait car elles ont des contributions sensiblement similaires dans les deux groupes « AUSTRALO » et « P+H » (Figure 139). Enfin, les taxons *Homotherium* sp. et *P. brevirostris* sont présents tout au long de la transition mais leur abondance décroit progressivement, c'est pourquoi la différence est marquée entre le groupe « AUSTRALO » où ils sont fortement représentés et le groupe « P+H » (Figure 139).

Pour terminer, le dernier groupe est composé d'espèces ne contribuant que très marginalement à la dissimilarité globale. Il s'agit d'espèces rares (*P. leo*, *D. darti*, *Crocuta* spp., *Acinonyx* spp., *P. sekowei*, *D. piveteaui*, *P. thackereyi*), d'espèces identifiées sur un seul site ou encore de spécimens dont l'identification spécifique n'a pas pu être établie (*D.* cf. *aronoki*, Felid. nov. gen. A., Gen. indet., *Hyaenictis* nov. sp., *Praelycaon* sp., Felid. nov. gen. B., *C. atrox* et *Chasmaporthetes* sp.). L'ensemble de ces taxons n'est pas retenu pour interpréter l'analyse SIMPER car les contributions moyennes entre groupes sont très faibles et ne montrent que peu de différences (Figure 139).

Les taxons les plus informatifs statistiquement en termes de différences compositionnelles entre les deux groupes sont ceux ayant les plus fortes différences d'abondances. Le groupe « AUSTRALO » est caractérisé par : *P. makapani* (moy.= 13 individus/site) et *L. adusta* (moy.= 3 individus/site) pour une contribution totale de 29,04%. Les espèces secondaires sont *Homotherium* sp. (moy.= 1,5 individus/site) ; *N. brevirostris* (moy.= 1/site) et *N. makapani* (moy.= 1,5/site) faisant partie du groupe phylétique *Nyctereutes* spp. (moy.= 2,5/site) ; *P. brevirostris* (moy.= 1,5/site) pour une contribution totale de 12,89% (Figure 139).

Le groupe « P+H » est caractérisé par : *L. mesomelas* (moy.= 3,43 individus/site), *P. pardus* (moy.= 3,43 individus/site), *M. whitei* (moy.= 1,86 individus/site) pour une contribution totale de 18,15% (Figure 139). Les espèces secondaires contribuant au groupe « P+H » sont représentées par *C. nitidula* (moy.= 1,43 individus/site) qui une fois remise dans le groupe phylétique *Chasmaporthetes* spp. ne montre plus de différence significative (1 individu/site pour le groupe « AUSTRALO » ; 1,71 individus/site pour le groupe « P+H ») et n'est donc pas prise en compte (Figure 139). *C. hewitti* est l'espèce suivante contribuant le plus au groupe « P+H » mais elle ne contribue que faiblement aux différences inter-groupe avec 1,86 individus/site pour le groupe « P+H » contre 1 individu/site pour le groupe « AUSTRALO » et n'est donc pas pris en compte (Figure 139).

SIMPER : dissimilarité globale = 55,77%

Carnivores	Contribution % (*1)	Cumulative %	Moy. *Paranthropus + Homo* (*2)	Moy. *Paranthropus* (*3)
M. whitei	10,51	10,51	0,75	3,33
P. pardus	10,34	20,85	4,5	2
L. mesomelas	10,01	30,86	2,5	4,67
P. brunnea	8,9	39,76	2,75	2
C. nitidula	6,158	45,92	2	0,667
C. hewitti	6,137	52,05	2,5	1
L. adusta	4,898	56,95	1,5	0,667
N. terblanchei	4,05	61	0,75	1,33
P. leo	4,023	65,03	0,75	1,33
D. cf. aronoki	3,937	68,96	0	1,33
P. sekowei	3,937	72,9	0	1,33
Crocuta spp.	3,911	76,81	1	1,33
D. barlowi	3,025	79,84	1	0,333
Acinonyx spp.	2,834	82,67	0,75	1
D. piveteaui	2,801	85,47	0,25	0,667
P. brevirostris	2,406	87,88	0	0,667
Caracal sp.	2,046	89,92	0,5	1
D. darti	1,73	91,65	0	0,333
Praelycaon sp.	1,73	93,38	0	0,333
Chasmaporthetes sp.	1,203	94,59	0	0,333
Homotherium sp.	1,203	95,79	0	0,333
C. atrox	1,203	96,99	0	0,333
P. thackereyi	1,203	98,2	0	0,333
Felid. Nov. Gen. B.	0,9491	99,15	0,25	0
C. silberbergi	0,8543	100	0,25	0

Contributions cumulées par groupes phylétiques

	(*1)	(*2)	(*3)
Chasmaporthetes spp.	8,22	2,25	1
Dinofelis spp.	11,51	1,25	2,66
Praelycaon spp.	6,88	0	1,99

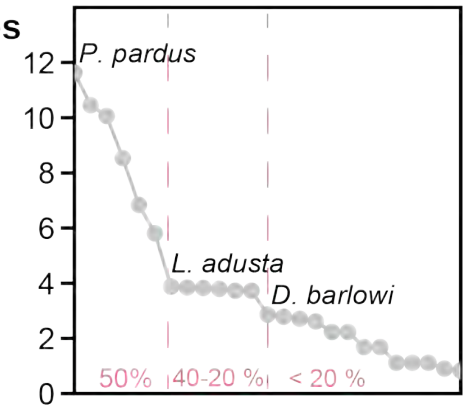


Figure 140. Analyse SIMPER (distance Bray-Curtis) des sites « PARAN » VS « P+H ».

En définitive, les taxons de carnivores les plus fortement liés à la présence d'*Australopithecus* sont *P. mapakani* et *L. adusta* et les taxons les plus fortement liés à la présence de *Paranthropus* et *Homo* sont *L. mesomelas*, *P. pardus* et *M. whitei*. Néanmoins, pour ce dernier groupe il faudra discriminer les sites comportant l'association *Paranthropus-early Homo* des sites ne comportant que le genre *Paranthropus*.

Enfin, si la chronologie est l'un des facteurs de la dissimilarité compositionnelle, il est aussi mis en évidence que certains des carnivores ayant le plus d'impact sont des espèces retrouvées tout au long du Plio-Pléistocène, laissant supposer qu'il s'agit des relations interspécifiques qui sont responsables des dissimilarités entre groupes.

Afin de continuer à caractériser les guildes de carnivores propres à chacun des groupes de sites, une analyse SIMPER est menée sur ces derniers pour le groupe des paranthropes seuls (« PARAN ») et le groupe avec l'association *Paranthropus-early Homo (« P+H »). Une ANOSIM* est effectuée sur le sous-ensemble trophique des carnivores. La différence est significative avec une p-value de 0,0303 (Figure 140) (Figure 74).

La dissimilarité globale entre le groupe « PARAN » et le groupe « P+H » est de 55,77% indiquant des guildes de carnivores distinctes. Les dissimilarités entre groupes ne pouvant être attribuées à la chronologie, les relations interspécifiques sont privilégiées pour expliquer les variations de composition taxinomique.

Le diagramme des contributions figure trois sous-ensembles d'espèces séparés par des ruptures de pente qui correspondent à la différence de contribution relative dans l'hétérogénéité compositionnelle globale (Figure 140). Les taxons du premier sous-ensemble ont la plus forte contribution cumulée (52,05%) avec des contributions individuelles comprises entre 10,51% et 6,14%. Ils expriment également les plus fortes dissimilarités entre les groupes « PARAN » et « P+H ». Ce sont les espèces clés représentées par *M. whitei*, *P. pardus*, *L. mesomelas*, *C. nitidula* et *C. hewitti* (Figure 140). *C. nitidula* est replacée dans le groupe phylétique *Chasmaporthetes* spp. (8,22%), ce qui permet de comparer leurs contributions relatives cumulées en prenant en compte leur rôle dans la communauté plutôt que leur particularité taxinomique qui est le résultat d'une différence morphologique, n'incluant aucun changement en termes d'écomorphologie et donc de niche écologique.

Les taxons du deuxième sous-ensemble ont une contribution cumulée de 23,19% pour des contributions individuelles comprises entre 4,89% et 3,91% tandis que les espèces indiquent des dissimilarités beaucoup moins marquées entre les groupes. Elles jouent un rôle secondaire et sont représentées par *L. adusta*, *N. terblenchei*, *P. leo*, *D.* cf. *aronoki* qui est replacé dans le groupe phylétique *Dinofelis* spp. (11,51% de contribution globale), *P. sekowei* qui est replacé dans le groupe phylétique *Praelycaon* spp. (6,88% de contribution globale) puis *Crocuta* spp. (Figure 140).

Enfin, le troisième sous-ensemble explique 21,03% de la dissimilarité mais avec des taxons ayant des pourcentages de contribution à la dissimilarité globale faible ainsi qu'une contribution presque égale d'un groupe à l'autre (Figure 140). Elles jouent un rôle marginal dans la dissimilarité compositionnelle entre groupes et ne sont pas prises en compte. Il s'agit d'espèces rares (*Acinonyx* spp., *Caracal*, *D. barlowi* et *D. piveteaui*, *P. thackereyi*, *C. atrox*) ; d'espèces archaïques ou chrono-formes issues du Pliocène dont l'abondance décroit (*D. darti*, *P. brevirostris*, *Homotherium* sp., *C. silberbergi*) ; ou encore de taxons sans identification spécifique ou identifié sur un seul site (*Chasmaporthetes* sp., *C. atrox*, Felid. nov. gen. B).

Les taxons les plus informatifs pour les différences compositionnelles entre les deux groupes sont ceux ayant les plus fortes différences d'abondance. Le groupe « P+H » est caractérisé par *: P. pardus* (moy.= 4,5 individus/site), *C. nitidula* (moy.= 2 individus/site) intégrant le groupe phylétique *Chasmaporthetes* spp. (moy.= 2,25 individus/site) et *C. hewitti* (moy.= 2 individus/site). Tous les taxons proviennent du premier sous-ensemble.

Le groupe « PARAN » est caractérisé par : *L. mesomelas* (Moy.= 4,33 individus/site) et *M. whitei* (3,33 individus/site) du premier sous-ensemble ; puis de *P. sekowei* (1,33 individus/site) du groupe phylétique *Praelycaon* spp. (2,33 individus/site) et *D.* cf. *aronoki* (1,33 individus/site) du groupe phylétique *Dinofelis* spp. (2,66 individus/site) provenant du deuxième sous-ensemble.

Les espèces identifiées dans le groupe « P+H » lors de l'analyse SIMPER opposant les sites à australopithèques et le reste des assemblages (partie 3.1) étaient *L. mesomelas*, *P. pardus* et *M. whitei*. Ce sont toujours ces trois taxons qui participent le plus aux différences entre les groupes « PARAN » et « P+H », avec *L. mesomelas* et *M. whitei* associés aux paranthropes tandis que *P. pardus* est caractéristique des sites avec *early Homo*.

5. Structures des guildes de carnivores

Les composantes comportementales dominantes (histogrammes éthologiques), la pression de compétition pour les proies préférentielles (ratios proie-prédateur), les biomasses ainsi que les carnivores préférentiellement associés aux groupes de sites (analyse SIMPER) mettent en évidence des organisations trophiques différentes pour chacune des guildes.

Les interactions compétitives et les hiérarchies entre espèces au sein de la guilde des carnivores sont dictées par la taille corporelle (Vissia & Van Langevelde 2021). Toutefois, ce schéma est contrebalancé par un autre avantage qu'est le groupe. Il permet aux espèces sociales de surpasser des prédateurs de plus grande taille et de dominer l'accès aux proies et aux carcasses (Panda *et al.* 2023). Ainsi, les carnivores apex >100 kg de la guilde des carnivores plio-pléistocènes sont *Homotherium* sp., *P. leo*, *P. brevirostris* et *Dinofelis* spp (Figure 141). Les carnivores qui leur sont directement subordonnés sont les carnivores apex <100 kg, représentés par *Chasmaporthetes* spp.,

Carnivores (NMI)	Sites avec *A. africanus*	Sites avec *P. robustus*	Sites avec *P. robustus* & early *Homo*
Homotherium spp. / *P. leo**	3/1	1/4	0/3
P. brevirostris	3	2	0
Dinofelis spp.	4	8	5
Préda. apex. >100kg	11	15	8
Chasmaporthetes spp. / *Praelycaon* spp.*	2/0	3/6	9/0
Crocuta spp.	1	4	4
C. atrox	0	1	0
Préda. apex <100kg	3	14	13
M. whitei / *P. pardus**	0/3	10/6	3/18
Nov. gen. B (taille puma)	0	0	1
Acinonyx spp.	1	3	3
Nov. gen A. (taille guépard)	1	0	0
Caracal sp.	4	3	2
Gen. indet. (taille lynx)	1	0	0
Mésoprédateurs solitaires	10	22	27
C. hewitti	2	3	10
L. mesomelas	0	14	10
Mésoprédateurs sociaux	2	17	20
Parahyaena spp. / *Hyaenictis* sp.*	26/1	6/0	11/0
L. adusta / *Nyctereutes* spp.*	6/5	2/4	6/3
Charognards	38	12	20

Figure 141. Distribution des taxons dans la guilde des carnivores selon les niveaux trophiques.

Praelycaon spp., *Crocuta* spp et C. atrox (Figure 141). Ils font également partie des prédateurs apex en raison de leurs mœurs sociales qui leur permettent de dominer les autres carnivores subordonnés en dépit d'une masse corporelle avoisinante. Les mésoprédateurs solitaires sont constitués de *P. pardus*, *M. whitei*, *Acinonyx* sp., *Caracal* sp, les deux nouveaux genres (Nov. gen. A et Nov. gen. B) ainsi que le genre indéterminé (Figure 141). Les individus appartenant à ces espèces ne dépassent que rarement les 50 kg. Enfin, les mésocarnivores sociaux regroupent *C. hewitti* et *L. mesomelas* (Figure 141). Pour les mésocarnivores, la partition des ressources et la subordination entre espèces selon la taille corporelle et/ou la socialité est moins marquée. En effet, les phénomènes d'exclusion compétitive entre mésocarnivores sont moins récurrents pour éviter la compétition car ils adoptent

des stratégies d'adaptation différentes leur permettant de coexister sur un même territoire. Le guépard privilégie la recherche de proies correspondant à sa gamme de taille préférentielle tout en réduisant le risque de rencontres dangereuses par des comportements d'évitement (partage spatio-temporel du territoire) (Stein *et al.* 2015 ; Cornhill *et al.* 2023). Le léopard ne cherche pas à éviter les autres prédateurs et utilise sa capacité à constituer des caches dans les arbres pour réduire les risques de rencontres dangereuses (Stein *et al.* 2015). A l'inverse *L. mesomelas* est susceptible de chercher la rencontre avec les prédateurs apex dans le but de les kleptoparasiter. Ainsi, la diversité des prédateurs apex ne dicte pas nécessairement la diversité des mésoprédateurs.

Les populations de grands carnivores sont généralement régulées par l'abondance et la disponibilité en proies et le partage des ressources est un mécanisme permettant la cohabitation (Cornhill *et al.* 2023). C'est pourquoi selon l'abondance et les spécificités écologiques des carnivores au regard de la disponibilité en proie, des relations de compétition sont inférées.

5. 1. Organisation trophique du groupe de sites avec *Australopithecus robustus*

Dans le groupe de site « AUSTRALO », les hypercarnivores stricts représentent 26,98% des individus tandis que les hypercarnivores mixtes représentent 9,52%. Cela peut s'expliquer par une compétition entre les prédateurs apex dont la masse corporelle est supérieure à 100 kg, représentés par *Homotherium* sp. (n= 3), *P. leo* (n= 1), *P. brevirostris* (n= 3), *Dinofelis* spp. (n= 4) et les carnivores apex <100 kg, représentés par *Chasmaporthetes* sp. (n= 2) et *Crocuta* spp. (n= 1) (Figure 141). Il y a ainsi 11 prédateurs apex dont seule *P. brevirostris* est un hypercarnivore mixte, contre seulement 3 prédateurs sociaux de grande taille qui sont tous les deux des hypercarnivores mixtes également. Or, les lions actuels sélectionnent leur habitat selon leurs besoins en proies et les lycaons évitent ces zones occupées par le lion, en dépit de l'abondance des proies (Darnell *et al.* 2014). Dans le Kruger, la densité de population des lycaons est limitée par la présence des lions qui sont leur principale cause de mortalité (Mills & Gorman 1997). Ainsi, *Homotherium* sp., dont la masse corporelle est avoisinante à celle du lion et dont les mœurs sociales sont un trait comportemental commun avec ce dernier, aurait pu jouer un rôle écologique proche. Tandis que *Chasmaporthetes* spp. remplirait le rôle du lycaon dont une partie des adaptations se rapprochent des siennes, notamment l'endurance et la chasse en meute. Les espèces actuelles partageant des traits comportementaux avec les fossiles permettent de proposer le même type de relation de compétition. En outre, l'exclusion compétitive observée entre le lion et *Homotherium* sp. ainsi qu'entre *Chasmaporthetes* spp. et *Praelycaon* spp. tend à suggérer des niches écologiques proches et donc un comportement proche (Tableau 74). Lorsque l'un des deux taxons est présent dans un site, l'autre est soit absent soit moins abondant. Dans le groupe « AUSTRALO », *Homotherium* sp. est le taxon dominant tandis que *Praelycaon* spp. est absent (Figure 141). La présence de *P. brevirostris* peut s'expliquer de deux manières : soit par sa masse corporelle élevée et ses mœurs sociales qui justifieraient son avantage sur les prédateurs apex <100 kg pour un accès privilégié aux proies ; soit par un comportement de kleptoparasite en

NMI	MAKA-MB3	STERK-MB4	KROM-MB2	KB	SK-MB1	KA-D	SK-MB2	COOP	SK-MB3
Homotherium sp.	1	2	0	0	0	1	0	0	0
P. leo	0	1	0	0	2	2	1	2	0
Chasmaporthetes spp.	0	2	2	0	4	1	1	2	2
Praelycaon spp.	0	0	0	1	0	1	0	4	0

Tableau 74. Occurences d'*Homotherium*, *P. leo*, *Chasmaporthetes* et *Praelycaon* par sites.

NMI	MAKA-MB3	STERK-MB4	KROM-MB2	KB	SK-MB1	KA-D	SK-MB2	COOPERS	SK-MB3
M. whitei	0	0	2	4	1	2	0	4	0
P. pardus	1	2	4	1	8	2	2	3	4

Tableau 75. Occurences de *M. whitei* et *P. pardus* par sites.

raison d'interactions de facilitation avec *Homotherium* sp. qui ne consommerait pas intensivement ses proies, produisant des carcasses avec encore suffisamment de ressources pour subvenir aux besoins de *P. brevirostris*. Cette hypothèse pourrait être soutenue dans un contexte de pression de compétition, or la biomasse estimée pour le groupe « AUSTRALO » (219,60 kg) dépasse largement le seuil des 111 kg de proies nécessaires à chaque kilo de prédateurs pour 100km$^{2.}$ Il semble alors plus probable que dans le contexte du groupe « AUSTRALO », P. brevirostris ait été une chasseuse.

Nous avons donc pour le groupe « AUSTRALO » une présence préférentielle des prédateurs apex >100 kg par rapport aux prédateurs apex <100 kg. Les ratios correspondant à la gamme de taille des proies chassées sont les classes 4 et 2. La classe 4 (530 – 840 kg) représente le plus faible nombre de proies par prédateur (6,71) parmi toutes les classes de taille mais reste néanmoins plus abondant que toutes les autres catégories des groupes « PARAN » ou « P+H ». *Dinofelis* spp. est le seul prédateur apex de la classe de taille 2 (100 – 320 kg). Ainsi, un autre argument allant dans le sens de l'analogie avec le registre moderne est avancé : *Homotherium* sp., *P. leo* et *P. brevirostris* vont déborder sur la classe de taille 3 qui incombe à *Chasmaporthetes* spp. et *Crocuta* spp., expliquant leur faible abondance. Le groupe « AUSTRALO », par rapport aux groupes « PARAN » et « P+H » comporte peu d'hypercarnivores stricts de moyenne à petite taille (n= 10) tandis que les autres groupes totalisent 22 et 27 individus. Parmi eux, une autre exclusion compétitive est identifiée, entre *M. whitei* et *P. pardus* (Tableau 75). Les sites du groupe « AUSTRALO » ne comporte que des léopards. Les mésocarnivores durophages représentent 42,86% des individus du groupe « AUSTRALO » et il est donc raisonnable de supposer qu'ils se concentrent sur les carcasses issues des grands félins et *P. brevirostris*. En outre, à cela se rajoute 17,46% d'hypocarnivores, ce qui est la fréquence la plus élevée parmi les 3 groupes de sites, et dont on sait que les taxons sont des charognards même si leur apport carné est inférieur à 50% de la diète (*Nyctereutes* spp. et *L. adusta*). Ainsi, le groupe

« AUSTRALO » comporte un nombre d'individus pratiquant le charognage qui bien que surestimé, tend à être important. Il faut également mentionner la présence d'un individu du genre *Hyaenictis* sp. qui intègre aussi les espèces charognardes à MAKA-MB3. Cette abondance peut s'expliquer par les ratios indiquant un nombre important de proies par prédateur, couvrant leurs besoins caloriques. Même si l'on peut supposer que l'estimation du NMI des proies est surestimée, le rapport entre le nombre moyen d'espèces proies et d'espèces prédatrices est aussi élevé, bien que l'abondance et la diversité ne décrivent pas les mêmes composantes de la structure d'une communauté. Néanmoins, dans un contexte de faune fossile, la diversité est, au moins en partie, le reflet d'un nombre suffisant d'individus pour que l'espèce soit conservée et identifiée. On a donc des ratios qui indiquent une faible pression de compétition pour l'accès aux proies, et ce pour l'ensemble des classes de taille. Cette observation est confirmée par les biomasses brutes dépendantes du NMI, mais aussi par les biomasses modélisées (se basant sur la densité estimée à partir de la masse corporelle des prédateurs et des proies) évacuant le biais du nombre de spécimens identifiés. L'analyse SIMPER, faite à partir des NMI, est aussi partiellement le reflet de la surreprésentation de *P. makapani*, puisque c'est l'espèce contribuant le plus aux dissimilarités inter-groupes, aux côtés de *L. adusta*. Le fait que ce mésoprédateur opportuniste qui a le rang trophique le plus faible avec les chiens viverrins apparaissent comme une constituante du groupe « AUSTRALO », peut être lié à un écosystème où la ressource est abondante. Lorsque l'ensemble des besoins journaliers des carnivores apex sont couverts, ces derniers consomment moins intensément les carcasses et les espèces pouvant kleptoparasiter ou chasser (*P. brevirostris, Crocuta* spp.) sont amenées à préférentiellement chasser lorsque la ressource est disponible. De plus, il est avéré que le charognage chez le chacal à flancs rayés est une stratégie de nourriture couramment employée (présent sur 2/3 des carcasses surveillées dans le parc national de Lilongwe au Malawi (Sievert *et al.* 2023) sans préférence pour une espèce ou une gamme de taille. Ainsi, le groupe de sites « AUSTRALO » indique un environnement où le charognage passif est une stratégie d'acquisition de la nourriture rentable. Enfin, le groupe « AUSTRALO » est caractérisé par une très faible occurrence des mésocarnivores à tendance carnivore (3,17% en raison de la présence d'une forme plésiomorphe de *C. hewitti* à STERK-MB4) et l'absence totale de kleptoparasites puisque *P. brevirostris* est considérée comme pratiquant la chasse dans un contexte de ressources abondantes.

5. 2. Organisation trophique du groupe de sites avec *Paranthropus robustus*

Dans le groupe « PARAN », les hypercarnivores stricts représentent 43,75% des individus et les hypercarnivores mixtes en représentent 20%. Contrairement au groupe « AUSTRALO », cela n'est pas le fait d'une représentation différentielle entre les prédateurs apex >100 kg (n= 15) et les prédateurs apex <100kg (n= 14) car ils sont également représentés. C'est la présence des félins de taille moyenne qui explique cette fréquence (n= 22), et plus particulièrement *M. whitei* (n= 10). En outre, l'exclusion compétitive entre *Homotherium* sp. et *P. leo* est en faveur des lions tandis que celle

entre *Chasmaporthetes* spp. et *Praelycaon* spp. est en faveur des lycaons (Tableau 74). Bien que la présence des grands félins puisse être signe de production de carcasses, la forte présence des prédateurs apex <100 kg, tous prédateurs sociaux, laisse envisager la pratique du kleptoparasitisme envers les proies des félins. En outre, dans ce contexte de forte pression compétitive où la biomasse en herbivore ne soutient pas les besoins des carnivores (78,81 kg de proies pour 1kg de carnivore), *P. brevirostris* est considérée comme étant préférentiellement kleptoparasite plutôt que chasseuse. Ainsi, l'accès aux carcasses des classes de taille 2 à 4 (100 kg à 840 kg) est limitée avec les ratios proie-prédateur estimant moins de 2 spécimens de proie par prédateur. La structure des mésoprédateurs du groupe « PARAN » n'est pas propice à la récupération de carcasses, ce qui est confirmé par l'analyse SIMPER qui associe les taxons de *M. whitei* et *L. mesomelas* au groupe « PARAN ». En effet, l'exclusion compétitive du léopard en faveur de *M. whitei* limite les opportunités d'un accès aux proies stockées dans les arbres. De plus, comme *M. whitei* ne déplace pas ses proies, les carcasses sont facilement accessibles par les autres carnivores de la guilde. Or, le groupe « PARAN » recense 28,75% de mésocarnivores (à tendance carnivore et durophages) et 20% d'hypercarnivores mixtes, capables d'exploiter les ressources internes dont parmi eux 30% sont capables de déplacer de petites portions des carcasses et 18,75% de plus gros morceaux, sans oublier la présence préférentielle du lion qui déplace également ses proies (tirage= 5%), bien que ce soit sur de plus courtes distances. A cela s'ajoute le plus fort taux de kleptoparasites des trois groupes, avec 17,50% des individus. Cette tendance est confirmée par l'analyse SIMPER qui associe *L. mesomelas* au groupe « PARAN ». En outre, l'identification de *C. atrox* dans le groupe « PARAN » indique la présence d'un écomorphe proche du loup gris actuel qui est également une espèce pratiquant le kleptoparasitisme et le charognage dans un contexte de pression de compétition élevée. La conséquence de ce contexte pour l'accès aux ressources carnées, avec les niveaux trophiques des prédateurs apex au mésoprédateurs qui sont largement occupés, est une baisse des charognards. Le groupe « PARAN » a le plus faible taux, avec 15% des individus.

5. 3. Organisation trophique du groupe de sites avec l'association *Paranthropus robustus – early Homo*

Le groupe « P+H » comporte 39,08% d'hypercarnivores stricts tandis que les hypercarnivores mixtes sont représentés par 14,94% des individus. Cette représentation différentielle n'est pas le fait d'une exclusion compétitive des prédateurs apex <100 kg par les grands félins et *P. brevirostris* car c'est dans le groupe « P+H » qu'ils sont le moins représentés (n= 8). En effet, l'exclusion est ici en faveur de *Chasmaporthetes* spp. (n= 9) qui est d'ailleurs associée au groupe « P+H » dans les résultats de l'analyse SIMPER. La pression de compétition est particulièrement forte pour *Chasmaporthetes* spp. et *Crocuta* spp. qui chassent préférentiellement la classe de taille 3 où il y a seulement 1,85 proies par prédateur. Toutefois, ces deux espèces d'hyènes pratiquent le vol de carcasses lorsque la disponibilité en proies chassées baisse et l'on peut supposer une pratique du kleptoparasitisme auprès des proies des prédateurs apex >100 kg (*P. leo* et *Dinofelis* spp.), ou même de la prédation

au sein de la classe de taille 4, les deux pouvant expliquer la faible présence de ces grands félins. C'est pourquoi la fréquence des hypercarnivores est le fait de l'abondance de *P. pardus* (n= 18) aux côtés de seulement trois spécimens de *M. whitei*. Le groupe « P+H » est celui avec la plus forte concentration de mésoprédateurs solitaires (n= 27) chassant des proies des classes de taille 1 et 2, dont la forte concentration de léopard susceptibles de constituer des caches. C'est également le groupe comportant le plus de mésoprédateurs sociaux en raison de la présence de *C. hewitti*. Ce dernier est particulièrement abondant sur le site de KROM-MB2 (n= 5). Toutefois, l'analyse SIMPER confirme bien une tendance vers une abondance plus marquée dans le groupe « P+H », tout comme pour *P. pardus*, car ces deux taxons contribuent de manière significative aux différences compositionnelles inter-groupes.

Chapitre 6 : Synthèse et discussion

Cette analyse paléontologique et paléoécologique apporte des éléments nouveaux à la caractérisation des guildes de carnivores du *Cradle of Humankind*, dont les principaux résultats vont être confrontés aux comportements d'acquisition et d'exploitation de la ressource carnée par les homininés (*Australopithecus, Paranthropus* et *early Homo*).

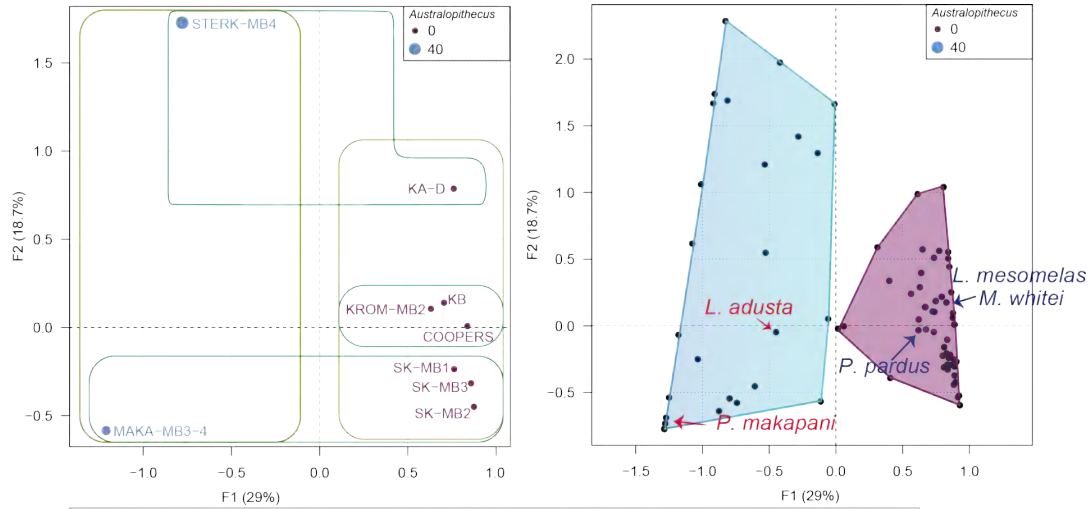
1. Apports et limites méthodologiques du corpus d'étude

1. 1. Les regroupements

Des tendances structurelles au sein des guildes de carnivores selon la présence des homininés ont pu être mises en évidence, notamment en confrontant les résultats de l'Analyse des Correspondances, de l'analyse SIMPER et de l'ANOSIM. La validation croisée permet de démontrer que les regroupements de sites ne sont pas le fait du hasard (Figure 142). En effet, les carnivores-clés de chaque groupe (i. e. les espèces participant le plus à la différence inter-groupes) sont identifiés à partir de l'analyse SIMPER qui est basée sur une matrice de (dis)similarité de Bray-Curtis. Ces espèces se retrouvent à nouveau associées dans les mêmes groupes à partir de l'Analyse des Correspondances qui est basée sur une matrice du Chi^2. Le fait que les résultats obtenus à partir de deux matrices différentes aboutissent à des regroupements similaires indiquent que la structure des relations entre individus ne dépend pas du choix de la métrique. Enfin, les groupes issus de l'AC puis de l'analyse SIMPER ont fait l'objet de tests ANOSIM qui se sont avérés significatifs, démontrant que les différences compositionnelles entre les groupes de sites ne relevaient pas non plus du hasard (Figure 142). C'est ainsi que des structures distinctes ont pu être caractérisées pour chacune des guildes de carnivores : une structure distincte selon si elle est associée à *Australopithecus* spp., *Paranthropus robustus* ou *early Homo*.

1. 2. Les identifications paléoanthropologiques depuis la perspective de la composition faunique

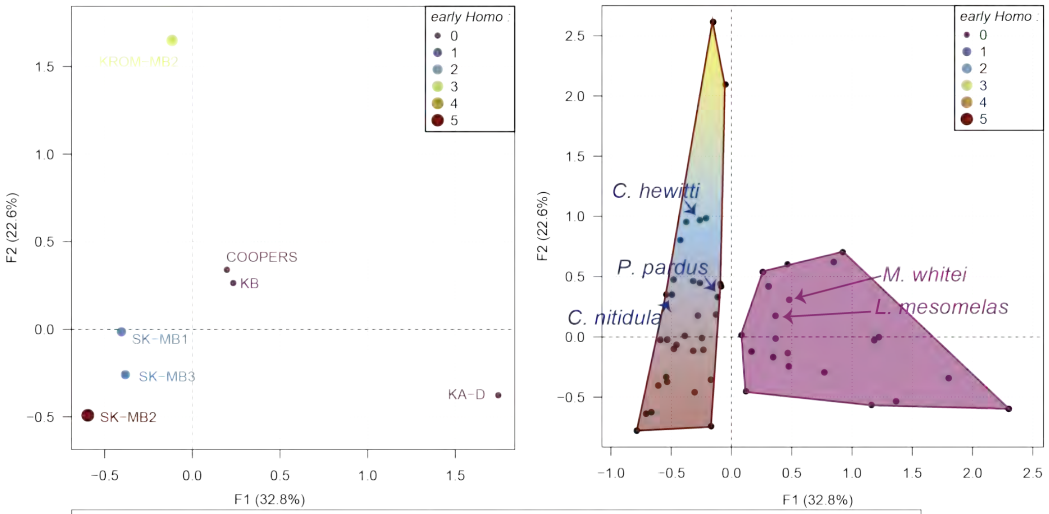
La difficulté à identifier les espèces d'homininés sur certains sites s'avère être une limite à l'étude lorsqu'il s'agit de créer des groupes définis avant l'analyse à partir d'une hypothèse préalable, à savoir l'occurrence des espèces d'homininés. Or, les analyses statistiques par groupes de sites permettent de justifier les choix opérés concernant les taxons d'homininés présents sur les sites, à partir de la composition faunique (Figure 142).



ANOSIM AC inter-groupes de localités selon axe 1 : p-value : 0,0261

Carnivores	Contribution %	Cumulative %	Moy. *Australopithecus*	Moy. *Paranthropus + Homo*
P. makapani	24,36	24,36	13	0
L. mesomelas	8,529	32,89	0	3,43
P. brunnea	5,794	38,68	0	2,43
P. pardus	4,899	43,58	1,5	3,43
M. whitei	4,724	48,31	0	1,86
L. adusta	4,685	52,99	3	1,14

ANOSIM SIMPER inter-groupes : p-value : 0,0508



ANOSIM AC inter-groupes de localités selon axe 1 : p-value : 0,0273

Carnivores	Contribution %	Cumulative %	Moy. *Paranthropus + Homo*	Moy. *Paranthropus*
M. whitei	10,51	10,51	0,75	3,33
P. pardus	10,34	20,85	4,5	2
L. mesomelas	10,01	30,86	2,5	4,67
P. brunnea	8,9	39,76	2,75	2
C. nitidula	6,158	45,92	2	0,667
C. hewitti	6,137	52,05	2,5	1

ANOSIM SIMPER inter-groupes : p-value : 0,0303

Figure 142. Synthèse des analyses statistiques avec validation croisée de l'AC et du SIMPER.

Ainsi, la localité de KA qui a livré du matériel lithique mais qui ne comporte aucun reste paléoanthropologique possède une composition faunique qui se rapproche des sites où l'espèce *P. robustus* est reconnue de manière certaine, comme à Cooper's (Figure 142). La localité de KB pour laquelle la présence d'*early Homo* est reconnue par certains (Braga & Thackeray 2003) mais qui est contestée par d'autres sur la base de la morphologie dentaire (Grine *et al.* 2009 ; Zanolli *et al.* 2025), a une composition proche de celle de Cooper's et s'insère dans le groupe « PARAN » (Figure 142).

Le Membre 2 de Kromdraai, où la présence du genre *Homo* ne fait pas consensus (en raison de désaccords sur la morphologie dentaire des spécimens ; voir Braga *et al.* 2022 mais voir aussi Zanolli *et al.* 2025), se positionne en abscisses négatives, du côté des localités de Swartkrans, site pour lequel la présence d'*Homo* est attestée (Figure 142). A propos de ce dernier site, la présence du genre *Homo* est attestée pour les Membres 1 et 2, tandis que sa présence dans le Membre 3 est reconnue à partir de matériel postcrânien pour lequel le degré de confiance dans l'identification est considéré comme moindre (Brain 1993). Toutefois, les analyses statistiques mettent en évidence une composition faunique proche pour l'ensemble des membres du site qui s'insèrent dans le groupe « P+H » (Figure 142). Si les analyses n'ont pas vocation à statuer sur la présence avérée des espèces d'homininés dans les sites, elles permettent néanmoins de justifier le choix des regroupements entre sites lorsque les avis entre paléoanthropologues divergent.

1. 3. Palimpsestes et séquences de consommation en milieu karstique

Pour inférer des hypothèses sur les modalités d'acquisition et d'exploitation des carcasses par les homininés, il faudrait déterminer 1) si les homininés et les carnivores ont interagis dans un même site, 2) isoler les actions de chacun afin d'élaborer une chronologie relative des évènements (Egeland *et al.* 2004 ; Fourvel 2022). Les séquences d'évènements sont au cœur du débat chasse-charognage car elles sous-tendent la question de l'accès primaire impliquant un comportement de chasse/kleptoparasitisme, ou d'un accès tardif impliquant un comportement de charognage (p. ex., Binford 1981, 1984 ; Blumenschine 1986, 1995 ; Bunn & Kroll 1986 ; Pickering *et al.* 2004 ; Blumenschine & Pobiner 2007). Les assemblages sud-africains représentent des palimpsestes, ou plus précisément une succession de bioévènements (*sensu* Fourvel 2022), l'ensemble des analyses taphonomiques produites on eut pour but de discriminer les agents accumulateurs dans les sites en évaluant la dépendance ou l'interdépendance des activités attribuables aux carnivores, de celles attribuables aux homininés (Egeland *et al.* 2004 ; Pickering *et al.* 2008 ; Hanon *et al.* 2022). Il s'agit de déterminer si les assemblages résultent de processus qui ont pu se dérouler indépendamment les uns des autres ou non. Il peut s'agir de l'occupation alternée d'une même cavité par deux agents biologiques (homininé et carnivore) qui produiront une accumulation osseuse *via* un accès primaire aux carcasses. Mais l'accumulation peut aussi correspondre à des agents accumulateurs interdépendants qui interviennent sur une même carcasse à différentes étapes de consommation, complexifiant l'identification du protagoniste ayant l'accès primaire à la ressource (Egeland *et al.* 2004).

Pour le Membre 3 de Swartkrans et Cooper's, une forte indépendance entre l'assemblage attribué aux homininés et celui attribué aux carnivores est suggéré en raison de traces de consommation sur les os longs, indiquant un accès primaire aux carcasses par les deux agents. L'absence de surimpressions taphonomiques des carnivores sur des traces de consommation des homininés (ou l'inverse) apporte également la preuve de l'indépendance des deux agents lors de l'occupation du site (Egeland *et al*. 2004 ; Hanon *et al*. 2022). Toutefois, il ne faut pas oublier que les homininés n'ayant pas l'armement nécessaire à la chasse aux grands ongulés, ils sont également dépendants des carnivores en tant que pourvoyeurs de carcasses. Ainsi, ils ne cherchaient pas nécessairement à éviter les prédateurs si l'on tient compte d'une pratique du kleptoparasitisme. D'ailleurs, Egeland *et al*. (2004) nuancent leur propos précisant que l'indépendance des signatures taphonomiques n'invalident pas toute possibilité de compétition pour l'accès aux carcasses. En revanche, nous réfutons l'inférence faite par Hanon *et al*. (2022) soutenant que les carnivores et les homininés n'ont pas interagi directement à Cooper's car ces auteurs n'ont pas les arguments pour un tel scénario. S'il a été mis en évidence des signatures taphonomiques indépendantes, cela n'indique pas nécessairement des occupations temporellement différentes ni une absence d'interactions. En outre, nous démontrons que la pression de compétition sur le site de Cooper's était importante avec des biomasses en proies faibles, impliquant un risque de prédation important. Cette réflexion sur l'alternance d'occupation (et par conséquent l'accès primaire ou secondaire à la ressource) touche finalement un point central : celui de l'évaluation de la compétition interspécifique et du risque de prédation qui vont conditionner les choix et les comportements des homininés pour l'accès aux ressources carnées.

Toutefois, ces modèles (« Homininé – Carnivore » ou « *Hominin first » ; « Carnivore – Homininé » ou « Carnivore first »; « Carnivore – Homininé – Carnivore » ou « Carnivore – Hominin – Carnivore ») sont au départ développés pour les contextes sédimentaires d'Afrique de l'Est* (p. ex., Binford 1981, 1984; Blumenschine 1986, 1995; Bunn & Kroll 1986; Pobiner & Blumenschine 2003) et non pour les karsts d'Afrique du Sud pour lesquels l'application s'avère plus complexe en raison de la nature remaniée des assemblages. Ces derniers consistent en un mélange d'ossements accumulés par les carnivores et d'ossements déposés secondairement par des phénomènes de colluvionnements, contribuant au lissage temporel. L'intégrité des assemblages est également mise à mal par des agents perturbateurs tels que le porc-épic et/ou les animaux fouisseurs (Maguire *et al*. 1980 ; Fourvel 2022). La fragmentation post-dépositionnelle du matériel osseux apporte également un biais de représentation en gonflant artificiellement le nombre d'esquilles, ce qui réduit le taux de restes portant potentiellement des traces de boucherie (Pickering *et al*. 2008).

Ainsi, s'il est possible de décrire des « temps » d'accès à la ressource (i.e. primaire, secondaire), la nature même de palimpsestes des assemblages rend compliquée l'évaluation d'une alternance d'occupations entre agents, à savoir l'évaluation du moment de la présence sur place des homininés et/ou des carnivores. Or, il s'agit d'un élément fondamental qui conditionne les temps d'accès à la ressource et les choix liés à son exploitation. Lorsque Blumenschine *et al*. (1994) affirment que les

os sont des baromètres du niveau de compétition entre les consommateurs de viande, nous ajoutons à ce fait que l'évaluation des interactions interspécifiques au sein de la guilde des prédateurs et l'évaluation de la disponibilité en ressources sont également nécessaires et fondamentales.

Il est également important de rappeler que les assemblages du corpus sont les restes alimentaires des prédateurs (hormis KB qui est un aven piège) et que les homininés retrouvés en contexte de tanière font très probablement partie intégrante du cortège des proies (Brain 1981). Les artefacts retrouvés dans les assemblages osseux témoignent néanmoins de la présence des homininés aux entrées de grottes pour y mener des activités de taille. C'est pourquoi il est compliqué de lier les restes paléoanthropologiques aux artefacts et aux traces de boucherie. Autrement dit, au sein d'un même assemblage, dont on sait qu'il est le fruit de palimpsestes, est-ce que les homininés retrouvés sont bien les tailleurs des artefacts et les consommateurs des ossements portant des traces bouchères ?

En dépit de cette limite pour la compréhension des comportements d'acquisition et d'exploitation de la ressource carnée, ces sites restent néanmoins des sources d'informations précieuses car ils permettent d'évaluer la diversité et l'abondance des proies et des carnivores dans les environnements partagés avec les homininés. Restituer les structures trophiques et les pressions de compétition permet de questionner les relations interspécifiques au sein de la guilde des carnivores, incluant les homininés. Des tendances structurelles se dessinent (associations spécifiques de prédateurs, pressions de compétition) et peuvent venir apporter un éclairage nouveau sur les hypothèses d'acquisition et de consommation des ressources carnées par les homininés.

Enfin, soulignons que les sites du corpus (hors KB) correspondent à des cavités occupées par les prédateurs dont les entrées pouvaient également être occupées, plus ponctuellement, par les homininés (Egeland *et al.* 2004). Il est raisonnable de supposer, tel que mentionné par Pickering *et al.* (2008), que les homininés n'ont pas occupé les cavités en elles-mêmes en raison de la présence des prédateurs, de l'obscurité et des entrées parfois verticales. En revanche, il nous semble plus délicat de statuer la durée d'occupation des entrées de grottes. Pickering *et al.* (2008) considèrent qu'il s'agit d'occupations ponctuelles et répétées par les homininés, et ce, seulement pour certains sites où les assemblages lithiques sont suffisamment conséquents pour le supposer (Swartkrans, et nous rajoutons, dans une moindre mesure, Cooper's). Nous précisons néanmoins que la durée d'occupation (quelques minutes, plusieurs heures ou quelques jours) reste inconnue. Nous estimons qu'il est difficile de faire une distinction entre une occupation sur la longue durée et le cumul de plusieurs passages épisodiques car aucune contemporanéité (ou non-contemporanéité) entre les artefacts n'est prouvée. Ainsi le nombre de ces derniers, qu'il soit numériquement important ou non, ne permet pas de statuer sur la durée d'un passage épisodique ou d'une occupation longue voir pérenne, car ils peuvent être le résultat de mélanges.

2. Apports des guildes de carnivores à la caractérisation des comportements d'acquisition et d'exploitation de la ressource carnée

En gardant ces biais taphonomiques à l'esprit, et au regard des données sur les carnivores produites dans le cadre de ce travail, nous tâchons de déterminer si les sites peuvent correspondre (ou non) aux modèles socio-économiques (i.e. modèle d'organisation des activités pour l'accès et l'exploitation des ressources sur un territoire) développés pour l'Afrique de l'Est. Ces types d'organisation sont définis à partir de quatre critères principaux : le risque de prédation, la compétition interspécifique, la disponibilité en matière première et le rendement énergétique des carcasses. Ces critères permettent d'établir des hypothèses sur la fonction du site vers lequel la ressource est transportée (Blumenschine 1991).

Dans le modèle du camp de base (*sensu* Isaac 1983), de hauts rendements de carcasses sont nécessaires pour justifier le transport jusqu'au camp (site de type C). Ce camp peut être plus éloigné du site d'abattage qu'un refuge ou une cache de matières premières lithiques (Blumenschine 1991). Le traitement de la carcasse sur place est contraint par le risque de prédation qui peut être sommaire (contexte de faible compétition) ou plus poussée (contexte de forte compétition interspécifique). En outre, le transport de la ressource carnée ne se justifie que dans un but de partage alimentaire et si les risques de prédation sont limités sur le camp de base (Blumenschine 1991).

Dans le modèle des caches de matières premières lithiques (Potts 1991), ce qui motive le transport de la carcasse est l'accès à l'outillage et aux matières premières qui seraient stockées sous forme de cache en des points connus du territoire. Ainsi, les carcasses y sont transportées pour y être traitées, à condition que le rendement nutritif soit important, dans un contexte de forte compétition. En effet, Potts (1991) estime que les activités de boucherie impliquent nécessairement de la compétition et un risque de prédation. C'est pourquoi il considère que les caches ont une fonction unique qui est le traitement des carcasses (Potts 1991).

Le modèle du refuge (Blumenschine 1986) implique lui aussi un déplacement de la carcasse, sur de courtes distances, afin de se prémunir des risques de prédation et de compétition, qui sont donc considérés comme élevés sur le site d'abattage. Dans le cadre de ce modèle, les besoins en outillage ne sont pas importants et le rendement de la carcasse n'est pas nécessairement haut puisque ce qui motive le déplacement n'est pas le partage alimentaire mais l'évitement de la prédation (Blumenschine 1991).

Le modèle de l'itinéraire de subsistance (Binford 1984) implique un transport minimal (en cas de forte compétition) jusqu'à des lieux stratégiques qui seraient protégés des prédateurs. Comme Binford (1984) considère les homininés comme étant des charognards, dans son modèle, les carcasses ont

un faible rendement nutritif avec des besoins en outillage limité. Ce modèle est une variante du site d'abattage (*sensu* Binford 1981) auquel il ajoute la notion du transport comme mécanisme d'anti-prédation.

Enfin, le modèle du site d'abattage est le plus simple de tous (Binford, 1981). Les homininés ont accès à des carcasses à faible rendement dont le traitement ne nécessite pas de besoins en outillage importants. Ce modèle implique un contexte de faible compétition et de faibles risques de prédation puisque les homininés consomment immédiatement la ressource sur place (Binford 1981).

Pour la période considérée (3,3 Ma – 0,9 Ma), les homininés ne pratique à priori pas la chasse au gros gibier car le registre archéologique ne fournit aucune preuve d'armements et d'armes de jet, qui n'apparaissent en Afrique qu'aux environs de 250 ka (Shea 2006). Toutefois, la chasse au petit gibier par le biais du piégeage ou d'armes en matériaux périssables ne peut pas être exclue, notamment à partir de 2 Ma (Ferraro *et al*. 2013 ; Pobiner 2020). Dans ce contexte, l'accès aux ressources carnées, et notamment aux proies de grande taille, est conditionné par 1) la présence des grands prédateurs qui vont fournir des carcasses et 2) la capacité des homininés à les récupérer, soit en charognant, soit par la pratique du kleptoparasitisme (Binford 1981, 1988 ; Blumenschine 1986, 1991 ; Bunn & Kroll 1986).

2. 1. Opportunités d'accès aux ressources carnées pour *early Homo*

Synthèse des opportunités d'accès aux carcasses pour *early Homo* :

L'accès aux carcasses de grande taille pour *early Homo* est restreint. Le premier facteur limitant est la faible « production » de carcasses par les grands félins (NMI= 8). Le second facteur est le faible nombre de proies correspondant à la classe de taille 3 (1,85 proies par prédateur) qui sont chassées par *Chasmaporthetes* spp. et *Crocuta* spp. Cela suppose la pratique du kleptoparasitisme par ces deux taxons qui sont capables de consommer intensivement les ressources externes comme internes, mais aussi de déplacer de grandes portions de carcasses jusqu'à leur tanière.

***Early Homo* pourrait centrer son acquisition des ressources carnées sur les proies des classes de taille 1 et 2 (jusqu'à 320kg), notamment en kleptoparasitant *P. pardus* (classe de taille 1) et *C. hewitti* (classe de taille 2), lui conférant un accès à des carcasses encore pourvues de viande.**

Cette recherche de nourriture pourrait aussi se centrer sur les caches (incluant ici les contextes karstiques) constituées par les léopards puisque les proies de petite taille (Classe de taille 1) sont celles où la pression de compétition est la moins forte (12,46 proies par prédateurs).

Les opportunités d'accès à la ressource carnée par *early Homo* sont relativement favorables, notamment en raison de la biomasse des herbivores qui a la capacité de subvenir aux besoins des carnivores, modérant la pression de compétition (>au seuil des 111 kg, elle est estimée à 191,91kg par carnivore en moyenne).

2. 1. 1. Swartkrans

L'étude des carnivores permet de réévaluer et d'affiner les inférences faites sur la fonction socio-économique du site de Swartkrans.

Swartkrans est le site majeur en Afrique du Sud pour l'étude des comportements de subsistance des homininés en raison d'un assemblage faunique et lithique numériquement important, ce qui a été interprété comme les vestiges d'un accès répété à l'entrée de la cavité (Pickering *et al*. 2008 ; Kuman 2023). Les auteurs précisent que la rareté des outils et des traces de consommation anthropique au regard des restes fauniques indique des occupations de courte durée pour chacune des phases de dépôt des trois Membres. Ils justifient cette observation en invoquant la dangerosité des grottes qui sont des repaires de prédateurs (Pickering *et al*. 2008).

Tout d'abord, dans le cadre de cette réévaluation du site de Swartkrans, nous ne statuons pas sur la récurrence et la durée des occupations car les artefacts proviennent de mélanges ne permettant pas de le déterminer (cf. *supra*). Par ailleurs, il est probable que les entrées de grottes aient constitué un risque de prédation, notamment pour les homininés qui ne fabriquent pas d'armes et ne maitrisent pas le feu. Toutefois, cet argument ne peut pas servir à justifier une potentielle absence d'occupation pérenne sans une connaissance de la pression de compétition. Ainsi, nous nuancerons cette assertion au regard des résultats obtenus dans le cadre de ce travail.

Les analyses archéozoologiques de Pickering *et al*. (2008) démontrent un accès primaire aux carcasses par les homininés pour l'ensemble des Membres, avec des marques de découpe sur les diaphyses d'os charnus (parties supérieure et intermédiaire des membres). Cela suppose un accès aux parties ayant un haut rendement énergétique (Pickering *et al*. 2008). Les homininés ont mis en place des stratégies d'acquisition et d'exploitation de la ressource carnée suffisamment efficaces pour avoir un accès primaire aux carcasses, mais ils ne sont pas pour autant à l'abri des risques de prédation par les carnivores (Pickering *et al*. 2008). Par ailleurs, les travaux sur le Membre 3 évoquent trois modèles organisationnels potentiels : le refuge, l'itinéraire de subsistance et le camp de base

(Egeland *et al.* 2004 ; Pickering *et al.* 2008). En intégrant l'analyse des carnivores à ces données, il devient possible d'affiner le choix des modèles en prenant en compte la compétition interspécifique, les risques de prédation et la structure de la guilde des carnivores.

Swartkrans Mb.1

Données. Lors de la période du Membre 1 de Swartkrans, les différentes analyses taphonomiques mettent en évidence une occupation de la cavité par les léopards (Brain 1981 ; Pickering *et al.* 2008). Notre étude décompte effectivement 8 individus de *P. pardus*. Or, le léopard chasse préférentiellement des proies de la classe de taille 1 et nos résultats indiquent que le ratio proie-prédateur est faible, avec seulement 2,91 proies par prédateur. Cette pression de compétition pour l'accès aux bovidés de petite taille est confirmée par l'analyse archéozoologique produite par Pickering *et al.* (2008). Les auteurs signalent une faible présence de traces de boucherie (1,2%) sur les ossements de Classe I et II *sensu* Brain (1981) comprenant les bovidés de 10 kg à 84 kg ; et la quasi-absence de traces de fracturation au percuteur de pierre (0,5%). Ils démontrent également qu'il y a peu de traces de fracturation (0,3%) sur les ossements des bovidés des classes de taille III et IV *sensu* Brain (1981) et un spécimen s'approchant de celle des bovidés de petite taille présentant des traces de découpe (1,7%) (Pickering *et al.* 2008). Nos résultats indiquent par ailleurs un niveau de compétition moyenne avec un ratio entre la biomasse des proies et des prédateurs de 128,6 kg de proies par prédateur, ce qui est supérieur aux 111 kg nécessaires par carnivore. En dépit de la présence des léopards (NMI= 8), le nombre de autres grands félins est réduit (NMI= 3), mais les grands carnivores sociaux sont relativement nombreux (NMI= 6). Ainsi, la compétition interspécifique ne semble pas avoir été un facteur limitant pour les homininés, excepté pour l'accès aux proies de la classe de taille 1. Les risques de prédations sont donc modérés. Toutefois, une baisse de la présence des grands félins peut avoir un effet délétère avec une baisse des opportunités d'accès aux carcasses de grande taille.

Interprétations. Les homininés du Membre 1 de Swartkrans évoluaient dans un environnement à la compétition moyenne, impliquant un risque de prédation modéré. Les carcasses ne devaient pas être consommées directement sur place afin de limiter ces risques et nous excluons une organisation suivant le site d'abattage. Le transport est avant tout conditionné par le risque de compétition et de prédation plutôt que par le rendement des carcasses ou les besoins en matière première lithique. Ces dernières variables (carcasses et lithique) vont davantage déterminer la distance sur laquelle la ressource est transportée. Les homininés de Swartkrans Mb.1 ayant eu un accès primaire aux carcasses, comme le démontrent les traces de boucherie sur les parties à haute valeur nutritive, ont ainsi dû déplacer des portions charnues. Parmi les différents modèles impliquant un déplacement, l'itinéraire de subsistance (Binford 1984) implique un accès tardif à la ressource par charognage et peut donc être exclu, tout comme le modèle du refuge de Blumenschine (1986). Le modèle développé des caches de matières premières lithiques (Potts 1988) implique un déplacement de carcasses encore nutritivement rentables. Néanmoins, ce modèle semble compliqué à appliquer à Swartkrans Mb.1 en raison de la présence de plus de 2000 artefacts sur place qui contre-indiquent

un déplacement vers une cache puisque les artefacts sont déjà sur place. Il semble improbable que les homininés aient utilisé les cavités comme caches, à l'endroit même où le risque de rencontre avec les prédateurs est élevé. De plus, les affleurements de matière première se trouvent à proximité des grottes. Enfin, le dernier modèle restant est celui du camp de base (Isaac 1983). La compétition étant moyenne, deux scénarios sont envisagés : soit les risques de prédation sont suffisamment faibles pour mener des activités de boucherie complètes ; soit les risques de prédation induit par les prédateurs (léopard et hyénidés) est suffisamment élevé pour limiter le temps passé sur place avec un traitement plus sommaire de la carcasse. La méthode de taille expédiente (Kuman 2023) pourrait témoigner du risque de prédation modéré, et de la volonté de minimiser le temps passé sur place.

Swartkrans Mb.2 et Mb.3

Données. L'étude taphonomique des assemblages des Membres 2 et 3 mettent en évidence une accumulation faite par l'hyène (Pickering *et al*. 2008). De plus, l'étude de la géomorphologie de la grotte indique que, pour ces périodes, l'entrée de la cavité devient plus horizontale, avec la formation d'un ravin en pente douce, facilitant l'accès à l'entrée pour les hyénidés et les homininés (Brain 1993). Une augmentation des traces de consommation anthropiques est d'ailleurs constatée, toujours avec un accès primaire aux carcasses (Pickering *et al*. 2008). En effet, les données taphonomiques suggèrent une diminution de la pression de compétition en raison de l'augmentation de la fréquence des traces de boucherie et de la baisse des traces de dents provenant de la consommation par les carnivores (Pickering *et al*. 2008). Le Membre 2 comporte 5,9% d'ossements avec des traces de découpe et 4,8% avec des traces de fracturation ; et le Membre 3 comporte 16,3% d'ossements avec des traces de découpe et 13% d'ossements avec de traces de fracturation (Pickering *et al*. 2008). Ce constat va dans le sens de la reconstitution des biomasses calculées dans le cadre de cette étude, qui augmentent pour les périodes du Membre 2 (191,1 kg de proies par prédateur) et du Membre 3 (225,8 kg de proies par prédateur), associé à une diminution des prédateurs apex. Le Membre 1 est celui avec le plus fort taux de prédateurs apex (32,1%) qui vont diminuer progressivement dans le Membre 2 (23,4%) puis le Membre 3 (20%) (Figure 143). De plus, le Membre 3 ne comporte que 4 léopards et le Membre 2 seulement 2 (Figure 143). Enfin, la tendance soulignée dans le groupe « P+H » avec des opportunités d'accès dirigées vers les carcasses de petite à moyenne taille (Classes de taille 1 et 2, jusqu'à ~320kg) se vérifie dans les Membres 2 et 3 de Swartkrans puisque les traces de consommation (traces de boucherie et de fracturation au percuteur de pierre) se concentrent sur la classe de taille II (23 – 84 kg *sensu* Binford, 1981) et sur la classe de taille III (84 – 296 kg *sensu* Binford, 1981) (Pickering *et al*. 2008).

Interprétations. Egeland *et al*. (2004) et Pickering *et al*. (2008) proposent des interprétations sur les modalités d'acquisition des ressources carnées par les homininés, notamment pour le Membre 3. Le charognage et un accès tardif aux carcasses est exclu en raison des traces de découpes sur les portions diaphysaires des os longs car si les homininés s'étaient limités à extraire la moëlle d'os dont la viande avait été précédemment consommée par les grands félins, ils n'auraient eu aucune

Sites du groupe « P+H »

	KROM-MB2	SK-1	SK-2	SK-3
Homotherium sp./*P.leo*	0/0	0/2	0/1	0 / 0
P. brevirostris	2	0	0	0
Dinofelis spp.	2	1	1	1
Préda. Apex >100kg	2	3	2	1
Fréquence (%)	8,7	10,7	11,7	5
Chasmaporthetes spp./*Praelycaon* spp.	2/0	4/0	1/0	2 / 0
Crocuta spp.	0	2	1	1
Préda. Apex <100kg	2	6	2	3
Fréquence (%)	8,7	21,4	11,7	15
M. whitei/*P. Pardus*	2/4	1/8	0/2	0 / 4
Nov. gen. B	1	0	0	0
Acinonyx spp.	0	1	1	1
Caracal sp.	0	1	0	1
Mésopréda. Solitaires	7	11	3	6
Fréquence (%)	30,4	39,3	17,6	30
C. hewitti	5	2	1	2
L. mesomelas	4	0	3	3
Mésopréda. Sociaux	9	2	4	5
Fréquence (%)	39,2	7,2	23,5	25
Parahyaena spp.	3	4	2	2
L. adusta/*Nyctereutes* spp.	0/0	2/0	3/1	1 / 2
Charognards	3	6	6	5
Fréquence (%)	13,1	21,4	35,3	25

Structure des carnivores

KROM-MB2	251,9
SK-1	128,6
SK-2	193,1
SK-3	225,8

Ratio biomasse proies/biomasse carnivores

	KROM-MB2	SK-1	SK-2	SK-3
Classe 1	4,33	2,91	64,33	12,17
Classe 2	1,82	8,33	7,2	6,33
Classe 3	3,5	0,83	3	2
Classe 4	N/A	2,5	7	N/A
Mégafaune	2 / 0	1,5	3	4,5

Ratio proies/prédateurs

Figure 143. Structure de la guilde des carnivores des sites « P+H » et caractéristiques écosystémiques.

raison d'y laisser des marques de découpe (Pickering *et al*. 2004). A cela s'ajoute les traces de fracturation au percuteur de pierre, signe d'une exploitation complète de la ressource, indiquant que les homininés n'étaient pas contraints par le temps et la nécessité d'éviter les prédateurs (Pickering *et al*. 2004).

A partir de ces éléments, Egeland *et al*. (2004) proposent deux modes d'organisation : soit un itinéraire de subsistance dans un contexte de faible pression de compétition ; soit des stratégies impliquant un transport des carcasses jusqu'à une zone refuge ou un camp de base dans le cadre d'une forte pression de compétition. L'acquisition des carcasses selon un itinéraire de subsistance est exclu car il implique un accès tardif à des carcasses pauvres en nutriments (Binford 1984), ce qui n'est pas le cas dans le Membre 3. Le transport des carcasses jusqu'à une zone refuge est également rejeté car il n'a lieu que dans des contextes de forte pression de compétition (Blumenschine 1986, 1991). Or, nous évaluons que le Membre 3 de Swartkrans est celui avec le ratio biomasse proies/ biomasses prédateurs le plus élevé (225,8 kg de proies par prédateur) et le plus faible taux de prédateurs apex (20%) (Figure 143). A l'instar du Membre 1, l'hypothèse d'un déplacement jusqu'à une cache de matières premières lithiques (Potts 1988) semble peu vraisemblable en raison de la présence d'artefacts sur le site et la proximité des gîtes. Ainsi, les données disponibles tendent à supposer une organisation selon le modèle du camp de base (Isaac 1983). La même inférence est proposée pour le Membre 2 dont la structure de la guilde est approchante à celle du Membre 3 avec 23,4% de prédateurs apex, et un ratio biomasse proies/biomasse prédateurs de 193,1 kg de proies par prédateurs.

Le site de Maropeng dans la vallée de Sterkfontein contenant un assemblage lithique daté du début de l'Acheuléen (Pollarolo *et al*. 2010) est un cas unique dans le *Cradle of Humankind* puisqu'il s'agit du seul site de plein-air connu. Ce site recense 200 artefacts *in situ*, 512 *ex situ*, et comporte des *Large Cutting Tools* (hachereaux et bifaces) (Pollarolo *et al*. 2010) qui auraient pu servir à diverses activités bouchères, dont le prélèvement de viande. Toutefois, ce site ne comporte pas de restes fauniques. Le modèle du camp de base s'articule autour du camp (type C) à partir desquels se trouvent les sites de chasse et/ou d'exploitation des carcasses (type B) ainsi que les sites de taille du lithique (type A) (Isaac 1981 ; Gallay 1999). L'analyse de l'assemblage de Maropeng indique une utilisation de matière première locale qui n'a pas été transportée sur de longues distances. Or, les sites de taille sont supposés se situer à proximité de gisements de matières premières (Gallay 1999). Il faut néanmoins nuancer cette hypothèse et l'adapter aux contextes sud-africains pour lesquels aucun site d'habitat n'est connu. Plutôt que de supposer des camps de base tels que développé pour les sites Est-africains, il faudrait plutôt supposer différents points mobiles d'activités, organisés et dispersés à l'échelle d'un paysage comme proposés par Rose et Marshall (1996). Le site de Maropeng démontre avant tout la flexibilité comportementale des homininés.

2. 1. 2. Kromdraai Mb.2

Données. Concernant le Membre 2 de Kromdraai, il est plus compliqué d'inférer des hypothèses en l'absence de traces de boucherie et d'outillage qui ne permettent pas d'évaluer 1) l'accès primaire ou secondaire par les homininés aux carcasses ; 2) le rendement des carcasses. Toutefois, la structure de la guilde des carnivores ainsi que l'évaluation de la pression de compétition indiquent un contexte propice à l'acquisition de ressources carnées avec un ratio biomasse proies/biomasse prédateurs le plus élevé de tout le groupe « P+H » (251,9 kg de proies par prédateur), une faible présence des prédateurs apex (17,4%) et des ratios proies-prédateurs indiquant une compétition moyenne, à l'exception de la classe de taille 2 (seulement 1,82 proies par prédateur).

Interprétation. L'absence de traces d'occupation humaine dans le Membre 2 de Kromdraai pourrait en partie s'expliquer par la forte présence des canidés de taille moyenne. *C. hewitti* (n= 5). La denture de ce canidé suppose une spécialisation à la découpe de viande et il est considéré comme étant un chasseur de petits et moyens bovidés. Toutefois, voler une proie à un groupe de prédateurs peut s'avérer beaucoup plus risqué que de soustraire une proie à un félin de grande taille. A cela s'ajoute la forte présence du chacal à chabraque, *L. mesomelas*, (NMI= 4) dont le mode d'acquisition de la nourriture est préférentiellement basé sur le vol de proies, ce qui est le comportement prêté à *early Homo*. Une exclusion compétitive pourrait alors s'opérer, l'analyse SIMPER indiquant d'ailleurs que *L. mesomelas* est une espèce-clé participant à la différence compositionnelle entre le groupe « P+H » et le groupe « PARAN ». En outre, les analyses taphonomiques indiquent que les canidés de taille moyenne sont les accumulateurs secondaires de l'assemblage (Fourvel *et al.* 2018).

2. 2. Opportunités d'accès aux ressources carnées pour *P. robustus*

Synthèse des opportunités d'accès aux carcasses pour *Paranthropus robustus* :

La disponibilité en carcasses est faible pour l'ensemble des classes de taille en raison des niveaux trophiques qui sont tous densément occupés et de la biomasse en proies qui est faible. Les opportunités d'accès aux ressources carnées pour *P. robustus*, que ce soit par le biais du charognage ou du kleptoparasitisme, sont faibles. En outre cette pression de compétition majeure les risques de prédation à son encontre.

La structure de la guilde et la difficulté à intégrer *P. robustus* dans un rang trophique indique des opportunités d'accès à la ressource carnée limitée et risquée.

2. 2. 1. Cooper's

Données. Le site de Cooper's, où le seul genre *Paranthropus* a été mis au jour, comporte 31 traces de consommation (découpe et fracturation au percuteur de pierre). Un total de 16 restes portent des traces de découpe (0,08% de l'assemblage) et 15 restes des traces de fracturation au percuteur de pierre (0,07% de l'assemblage) (Hanon *et al*. 2022). Plus de 80% des traces de consommation se trouvent sur des diaphyses d'os longs, concentrées principalement sur les parties supérieures des membres (humérus et fémurs) ainsi que sur les bas de pattes (autopodes) (Hanon *et al*. 2022). Enfin, les petits bovidés représentent la classe de taille avec le plus de traces de découpe (1,37%), suivi des bovidés de taille moyenne (0,7%) et de grande taille (0,78%) (Hanon *et al*. 2022). Ces observations concordent avec nos résultats des ratios proies-prédateurs puisque les petits bovidés, représentés par les classes de taille 1 et 2 indiquent le plus fort nombre de spécimens de proies par prédateur (3,56 pour la classe de taille 1 ; 2 pour la classe de taille 2) (Figure 144). En raison de la petite taille de l'échantillon, les auteurs ne tranchent pas entre un accès primaire ou un accès secondaire aux carcasses, estimant que les 11 traces de découpes provenant des diaphyses d'os charnus ne peuvent être considérées comme représentatives d'un type d'acquisition en raison de la petite taille de l'effectif (Hanon *et al*. 2022). Notre étude montre que quel que soit le cas considéré, le ratio de la biomasse des carnivores par rapport à celle des proies (99,43 kg de proies par prédateur) signale une pression de compétition élevée puisque les besoins des carnivores ne sont pas couverts et sont inférieurs aux 111kg de proies par prédateur requis (Figure 144). Ainsi, si les opportunités d'accès à des carcasses encore charnues sont limitées, cela n'empêche pas un accès ponctuel à des ressources de meilleure qualité. De plus, Cooper's reste le site du groupe « PARAN » ayant la plus forte biomasse (Figure 144).

Interprétations. Hanon *et al*. (2022) supposent qu'un environnement à faible compétition et une adaptation des homininés pour éviter la compétition sont des éléments pouvant justifier les signatures taphonomiques indépendantes entre homininés et carnivores. Concernant les modalités d'acquisition et d'exploitation des carcasses, Hanon *et al*. (2022) supposent un transport de la ressource vers des caches, jusqu'à des zones refuges ou encore des camps de base. Au regard de l'analyse des carnivores, ces interprétations peuvent être discutées. Premièrement, il a été démontré que le site de Cooper's subit une forte pression de compétition avec des ratios faibles, tant pour les biomasses proies-prédateurs (99,43 kg de proies par prédateur), que pour les classes de taille de proies chassées (3,5 proies par prédateur pour la classe de taille 1 puis moins de deux proies par prédateur pour les classes de taille 3 et 4) (Figure 144). Deuxièmement, concernant le modèle du refuge (Blumenschine 1986), les auteurs mobilisent un cadre théorique propre aux sites de plein-air Est-africains (p. ex., FLK22 Zinj), sans l'adapter aux contextes karstiques d'Afrique du Sud. En effet, le modèle du refuge a été créé pour expliquer le transport depuis des sites d'abattage dans différents types d'environnements (forêt riveraine ou savane) jusqu'à des zones protégées (Blumenschine 1986, 1991). Dans le cas du site de Cooper's, nous ne savons pas si l'hypothèse d'Hanon *et al*. (2022) consiste

Sites du groupe « PARAN. »

	COOPERS	KA	KB
Homotherium sp./*P.leo*	0/2	1/2	0/0
P. brevirostris	0	2	0
Dinofelis spp.	4	2	2
Préda. Apex >100kg	6	7	2
Fréquence (%)	15,4	25	20
Chasmaporthetes spp./*Praelycaon* spp.	2/4	1/1	0/0
Crocuta spp.	2	2	0
C. atrox	0	1	0
Préda. Apex <100kg	8	5	0
Fréquence (100%)	20,5	17,8	0
M. whitei/*P. Pardus*	4/3	2/2	4/1
Acinonyx spp.	2	1	0
Caracal sp.	1	1	1
Mésopréda. Solitaires	10	6	6
Fréquence (100%)	25,6	21,4	60
C. hewitti	1	0	2
L. mesomelas	6	6	2
Mésopréda. Sociaux	7	6	2
Fréquence (100%)	17,9	21,4	20
Parahyaena spp.	5	1	0
L. adusta/Nyctereutes spp.	1/2	1/2	0/0
Charognards	8	4	0/0
Fréquence (100%)	20,5	14,3	0

Structure des carnivores

COOPERS	99,43
KA	82,49
KB	44,39

Ratio biomasse proies/biomasse carnivores

	COOPERS	KA	KB
Classe 1	3,56	4,33	1
Classe 2	2	2,25	0,17
Classe 3	1,13	1	1
Classe 4	1,5	1,2	N/A
Mégafaune	0,37	2,3	N/A

Ratio proies/prédateurs

Figure 144. Structure de la guilde des carnivores des sites « PARAN » et caractéristiques écosystémiques.

à considérer la cavité comme une zone refuge où les homininés viennent traiter des carcasses à l'abris des prédateurs ou bien s'il s'agit d'un lieu où le risque de prédation est important, imposant un transport de la ressource jusqu'à une zone refuge. Compte tenu de nos nouveaux résultats pour Cooper's, nous excluons la possibilité que le site soit une zone refuge. Ainsi, la consommation et l'exploitation sur place semble limitée par le risque de prédation. Si la compétition et le risque de prédation permettent d'inférer un choix quant au transport (ou non) de la ressource, la rentabilité de cette dernière permet d'évaluer le type de site vers lequel elle est transportée (Blumenschine 1991). La forte pression de compétition avec l'ensemble des niveaux trophiques ne montrant pas d'exclusion compétitive (~20% de prédateurs par rang trophique, ± 5%), associé à des ratios proies-prédateurs faibles, il est raisonnable de supposer que l'accès à la ressource carnée pouvait être plus tardive qu'à Swartkrans, avec probablement des carcasses moins rentables nutritivement, ou moins fréquentes. Dans le cas d'un accès secondaire à la ressource dans un contexte de forte compétition, le transport jusqu'à une zone refuge à proximité de la cavité peut être supposé, pour une consommation sur place. Ainsi, notre analyse du contexte écosystémique met en évidence une forte pression de compétition ce qui pourrait expliquer que l'assemblage lithique soit faible avec des nucléus faiblement débités, et les traces de consommation anthropiques peu nombreuses.

2. 2. 2. Localités de Kromdraai A & Kromdraai B

La localité de Kromdraai A ne comporte ni restes paléoanthropologiques, ni traces de boucherie, mais une analyse par diffraction des rayons X a mis en évidence la présence d'apatite osseuse sur un outil, suggérant une utilisation pour l'extraction de la moëlle osseuse (Pickering 2006). L'absence de traces de consommation par les homininés rend, de fait, impossible l'étude des comportements liés à l'acquisition et l'exploitation des ressources carnées. Néanmoins, la structure de la guilde de carnivores indique que tous les niveaux trophiques sont également répartis (~20% de prédateurs par rang trophique, ± 5%) et que le niveau de compétition est important, en raison des ratios proies-prédateurs et de leurs biomasses qui sont faibles. Ce contexte écosystémique permet, à minima, de mettre en évidence un environnement sous pression qui indique des opportunités d'accès aux ressources carnées peu favorables.

Concernant la localité de Kromdraai B, les analyses taphonomiques ont mis en évidence des modalités d'accumulation de l'assemblage différentes de KA puisque c'est un aven piège et non une tanière (Thackeray, 2007). Sans surprise, l'analyse des carnivores met aussi en évidence une composition taxinomique différente (Figure 144). Le site comporte peu d'espèces, et est surtout caractérisé par une faible présence des canidés et la quasi-absence des hyénidés, un reste attribué à un hyénidé indéterminé étant reconnu dans l'assemblage mais non pris en compte dans cette étude (Figure 144). Les analyses taphonomiques supposent que les carnivores sont en partie responsables de l'accumulation (Thackeray 2007), ce qui est cohérent avec la présence des félidés, des primates non humains et la faible représentation des espèces-proies. En dépit de son histoire taphonomique différente (aven piège) des autres sites (tanières), KB reste informatif pour la caractérisation des

prédateurs dans l'environnement, indiquant comme à Cooper's la présence de *M. whitei* au détriment de *P. pardus* (Figure 144). Or, il s'avère que les félins à dents de sabre sont considérés comme des pourvoyeurs de carcasses dont l'occurrence sur les sites participent à la réflexion sur les comportements d'acquisition de la ressource carnée.

2. 3. Opportunités d'accès aux ressources carnées pour *Australopithecus* spp.

Synthèse des opportunités d'accès aux carcasses pour *Australopithecus* spp. :

La disponibilité en carcasses de grande taille (Classe 4 à 2) est importante en raison des grands félins (*Homotherium*, *P. leo*, *Dinofelis*) qui fournissent des ressources qui ne sont pas consommées intensivement (n= 8). L'abondance des ressources laisse supposer un évitement des grands prédateurs. *Australopithecus* spp. devrait privilégier le charognage car dans des environnements aux biomasses importantes le kleptoparasitisme n'est pas privilégié (Broom & Ruxton 2003) ;

***Australopithecus* spp. pourrait pratiquer majoritairement le charognage, en partageant son habitat avec *Parahyaena* spp. L'abondance des ressources pourrait permettre leur cohabitation à Makapansgat Mb.3 ;**

***Australopithecus* spp. pourrait ponctuellement pratiquer le kleptoparasitisme auprès d'individus isolés de *Chasmaporthetes* spp., *Crocuta* spp. ou *C. hewitti*.**

Il n'y a pas de preuves de traitement des carcasses ni d'outillage dans les assemblages pliocènes de Sterkfontein Mb.4 et Makapansgat Mb.3 (~3,3 Ma). Tout d'abord, il faut rappeler qu'en Afrique de l'Est, un seul site, Lomekwi 3, livre de l'outillage très ancien daté à 3,3 Ma (Harmand *et al*. 2015). En outre, Shea *et al*. (2017) proposent une hypothèse selon laquelle les premiers homininés ayant fabriqué et utilisé l'outil ne sont pas des utilisateurs obligatoires, autrement dit, qu'ils peuvent mener des activités de subsistance en se passant d'outils sans que cela ne soit un désavantage majeur à leur survie, ce qui peut expliquer la faible densité de sites archéologiques pliocènes en Afrique de l'Est, et l'absence de vestiges archéologiques en Afrique du Sud. Ainsi, cette absence de l'usage de l'outil, n'est pas le signe d'une absence de consommation de ressource carnée chez *Australopithecus* spp., comme l'ont déjà démontrées les études sur son régime alimentaire et l'étude de la consommation de viande chez les primates non-humains (Plummer 2004; Scott *et al*. 2005 ; Balter *et al*. 2012). Rappelons également la possibilité d'utiliser des éclats avec des tranchants naturels, bien qu'aucune preuve

Sites du groupe « AUSTRALO. »

	MAKA-MB3	STERK-MB4
Homotherium sp./*P. leo*	1/0	2/1
P. brevirostris	3	0
Dinofelis spp.	2	2
Préda. apex >100kg	6	5
Fréquence (%)	13	29,4
Chasmaporthetes spp./*Praelycaon* spp.	0	2
Crocuta spp.	1	0
Préda. apex <100kg	1	2
Fréquence (%)	2,2	11,7
M.whitei/*P. pardus*	0/1	0/2
Nov. gen. A	1	0
Gen. Indet.	1	0
Acinonyx spp.	0	1
Caracal sp.	3	1
Mésopréda. solitaires	6	4
Fréquence (%)	13	23,5
C. hewitti	0	2
L. mesomelas	0	0
Mésopréda. sociaux	0	2
Fréquence (%)	0	11,7
Parahyaena spp.	26	0
L. adusta/*Nyctereutes* spp.	4/3	2/2
Charognards	33	4
Fréquence (%)	71,7	23,5

Structure des carnivores

MAKA-MB3	291,65
STERK-MB4	157,4

Ratio biomasse proies/biomasse carnivores

	MAKA-MB3	STERK-MB4
Classe 1	63,25	2,25
Classe 2	72	6,25
Classe 3	44	3
Classe 4	11,25	0,67
Mégafaune	5	0,2

Ratio proies/prédateurs

Figure 145. Structure de la guilde des carnivores des sites « AUSTRALO » et caractéristiques écosystémiques.

de restes exploités par les homininés ne soient connus pour le Pliocène supérieur d'Afrique du Sud. Toutefois, le contexte écosystémique peut fournir des arguments en faveur d'une consommation des ressources carnées, en dépit de l'absence d'outillage et de traces de découpes dans les assemblages osseux.

2. 3. 1. Makapansgat Mb.3 et Sterkfontein Mb.4

Pour le site de Makapansgat Mb.3, la « niche de charognage » des homininés telle que décrite par Blumenschine (1986) est identifiée dans la structure des carnivores. Les félidés sont généralement considérés comme les prédateurs dont les carcasses sont les plus rentables à charogner car leur morphologie cranio-dentaire limite leur capacité à broyer les os et accéder aux ressources intra-osseuses, contrairement aux canidés et aux hyénidés. Par ailleurs, plus la carcasse est grande moins ils sont susceptibles de pouvoir briser les os ou même consommer l'intégralité de la viande (Blumenschine 1986 ; Pobiner 2020). Or, dans le Membre 3 de Makapansgat une exclusion nette est constatée entre les grands félins (13%) et les prédateurs apex <100kg consommateurs d'os (2,2%) (Figure 145). Ce constat s'applique, dans une moindre mesure au Membre 4 de Sterkfontein avec 29,4% de grands félins et 11,7% de grands prédateurs durophages (Figure 145). De plus, les sites du Pléistocène inférieur, dont certains comportent des traces de consommation, n'ont plus cette « niche de charognage » à disposition car il n'y a plus d'exclusion compétitive entre carnivores apex >100kg et carnivores apex <100kg. Ceci plaide en faveur de la pratique du kleptoparasitisme chez *Australopithecus* à Makapansgat pour l'obtention des ressources carnées (Figure 145). Enfin, le contexte écosystémique vient corroborer les analyses isotopiques et d'usure dentaire ayant restitué une diète omnivore pour *Australopithecus* spp., incluant la consommation de ressources carnées (Scott *et al*. 2005 ; Balter *et al*. 2012).

2. 4. Conclusion sur les opportunités d'acquisition et d'exploitation des ressources carnées dans le *Cradle of Humankind*

En définitive, les assemblages karstiques d'Afrique du Sud restent difficiles à interpréter en raison de leur histoire taphonomique complexe. Isoler les différentes occupations entre carnivores et homininés puis leur attribuer une valeur temporelle au sein d'une séquence de consommation est une tâche ardue. Les études taphonomiques et archéozoologiques arrivent tout de même à statuer sur le fait que les carnivores sont les principaux accumulateurs mais que les homininés ont pu cependant avoir un accès primaire aux carcasses (au moins à Swartkrans) pour une exploitation ponctuelle aux entrées de grottes. Toutefois, cette place des homininés au sein de la séquence de consommation n'est pas systématiquement connue. Ainsi, l'étude du contexte écosystémique permet d'évaluer des contextes plus ou moins propices à l'accès aux ressources carnées en décrivant la pression de compétition, la disponibilité en proies et les relations interspécifiques avec les carnivores. Même si cela ne permet pas de répondre directement à la question des comportements pour l'acquisition et le traitement des carcasses par les homininés, le cadre écosystémique permet d'obtenir les conditions dans lesquelles

ils évoluent. Ainsi, il devient possible de déduire des opportunités d'accès aux carcasses qui vont conditionner les choix organisationnels. **La structure des guildes de carnivores met en évidence la présence de niches vacantes à occuper dans les sites comportant *Australopithecus* spp. ou *early Homo* tandis que les sites avec *P. robustus* font l'objet de pressions intenses pour l'accès aux ressources carnées. La mise en évidence d'une intégration différentielle des homininés au sein de la guilde des carnivores pourrait permettre d'expliquer, en partie, leurs trajectoires évolutives distinctes et la perduration du genre *Homo* dont l'augmentation du volume cérébral lui permettra de développer un outillage et des interactions sociales de plus en plus complexes.**

Le contexte écosystémique du groupe « AUSTRALO » confirme l'hypothèse d'une « niche de charognage » avant ~2 Ma (Pobiner 2020) notamment en raison de la présence accrue des grands félins (Figure 145). L'abondance des ressources à Makapansgat Mb.3, et dans une moindre mesure à Sterkfontein Mb.4, suppose des opportunités d'accès à des carcasses encore charnues de manière régulière (Figure 145). De plus, les reconstitutions environnementales pour ces sites indiquent des environnements à tendance fermée. Or, dans un contexte de faible pression de compétition, dans des environnements de forêts riveraines, des carcasses avec des parties charnues peuvent être conservées plus d'une dizaine de jours (Blumenschine 1988). Par ailleurs, plus la diversité spécifique des carnivores est haute et plus les opportunités d'accès à des carcasses abandonnées par ces derniers l'est aussi (Blumenschine 1986, 1988). Le fait que les australopithèques aient eu accès à des carcasses par le biais du charognage plutôt que par la chasse ou du kleptoparasitisme suppose des comportements opportunistes pour l'acquisition de la ressource, qui sont moins complexes que ceux attribués aux homininés du Pléistocène inférieur car ils ne nécessitent pas d'élaborer une stratégie pour se confronter à un prédateur dans le but de lui soustraire sa proie. Ainsi, il a été supposé de manière raisonnable que l'organisation et la coopération au sein du groupe étant moins nécessaire, elles devaient être peu ou moins développées qu'au cours du Pléistocène inférieur (Bickerton & Szathmáry 2011). Enfin, il est important de rappeler que le contexte écosystémique du groupe « AUSTRALO » démontre que la pratique du charognage n'implique pas nécessairement un accès tardif à des carcasses dépourvues de viande, ce qui corrobore les observations de Pobiner sur l'écologie du charognage (Pobiner 2020).

Les contextes écosystémiques dans lesquels évoluaient *early Homo* sont propices à l'acquisition et la consommation de ressources carnées. Or, un accès régulier à des carcasses (complètes, sub-complètes et même déjà partiellement consommées) favorise la mise en place d'une coopération pour l'exploitation et la gestion des surplus, permettant alors le partage alimentaire au sein du groupe (Isaac 1978). L'accès primaire sur le site de Swartkrans est identifié comme le fruit du kleptoparasitisme. Cela implique des quantités de viande qui ont motivé le transport, le traitement et le partage de la ressource carnée en différents points d'activités mobiles. La mise en évidence du kleptoparasitisme est un point central à la compréhension de l'évolution comportementale du genre *Homo* car la compétition avec les grands prédateurs aurait pu favoriser les déplacements

coordonnées, la cohésion, la coopération et la défense du groupe (Rose & Marshall 1996; Bickerton & Szathmáry 2011; Pobiner 2020). Par ailleurs, la capacité à désarticuler rapidement de grandes carcasses à l'aide d'outils sur les « *death sites » est une condition nécessaire afin de limiter les risques de prédation, qui*, dans le cas du groupe « P+H », restent tout de même modérés. Ainsi, le kleptoparasitisme pourrait être, au même titre que la chasse, un saut comportemental pivot dans l'histoire biologique, cognitive et comportementale d'*early Homo*, en favorisant un apport régulier de nutriments de haute qualité (Bickerton & Szathmáry 2011 ; Pobiner 2020). Enfin, il faut souligner la rareté des restes d'*early Homo* dans les assemblages par rapport à *P. robustus*, peut-être en raison d'une différence de statut écologique, avec le premier ayant intégré la guilde des carnivores tandis que l'autre a conservé son statut de proie. Ce constat pause alors la question de la rareté des restes d'*early Homo* au sein des assemblages. Les analyses statistiques de ce travail ont démontré que *early Homo* et *Paranthropus* s'intègrent dans des contextes écosystémiques différents. Bien que l'industrie de Cooper's ne soit pour le moment rattachée à aucun genre d'homininé (*Paranthropus* ou *early Homo*), la nature expédiente des outils ainsi que le faible nombre d'artefacts et de traces de boucherie tendent à supposer un passage épisodique sur le site. Dans l'hypothèse où *Homo* serait à l'origine des artefacts, il est alors important de rappeler que ces modèles généralisent des cas particuliers, signifiant que la présence d'*Homo* dans des contextes de forte compétition n'est pas considérée comme exclue mais comme peu fréquente ou rare, ce dernier cherchant certainement à l'éviter. Les sites du groupe « PARAN » quant à eux montrent des pressions de compétition fortes supposant des opportunités d'accès aux carcasses réduites et dangereuses. Toutefois, le fait d'avoir seulement les paranthropes associés à de fortes pressions de compétition permet de supposer raisonnablement que lorsqu'ils sont en association avec *early Homo*, comme à Swartkrans, ils ne sont pas les consommateurs principaux ayant laissé des marques de boucherie sur les ossements. Le fait que paranthrope soit associé à des contextes de forte pression de compétition aussi bien qu'à des contextes de compétition modérée peut laisser supposer que les opportunités d'accès à la ressource carnée ne sont pas un facteur limitant à sa présence, probablement en raison d'une consommation plus ponctuelle et plus opportuniste de viande que pour le genre *Homo*. Il est toutefois nécessaire d'éviter l'écueil d'une vision dichotomique entre des paranthropes végétariens et des *early Homo* carnivores, mais il semble clair, à partir de l'étude des guildes de carnivores, que le genre *Homo* a eu un accès privilégié aux ressources carnées en cherchant des contextes propices à leur acquisition et leur consommation. L'hypothèse de Balter *et al*. (2012) selon laquelle la niche alimentaire généraliste d'australopithèque se serait scindée en deux et aurait été occupée par les paranthropes végétariens et *Homo* à tendance carnivore continue d'être valide au regard de nos résultats. Il faut néanmoins les nuancer en rappelant la flexibilité alimentaire des deux homininés avec un recouvrement de leurs niches, entrainant de fait une flexibilité comportementale pour l'accès aux ressources. Cela nous contraint à considérer le comportement des homininés comme dépendant du contexte écosystémique local.

3. Réévaluation des relations Homininés – Carnivores

3. 1. Les machairodontes comme pourvoyeurs de carcasses

L'analyse SIMPER met en évidence une forte contribution de l'espèce *M. whitei* dans le groupe « PARAN » (Figure 144) tandis que le léopard contribue fortement au groupe « P+H » (Figure 143). Ainsi, *M. whitei* est associé à la présence de *P. robustus* dans un contexte de forte compétition tandis que *P. pardus* à celle d'*early Homo* dans un contexte de compétition modérée. Or, la question de la production de carcasses par les machairodontes est souvent utilisée pour justifier du comportement de charognage ou de chasse des homininés : certains soutiennent que l'hypertrophie de leurs canines ne permet pas une consommation intensive des tissus externes produisant un surplus de viande pour les homininés, tandis que d'autres soutiennent qu'il peut consommer l'intégralité des parties charnues d'une carcasse (synthèse dans Domínguez-Rodrigo *et al.* 2022). Nous réduisons cette question à *M. whitei* en raison de la quasi-absence d'*Homotherium* sp. dans les sites ; mais aussi parce que dans nos résultats, *Dinofelis* spp. ne participe pas suffisamment aux différences inter-sites pour indiquer des différences d'interactions entre le groupe « PARAN » et le groupe « P+H ».

Le fait que *M. whitei* soit associé à la présence de *P. robustus* tend à démontrer qu'il n'était pas un pourvoyeur de carcasses pour le genre *Homo*. En revanche, on pourrait alors soutenir qu'il l'est pour *P. robustus*. Au regard de la pression de compétition et de la disponibilité en proie, peu importe le niveau de consommation de la carcasse par *M. whitei*, les opportunités d'accès sont très réduites car tous les rangs trophiques sont occupés : carnivores sociaux consommateurs d'os, mésoprédateurs et charognards (Figure 144). Ainsi, aucune relation de facilitation entre *P. robustus* et *M. whitei* n'est supposée. Cela confirme au contraire la différence de rang trophique entre les deux homininés avec *P. robustus* ayant certainement un accès occasionnel et plus tardif aux carcasses comparé à *early Homo* dont l'apport en matière carnée devait être plus régulier et rentable. En effet, l'exclusion *early Homo*/*M. whitei* peut être interprétée comme un évitement du kleptoparasitisme dont les félins auraient fait l'objet. A l'inverse, *early Homo* pourrait ne pas kleptoparasiter ce prédateur trop dangereux, préférant se confronter au léopard dont la taille corporelle inférieure et les capacités de préhension moindres expliqueraient l'association d'espèces obtenues par l'analyse SIMPER : le léopard dans le groupe « P+H » et *M. whitei* dans le groupe « PARAN » (Figure 143) ; (Figure 144).

3. 2. Relations homininés – léopards

Brain (1981), avec la « *Swartkrans Leopard Hypothesis », décrit pour la première fois le rôle du léopard dans la formation des assemblages sud-africains. Il établit que la présence des homininés dans les grottes est le résultat de la prédation par les léopards,* dont on sait qu'ils chassent les primates de grande taille dans les écosystèmes actuels. Après stockage dans les arbres surplombants la cavité de Swartkrans, les cadavres d'homininés seraient tombés au sol puis ramenés par l'hyène dans la grotte, complété par des apports gravitaires (Brain 1981). Cette hypothèse s'appuie notamment sur le célèbre

crâne SK54 de paranthrope (figuré en page de garde) comportant des traces de canines dont l'espacement correspond précisément à celles de la mandibule de léopard SK349 (Brain 1981).

Depuis lors, le risque de prédation par le léopard est souligné pour expliquer la rareté des traces de consommation du Membre 1 de Swartkrans dont l'accumulation principale est imputée aux léopards (Pickering *et al.* 2008). Nous le nuançons toutefois au regard des autres carnivores présents. En effet, la structure de la guilde indique également une présence importante des hyénidés avec *Chasmaporthetes* spp., *Crocuta* spp. et *P. brunnea* (NMI= 10). L'hyène chasseresse et l'hyène tachetée représentent un risque de prédation plus important que celui du léopard en raison de leurs mœurs sociales et leur taille corporelle largement supérieure. Si elles sont sources de production de carcasses pour les homininés, elles sont également des compétiteurs sérieux et pourraient aussi constituer un risque de prédation non négligeable. Par ailleurs, bien que le signal taphonomique principal de l'accumulation soit attribué à *P. pardus*, la présence des bovidés de grande taille avec des traces de consommation de carnivore indique un apport de proies par d'autres prédateurs. Or, les alternances d'occupation d'une cavité entre différents prédateurs peuvent être rapides voir contemporaines, et les homininés ont pu être aux contacts de l'ensemble de ces prédateurs. Les taux de traces de découpe entre petits et grands bovidés sont similaires dans le Membre 1, ne montrant pas d'évitement particulier envers le léopard (Pickering et al., 2008).

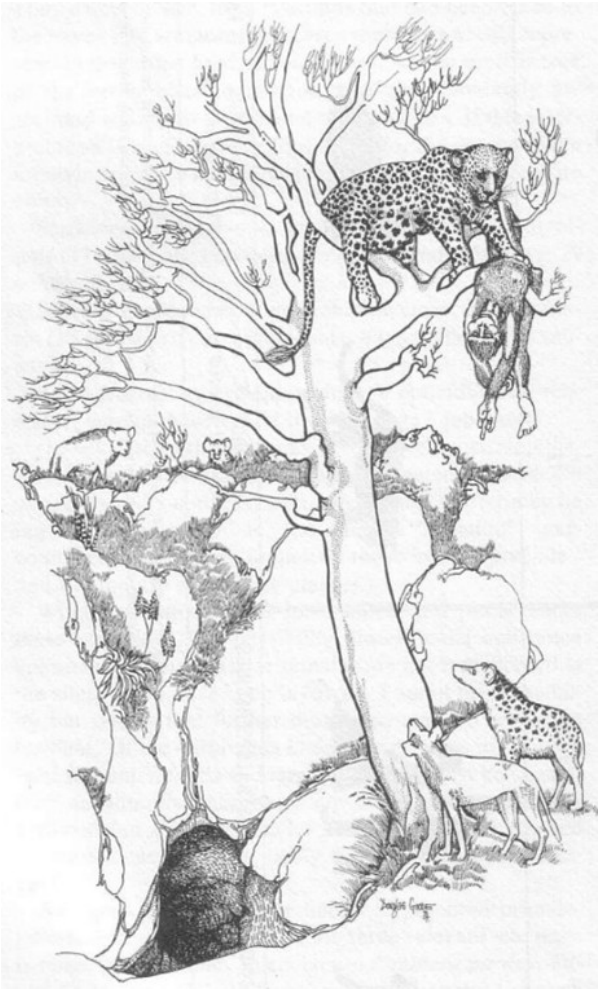


Figure 146. Figuration de la « Swartkrans Leopard Hypothesis ». Brain, 1981 (Fig. 220, p. 268).

Cette notion d'alternance d'occupation des cavités, que ce soit entre différentes espèces de carnivores ou entre les homininés et les carnivores est à considérer avec une extrême précaution. Nous avons déjà évoqué l'impossibilité à évaluer un temps de passage ou d'occupation dans les sites en raison des palimpsestes (cf. supra). Par ailleurs, un cas d'étude actuel illustre parfaitement cette difficulté à évaluer une temporalité dans le registre fossile. Nous avons mené un suivi de l'occupation par les faunes de mammifère de la grotte de Gcwihaba (Gcwihaba Hills, Botswana) dans le cadre de la mission Homini'Karst (dir. L. Bruxelles), sous la supervision de J.-B. Fourvel. L'observation s'est

effectuée par piégeage-photographique, sur une période d'un mois, depuis quatre années. La cavité est occupée comme tanière par un couple de léopard, ce qui n'empêche pas le passage d'autres espèces, comme l'hyène brune. Les pièges photos ont enregistré le mâle rentrant dans la grotte par l'entrée sud, le 11/10/2025 à 7h52 ; puis l'arrivée de l'hyène à l'entrée nord de la cavité le même jour à 23h38 ; et enfin un enregistrement du couple est fait à l'entrée nord le 12/10/2025 à 3h26. Cette séquence indique soit que l'hyène et les léopards sont présents en même temps si les léopards ne sont pas ressortis, soit qu'un chassé-croisé des passages s'opère dans la cavité. La présence de

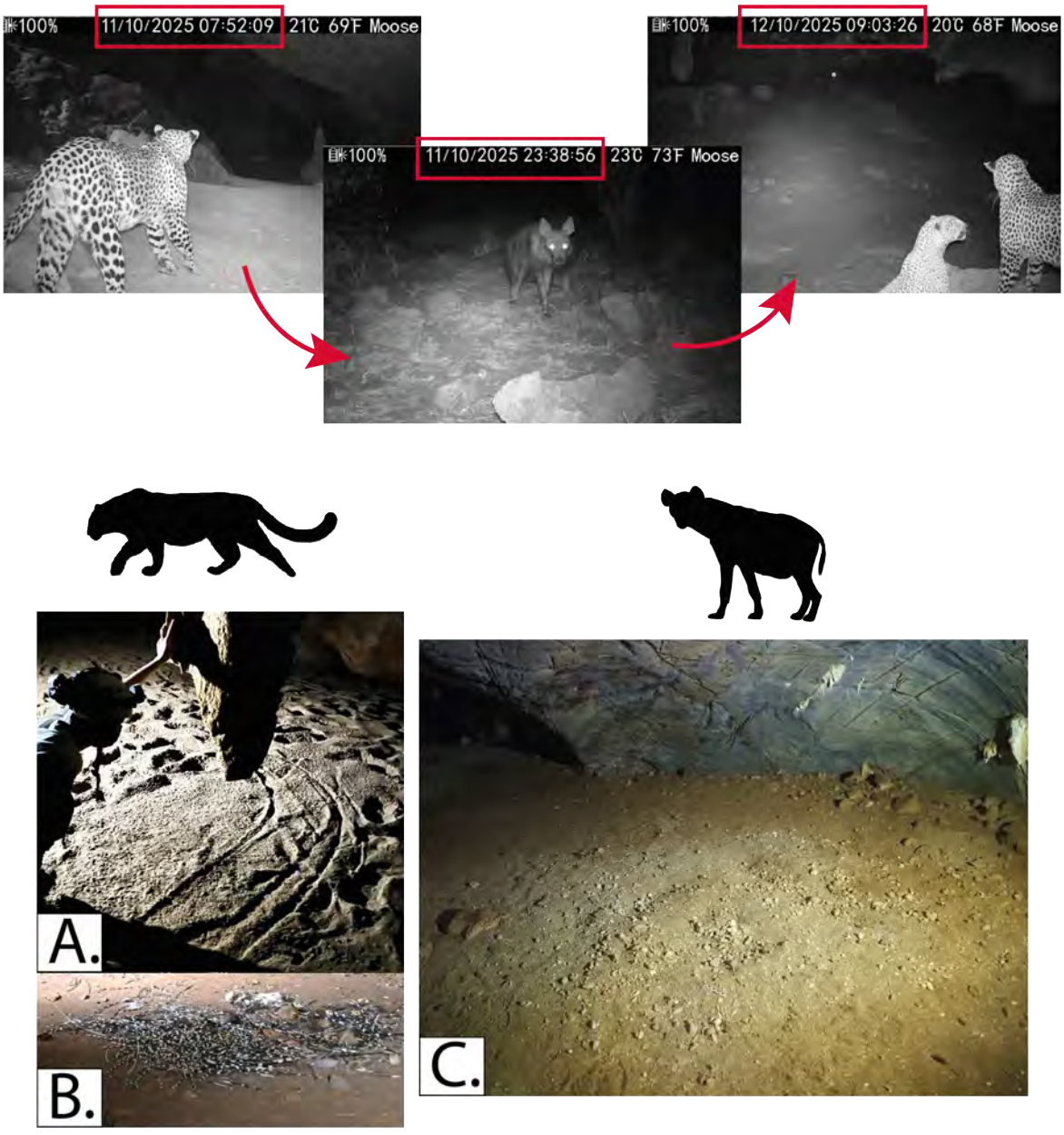


Figure 147. Chronologie des passages de carnivores dans la grotte de Gcwihaba et bioglyphes associés.

A. traces de tirage d'une proie de léopard ; **B.** restes de porc-épic consommés par le léopard ; **C.** latrines d'hyène brune © C. Thabard et J.-B. Fourvel.

latrines d'hyènes (Figure 147) dans la partie nord de la grotte ainsi que des traces de tirage d'une proie par le léopard (Figure 147) et d'un porc-épic complètement consommé (Figure 147) dans la partie sud, tendent tout de même à indiquer des activités proches dans le temps par les deux espèces (Figure 147).

La présence des léopards dans la grotte semble continue car différentes activités démontrant son utilisation comme lieu de vie ont été enregistrées – le mâle ramenant un céphalophe (*Cephalophus* sp.) (Figure 148), une scène d'accouplement (observée en 2025) (Figure 148) et une scène de repos (Figure 148) ainsi que la présence d'individus juvéniles âgés de 6 à 8 mois (observée en 2024) (Figure 148). Ces observations en milieu souterrain, inédites dans le registre comportemental moderne, ont des implications directes sur l'interprétation des assemblages fauniques plio-pléistocènes d'Afrique du Sud.

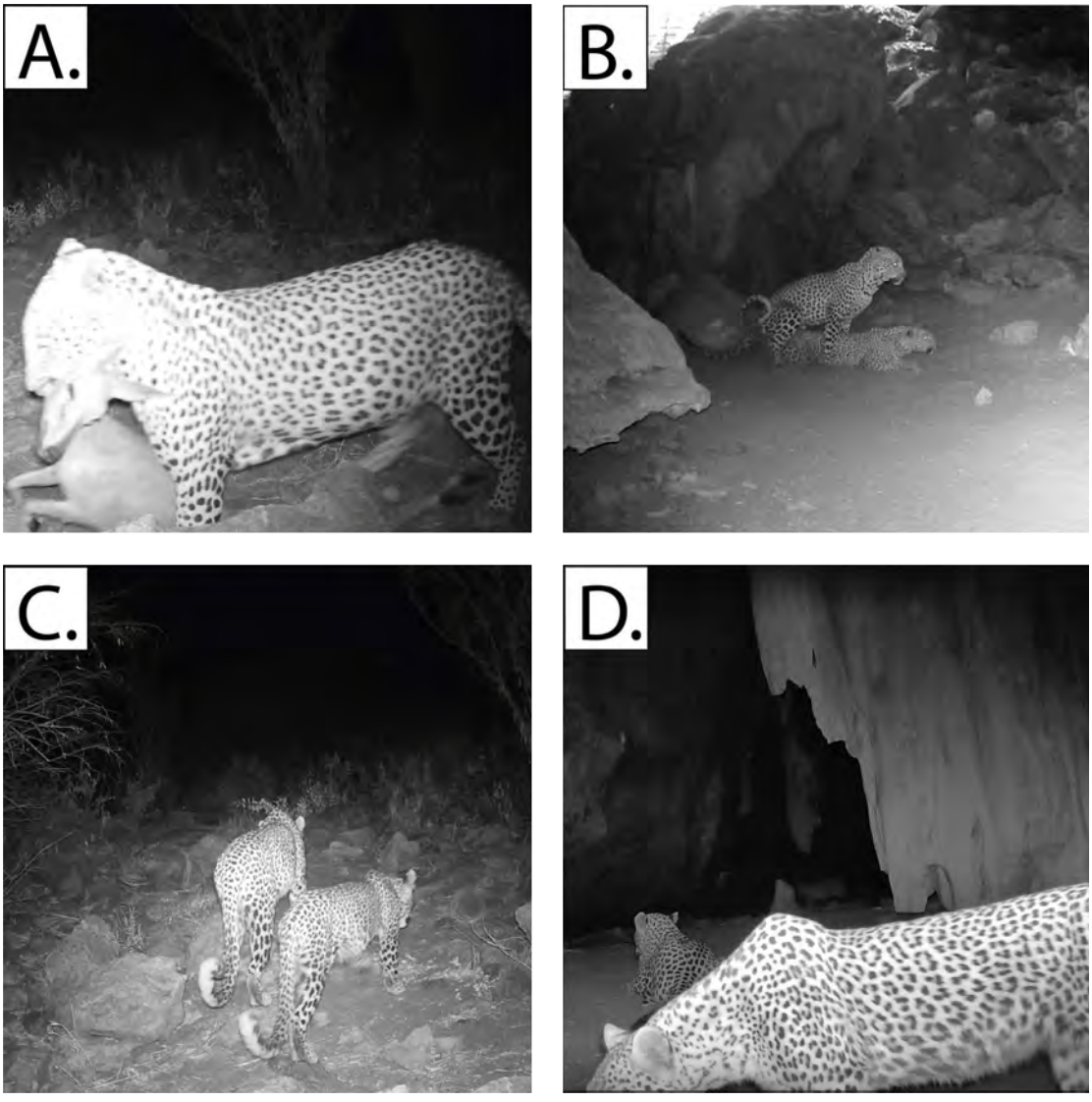


Figure 148. Occupation de la grotte de Gcwihaba (Botswana) par *P. pardus*.

A. Léopard ramenant un céphalophe dans la grotte ; **B.** scène d'accouplement ; **C.** léopards juvéniles ; **D.** scène de repos. © J.-B. Fourvel et C. Thabard.

L'apport dans la grotte de proies de petite taille non-consommées indique une variation dans le comportement de stockage des proies par les léopards. Ils consomment la proie (intégralement ou non) directement dans la grotte qui est un lieu à l'abri des autres prédateurs (hyène brune, lycaon, présent dans l'environnement direct de la cavité). Ce comportement n'est pas sans conséquence pour les homininés dans les contextes fossiles. Ils n'ont alors eu d'autre choix, pour récupérer les prises des léopards, que de les obtenir par confrontation aux entrées de grotte. Il semble peu probable qu'ils s'aventurent en milieu profond dans l'obscurité pour collecter des proies potentiellement consommées. Cette configuration permet d'adapter aux contextes karstiques le modèle des caches de léopard qui est développé à l'origine pour les contextes Est-Africains (Blumenschine 1986; Cavallo & Blumenschine 1989). Il est supposé que les proies des léopards stockées dans les arbres constituent des ressources nutritivement intéressantes car peu consommées lorsqu'elles sont mises en cache, à l'exception des membres supérieurs. Les homininés auraient alors eu accès à ces carcasses par le biais du charognage en l'absence des léopards (Blumenschine 1986; Cavallo & Blumenschine 1989). D'ailleurs, Pickering *et al.* (2004) rejettent l'hypothèse d'une acquisition des carcasses de petite taille en récupérant les proies stockées dans les arbres à l'entrée de Swartkrans, car la représentation différentielle des marques de découpe est en faveur des membres supérieurs.

Ainsi, cette occupation en grotte par le léopard vient confirmer les déductions pour une pratique du kleptoparasitisme par les homininés, probablement *early Homo*, qui ont été faites à partir des analyses taphonomiques, archéozoologiques (Pickering *et al.* 2004, 2008) et paléoécologiques (ce travail).

Conclusion générale et perspectives

Bilan de l'étude paléontologique

L'étude paléontologique des carnivores de Makapansgat Mb.3, Sterkfontein Mb.4, Swartkrans Kromdraai et Cooper's a mené à la révision et la caractérisation de différents taxons dans chacune des trois familles étudiées : Canidae, Felidae et Hyaenidae.

Les canidés composent la famille jusque-là la moins étudiée et qui a nécessité la révision la plus importante. Parmi ceux-ci, pour les espèces de grande taille, nous décrivons le genre *Praelycaon* que nous considérons être le jalon évolutif précédent le genre *Lycaon* actuel. Il s'agit d'une forme plésiomorphe en cours de spécialisation, justifiant par la même l'invention de ce nouveau genre. *C. hewitti* était jusqu'alors la seule espèce de cette gamme de taille et reconnue dans la seule localité de Kromdraai Mb.2 (Fourvel & Frerebeau 2022). La révision des canidés a permis de documenter la présence de l'espèce dans de nombreux sites (Swartkrans Mb.1, Mb.2 et Mb.3, Kromdraai B, Cooper's B, Sterkfontein Mb.4) faisant de *C. hewitti* une espèce commune dans le *Cradle of Humankind*. *L. mesomelas* est le canidé de taille moyenne le plus courant dans les assemblages mais sa surreprésentation a été nuancée au profit de *L. adusta* et du genre *Nyctereutes*. Même si plusieurs espèces de Nyctereutes ont été reconnues dans ce travail, nous avons pu réviser et invalider d'autres espèces tel que *C. antiquus* dont le spécimen est réattribué à *L. adusta*. Il en est de même pour *C. brevirostris* finalement réattribuée au genre *Nyctereutes* (*N. brevirostris*).

Concernant les félidés, la sous-famille des machairodontes n'a pas fait l'objet de révisions taxinomiques car de nombreuses publications, avec lesquelles nous sommes en adéquation, existent déjà et décrivent leur morphologie cranio-dentaire. En revanche, nous proposons une caractérisation morphologique des restes postcrâniens pour lesquels les critères d'identification sont rares. Nous discutons également l'existence de *P. shawi* que nous considérons être un lion (*P. leo*) de grande taille, sans besoin de faire une distinction spécifique. Parmi les félidés de taille moyenne, la diversité est plus importante que précédemment établie. Il faut souligner ici que, comme pour les canidés, les félidés de taille moyenne n'avaient jusqu'alors pas fait l'objet d'autant de travaux que les machairodontes ou félidés de grande taille. Ainsi nous proposons la reconnaissance d'un nouveau genre à Kromdraai Mb.2 (Felidae nov. gen. B) et la réévaluation du guépard de Makapansgat Mb.3 qui s'avère être très probablement un nouveau genre de félidé (Felidae nov. gen. A). Enfin, nous reconnaissons la morphologie particulière de *F. breckilli* mais l'espèce n'est pas officiellement décrite et nous ne sommes pas en adéquation avec son rattachement au genre *Felis*, c'est pourquoi nous préférons laisser pour le moment le spécimen en genre indéterminé. Enfin, le plus petit taxon étudié est le caracal. Nous ne reconnaissons pas le genre *Leptailurus* pour les sites étudiés mais bien la seule présence de *Caracal*.

Les hyénidés spécialisés bénéficient d'une littérature abondante pour leur morphologie cranio-dentaire avec laquelle nous sommes en adéquation. C'est pourquoi nous ne réévaluons pas les genres *Pachycrocuta* et *Chasmaporthetes*. En revanche, du matériel postcrânien appartenant au genre *Chasmaporthetes* est décrit pour la première fois, grâce à la reconnaissance de caractères mixtes dérivés des félidés et des hyénidés. Le genre *Hyaenictis* est décrit à Makapansgat Mb.3, ce qui en fait la plus jeune occurrence recensée dans le *Cradle of Humankind*. Nous réfutons en revanche la présence du genre *Hyaena* dans le *Cradle of Humankind* et supposons une aire de répartition qui était probablement déjà similaire à celle de l'espèce actuelle *H. hyaena* en Afrique de l'Est. Ainsi, *Hyaena makapani* est réattribuée au genre *Parahyaena* (*P. makapani*). Le genre *Crocuta* est relativement bien étudié en raison de l'identification de différentes chrono-formes non abordées dans ce travail, mais la morphologie du genre n'a jamais été confrontée de manière systématique à celle de *P. brunnea* et *H. hyaena*. Nous constatons alors qu'en dépit de la caractérisation de chacun des genres, il est difficile de distinguer les genres *Crocuta* et *Parahyaena*, faisant augmenter le nombre de hyénidés indéterminés dans les assemblages. Enfin, nous proposons une caractérisation du matériel postcrânien avec des critères d'identifications pour les trois genres de hyénidés actuels, permettant de discriminer l'hyène brune, l'hyène rayée et l'hyène tachetée à partir d'autres critères que leur taille relative.

L'étude paléontologique visait avant tout la révision des listes de prédateurs afin de caractériser la structure trophique des guildes. Néanmoins, des perspectives propres à l'analyse morphométrique sont identifiées. D'une part, de nombreuses espèces doivent faire l'objet de descriptions morphologiques plus détaillées et illustrées. D'autre part, nous soulignons la nécessité du recours à des échantillons de comparaison modernes plus abondants. C'est en sériant la variabilité des espèces modernes que les descriptions des espèces fossiles seront plus robustes.

Bilan de l'étude paléoécologique : la caractérisation des relations homininés-carnivores

L'étude paléoécologique est basée sur une liste de prédateurs dont les occurrences et les abondances sont réévaluées. Ces listes fauniques mises à jour nous ont permis de caractériser les niveaux trophiques (structure) des guildes de carnivores. Elles nous ont également mené à estimer des pressions de compétition entre prédateurs ainsi qu'à évaluer des biomasses, dans le but de caractériser des variables écosystémiques favorisant ou non l'acquisition des ressources carnées par les homininés. Nos analyses statistiques multivariées ont mis en évidence des différences compositionnelles significatives selon les groupes de sites. Enfin, l'analyse SIMPER a permis d'identifier des espèces-clés de carnivores dont on peut supposer une interaction plus étroite avec les homininés.

Une exclusion compétitive est identifiée pour le groupe « AUSTRALO » entre les grands félins et les grands prédateurs sociaux, mettant en évidence une niche de charognage dans un contexte de faible pression de compétition, indiquant des opportunités d'accès aux carcasses favorables.

Le groupe « P+H » indique une pression de compétition moyenne dans des environnements où les besoins énergétiques des carnivores sont couverts, devant probablement limiter les risques de compétition intense, et par conséquent de prédation lors de l'accès aux carcasses par les homininés. Nous supposons qu'*early Homo* ait pu se concentrer sur le gibier de petite à moyenne taille.

Le groupe « PARAN » est très différent des autres en raison de pressions de compétition largement supérieures. Les besoins énergétiques des carnivores ne sont pas couverts et l'ensemble des niveaux trophiques de la guilde sont occupés. Outre des opportunités d'accès aux carcasses défavorables, la structure de la guilde ne favorise pas l'insertion des homininés parmi les prédateurs.

Enfin, il est important de souligner que les paranthropes se retrouvent autant dans des contextes de compétition modérée (groupe « P+H ») que dans des contextes de compétition accrue (groupe « PARAN »). Cela tend à montrer que la pression de compétition, et par conséquent les opportunités d'accès aux carcasses, ne sont pas des facteurs limitants à sa présence dans l'environnement. A l'inverse, *early Homo* semble éviter ces contextes de forte pression et une ségrégation de l'habitat semble opérante avec les contextes saturés en prédateurs.

Limites interprétatives : la complexité à reconstruire les comportements d'acquisition et de traitement des ressources carnées

La caractérisation de la structure des carnivores et des interactions qui en découlent sont une aide à l'interprétation des comportements liés à l'acquisition et l'exploitation des ressources carnées par les homininés, mais ne constituent pas une preuve directe des dits comportements. Par ailleurs, la prise en compte des artefacts lithiques et des traces de consommation anthropiques est une condition *sine qua non* pour tenter d'étudier la question. Or, cela complique fortement les interprétations pour les karsts d'Afrique du Sud, en raison de la difficulté à lier entre eux l'ensemble de ces vestiges issus de palimpsestes.

Nous avons malgré tout tenté de déterminer si l'approche paléoécologique, au travers du prisme des carnivores, pouvait apporter des arguments en faveur (ou non) des différents modèles organisationnels utilisés pour reconstruire les comportements de subsistance, depuis les découvertes d'Olduvai. Nous avons confronté les modèles à faible (ou moyenne) pression de compétition (i.e. site d'abattage, camp de base, itinéraire de subsistance) et les modèles à forte pression de compétition (refuge, cache de pierre) aux analyses sur les carnivores dans le but de déterminer si cela facilitait la caractérisation d'une organisation particulière.

Les sites étudiés ne sont pas adaptés aux modèles préétablis car ils ont une fonction apparentée à celle des « *death site* » puisqu'il s'agit de tanières où les carnivores ramènent leur proie. La réflexion aurait pu être inverse, avec les entrées de grotte servant d'abris naturels pour y établir des activités et une organisation. Nous démontrons toutefois que les pressions de compétition pour les sites du Pléistocène inférieur ne semblent pas propices à une installation des homininés aux entrées de grottes pour la région considérée. Enfin, ces modèles socio-économiques ne prennent pas en compte la variabilité locale et inhérente à chaque écosystème qui se retranscrit par une forte flexibilité comportementale chez les homininés. Plutôt que de supposer des comportements d'acquisition et d'exploitation suivant un modèle préétabli, il faudrait plutôt supposer une adaptation locale basée sur des déplacements réguliers et des points d'activités mobiles au sein d'un territoire. La complexité comportementale des homininés a souvent été retranscrite par une capacité à se confronter directement aux grands prédateurs tout en atteignant le même niveau trophique (i.e. prédateur apex) (p. ex. Lewis 1997). Mais il serait plus vraisemblable de supposer que cette complexité résulte avant tout d'une capacité d'adaptation à des cas particuliers (i.e. kleptoparasitisme et charognage), sous-tendant des notions de flexibilité dans les choix effectués et une communication intra-groupe.

Perspectives : du karst au plein-air

Si le cadre (paléo)écosystémique permet de déduire de manière plus plausible les accès primaire ou secondaire aux carcasses, il reste extrêmement compliqué d'extrapoler ces résultats à des comportements d'acquisition, et plus encore d'exploitation des carcasses. Cela s'explique principalement par la nature de palimpsestes des sites étudiés qui est une limite compliquée à dépasser. L'enregistrement stratigraphique de ce type de sites n'est pas suffisamment précis pour aborder l'étude des comportements d'acquisition et d'exploitations des ressources carnées par les homininés. Par ailleurs, les contextes karstiques ne s'insèrent pas dans les cadres conceptuels initialement pensés pour les sites de plein-air. Ces derniers correspondent aux premières séquences de la dynamique éco-éthologique et de la chaîne de consommation des carcasses, tandis que les contextes karstiques largement reconnus comme tanière de carnivores correspondent aux séquences postérieures lorsque le prédateur ramène sa proie en grotte (stratégie d'évitement de la compétition inter- intra-spécifique). La reconnaissance de la fonction des sites karstiques devrait alors se faire à partir de modèles adaptés à cette étape spécifique. Si les recherches futures parviennent à isoler les différentes occupations successives en recontextualisant les artefacts, les homininés et la faune, nous pourrons proposer des modèles adéquates à la caractérisation de ces ensembles karstiques.

En revanche, les sites d'Afrique de l'Est bénéficient de contextes sédimentaires où il est possible de relier les artefacts, les restes fauniques et les homininés le plus souvent au sein d'un même niveau stratigraphique et dans un cadre chronologique bien précisé. Depuis 2024, nous avons eu l'opportunité d'intégrer l'équipe de la Mission Préhistorique au Kenya (dir. S. Harmand UMR5608 TRACES), ouvrant pour nous la voie à de nouvelles réflexions. Au nord du rift kenyan, des formations sédimentaires bien datées enregistrent en effet des faunes de vertébrés extrêmement riches et

diversifiées. La Formation de Nachukui sur la rive ouest du lac Turkana explorée par la Mission Préhistorique au Kenya, comporte une quarantaine de sites archéologiques dont les plus importants ont été minutieusement fouillés. Ainsi, il a été mis en évidence une continuité dans l'occupation du territoire par les homininés et communautés mammaliennes *lato sensu* entre 2,4 Ma et 0,7 Ma (depuis les sites oldowayens de Lokalalei 1 et 2C, Naiyena Engol ainsi que Nasura, jusqu'aux principaux sites acheuléens de Kokiselei 4, Nachukui puis Nadung'a). En outre, la Formation de Nachukui recèle la plus ancienne industrie lithique connue à ce jour sur le site de Lomekwi 3, datée à 3,3 Ma (Harmand *et al.* 2015). Il s'agit de contextes stratigraphiquement contrôlés qui seraient tout à fait appropriés aux recherches que nous avons développées sur les sites étudiés en Afrique du Sud. Quel est le rôle des prédateurs et pressions de compétition sur les modalités d'acquisition et d'exploitation des ressources carnées par les homininés ? Que nous apprend le cadre paléoécosystémique sur l'adaptation par les homininés aux contraintes de leur milieu ? Rappelons ici que la succession de sites datés finement dans la Formation de Nachukui, depuis la première occurrence connue d'outils jusqu'à la fin de l'Acheuléen, permettrait d'apprécier l'évolution des relations homininés-faunes sur le temps long. Considérant le fait que les faunes de carnivores sont généralement peu nombreuses dans ces contextes au contraire des tanières, il s'agira d'adapter les méthodologies du présent travail à ces contextes de plein-air. En effet, les sites de plein-air correspondent aux lieux où les homininés déplaçaient les carcasses pour les exploiter (i.e. point d'activité mobile). Les carnivores pouvaient « occuper » ces sites de manière épisodique et sûrement sur des durées extrêmement courtes lorsqu'ils venaient se nourrir sur place ou kleptoparasiter la ressource. Cette réalité écologique explique pour partie la rareté des restes attribuables aux carnivores. Toutefois, des données autres que le fait paléontologique attestent de la présence et du rôle des carnivores (traces de consommation). Il s'agira de développer les approches du présent travail en intégrant d'autres données contextuelles, la taphonomie en faisant partie. En outre, si les sites archéologiques Est-Africains ne renferment pas une diversité et une richesse de carnivores importante, ces contextes peuvent être croisés aux données des prospections. Ces collectes paléontologiques, outre le fait de documenter le cadre paléoécosystémique, sont issus d'ensemble stratigraphiques (sub)contemporains aux sites archéologiques eux-mêmes. En ce sens, il existe de nombreuses perspectives à la caractérisation des contextes de l'ouest Turkana pour continuer d'approfondir le lien entre la disponibilité en proies, les pressions de compétition induites par les prédateurs, et les opportunités d'accès aux carcasses par les homininés. Une étude plus généraliste, prenant en compte l'ensemble de la grande faune sera nécessaire afin d'obtenir un contexte écosystémique le plus complet possible.

Bibliographie

A

Aiello L.C. & Wheeler P. 1995. — The expensivetissue hypothesis: the brain and the digestive system in human and primate evolution. *Current Anthropology* 36 (2): 199–221.

Alemseged Z. 2023. — Reappraising the palaeobiology of *Australopithecus*. *Nature* 617 (7959): 45–54.

Andrews P., Lord J.M. & NesbitEvans E.M. 1979. — Patterns of ecological diversity in fossil and modern mammalian faunas. *Biological Journal of the Linnean Society* 11 (2): 177–205.

Anton M., Salesa M.J., Galobart A. & Tseng Z.J. 2014. — The PlioPleistocene scimitartoothed felid genus *Homotherium* Fabrini, 1890 (Machairodontinae, Homotherini): diversity, palaeogeography and taxonomic implications. *Quaternary Science Reviews* 96: 259–268.

Anton M., Turner A., Salesa M.J. & Morales J. 2006. — A complete skull of *Chasmaporthetes lunensis* (Carnivora, Hyaenidae) from the Spanish Pliocene site of La Puebla de Valverde (Teruel). *Estudios Geológicos* 62(1): 375–388.

Anton S.C. 2012. — Early *Homo*: Who, When, and Where. *Current Anthropology* 53 (S6): S278–S298.

Ardrey R. 1961. — *African Genesis: A Personal Investigation into the Animal Origins and Nature of Man*. Atheneum, New York, 380 p.

Argant A. 1991. — *Carnivores quaternaires de Bourgogne*. Thèse de doctorat, Université ClaudeBernard Lyon 1, Villeurbanne, 299 p.

Asfaw B., White T., Lovejoy O., Latimer B., Simpson S. & Suwa G. 1999. — *Australopithecus garhi*: a new species of early hominid from Ethiopia. *Science* 284 (5414): 629–635.

Avery D.M. 2001. — The PlioPleistocene vegetation and climate of Sterkfontein and Swartkrans, South Africa, based on micromammals. *Journal of Human Evolution* 41 (2): 113–132.

B

Backwell L. & d'Errico F. (eds) 2005. — The origin of bone tool technology and the identification of early hominid cultural traditions. In : d'Errico F. & Backwell L. (eds), *From tools to symbols: from early hominids to modern humans* : 238–275. Johannesburg : Wits University Press.

Ballesio R. 1963. — *Monographie d'un Machairodus du gisement villafranchien de Senèze: Homotherme crenatidens Fabrini*. Travaux du Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon, Nouvelle série 9, Lyon, 137 p.

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 (7417): 558-560.

Barone R. 1976. — *Anatomie comparée des mammifères domestiques. Tome 1, Ostéologie*. Paris: Vigot. 811 p.

BartoliniLucenti S. & Spassov N. 2022. — Cave canem! The earliest *Canis* (Xenocyon) (Canidae, Mammalia) of Europe: taxonomic affinities and paleoecology of the fossil wild dogs. *Quaternary Science Reviews* 276: 2-18.

Berger L.R., de Ruiter D.J., Churchill S.E., Schmid P., Carlson K.J., Dirks P.H.G.M. & Kibii J.M. 2010. — *Australopithecus sediba*: a new species of *Homo-like* australopith from South Africa. *Science* 328 (5975): 195–204.

Berger L.R., de Ruiter D.J., Steininger C.M. & Hancox J. 2003. — Preliminary results of excavations at the newly investigated Coopers D deposit, Gauteng, South Africa. *South African Journal of Science* 99 (5): 276–278.

Berger L.R., Pickford M. & Thackeray J.F. 1995. — A Plio-Pleistocene hominid upper central incisor from the Cooper's site, South Africa. *South African Journal of Science* 91 (10): 541.

Bickerton D. & Szathmáry E. 2011. — Confrontational scavenging as a possible source for language and cooperation. *BMC Evolutionary Biology* 11 (261).

Binford L.R. 1988. — Fact and fiction about the *Zinjanthropus* floor: data, arguments, and interpretations. *Current Anthropology* 29 (1): 123–149.

Binford L.R. 1984. — Butchering, sharing, and the archaeological record. *Journal of Anthropological Archaeology* 3(3): 235–257.

Binford L.R. 1981. — *Bones: Ancient Men and Modern Myths*. Academic Press, New York, 320 p.

Blanc A. 1984. — *Les genres Lynx, Acinonyx, Viretailurus (Carnivora, Felidae) dans les séries pliopléistocènes de France. Étude biométrique et chrono-stratigraphique*. Thèse de doctorat, Université de Paris I, Paris.

Blumenschine R. 1995. — Percussion marks, tooth marks, and experimental determinations of the timing of hominid and carnivore access to long bones at FLK Zinjanthropus, Olduvai Gorge, Tanzania. *Journal of Human Evolution* 29 (1): 21–51.

Blumenschine R. 1991. — Hominid carnivory and foraging strategies, and the socio-economic function of early archaeological sites. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 334: 211–221.

Blumenschine R. 1988. — An experimental model of the timing of hominid and carnivore influence on archaeological bone assemblages. *Journal of Archaeological Science* 15 (5): 483–502.

Blumenschine R. 1986. — *Early hominid scavenging opportunities: implications of carcass availability in the Serengeti and Ngorongoro ecosystems*. BAR International Series 283, Oxford, 162 p.

Blumenschine R. & Pobiner B. 2007. — Zooarchaeology and the ecology of Oldowan hominin carnivory. In: *Evolution of the Human Diet: The Known, the Unknown, and the Unknowable*, pp. 167-190.

Blumenschine R., Cavallo J.A. & Capaldo D. 1994. — Competition for carcasses and early hominid behavioral ecology: a case study and conceptual framework. *Journal of Human Evolution* 27 (1-3): 197–213.

Blumenschine R. & Cavallo J.A. 1992. — Scavenging and human evolution. *Scientific American* 267 (4): 90–97.

Bobe R., Oliveira Coelho J., Carvalho S. & Leakey M. 2022. — Early hominins and paleoecology of the Koobi Fora Formation, Lake Turkana Basin, Kenya. In: *African Paleoecology and Human Evolution*, New York, Cambridge University Press, p. 311–332.

Bonifay M. 1971. — Carnivores quaternaires du Sud-Est de la France. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* 21(2): 43–377.

Bonner P., Esterhuysen A. & Jenkins F.A. 2007. — *A search for origins: science, history and South Africa's 'Cradle of Humankind'*. Johannesburg: Wits University Press, 416 p.

Braga J. & Thackeray J.F. (éd.) 2016. — *Kromdraai: A Birthplace of Paranthropus in the Cradle of Humankind. A South African Heritage Site*. Stellenbosch: SUN Press (African Sun Media), 113 p.

Braga J. & Thackeray J.F. 2003. — Early *Homo* at Kromdraai B: probabilistic and morphological analysis of the lower dentition. *Comptes Rendus Palevol* 2(4): 269–279.

Braga J., Thackeray J.F., Bruxelles L., Dumoncel J. & Fourvel J.-B. 2017. — Stretching the time span of hominin evolution at Kromdraai (Gauteng, South Africa): recent discoveries. *Comptes Rendus Palevol* 16 (1): 58–70.

Braga J., Thackeray J.F. & Zipfel B. 2022. — The Kromdraai early hominin-bearing site: a review of recent findings. *L'Anthropologie* 126 (4): 103054.

Brain C.K. 1997. — The contribution of Raymond Dart to the development of cave taphonomy. *Palaeontologia africana* 33: 81–83.

Brain C.K. 1993. — *Swartkrans: a cave's chronicle of early man*. Pretoria: Transvaal Museum, 270 p.

Brain C.K. 1981. — *The hunters or the hunted? An introduction to African cave taphonomy*. Chicago, London: The University of Chicago Press, 365 p.

Brain C.K. 1975. — An interpretation of the bone assemblage from the Kromdraai australopithecine site, South Africa. In : R.H. Tuttle (éd.), *Paleoanthropology, Morphology and Paleoecology*, The Hague, Mouton, p. 225–243.

Brain C.K. 1958. — The Transvaal ape-man-bearing cave deposits. *Transvaal Museum Memoir* 13: 1–125.

Braun D.R., Aldeias V., Archer W., Arrowsmith J.R., Baraki N., Campisano C.J., Deino A.L., Di Maggio E.N., DupontNivet G., Engda B., Feary D.A., Garello D.I., Kerfelew Z., McPherron S.P., Patterson D.B., Reeves J.S., Thompson J.C. & Reed K.E. 2019. — Earliest known Oldowan artifacts at >2.58 Ma from Ledi-Geraru, Ethiopia, highlight early technological diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 116(24): 11712–11717.

Bray J.R. & Curtis J.T. 1957. — An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecological Monographs* 27(4): 325–349.

Brock A., McFadden P.L. & Partridge T.C. 1977. — Preliminary palaeomagnetic results from Makapansgat and Swartkrans. *Nature* 266: 249–250.

Broom M. & Ruxton D. 2003. — Evolutionarily stable kleptoparasitism: consequences of different prey types. *Behavioral Ecology* 14 (1): 23–33.

Broom R. 1949. — Another new type of fossil ape-man. *Nature* 163: 57.

Broom R. 1948. — Some South African Pliocene and Pleistocene mammals. *Annals of the Transvaal Museum* 21 (1): 1–38.

Broom R. 1943. — An ankle-bone of the ape-man, *Paranthropus robustus*. *Nature* 152: 689–690.

Broom R. 1942. — The hand of the ape-man, *Paranthropus robustus*. *Nature* 149 (3784): 513–514.

Broom R. 1939. — A preliminary account of the Pleistocene carnivores of the Transvaal caves. *Annals of the Transvaal Museum* 19 (3): 331–338.

Broom R. 1938. — The Pleistocene anthropoid apes of South Africa. *Nature* 142: 377–379.

Broom R. 1937a. — On some new Pleistocene mammals from limestone caves of the Transvaal. *South African Journal of Science* 33: 750–768.

Broom R. 1937b. — LIX.—Notices of a few more new fossil mammals from the caves of the Transvaal. *Annals and Magazine of Natural History* 20 (119): 509–514.

Broom R. & Robinson J.T. 1952. — *Swartkrans apeman, Paranthropus crassidens*. Pretoria: Transvaal Museum, Transvaal Museum Memoir 6, 123 p.

Broom R. & Robinson J.T. 1949. — A new type of fossil ape-man. *Nature* 164: 322–323.

Broom R. & Schepers G.W.H. 1946. — *The South African fossil apemen, the Australopithecinae*. Pretoria: Transvaal Museum, Transvaal Museum Memoir 2, 272 p.

Brose U., Martinez N.D. & Williams R.J. 2003. — Estimating species richness: sensitivity to sample coverage and insensitivity to spatial patterns. *Ecology* 84 (9): 2364–2377.

Brugal J.-P. & Roche H. 2022. — Paleoecology and paleoenvironments of early Quaternary faunal assemblages from the Nachukui Formation in Kenya: insights from the West Turkana Archaeological Project. In: *African Paleoecology and Human Evolution*, New York: Cambridge University Press, pp. 298–311.

Bruxelles L. 2019. — *Les karts du berceau de l'Humanité en Afrique australe*. Habilitation à Diriger des Recherches, 133 p.

Bruxelles L., Maire R., Couzens R., Thackeray J.F. & Braga J. 2016. — Chapter 3. A revised stratigraphy of Kromdraai. In : J. Braga & J.F. Thackeray (éd.), *Kromdraai: A Birthplace of Paranthropus in the Cradle of Humankind. A South African Heritage Site*. Stellenbosch: SUN Press (African Sun Media), p. 113 p.

Buckland W. 1833. — Account of an assemblage of fossil teeth and bones of elephant, rhinoceros, hippopotamus, bear, tiger, and hyaena, and sixteen other animals; discovered in a cave at Kirkdale, Yorkshire, in the year 1821: with a comparative view of five similar caverns in various parts of England, and others on the continent. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 2: 165-167.

Bunn H.T. & Kroll E.M. 1986. — Systematic butchery by Plio-Pleistocene hominids at Olduvai Gorge, Tanzania. *Current Anthropology* 27 (5): 431–452.

Butzer K.W. 1976. — Lithostratigraphy of the Swartkrans Formation. *South African Journal of Science* 72: 136–141.

C

Cadman A. & Rayner R.J. 1989. — Climatic change and the appearance of *Australopithecus africanus* in the Makapansgat sediments. *Journal of Human Evolution* 18 (2): 107–113.

Carbone C. & Gittleman J.L. 2002. — A common rule for the scaling of carnivore density. *Science* 295 (5563): 2273-2276.

Carbone C., Mace G.M., Roberts S.C. & Macdonald D.W. 1999. — Energetic constraints on the diet of terrestrial carnivores. *Nature* 402: 286–288.

Cavallo J.A. & Blumenschine R. 1989. — Tree-stored leopard kills: expanding the hominid scavenging niche. *Journal of Human Evolution* 18 (4): 393–399.

Chao A. 1984. — Nonparametric estimation of the number of classes in a population. *Scandinavian Journal of Statistics* 11 (4): 265–270.

Cherin M., Iurino D.A., Sardella R. & Rook L. 2014. — *Acinonyx pardinensis* (Carnivora, Felidae) from the Early Pleistocene of Pantalla (Italy): predatory behavior and ecological role of the giant Plio–Pleistocene cheetah. *Quaternary Science Reviews* 87: 82–97.

Christiansen P. 2004. — Body size in proboscideans, with notes on elephant metabolism. *Zoological Journal of the Linnean Society* 140 (4): 523–549.

Christiansen P. & Adolfssen J.S. 2007. — Osteology and ecology of *Megantereon cultridens* SE311 (Mammalia; Felidae; Machairodontinae), a sabrecat from the Late Pliocene – Early Pleistocene of Senéze, France. *Zoological Journal of the Linnean Society* 151 (4): 833–884.

Clarke R.J. 2008. — Latest information on Sterkfontein's *Australopithecus* skeleton and a new look at *Australopithecus*. *South African Journal of Science* 104 (11): 443–449.

Clarke R.J. & Kuman K. 2019. — The skull of StW 573, a 3.67 Ma *Australopithecus prometheus* skeleton from Sterkfontein Caves, South Africa. *Journal of Human Evolution* 134: 102634.

Clarke R.J., Pickering T.R., Heaton J.L. & Kuman K. 2021. — The earliest South African hominids. *Annual Review of Anthropology* 50: 125–143.

Collings G.E. 1972. — A new species of *Machaerodont* from Makapansgat. *Palaeontologia africana* 14: 87–92.

Collings G.E., Cruickshank A., Maguire J.M. & Randall R.M. 1976. — Recent faunal studies at Makapansgat Limeworks, Transvaal, South Africa. *Annals of the South African Museum* 71: 153–165.

Cooke H.B.S. 1991. — *Dinofelis barlowi* (Mammalia, Carnivora, Felidae) cranial material from Bolt's Farm, collected by the University of California African expedition. *Palaeontologia africana* 28: 9–21.

Cooper S.M., Holekamp K.E. & Smale L. 1999. — A seasonal feast: long-term analysis of feeding behaviour in the spotted hyaena (*Crocuta crocuta*). *African Journal of Ecology* 37 (2): 149–160.

Cornhill K.L., Balme G.A., Hunter L.T.B. & Kerley G.I.H. 2023. — Cheetah spatiotemporal overlap with other large carnivores and prey at camera-trap sites: do they fit the niche-complementarity hypothesis? *Mammalian Biology* 103: 505–517.

Crawford T., McKee J.K., Kuykendall K., Latham A.G. & Conroy G.C. 2004. — Recent paleoanthropological excavations of in situ deposits at Makapansgat, South Africa – A first report. *Collegium Antropologicum* 28 (Suppl. 2): 43–57.

Croitor R. 2008. — On supposed ecological relationship of the early representatives of the genus *Homo* and saber-toothed cats. *Revista Archeologia* 4 (2): 218–238.

Croitor R. & Brugal J.-P. 2010. — Ecological and evolutionary dynamics of the carnivore community in Europe during the last 3 million years. *Quaternary International* 212 (2): 98–108.

D

Dale M.M. 1948. — New fossil Suidae from the Limeworks Quarry, Makapansgat, Potgietersrust. *South African Journal of Science* 25: 114–117.

Damuth J. 1993. — Cope's rule, the island rule and the scaling of mammalian population density. *Nature* 365: 748–750.

Damuth J. 1981. — Population density and body size in mammals. *Nature* 290: 699–700.

Darnell A.M., Graf J.A., Somers M.J., Slotow R. & Gunther M.S. 2014. — Space use of African wild dogs in relation to other large carnivores. *PLOS ONE* 9 (6): e98846.

Dart R. 1957. — *The Osteodontokeratic culture of Australopithecus prometheus*. Pretoria: Transvaal Museum, 105 p.

Dart R. 1956. — The myth of the bone-accumulating hyena. *American Anthropologist* 58 (1): 40–62.

Dart R. 1953. — The predatory transition from ape to man. *International Anthropological and Linguistic Review* 1 (4): 201–219.

Dart R. 1948. — The Makapansgat proto-human *Australopithecus prometheus*. *American Journal of Physical Anthropology* 6 (3): 259–284.

De Ruiter D. 2022. — Swartkrans: a record of paleoenvironmental change in the Cradle of Humankind. In: *African Paleoecology and Human Evolution*. New York: Cambridge University Press, p. 102–120.

De Ruiter D.J. 2003. — Revised faunal lists for Members 1–3 of Swartkrans, South Africa. *Annals of the Transvaal Museum* 40 (1): 29–41.

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 (5): 497–513.

De Silva J.M., Steininger C. & Patel B.A. 2013. — Cercopithecoid primate postcranial fossils from Cooper's D. *GeoBios* 46 (5): 381–394.

Del Campana D. 1916. — Nuove ricerche sui felini del Pliocene italiano. *Paleontographica Italica* 22: 1-33.

Delson E. 1988. — Chronology of the South African Australopith site units. In: *Evolutionary history of the 'robust' australopithecines*, Aldine de Gruyter, p. 317–324.

Delson E. 1984. — Cercopithecid biochronology of the African Plio-Pleistocene: correlation among eastern and southern hominid-bearing localities. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 69: 199–218.

Domínguez-Rodrigo M. 2016. — 3.3-million-year-old stone tools and butchery traces? More evidence needed. *PaleoAnthropology*: 46–53.

Domínguez-Rodrigo M. 2002. — Hunting and scavenging by early humans: the state of the debate. *Journal of World Prehistory* 16: 1–54.

Domínguez-Rodrigo M. 2001. — A study of carnivore competition in riparian and open habitats of modern savannas and its implications for hominid behavioral modelling. *Journal of Human Evolution* 40 (2): 77–98.

Domínguez-Rodrigo M., Bunn H.T., Mabulla A.Z.P., Ashley G.M., Diez-Martin F., Barboni D., Prendergast M.E., Yravedra J., Barba R., Sanchez A., Baquedano E. & Pickering T.R. 2010. — New excavations at the FLK *Zinjanthropus* site and its surrounding landscape and their behavioral implications. *Quaternary Research* 74 (3): 315–332.

Domínguez-Rodrigo M., Egeland C.P., Cobo-Sanchez L., Baquedano E. & Hulbert R.C. 2022. — Sabertooth carcass consumption behavior and the dynamics of Pleistocene large carnivoran guilds. *Scientific Reports* 12: 6045.

Ducrocq S. 2020. — Taxonomic revision of *Anthracokeryx thailandicus* Ducrocq, 1999 (Anthracotheriidae, Microbunodontinae) from the Upper Eocene of Thailand. *Vertebrata PalAsiatica* 58 (4): 293–304.

E

Egeland C.P., Pickering T.R., Domínguez-Rodrigo M. & Brain C.K. 2004. — Disentangling Early Stone Age palimpsests: determining the functional independence of hominid- and carnivore-derived portions of archaeofaunas. *Journal of Human Evolution* 47 (5): 343–357.

Elton S. 2001. — Locomotor and habitat classifications of cercopithecoid postcranial material from Sterkfontein Member 4, Bolt's Farm and Swartkrans Members 1 and 2, South Africa. *Palaeontologia africana* 37: 115–126.

Ewer R.F. 1973. — *The Carnivores*. London: Weidenfeld and Nicolson, 494 p.

Ewer R.F. 1958. — The fossil Suidae of Makapansgat. *Proceedings of the Zoological Society of London* 130 (3): 329–372.

Ewer R.F. 1957. — Some fossil carnivores from the Makapansgat valley. *Palaeontologia Africana* 4: 57–67.

Ewer R.F. 1956a. — The fossil carnivores of the Transvaal caves: Felinae. *Proceedings of the Zoological Society of London* 126 (1): 83–95.

Ewer R.F. 1956b. — The fossil carnivores of the Transvaal caves: Canidae. *Zoological Society of London* 126 (1): 97–120.

Ewer R.F. 1955a. — The fossil carnivores of the Transvaal caves. The Lycyaenas of Sterkfontein and Swartkrans, together with some general considerations of the Transvaal fossil Hyaenids. *Zoological Society of London* 124 (4): 839–857.

Ewer R.F. 1955b. — The fossil carnivores of the Transvaal caves: Machairodontinae. *Zoological Society of London* 125 (3–4): 587–615.

Ewer R.F. 1955c. — The fossil carnivores of the Transvaal caves. The Hyaenidae, other than Lycyaena, of Swartkrans and Sterkfontein. *Zoological Society of London* 124 (4): 815–837.

F

Faith D.A., Behrensmeyer A., Davies B., Patterson D., Rowan J. & Wood B. 2021. — Rethinking the ecological drivers of hominin evolution. *Trends in Ecology & Evolution* 36 (9): 797–807.

Farrugia P. & Njau J.K. 2022. — Paleoecology and vertebrate taphonomy of DK Site (Bed I), Olduvai Gorge, Tanzania. In: *African Paleoecology and Human Evolution*. New York: Cambridge University Press, p. 313–394.

Faurby S., Silvestro D., Werdelin L. & Antonelli A. 2020. — Brain expansion in early hominins predicts carnivore extinctions in East Africa. *Ecology Letters* 23 (3): 537–544.

Ferraro J.V., Plummer T.W., Pobiner B.L., Oliver J.S., Bishop L.C., Braun D.R., Ditchfield P.W., Seaman III J.W., Binetti K.M., Seaman Jr J.W., Hertel F. & Potts R. 2013. — Earliest archaeological evidence of persistent hominin carnivory. *PLOS ONE* 8 (4): e62174.

Ficcarelli G., Torre D. & Turner A. 1984. — First evidence for a species of raccoon dog, *Nyctereutes* Temminck, 1838, in South African Plio-Pleistocene deposits. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana* 23 (1): 125–130.

Folinsbee K.E. & Reisz R.R. 2013. — New craniodental fossils of papionin monkeys from Cooper's D, South Africa. *American Journal of Physical Anthropology* 151 (4): 613–629.

Fourie R.M., Tambling C.J., Gaylard A. & Kerley G.I.H. 2015. — Short-term foraging responses of a generalist predator to management-driven resource pulses. *African Journal of Ecology* 53 (4): 521–530.

Fourvel J.-B. 2022. — Caractérisation taphonomique d'écosystèmes modernes : implications pour la connaissance des ensembles archéo-paléontologiques. Le cas d'Aga Dima (Éthiopie). *PALEO Revue d'Archéologie Préhistorique* Hors-série: 332–341.

Fourvel J.-B. 2018. — *Civettictis braini* nov. sp. (Mammalia: Carnivora), a new viverrid from the hominin-bearing site of Kromdraai (Gauteng, South Africa). *Comptes Rendus Palevol* 17 (6): 366–377.

Fourvel J.-B. 2012. — *Hyénidés modernes et fossiles d'Europe et d'Afrique : taphonomie comparée de leurs assemblages osseux*. Thèse de doctorat, Université de Toulouse, Toulouse, 597 p.

Fourvel J.-B., Brink J., O'Regan H.J., Beaudet A. & Pavia M. 2016. — Chapter 5. Some preliminary interpretations of the oldest faunal assemblage from Kromdraai. In: *Kromdraai: a Birthplace of Paranthropus in the Cradle of Humankind. A South African Heritage Site*. Stellenbosch: SUN Press (African Sun Media), p. 113 p.

Fourvel J.-B. & Frerebeau N. 2022. — A new canid species (Carnivora: Canidae) from the Plio-Pleistocene hominin-bearing site of Kromdraai (Cradle of Humankind, Gauteng, South Africa). *PalZ* 97: 163–177.

Fourvel J.-B. & Thackeray J.F. 2022. — Paleoenvironments and the context of Plio-Pleistocene hominins at Kromdraai, South Africa. In: *African Paleoecology and Human Evolution*. New York: Cambridge University Press, p. 311–332.

Fourvel J.-B., Thackeray J.F., Brink J.S., O'Regan H.J. & Braga J. 2018. — Taphonomic interpretations of a new Plio-Pleistocene hominin-bearing assemblage at Kromdraai (Gauteng, South Africa). *Quaternary Science Reviews* 190: 81–97.

Freedman L. 1957. — The fossil Cercopithecoidea of South Africa. *Annals of the Transvaal Museum* 23 (3): 121–262.

Freedman L. & Brain C.K. 1972. — Fossil Cercopithecoid remains from the Kromdraai australopithecine site. *Annals of the Transvaal Museum* 28 (1): 1–16.

Frerebeau N. 2025. — *khroma: Colour Schemes for Scientific Data Visualization*. R package version 1.17.0.

Frerebeau N. 2025. — *kinesis: 'shiny' Applications for the 'tesselle' Packages*. R package version 0.3.1.

Frerebeau N. 2024. — The tesselle Project: a Collection of R Packages for Research and Teaching in Archaeology. *Advances in Archaeological Practice* 12 (4): 424–430.

G

Galiano H. & Frailey D. 1977. — *Chasmaporthetes kani*, new species from China: with remarks on phylogenetic relationships of genera within the Hyaenidae (Mammalia, Carnivora). *American Museum Novitates* 2632: 1–16.

Gallay A. 1999. — Comment l'homme ? À la découverte des premiers hominidés d'Afrique de l'Est. Paris: Errance (Géo-Découverte), 408 p.

Gause G.F. 1934. — *The Struggle for Existence*. Baltimore: The Williams & Wilkins Company, 163 p.

Geraads D. 2011. — A revision of the fossil Canidae (Mammalia) of north-western Africa. *Palaeontology* 54 (2): 429–446.

Geraads D. & Daujeard C. 2011. — Carnivore diversity in the African Plio-Pleistocene: A reply to O'Regan and Reynolds (2009). *Journal of Human Evolution* 60 (6): 813–815.

Gibbon R.J., Pickering T.R., Sutton M.B., 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.

Gommery D., Badenhorst S., Potze S., Senegas F., Kgasi L. & Thackeray J.F. 2012. — Preliminary results concerning the discovery of new fossiliferous sites at Bolt's Farm (Cradle of Humankind, South Africa). *Annals of the Ditsong Museum of Natural History* 2 (1): 33–45.

Granger D.E., Gibbon R.J., Kuman K., Clarke R.J., Bruxelles L. & Caffee M.W. 2015. — New cosmogenic burial ages for Sterkfontein Member 2 *Australopithecus* and Member 5 Oldowan. *Nature* 522: 85–88.

Grine F.E. 1993. — Description and preliminary analysis of new hominid craniodental fossils from the Swartkrans Formation. In: *Swartkrans: a cave's chronicle of early man*, p. 75–117. Pretoria: Transvaal Museum, Transvaal Museum Monograph 8.

Grine F.E., Fleagle J.G. & Leakey R.E. 2009. — *The First Humans: Origin and Early Evolution of the Genus Homo*. New York: Springer Science & Business Media, 217 p.

H

Haas S.K., Hayssen V. & Krausman P.R. 2005. — *Panthera leo*. *Mammalian Species* 762: 1–11.

Haile-Selassie Y. & WoldeGabriel G. 2009. — *Ardipithecus kadabba*. *Late Miocene evidence from the Middle Awash, Ethiopia*. Berkeley: University of California Press, 641 p.

Hammer Ø. 2024. — *PAST: PAleontological STatistics*. Version 4.13, Reference Manual. Natural History Museum, Université d'Oslo, 315 p.

Hammer Ø. & Harper D.A.T. 2008. — *Paleontological Data Analysis*. Chichester : John Wiley & Sons, 371 p.

Hammer Ø., Harper D.A.T. & Ryan P.D. 2001. — PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4 (1): 1-9.

Hanon R., Fourvel J.-B. & Steininger C.M. 2022. — Carnivores and hominins contributions to the Early Pleistocene bone accumulation of Cooper's D, South Africa. *Quaternary Science Reviews* 291: 107660.

Hanon R., Patou-Mathis M., Pean S., Prat S., Cohen B.F. & Steininger C. 2022. — Early Pleistocene hominin subsistence behaviors in South Africa: Evidence from the hominin-bearing deposit of Cooper's D (Bloubank Valley, South Africa). *Journal of Human Evolution* 162: 103116.

Hanon R., Pean S., Patou-Mathis M., Prat S., Rector A. & Steininger C. 2022. — Fossil Bovidae from the Hominini-bearing site of Cooper's D (Bloubank Valley, South Africa): implications for *Paranthropus robustus* Broom, 1938 and early *Homo* Linnaeus, 1758 habitat preferences. *Comptes Rendus Palevol* 21 (21): 431–450.

Hanon R., Val A., Sambo R. & Stratford D. 2025. — Butchery activities associated with Member 5 at Sterkfontein, South Africa. *Archaeological and Anthropological Sciences* 17 (49): 1-21.

Harmand S. 2021. — *Devenir humain: L'invention de l'outil il y a 3,3 millions d'années, Un bouquet d'ancêtres. Premiers humains : qui était qui, qui a fait quoi, où et quand?* Paris: CNRS éditions, 256 p.

Harmand S. 2018. — *Les plus vieux outils du monde et l'évolution cognitive des Hominines (Australopithèques, Kenyanthropes et Homo habilis), Une histoire des civilisations*. Paris: CNRS éditions, 212 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 D.V. & Roche H. 2015. — 3.3-million-year-old stone tools from Lomekwi 3, West Turkana, Kenya. *Nature* 521: 310–315.

Hartstone-Rose A., Werdelin L., de Ruiter D.J., Berger L.R. & Churchill S.E. 2010. — The Plio-Pleistocene ancestor of wild dogs, *Lycaon sekowei* n. sp. *Journal of Paleontology* 84 (2): 299–308.

Hayssen V. & Noonan P. 2021. — *Crocuta crocuta* (Carnivora: Hyaenidae), *Mammalian Species* 53 (1000): 1–22.

Hayward M.W. 2006. — Prey preferences of the spotted hyaena (*Crocuta crocuta*) and degree of dietary overlap with the lion (*Panthera leo*). *Journal of Zoology* 270 (4): 606–614.

Hayward M.W., Henschel P., O'Brien J., Hofmeyr M., Balme G. & Kerley G.I.H. 2006. — Prey preferences of the leopard (*Panthera pardus*). *Journal of Zoology* 270 (2): 298–313.

Hayward M.W., Hofmeyr M., O'Brien J. & Kerley G.I.H. 2006. — Prey preferences of the cheetah (*Acinonyx jubatus*) (Felidae: Carnivora): morphological limitations or the need to capture rapidly consumable prey before kleptoparasites arrive? *Journal of Zoology* 270 (4): 615–627.

Hayward M.W. & Kerley G.I.H. 2005. — Prey preferences of the lion (*Panthera leo*). *Journal of Zoology* 267 (3): 309–322.

Hayward M.W., O'Brien J., Hofmeyr M. & Kerley G.I.H. 2006. — Prey preferences of the African wild dog (*Lycaon pictus*) (Canidae: Carnivora): ecological requirements for conservation. *Journal of Mammalogy* 87 (6): 1122–1131.

Hayward M.W., Porter L., Lanszki J., Kamler J.F., Beck J.M., Kerley G.I.H., MacDonald D.W., Montgomery R.A., Parker D.M., Scott D.M., O'Brien J. & Yarnell R.W. 2017. — Factors affecting the prey preferences of jackals (Canidae). *Mammalian Biology* 85: 70–82.

Heaton J.L. 2006. — *Taxonomy of the Sterkfontein fossil Cercopithecinae: the Papionini of Members 2 and 4 (Gauteng, South Africa)*. Thèse de doctorat, Indiana University, Bloomington, 479 p.

Heinzelin J., Clark J.D., White T., Hart W., Renne P., WoldeGabriel G., Beyene Y. & Vrba E. 1999. — Environment and behavior of 2.5-million-year-old Bouri hominids. *Science* 284 (5414): 625–629.

Heller E. 1914. — New subspecies of mammals from equatorial Africa. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 63 (7): 1–12.

Hemmer H. 1965. — Zur Nomenklatur und Verbreitung des genus *Dinofelis* Zdansky, 1924 (Therailurus Piveteau, 1948). *Palaeontologia africana* 9: 75–89.

Hendey Q.B. 1978. — Late Tertiary Hyaenidae from Langebaanweg, South Africa, and their relevance to the phylogeny of the family. *Annals of the South African Museum* 76 (7): 265–297.

Hendey Q.B. 1974. — New fossil carnivores from the Swartkrans australopithecine site (Mammalia: Carnivora). *Annals of the Transvaal Museum* 29 (3): 27–48.

Hendey Q.B. 1974. — The late Cenozoic Carnivora of the south-western Cape Province. *Annals of the South African Museum* 63: 1–369.

Hendey Q.B. 1973. — Carnivore remains from the Kromdraai australopithecine site (Mammalia: Carnivora). *Annals of the Transvaal Museum* 28 (8): 99–112.

Herries A.I.R. 2003. — *Magnetostratigraphic seriation of South African hominin palaeocaves*. Thèse de doctorat, University of Liverpool, 357 p.

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 (5): 676-681.

Herries A.I.R., Curnoe D. & Adams J.W. 2009. — A multi-disciplinary seriation of early Homo and Paranthropus bearing palaeocaves in southern Africa. *Quaternary International* 202 (1-2): 14–28.

Herries A.I.R., Pickering R., Adams J.W., Curnoe D., Warr G., Latham A.G. & Shaw J. 2013. — A multi-disciplinary perspective on the age of *Australopithecus* in Southern Africa, in Reed K.E., Fleagle J.G. & Leakey R.E. (eds), *The Paleobiology of Australopithecus*. Dordrecht, Springer Netherlands: 21–40.

Herries A.I.R. & Shaw J. 2011. — Palaeomagnetic analysis of the Sterkfontein palaeocave deposits: implications for the age of the hominin fossils and stone tool industries. *Journal of Human Evolution* 60 (5): 523–539.

Herries A.I.R., Martin J.M., Leece A.B., Adams J.W., Boschian G., Joannes-Boyau R., Edwards T.R., Mallett T., Massey J., Murszewski A., Neubauer S., Pickering R., Strait D.S., Armstrong B.J., Baker S., Caruana M.V., Denham T., Hellstrom J., Moggi-Cecchi J., Mokobane S., Penzo-Kajewski P., Rovinsky

D.S., Schwartz G.T., Stammers R.C., Wilson C., Woodhead J. & Menter C. 2020. — Contemporaneity of *Australopithecus*, *Paranthropus* and early *Homo erectus* in South Africa. *Science* 368 (6486): eaaw7293.

Hillson S. 2005. — *Teeth*. Cambridge, Cambridge University Press, Cambridge Manuals in Archaeology, 373 p.

Howell F.C. & Petter G. 1980. — The *Pachycrocuta* and *Hyaena* lineages (Plio-Pleistocene and extant species of the Hyaenidae) their relationships with Miocene Ictitheres: *Palhyaena* and *Hyaenictitherium*. *Geobios* 13 (4): 579–623.

I

Isaac G. 1983. — Bones in contention: competing explanations for the juxtaposition of Early Pleistocene artifacts and faunal remains, in Clutton-Brock J. & Grigson C. (eds), *Animals and Archaeology 1. Hunters and their Preys*. British Archaeological Reports, International Series 163: 3–19.

Isaac G. 1978. — The food-sharing behavior of protohuman hominids. *Scientific American* 238 (4): 90–109.

Isaac G. 1981. — Emergence of human behaviour patterns: Archaeological tests of alternative models of early hominid behaviour: Excavation and experiments. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences* 292 (1057): 177–188.

J

Jiangzuo Q., Wang Y., Song Y., Liu S., Jin C. & Liu J. 2022. — Middle Pleistocene *Xenocyon lycaonoides* Kretzoi, 1938 in northeastern China and the evolution of *Xenocyon–Lycaon* lineage. *Historical Biology* : 1–13.

K

Kakaï R., Salako V.K., Padonou E.A. & Lykke A.M. 2016. — Méthodes statistiques multivariées utilisées en écologie. *Annales des Sciences Agronomiques* 20: 139–157.

Kibii J.M. 2004. — Comparative taxonomic, taphonomic and palaeoenvironmental analysis of 4–2.3 million year old australopithecine cave infills at Sterkfontein. Thèse de doctorat, University of the Witwatersrand, 204 p.

Kingdon J. & Hoffmann J. 2013. — *Mammals of Africa*. London : Bloomsbury Publishing, 704 p.

Klare U., Kamler J.F., Stenkewitz U. & Macdonald D.W. 2010. — Diet, prey selection, and predation impact of black-backed jackals in South Africa. *The Journal of Wildlife Management* 74 (5): 1030–1041.

Klauder K.J., Borg B.L., Sivy K.J. & Prugh L.R. 2021. — Gifts of an enemy : Scavenging dynamics in the presence of wolves (*Canis lupus*). *Journal of Mammalogy* 102 (2) : 558–573.

Koufos G.D. 2014. — The Villafranchian carnivoran guild of Greece: Implications for the fauna, biochronology and paleoecology. *Integrative Zoology* 9 (4): 444–460.

Kuhn B.F., Werdelin L. & Steininger C.M. 2017. — Fossil Hyaenidae from Cooper's Cave, South Africa, and the palaeoenvironmental implications. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments* 97: 355–365.

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. 2023. — Cradle of Humankind, South Africa. In : *Handbook of Pleistocene Archaeology of Africa : Hominin behavior, geography, and chronology*, Cham : Springer, 1349–1367.

Kuman K. & Clarke R.J. 2000. — Stratigraphy, artefact industries and hominid associations for Sterkfontein, Member 5. *Journal of Human Evolution* 38 (6): 827–847.

Kuman K., Granger D.E., Gibbon R.J., Pickering T.R., Caruana M.V., Bruxelles L., Clarke R.J., Heaton J.L., Stratford D. & Brain C.K. 2021. — A new absolute date from Swartkrans Cave for the oldest occurrences of *Paranthropus robustus* and Oldowan stone tools in South Africa. *Journal of Human Evolution* 156 : 103000.

Kurtén B. 1968. — Pleistocene mammals of Europe. New York : Routledge Taylor & Francis Group, 317 p.

Kurtén B. 1978. — The lynx from Etouaires, *Lynx issiodorensis* (Croizet & Jobert), late Pliocene. *Annales Zoologici Fennici* 15 (4): 314–322.

Kurtén B. & Anderson E. 1980. — *Pleistocene mammals of North America*. New York : Columbia University Press, 442 pp.

Kurtén B. & Crusafont Pairo M. 1977. — Villafranchian carnivores (Mammalia) from La Puebla de Valverde (Teruel, Spain). *Commentationes Biologicae, Societas Scientiarum Fennica* 85: 1–39.

L

Leakey M.D. 1971. — *Olduvai Gorge. Volume 3, Excavations in Beds I and II, 1960–1963*. Cambridge : Cambridge University Press, 306 p.

Lebart L., Morineau A. & Piron M. 1995. — *Statistique exploratoire multidimensionnelle*. Paris : Dunod, 439 p.

Lee R.B. & DeVore I. 1968. — *Man the hunter: The first intensive survey of a single stage of human development — man's once universal hunting way of life*. New York : Taylor & Francis, 415 p.

Lee R.B. & DeVore I. 1976. — *Kalahari hunter-gatherers: Studies of the !Kung San and their neighbors*. Cambridge, MA : Harvard University Press, 408 p.

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 B: Biological Sciences* 365 (1556): 3389–3396.

Legendre S. & Roth C. 1988. — Correlation of carnassial tooth size and body weight in recent carnivores (Mammalia). *Historical Biology* 1 (1): 85–98.

Levin S.A. 2009. — *The Princeton Guide to Ecology*. Princeton, NJ : Princeton University Press, 810 p.

Lewis M.E. 1997. — Carnivoran paleoguilds of Africa: Implications for hominid food procurement strategies. *Journal of Human Evolution* 32 (2-3): 257–288.

Lewis M. & Werdelin L. 2007. — Patterns of change in the PlioPleistocene carnivorans of Eastern Africa. In : *Hominin environments in the East African Pliocene: An assessment of the faunal evidence*, Dordrecht : Springer, 77–105.

Lewis M. & Werdelin L. 2022. — A revision of the genus *Crocuta* (Mammalia, Hyaenidae). *Palaeontographica Abteilung A: Palaozoologie, Stratigraphie* 322 (1–4): 1–115.

Lindeman R.L. 1942. — The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology* 23 (4): 399–417.

Lombaard L.J. 1971. — Age determination and growth curves in the black-backed jackal, *Canis mesomelas* Schreber, 1775 (Carnivora: Canidae). *Annals of the Transvaal Museum* 27 (7): 135–169.

Loveridge A.J. & Macdonald D.W. 2003. — Niche separation in sympatric jackals (*Canis mesomelas* and *Canis adustus*). *The Zoological Society of London* 259 (2): 143–153.

Luyt C.J. & Lee-Thorp J.A. 2003. — Carbon isotope ratios of Sterkfontein fossils indicate a marked shift to open environments c. 1.7 Myr ago. *South African Journal of Science* 99 (5): 271–273.

Lyman R.L. 2008. — *Quantitative Paleozoology*. Cambridge : Cambridge University Press, 374 p.

M

MacArthur R. & Levins R. 1967. — The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist* 101 (921): 377–385.

Maguire B. 1968. — The lithic industry in the Makapansgat Limeworks breccias and overlying surface soil. *South African Archaeological Bulletin* 11: 99-125.

Maguire B. 1980. — Further observations on the nature and provenance of the lithic artefacts from the Makapansgat Limeworks. *Palaeontologia Africana* 23: 127–151.

Maguire J.M., Pemberton D. & Collett M.H. 1980. — The Makapansgat Limeworks grey breccia: hominids, hyaenas, hystricids or hillwash? *Palaeontologia Africana* 23: 75–98.

Magurran A.E. 2004. — *Measuring Biological Diversity*. Oxford : Blackwell Publishing, 256 p.

Marcon E. 2015. — *Mesures de la biodiversité*. Paris : Éditions Quae, 293 p.

Martinez-Navarro B. 1992. — Revisión sistemática de la fauna de macromamíferos del yacimiento de Venta Micena (Orce, Granada, España). In : *Presencia humana en el Pleistoceno inferior de Granada y Murcia* : 21–86. Granada : Ayuntamiento de Orce.

Martinez-Navarro B. & Rook L. 2003. — Gradual evolution in the African hunting dog lineage: Systematic implications. *Comptes Rendus Palevol* 2 (8): 695–702.

McFadden P.L., Brock A. & Partridge T.C. 1979. — Paleomagnetism and the age of the Makapansgat hominid site. *Earth and Planetary Science Letters* 44 (3): 373–382.

McKee J.K. 1993. — Faunal dating of the Taung hominid fossil deposit. *Journal of Human Evolution* 25 (5): 363–376.

McKee J.K. 1995. — Further chronological seriations of southern African Pliocene and Pleistocene mammalian faunal assemblages. *Palaeontologia Africana* 32: 11–16.

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.

Mech D. 2004. — Chapter 6. Sub-Saharan Africa (Ethiopian), Canids: foxes, wolves, jackals, and dogs: status survey and conservation action plan. In : *Canids: Foxes, Wolves, Jackals, and Dogs: Status Survey and Conservation Action Plan* : 152–193. Gland : IUCN.

Miller G.S. 1912. — *Catalogue of the mammals of western Europe (Europe exclusive of Russia) (Collection of the British Museum)*. London : British Museum (Natural History), 186 p.

Mills M.G.L. 1990. — *Kalahari hyaenas: the comparative behavioural ecology of two species*. London : Unwin Hyman, 304 p.

Mills M.G.L. & Gorman M.L. 1997. — Factors affecting the density and distribution of wild dogs in the Kruger National Park. *Conservation Biology* 11 (6) : 1397–1406.

Murphy S.P. & Allen L.H. 2003. — Nutritional importance of animal source foods. *The Journal of Nutrition* 133 (11) : 3932S–3935S.

Myers P.R., Espinosa C.S., Parr T., Jones G.S., Hammond M.S. & Dewey T.A. 2025. — *The Animal Diversity Web* (online). University of Michigan. Accessed at: https://animaldiversity.org.

N

Neuwirth E. 2022. — *RColorBrewer : ColorBrewer Palettes*. R package version 1.13.

Njau J. 2012. — Reading Pliocene bones. *Science* 336 (6077) : 46–47.

O

Odum E.P. 1971. — *Fundamentals of ecology*. Philadelphia : W.B. Saunders, 574 p.

Oksanen J., Simpson G.L., Blanchet F.G., Kindt R., Legendre P., Minchin P.R., O'Hara R.B., Solymos P., Stevens M.H.H., Szöecs E., Wagner H., Barbour M., Bedward M., Bolker B., Borcard D., Borman T., Carvalho G., Chirico M., De Caceres M., Durand S., Evangelista H.B.A., Fitzjohn R., Friendly M., Furneaux B., Hannigan G., Hill M.O., Lahti L., Martino C., McGlinn D., Ouellette M.-H., Ribeiro Cunha E., Smith T., Stier A., Ter Braak C.J.F. & Weedon J. 2025. — *vegan: Community Ecology Package*, version 2.7–1.

O'Regan H.J., Cohen B.F. & Steininger C.M. 2013. — Mustelid and viverrid remains from the Pleistocene site of Cooper's D, Gauteng, South Africa. *Palaeontologia Africana* 48: 19–23.

O'Regan H.J. & Reynolds S.C. 2009. — An ecological reassessment of the southern African carnivore guild: a case study from Member 4, Sterkfontein, South Africa. *Journal of Human Evolution* 57 (3): 212–222.

O'Regan H.J. & Steininger C.M. 2017. — Felidae from Cooper's Cave, South Africa (Mammalia: Carnivora). *Geodiversitas* 39 (2): 315–332.

Organista E., Domínguez-Rodrigo M., Egeland C.P., Uribelarrea D., Mabulla A.Z.P. & Baquedano E. 2016. — Did *Homo erectus* kill a *Pelorovis* herd at BK (Olduvai Gorge)? A taphonomic study of BK5. *Archaeological and Anthropological Sciences* 8: 601–624.

P

Palmqvist P., Martinez-Navarro B., Perez-Claros J.A., Torregrosa V., Figueirido B., Jimenez-Arenas J.M., Patrocinio Espigares M., Ros-Montoya S. & De Renzi M. 2011. — The giant hyena *Pachycrocuta brevirostris*: Modelling the bone-cracking behavior of an extinct carnivore. *Quaternary International* 243 (1): 61–79.

Palmqvist P., Torregrosa V., Perez-Claros J.A., Martinez-Navarro B. & Turner A. 2007. — A re-evaluation of the diversity of '*Megantereon*' (Mammalia, Carnivora, Machairodontinae) and the problem of species identification in extinct carnivores. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27 (1): 160–175.

Panda D., Mohanty S., Allen M.L., Dheer A., Sharma A., Pandey P., Lee H. & Singh R. 2023. — Competitive interactions with dominant carnivores affect carrion acquisition of striped hyena in a semi-arid landscape of Rajasthan, India. *Mammal Research* 68: 129–141.

Paparizos N., Kargopoulos N., Liakopoulou D. & Roussiakis S. 2025. — New material of *Hyaenictis graeca* (Carnivora, Hyaenidae) from the Upper Miocene of Greece. *Journal of Vertebrate Paleontology* 44 (6): e2507159-4.

Parmentier S. 2010. — *Une nouvelle méthode d'estimation du Nombre Minimum d'individus (NMI) par une approche allométrique : le NMI par excusions*. Thèse de doctorat, Université de la Méditerranée, Marseille, 274 p.

Partridge T.C. 1982. — Some preliminary observations on the stratigraphy and sedimentology of the Kromdraai B hominid site. In : *Palaeoecology of Africa and the surrounding islands*, vol. 15, J.A. Coetzee & E.M. van Zinderen Bakker (eds) : 3–12.

Partridge T.C. 1979. — Re-appraisal of lithostratigraphy of Makapansgat Limeworks hominid site. *Nature* 279: 484–488.

Partridge T.C., Granger D.E., Caffee M.W. & Clarke R.J. 2003. — Lower Pliocene hominid remains from Sterkfontein. *Science* 300 (5619): 607–612.

Partridge T.C., Latham A.G. & Heslop D. 2000. — Appendix on magnetostratigraphy of Makapansgat, Sterkfontein, Taung and Swartkrans. In : *The Cenozoic of Southern Africa*. Oxford : Oxford University Press. p. 126–129.

Pavoine S. 2005. — *Méthodes statistiques pour la mesure de la biodiversité*. Lyon : Université Claude Bernard Lyon 1, 391 p.

Pereira L.M., Owen-Smith N. & Moleon M. 2014. — Facultative predation and scavenging by mammalian carnivores: seasonal, regional and intra-guild comparisons. *Mammal Review* 44 (1): 44–55.

Periquet S., Valeix M., Claypole J., Drouet-Hoguet N., Salnicki J., Mudimba S., Revilla E. & Fritz H. 2015. — Spotted hyaenas switch their foraging strategy as a response to changes in intraguild interactions with lions. *Journal of Zoology* 297 (4): 245–254.

Pickering R. & Kramers J.D. 2010. — Re-appraisal of the stratigraphy and determination of new U-Pb dates for the Sterkfontein hominin site, South Africa. *Journal of Human Evolution* 59: 70–86.

Pickering R., Kramers J.D., Hancox P.J., De Ruiter D.J. & Woodhead J.D. 2011. — Contemporary flowstone development links early hominin bearing cave deposits in South Africa. *Earth and Planetary Science Letters* 306 (1-2): 23–32.

Pickering T.R. 2012. — African genesis revisited: reflections on Raymond Dart and the 'predatory transition from ape(-man) to man'. In : *African genesis: perspectives on hominin evolution* : 487–505.

Pickering T.R. 2006. — Subsistence behaviour of South African Pleistocene hominids. *South African Journal of Science* 102 (5): 205–210.

Pickering T.R., Clarke R.J. & Moggi-Cecchi J. 2004. — Role of carnivores in the accumulation of the Sterkfontein Member 4 hominid assemblage: a taphonomic reassessment of the complete hominid fossil sample (1936–1999). *American Journal of Physical Anthropology* 125 (1): 1–15.

Pickering T.R., Dominguez-Rodrigo M., Egeland C.P. & Brain C.K. 2004. — Beyond leopards: tooth marks and the contribution of multiple carnivore taxa to the accumulation of the Swartkrans Member 3 fossil assemblage. *Journal of Human Evolution* 46 (5): 595–604.

Pickering T.R., Dominguez-Rodrigo M., Egeland C.P. & Brain C.K. 2004. — New data and ideas on the foraging behaviour of Early Stone Age hominids at Swartkrans Cave, South Africa. *South African Journal of Science* 100 (3): 215–219.

Pickering T.R., Egeland C.P., Dominguez-Rodrigo M., Brain C.K. & Schnell A.G. 2008. — Testing the "shift in the balance of power" hypothesis at Swartkrans, South Africa: Hominid cave use and subsistence behavior in the Early Pleistocene. *Journal of Anthropological Archaeology* 27 (1): 30–45.

Pickford M. 2013. — The diversity, age, biogeographic and phylogenetic relationships of Plio-Pleistocene suids from Kromdraai, South Africa. *Annals of the Ditsong Museum of Natural History* 3 (1): 11–32.

Plummer T. 2004. — Flaked stones and old bones: Biological and cultural evolution at the dawn of technology. *American Journal of Physical Anthropology* 125 (S39): 118–164.

Plummer T., Oliver J.S., Finestone E.M., Ditchfield P.W., Bishop L.C., Blumenthal S.A., Lemorini C., Caricola I., Bailey S.E., Herries A.I.R., Parkinson J.A., Whitfield E., Hertel F., Kinyanjui R.N., Vincent T.H., Li Y., Louys J., Frost S.R., Braun D.R., Reeves J.S., Early E.D.G., Onyango B., Lamela-Lopez R., Forrest F.L., He H., Lane T.P., Frouin M., Nomade S., Wilson E.P., Bartilol S.K., Rotich N.K. & Potts R. 2023. — Expanded geographic distribution and dietary strategies of the earliest Oldowan hominins and *Paranthropus*. *Science* 379 (6632): 561–566.

Pobiner B. 2020. — The zooarchaeology and paleoecology of early hominin scavenging. *Evolutionary Anthropology* 29 (2): 68-82.

Pobiner B. 2016. — Meat-eating among the earliest humans. *American Scientist* : 109-117.

Pobiner B. & Blumenschine R. 2003. — A taphonomic perspective on Oldowan hominid encroachment on the carnivoran paleoguild. *Journal of Taphonomy* 1 (2): 115–141.

Pohle H. 1928. — *Die Raubtiere von Oldoway*. In : *Wissenschaftliche Ergebnisse der OldowayExpedition 1913*, Neue Folge, vol. 3 : 45–54.

Pollarolo L., Susino G., Kuman K. & Bruxelles L. 2010. — Acheulean artefacts at Maropeng in the Cradle of Humankind World Heritage Site, Gauteng Province, South Africa. *South African Archaeological Bulletin* 65 (191): 3–12.

Potts R. 2013. — Hominin evolution in settings of strong environmental variability. *Quaternary Science Reviews* 73: 1–13.

Potts R. 1994. — Variables versus models of early Pleistocene hominid land use. *Journal of Human Evolution* 27 (1-3): 7–24.

Potts R. 1991. — Why the Oldowan? Plio-Pleistocene toolmaking and the transport of resources. *Journal of Anthropological Research* 47 (2): 153-176.

Potts R. 1988. — *Early hominid activities at Olduvai*. New York : Aldine de Gruyter, 396 p.

Q

Quinif Y. & Bruxelles L. 2011. — L'altération de type « fantôme de roche » : processus, évolution et implications pour la karstification. *Géomorphologie : relief, processus, environnement* 17 (4): 349–358.

R

Reed K.E. 1996. — *The paleoecology of Makapansgat and other African PlioPleistocene hominid localities*. Thèse de doctorat, State University of New York, Stony Brook, 617 p.

Reed K.E., Kuykendall K., Herries A.I.R., Hopley P., Sponheimer M. & Werdelin L. 2022. — Geology, fauna and paleoenvironmental reconstructions of the Makapansgat Limeworks *Australopithecus africanus*-bearing paleo-cave. In : *African Paleoecology and Human Evolution*. New York : Cambridge University Press, pp. 66-82.

Reed K.E., Spencer L.M. & Rector A. 2013. — Faunal approaches in early hominin paleoecology. In : M. Sponheimer, J.A. LeeThorp, K.E. Reed & P.S. Ungar (eds), *Early Hominin Paleoecology* : 3–35. Boulder, Colorado : University Press of Colorado.

Reed R.F. & Grine F.E. 1988. — Tooth morphology, wear and diet in *Australopithecus* and *Paranthropus* from southern Africa. In : F.E. Grine (éd.), *Evolutionary History of the "Robust" Australopithecines* : 427–449. New York : A. de Gruyter.

Reynolds S.C. 2012. — *Nyctereutes terblanchei*: The raccoon dog that never was. *South African Journal of Science* 108 (1): 1–10.

Reynolds S.C. & Bobe R. 2022. — *African Paleoecology and Human Evolution*. New York : Cambridge University Press, 581 p.

Reynolds S.C. & Kibii J.M. 2011. — Sterkfontein at 75: review of palaeoenvironments, fauna and archaeology from the hominin site of Sterkfontein (Gauteng Province, South Africa). *Palaeontologia africana* 46: 59–88.

Relyea R. & Ricklefs R.E. 2018. — *Ecology: The Economy of Nature*, 8e éd. New York : W.H. Freeman & Co., 656 p.

Roach N.T., Du A., Hatala K.G., Ostrofsky K.R., Reeves J.S., Braun D.R., Harris J.W.K., Behrensmeyer A.K. & Richmond B.G. 2018. — Pleistocene animal communities of a 1.5 million-year-old lake margin grassland and their relationship to *Homo erectus* paleoecology. *Journal of Human Evolution* 122: 70–83.

Robinson J.T. 1954. — Prehominid dentition and hominid evolution. *Evolution* 8 (4): 324–334.

Rodriguez J., Rodriguez-Gomez G., Martin-Gonzalez J.A., Goikoetxea I. & Mateos A. 2012. — Predator–prey relationships and the role of *Homo* in Early Pleistocene food webs in Southern Europe. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 365–366: 99–114.

Rodriguez-Gomez G., Rodriguez J., Mateos A., Martin-Gonzalez J.A. & Goikoetxea I. 2012. — Food web structure during the European Pleistocene. *Journal of Taphonomy* 10 (3–4): 165–184.

Rook L. 1994. — The Plio-Pleistocene Old World *Canis* (*Xenocyon*) ex gr. *falconeri*. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana* 33 (1): 71–82.

Rose L. & Marshall F. 1996. — Meat eating, hominid sociality, and home bases revisited. *Current Anthropology* 37 (2): 307–338.

S

Schubert B.W. 2007. — Dental mesowear and the palaeodiets of bovids from Makapansgat Limeworks Cave, South Africa. *Palaeontologia africana* 42: 43–50.

Schubert B.W., Ungar P.S., Sponheimer M. & Reed K.E. 2006. — Microwear evidence for Plio–Pleistocene bovid diets from Makapansgat Limeworks Cave, South Africa. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 241 (2): 301–319.

Scott G.R., Turner C.G., Townsend G.C. & Martinón-Torres M. 2018. — *The Anthropology of Modern Human Teeth: Dental Morphology and Its Variation in Recent and Fossil Homo sapiens*. London : Cambridge University Press, 431 p.

Scott R.S., Ungar P.S., Bergstrom T.S., Brown C.A., Grine F.E., Teaford M.F. & Walker A. 2005. — Dental microwear texture analysis shows within-species diet variability in fossil hominins. *Nature* 436: 693–695.

Semaw S. 2000. — The world's oldest stone artefacts from Gona, Ethiopia: their implications for understanding stone technology and patterns of human evolution between 2.6–1.5 million years ago. *Journal of Archaeological Science* 27 (12): 1197–1214.

Shea J.J. 2017. — Occasional, obligatory, and habitual stone tool use in hominin evolution. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews* 26 (5): 200–217.

Shea J.J. 2006. — The origins of lithic projectile point technology: evidence from Africa, the Levant, and Europe. *Journal of Archaeological Science* 33 (6): 823–846.

Sievert O., Comley E., Phiri W. & Davis R.S. 2023. — Using camera traps to assess carcass use and the intraguild dynamics of understudied African mesocarnivores. *Food Webs* 36: e00287.

Simberloff D. & Dayan T. 1991. — The guild concept and the structure of ecological communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22: 115–143.

Skinner J.D. 2006. — Bone collecting by hyaenas: a review. *Transactions of the Royal Society of South Africa* 61 (1): 4–7.

Skinner J.D. & Chimimba C. 2005. — *The Mammals of the Southern African Sub-region*. New York : Cambridge University Press, 900 p.

Skinner M.M., Stephens N.B., Tsegai Z.J., Foote A.C., Nguyen N.H., Gross T., Pahr D.H., Hublin J.-J. & Kivell T.L. 2015. — Human-like hand use in *Australopithecus africanus*. *Science* 347 (6220): 395–399.

Slogett G. 2016. — The Plio-Pleistocene paleoecology of Makapansgat: a site overview and review of paleoecological reconstructions from the time of *Australopithecus africanus*. *Explorations in Anthropology* 13 (1): 54–77.

Sponheimer M., Alemseged Z., Cerling T.E., Grine F.E., Kimbel W.H., Leakey M.G., Lee-Thorp J.A., Manthi F.K., Reed K.E., Wood B.A. & Wynn J.G. 2013. — Isotopic evidence of early hominin diets. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110 (26): 10513–10518.

Sponheimer M., de Ruiter D., 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 (2): 147–156.

Sponheimer M., Lee-Thorp J.A., Reed K.E. & Ungar P. 2013. — *Early Hominin Paleoecology*. Boulder, Colorado : University Press of Colorado, 485 p.

Stammers R.C., Caruana M.V. & Herries A.I.R. 2018. — The first bone tools from Kromdraai and stone tools from Drimolen, and the place of bone tools in the South African Earlier Stone Age. *Quaternary International* 495: 87–101.

Stein A.B., Bourquin S.L. & McNutt W. 2015. — Avoiding intraguild competition: leopard feeding ecology and prey caching in northern Botswana. *African Journal of Wildlife Research* 45 (2): 247–257.

Steininger C.M. 2011. — *The dietary behaviour of Early Pleistocene bovids from Cooper's Cave and Swartkrans, South Africa*. Thèse de doctorat, Johannesburg : University of the Witwatersrand, 241 p.

Steininger C.M., 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 (3): 143–146.

Stephens D.W. & Krebs J.R. 1987. — *Foraging Theory*. Princeton, NJ : Princeton University Press, 262 p.

Stiner M.C. 2012. — Competition theory and the case for Pleistocene Hominin-Carnivore co-evolution. *Journal of Taphonomy* 10 (3–4): 129–145.

Štrkalj G. & Tobias P.V. 2008. — Raymond Dart as a pioneering primatologist. *HOMO* 59 (4): 271–286.

Susman R.L. 1993. — Hominid postcranial remains from Swartkrans. In : Swartkrans: a cave's chronicle of early Man : 117–137. Pretoria : Transvaal Museum. Monograph 8.

Sutton M.B., Kuman K. & Steininger C.M. 2017. — Early Pleistocene stone artefacts from Cooper's Cave, South Africa. *South African Archaeological Bulletin* 72 (206): 156–161.

T

Testu A. 2006. — *Étude paléontologique et biostratigraphique des Felidae et Hyaenidae pléistocènes de l'Europe méditerranéenne* (sites de la Caune de l'Arago, Orgnac 3, le Portel-Ouest, Bize-Tournal, l'Hortus, la Crouzade en France, la Cova de l'Arbreda en Espagne, Karaïn E en Turquie). Thèse de doctorat, Université de Perpignan - Via Domitia, 320 p.

Thabard C. & Fourvel J.-B. 2025. — Comparative cranio-dental morphometry between the black-backed jackal and the side-striped jackal. *Historical Biology*: 1–15.

Thabard C. & Fourvel J.-B. 2025. — Reassessment of the taxonomic status of *Canis antiquus* (Carnivora, Canidae) from the Early Pleistocene site of Minnaar's Cave (Gauteng, South Africa). *Geobios* 88-89: 241-249.

Thackeray J.F. 2007. — Hominids and carnivores at Kromdraai and other Quaternary sites in Southern Africa. In : T.R. Pickering, K. Schick & N. Toth (eds), *Breathing Life into Fossils : Taphonomic Studies in Honor of C.K. (Bob) Brain* : 67–73. Gosport, IN : Stone Age Institute Press.

Thackeray J.F., Mdaka S., Moshau R. & Singe S. 2000. — Morphometric analyses of conspecific males and females: an exploratory study of extant primate and extinct hominid taxa. *South African Journal of Science* 96 (9-10): 534.

Tilman D. 1982. — *Resource competition and community structure*. Princeton, NJ : Princeton University Press, 296 p.

Tipper J.C. 1979. — Rarefaction and rarefaction—the use and abuse of a method in paleoecology. *Paleobiology* 5 (4): 423–434.

Toerien M.J. 1955. — A sabre-tooth cat from the Makapansgat Valley. *Palaeontologia africana* III: 43–46.

Toerien M.J. 1952. — The fossil hyenas of the Makapansgat valley. *South African Journal of Science* 48 (9): 293–300.

Torre D., Ficarelli G., Masini F., Rook L. & Sala B. 1992. — Mammal dispersal events in the Early Pleistocene of Western Europe. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 153 (153): 51–58.

Turner A. 2001. — Remains of *Pachycrocuta brevirostris* (Carnivora, Hyaenidae) from the Lower Pleistocene site of Untermassfeld (Thüringen). In : Kahlke H.-D. (éd.), *Das Pleistozän von Untermassfeld bei Meiningen (Thüringen)*, vol. 2 : 673–690. Römisch-Germanisches Zentralmuseum, Bonn.

Turner A. 1997. — Further remains of Carnivora (Mammalia) from the Sterkfontein hominid site. *Palaeontologia africana* 34: 115–126.

Turner A. 1988. — On the claimed occurrence of the Hyaenid genus *Hyaenictis gaudryi* at Swartkrans (Mammalia: Carnivora). *Annals of the Transvaal Museum* 34 (21): 523–533.

Turner A. 1988. — Relative scavenging opportunities for East and South African Plio-Pleistocene hominids. *Journal of Archaeological Science* 15 (3): 327–341.

Turner A. 1987. — New fossil carnivore remains from the Sterkfontein hominid site (Mammalia: Carnivora). *Annals of the Transvaal Museum* 34 (15): 319–347.

Turner A. 1986. — Miscellaneous carnivore remains from Plio-Pleistocene deposits in the Sterkfontein valley (Mammalia: Carnivora). *Annals of the Transvaal Museum* 34 (8): 203–226.

Turner A. 1984. — *Panthera crassidens* Broom, 1948. The cat that never was? *Annals of the Transvaal Museum* 80: 227-233.

Turner A. & Anton M. 1998. — Climate and evolution: implications of some extinction patterns in African and European Machairodontinae cats of the Plio-Pleistocene. *Estudios Geológicos* 54 (5-6): 209–230.

Turner A. & Anton M. 1997. — *The big cats and their fossil relatives: an illustrated guide to their evolution and natural history*. New York : Columbia University Press, 234 p.

V

Val A., Taru P. & Steininger C. 2014. — New taphonomic analysis of large-bodied primate assemblage from Cooper's D, Bloubank Valley, South Africa. *South African Archaeological Bulletin* 69 (199): 49–58.

Valeix M. 2020. — *Rôle des interactions interspécifiques dans le fonctionnement des communautés de grands mammifères africains*. Habilitation à Diriger des Recherches, Université Lyon 1 – Claude Bernard, 111 p.

Valensi P. 1994. — *Les grands mammifères de la grotte du Lazaret, Nice : étude paléontologique et biostratigraphique des carnivores*. Paris : Muséum national d'Histoire naturelle, 310 p.

Van Der Merwe N.J., Thackeray J.F., Lee-Thorp J.A. & Luyt J. 2003. — The carbon isotope ecology and diet of *Australopithecus africanus* at Sterkfontein, South Africa. *Journal of Human Evolution* 44 (5): 581–597.

Van Valkenburgh B. 1988. — Trophic diversity in past and present guilds of large predatory mammals. *Paleobiology* 14 (2): 155–173.

Van Valkenburgh B., Hayward M.W., Ripple W.J., Meloro C. & Roth V.L. 2016. — The impact of large terrestrial carnivores on Pleistocene ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113 (4): 862–867.

Van Valkenburgh B. & Ruff C.B. 1987. — Canine tooth strength and killing behaviour in large carnivores. *Journal of Zoology* 212 (3): 379–397.

Van Valkenburgh B. & Wayne R.K. 1994. — Shape divergence associated with size convergence in sympatric East African jackals. *Ecology* 75 (6): 1567–1581.

Villmoare B., Delezene L.K., Rector A.L., DiMaggio E.N., Campisano C.J., Feary D.A., Ali B.M., Chupik D., Deino A.L., Garello D.I., Hayidara M.A., Locke E.M., Omar O.A., Robinson J.R., Scott E., Smail I.E., Geleta Terefe K., Werdelin L., Kimbel W.H., Arrowsmith J.R. & Reed K.E. 2025. — New discoveries of *Australopithecus* and *Homo* from Ledi-Geraru, Ethiopia. *Nature*: 1–7.

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* 347 (6228): 1352–1355.

Viranta S., Atickem A., Werdelin L. & Stenseth N.C. 2017. — Rediscovering a forgotten canid species. *BMC Zoology* 2 (6): 2–9.

Vissia S. & Van Langevelde F. 2021. — The effect of body size on co-occurrence patterns within an African carnivore guild. *Wildlife Biology* 2: e01004.

Von den Driesch A. 1976. — *A guide to the measurement of animal bones from archaeological sites*. Cambridge, MA : Peabody Museum of Archaeology and Ethnology, Harvard University, 358 p.

Vrba E.S. 1987. — A revision of the Bovini (Bovidae) and a preliminary revised checklist of Bovidae from Makapansgat. *Palaeontologia africana* 26 (4): 33–46.

Vrba E.S. 1985. — Early hominids in southern Africa: updated observations on chronological and ecological background. In : Delson E. (ed.), *Hominid evolution: past, present and future* : 195–200. New York : Alan R. Liss.

Vrba E.S. 1981. — The Kromdraai australopithecine site revisited in 1980: recent investigations and results. *Annals of the Transvaal Museum* 33 (3): 17–60.

Vrba E.S. 1975. — Some evidence of chronology and palaeoecology of Sterkfontein, Swartkrans and Kromdraai from the fossil Bovidae. *Nature* 254: 301–304.

Vrba E.S. 1974. — *The fossil Bovidae of Sterkfontein, Swartkrans and Kromdraai*. Doctoral thesis, University of Cape Town, Cape Town. 413 p.

Vrba E.S. & Panagos D.C. 1982. — New perspectives on taphonomy, palaeoecology and chronology of the Kromdraai ape-man. *Annals of the Transvaal Museum* 6: 13–26.

W

Walker J., Cliff R.A. & Latham A.G. 2006. — U-Pb isotopic age of the StW 573 hominid from Sterkfontein, South Africa. *Science* 314 (5805): 1592–1594.

Ward O.G. & Wurster-Hill D.H. 1990. — *Nyctereutes procyonoides*. *Mammalian Species* 358: 1–5.

Washburn S.L. 1957. — Australopithecines: the hunters or the hunted? *American Anthropologist* 59 (4): 612–614.

Watson V. 1993. — Composition of the Swartkrans bone accumulations in terms of skeletal parts and animals represented. In : Brain C.K. (eds), *Swartkrans: a cave's chronicle of early man* : 35–74. Pretoria : Transvaal Museum.

Webb G.L. 1965. — Notes on some chalicothere remains from Makapansgat. *Palaeontologia africana* 9: 49–72.

Wells L.H. & Cooke H.S.B. 1956. — Fossil Bovidae from the Limeworks quarry, Makapansgat, Potgietersrust. *Palaeontologia africana* 4: 1–55.

Werdelin L. & Dehghani R. 2011. — Carnivora. In : Harrison T. (ed.), *Paleontology and geology of Laetoli: human evolution in context*. Volume 2 : Fossil hominins and the associated fauna. Dordrecht : Springer.

Werdelin L. & Fourvel J.-B. 2025. — A review of fossil Ictonychinae (Mustelidae) from the Plio-Pleistocene of Africa. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana* 64 (1): 69–76.

Werdelin L. & Lewis M.E. 2013. — Temporal change in functional richness and evenness in the eastern African Plio-Pleistocene carnivoran guild. *PLoS ONE* 8 (3): e57944.

Werdelin L. & Lewis M.E. 2002. — Species identification in Megantereon: a reply to Palmqvist. *Journal of Paleontology* 76 (5): 931–933.

Werdelin L. & Lewis M.E. 2001. — A revision of the genus *Dinofelis* (Mammalia, Felidae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 132 (2): 147–258.

Werdelin L. & Sanders W.J. 2010. — *Cenozoic mammals of Africa*. Berkeley : University of California Press. 1008 p.

Werdelin L. & Sardella R. 2006. — The "*Homotherium*" from Langebaanweg, South Africa, and the origin of *Homotherium*. *Palaeontographica, Abteilung B* 277: 123–130.

Werdelin L. & Solounias N. 1991. — The Hyaenidae: taxonomy, systematics and evolution. Fossils and Strata 30: 1–104.

White T.D., Black M.T. & Folkens P.A. 2011. — *Human osteology*. London : Elsevier Academic Press, 688 p.

Whittaker R.J., Willis K.J. & Field R. 2001. — Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography* 28 (4): 453–470.

Wickham H. 2016. — *ggplot2: elegant graphics for data analysis*. New York : Springer.

Williamson T.E., Brusatte S.L. & Wilson G.P. 2014. — The origin and early evolution of metatherian mammals: the Cretaceous record. *ZooKeys* 465: 1–76.

Wood B. & Richmond B.G. 2000. — Human evolution: taxonomy and paleobiology. *Journal of Anatomy* 197 (1): 19–60.

Z

Zanolli C., Hublin J.-J., Kullmer O., Schrenk F., Kgasi L., Tawane M. & Xing S. 2025. — Taxonomic revision of the SK 15 mandible based on bone and tooth structural organization. *Journal of Human Evolution* 200: 103634.

Table des figures

Figure 1. Carte du *Cradle of Humankind* figurant les sites archéo-paléontologiques (© B. Chadelle). 39

Figure 2. Plan schématique de la cavité de Makapansgat Limeworks d'après Reed *et al*. 2022 (Figure 7.2 : p. 68)..... 42

Figure 3. Stratigraphie de Makapansgat réévaluée par Bruxelles *et al*. (© J.B. Fourvel)..... 44

Figure 4. Photographie des fouilles du Membre 2 de Kromdraai (© J.-B. Fourvel)..... 51

Figure 5. **A. – B.** vue aérienne du site de Kromdraai et stratigraphie d'après Bruxelles 2019 (Fig.53 : p. 92). 54

Figure 6. Membre 4 de Sterkfontein (© L. Bruxelles). 63

Figure 7. **A.** Plan du site de Sterkfontein d'après Sewell *et al*. 2022 (Fig. 10.2. : 93) et **B.** stratigraphie schématique de Sterkfontein d'après Clarke 2006 (Fig. 6 : p. 5). 64

Figure 8. Photographie de la fouille de Swartkrans (© G. Fleury). 69

Figure 9. **A.** Plan du site de Swartkrans d'après Linchamps *et al*. 2025 (Fig. 1 : p. 2), **B.** Stratigraphie schématique de Swartkrans d'après De Ruiter 2022 (Fig. 11.1 : p. 103). 71

Figure 10. Photographie des fouilles de Cooper's D (© J.-B. Fourvel)..... 76

Figure 11. **A.–B.** Plan et stratigraphie de Cooper's, modifié d'après De Ruiter 2022 (Fig. 9.1 : p.87). 77

Figure 12. Schémas des mesures utilisées pour le matériel cranio-dentaire et postcrânien. 83

Figure 13. Arcade dentaire et vocabulaire des faces dentaires d'après Hillson 2005 (Fig. 1.2. : p. 11). 85

Figure 14. Représentation des faces utilisées pour le matériel postcrânien d'après White *et al*. 2011 (Fig. 2.1. : p. 12). 86

Figure 15. Vocabulaire de la m1. 87

Figure 16. Vocabulaire de la P4. 87

Figure 17. Vocabulaire pour les prémolaires, la M1 et la mandibule. 88

Figure 18. Vocabulaire des éléments postcrâniens. 89

Figure 19. Planche des stades d'usure dentaire pour les canidés, félidés et hyénidés (de gauche à droite). 91

Figure 20. Planche comparative pour la M1 gauche (KA1156) de *C. atrox*. 115

Figure 21. Planche comparative pour la m1 droite KA1288 de *C. atrox*. *119*

Figure 22. Diagrammes bivariés pour la denture supérieure (P4, M1, M2) et inférieure (m1) des canidés de grande taille. 121

Figure 23. Planche comparative pour la P4 droite (KD1257) de *P. thackerayi*. *123*

Figure 24. Evolution progressive de la M1 de la lignée *Praelycaon-Lycaon*. *126*

Figure 25. Molaires supérieures de *P. thackerayi*. *127*

Figure 26. Planche comparative pour le métacarpe 4 droit KB2888 de cf. *P. thackerayi*. Echelle = 1cm. 128

Figure 27. Diagramme bivarié du métacarpe 4 pour les canidés. 129

Figure 28. Graphiques des incisives et canines supérieures de *C. hewitti*. 133

Figure 29. Planche comparative pour la P2 et P3 de *C. hewitti*. Echelle = 1cm. 134

Figure 30. Planche comparative pour la p2 et p4 de *C. hewitti*. Echelle = 1cm. 135

Figure 31. Diagrammes bivariés des prémolaires inférieures des canidés de grande à moyenne taille. 136

Figure 32. Planche comparative pour la P4 de *C. hewitti*. Echelle = 1cm. 139

Figure 33. Diagrammes bivariés des prémolaires supérieures des canidés de grande à moyenne taille. 140

Figure 34. Planche comparative pour la m1 de *C. hewitti*. Echelle = 1cm. 141

Figure 35. Diagramme bivarié des molaires inférieures pour les canidés de grande à moyenne taille. 142

Figure 36. Planche comparative pour la M1 de *C. hewitti*. Echelle = 1cm. 143

Figure 37. Diagrammes bivariés des molaires supérieures pour les canidés de grande à moyenne taille. 144

Figure 38. Planche comparative pour le membre supérieur de *C. hewitti*. Echelle = 1cm. 145

Figure 39. Planche comparative pour le membre inférieur de *C. hewitti*. Echelle = 1cm. 147

Figure 40. Diagrammes bivariés pour les éléments postcrâniens des canidés de grande à moyenne taille. 149

Figure 41. Critères de la morphologie crânienne de *L. mesomelas* et *L. adusta*. *153*

Figure 42. Schéma des cuspides postérieures et additionnelles des prémolaires inférieures de *L. mesomelas* et *L. adusta* 156

Figure 43. Cuspides additionnelles des prémolaires inférieures chez *L. mesomelas* et *L. adusta*. 157

Figure 44. Cuspides additionnelles des molaires supérieures chez *L. mesomelas* et *L. adusta*.... *158*

Figure 45. Diagrammes bivariés pour la denture supérieure et inférieure de *L. mesomelas* et *L. adusta*. *163*

Figure 46. Diagrammes bivariés du ratio des carnassières (P4, m1) comparé à la longueur des chacals fossiles et actuels 167

Figure 47. Planche du matériel cranio-dentaire de *L. mesomelas* et *L.* cf. *mesomelas* *170*

Figure 48. Moyenne et écart-type pour la denture supérieure des chacals fossiles et actuels.....171

Figure 49. Moyenne et écart-type pour la denture inférieure des chacals fossiles et actuels. 173

Figure 50. Planche du matériel cranio-dentaire de *L. adusta* et *L.* cf. *adusta*.....*175*

Figure 51. Planche comparative du crâne et de la denture supérieure de *L. adusta* TM1583. 177

Figure 52. Planche comparative de la mandibule et de la denture inférieure de *L. adusta* TM1582. 179

Figure 53. Graphiques des mesures cranio-dentaires de *C. antiquus*.....*182*

Figure 54. Planche du matériel de *Nyctereutes terblanchei*. Echelle= 1cm. 185

Figure 55. Diagramme bivarié de la m1 des canidés de taille moyenne. 188

Figure 56. Planche du crâne et de la mandibule de Nyctereutes procyonoides. Echelle= 1cm. 190

Figure 57. Planche des *Nyctereutes* plio-pléistocènes africains. 191

Figure 58. Mandibule gauche K2-72 (vue buccale).....193

Figure 59. Planche de *Nyctereutes makapani* nov. sp. 196

Figure 60. Scan du spécimen STS137 (©Adams *et al*., 2015, www.morphosource.org). 199

Figure 61. Planche des spécimens STS137.1 (mandibule droite, *L.* cf. *mesomelas*) et STS137.2 (crâne, *N. brevirostris* nov. sp.). 201

Figure 62. Diagrammes bivariés du ratio des carnassières (P4, m1) comparé à la longueur des chacals fossiles-actuels, et des chiens viverrins fossiles. 203

Figure 63. Membre supérieur et métacarpes de *Lupulella* et *Nyctereutes*. Echelle = 1cm. 206

Figure 64. Membre inférieur et métatarses de *Lupulella* et *Nyctereutes*. Echelle = 1cm. 210

Figure 65. Tarses de *Lupulella* et *Nyctereutes*. Echelle = 1cm. 213

Figure 66. NR et NMI des espèces de canidés. 216

Figure 67. Planche du matériel cranio-dentaire d'*Homotherium*. 219

Figure 68. Planche du matériel dentaire d'*Homotherium*.....221

Figure 69. Diagramme bivarié de la surface articulaire du MC4 des félidés. 223

Figure 70. Planche du matériel de *Dinofelis darti*. Echelle : 1cm.....225

Figure 71. Crâne de *Dinofelis barlowi* et *Dinofelis piveteaui*. 229

Figure 72. Diagrammes bivariés de la denture inférieure des machairodontes et panthérinés. 230

Figure 73. Planche du matériel dentaire de *Dinofelis barlowi* et *Dinofelis piveteaui*. Echelle = 1cm. 231

Figure 74. Diagrammes bivariés des longueurs maximales des épiphyses proximales des métatarses des félidés. 235

Figure 75. Matériel postcrânien de *Dinofelis*. *236*

Figure 76. Schéma pour le membre antérieur droit des félidés de grande et moyenne taille. 238

Figure 77. Diagrammes bivariés des longueurs maximales des épiphyses du membre antérieur des félidés. 239

Figure 78. Schéma des métacarpes droits des félidés en vue proximale. 240

Figure 79. Diagrammes bivariés des longueurs maximales des épiphyses proximales des métacarpes des félidés. 242

Figure 80. Diagrammes bivariés des longueurs maximales des épiphyses du membre postérieur des félidés. 243

Figure 81. Schéma du membre postérieur droit des félidés. 245

Figure 82. Schéma des métatarses droits des félidés en vue proximale. 247

Figure 83. Diagrammes bivariés de la denture supérieure des machairodontes et panthérinés. ..250

Figure 84. Matériel cranio-dentaire de *M. whitei*. Echelle= 1cm. 252

Figure 85. Planche du matériel postcrânien de *M. whitei*. 256

Figure 86. Variation de la morphologie des P3 et P4 de *Panthera leo* *260*

Figure 87. Matériel dentaire et poscrânien de *Panthera leo*. Echelle= 1 cm.....261

Figure 88. Diagrammes bivariés de la denture de *Panthera leo*. *265*

Figure 89. Diagrammes bivariés de la denture inférieure et supérieure de *Panthera pardus*.....*267*

Figure 90. Planche du matériel cranio-dentaire de *Panthera pardus*. *268*

Figure 91. Planche du matériel postcrânien de *Panthera pardus*. Echelle= 1 cm. 271

Figure 92. Diagrammes bivariés de la denture supérieure et inférieure d'*Acinonyx*. *275*

Figure 93. Planche du matériel cranio-dentaire et postcrânien d'*Acinonyx*. Echelle= 1 cm. 276

Figure 94. Diagrammes bivariés de la denture supérieure de *Caracal* spp. et *L. serval*. *279*

Figure 95. Diagrammes bivariés de la denture inférieure de *Caracal* spp. et *L. serval*. *280*

Figure 96. Matériel dentaire des fossiles de *Caracal* & dentures de *L. serval* et *C. caracal*. Echelle= 1 cm. 282

Figure 97. Planche comparative du matériel postcrânien de *L. serval* et *C. caracal* & matériel fossile de *Caracal*. *284*

Figure 98. Diagrammes bivariés et boxplots du matériel postcrânien de *Caracal*. *286*

Figure 99. Diagrammes bivariés de la denture supérieure des félidés de taille moyenne. 288

Figure 100. Planche du matériel cranio-dentaire de M2281 comparé au genre *Lynx*. *289*

Figure 101. Planche comparative pour les spécimens M2340 et M2343 de Makapansgat. 291

Figure 102. Planche comparative pour M2340 de Makapansgat. 293

Figure 103. Diagrammes bivariés de la denture supérieure du félidé M2340. 294

Figure 104. Diagrammes bivariés du panthériné de Kromdraai Mb.2. 295

Figure 105. Planche du matériel dentaire du panthériné de Kromdraai Mb.2. 296

Figure 106. NR et NMI des espèces de félidés. 297

Figure 107. Planche pour du matériel dentaire de *Hyaenictis*. 300

Figure 108. Planche du matériel dentaire de *Chasmaporthetes nitidula*. 305

Figure 109. Planche du matériel dentaire de *Chasmaporthetes silberbergi*. 306

Figure 110. Planche comparative du matériel postcrânien de *Chasmaporthetes*. 308

Figure 111. Diagrammes bivariés des carnassières des hyénidés. 311

Figure 112. Planche du matériel dentaire de *Pachycrocuta brevirostris*. 312

Figure 113. Planche comparative de la denture supérieure et inférieure des genres d'hyénidé. 314

Figure 114. Planche du matériel de la denture supérieure de *Parahyaena makapani*. 318

Figure 115. Planche pour le matériel de la denture inférieure de *Parahyaena makapani*. 320

Figure 116. Diagramme bivarié de la denture supérieure et inférieure des hyénidés. 322

Figure 117. Diagrammes bivariés des longueurs maximales des épiphyses des os longs de hyénidés. 324

Figure 118. Matériel postcrânien de *Parahyaena makapani*. 325

Figure 119. Schéma du membre antérieur droit des hyénidés. 326

Figure 120. Schéma du membre postérieur droit des hyénidés. 327

Figure 121. Métacarpes et métatarses droits de hyénidés. 330

Figure 122. Planche du matériel cranio-dentaire de *Crocuta* et *P. brunnea* 335

Figure 123. Planche comparative *Hyaena hyaena* – *Parahyaena brunnea* & *P. brunnea* SK314. 338

Figure 124. NR et NMI des espèces de hyénidés. 340

Figure 125. **A.** Courbe de raréfaction avec intervalles de confiance à 95%. **B.** Représentation du delta Chao1-Nombre réel de taxa. 345

Figure 126. Graphes figurant les indices de diversité (**A.** Indice de Shannon. **B.** Indice de Piélou. **C.** Indice de Simpson) et la richesse spécifique (D). 348

Figure 127. Analyse en Coordonnées Principales (matrice de distance de Bray-Curtis) de l'ensemble des assemblages. 349

Figure 128. **A.** Analyse de Correspondance de l'ensemble des assemblages. **B.** ANOSIM inter-groupes. 351

Figure 129. **A.** Analyse de Correspondance des assemblages pléistocènes inférieur. **B.** ANOSIM inter-groupes 353

Figure 130. Estimation de la gamme de taille des proies (valeurs minimale, maximale et moyenne) chassées par les carnivores. 356

Figure 131. Classe de taille des carnivores déterminées à partir de la gamme de taille préférentielle des proies. 364

Figure 132. Ratios proie-prédateur par classes de taille des proies préférentiellement chassées par les carnivores selon leur masse corporelle..... 366

Figure 133. Ratio consommateurs primaires-consommateurs tertiaires selon la loi des 10% de Lindeman..... 368

Figure 134. Ratio des biomasses des proies-biomasse des prédateurs (biomasse brute et estimée). 368

Figure 135. Histogramme de la variable de la locomotion..... 371

Figure 136. Histogramme de la variable du mode d'acquisition des ressources..... 372

Figure 137. Histogramme de la variable de la diète..... 373

Figure 138. Histogramme de la variable du transport..... 373

Figure 139. Analyse SIMPER (distance Bray-Curtis) des sites « AUSTRALO » VS les sites « P+H ». 375

Figure 140. Analyse SIMPER (distance Bray-Curtis) des sites « PARAN » VS « P+H »..... 378

Figure 141. Distribution des taxons dans la guilde des carnivores selon les niveaux trophiques.... 381

Figure 142. Synthèse des analyses statistiques avec validation croisée de l'AC et du SIMPER.... 388

Figure 143. Structure de la guilde des carnivores des sites « P+H » et caractéristiques écosystémiques. 397

Figure 144. Structure de la guilde des carnivores des sites « PARAN » et caractéristiques écosystémiques..... 401

Figure 145. Structure de la guilde des carnivores des sites « AUSTRALO » et caractéristiques écosystémiques..... 404

Figure 146. Figuration de la « Swartkrans Leopard Hypothesis ». Brain, 1981 (Fig. 220, p. 268).. 409

Figure 147. Chronologie des passages de carnivores dans la grotte de Gcwihaba et bioglyphes associés..... 410

Figure 148. Occupation de la grotte de Gcwihaba (Botswana) par *P. pardus*..... 411

Table des tableaux

Tableau 1. Tableau de correspondance des différentes stratigraphies de KB. 55

Tableau 2. Tableau synthétique des spécimens de comparaison pour les canidés. 80

Tableau 3. Tableau synthétique des spécimens de comparaison pour les félidés. 80

Tableau 4. Tableau synthétique des spécimens de comparaison pour les hyénidés. 80

Tableau 5. Liste de références des données utilisées pour les graphiques. 82

Tableau 6. Références utilisées pour les masses corporelles des grands mammifères. 104

Tableau 7. Odontométrie comparée de la M1 chez les canidés de grande taille. 116

Tableau 8. Odontométrie comparée de la m1 chez les canidés de grande taille. 120

Tableau 9. Odontométrie comparée de la P4 chez les canidés de grande taille. 124

Tableau 10. odontométrie comparée de la M2 chez les canidés de grande taille. 127

Tableau 11. Odontométrie comparée des prémolaires inférieures des canidés de grande à moyenne taille. 137

Tableau 12. Odontométrie comparée pour les prémolaires supérieures (mm) des canidés de grande à moyenne taille. 138

Tableau 13. Odontométrie comparée des molaires inférieures pour les canidés de grande à moyenne taille. 143

Tableau 14. Ostéométrie comparée pour les canidés de grande à moyenne taille. 148

Tableau 15. Mesures crâniennes chez *L. mesomelas* et *L. adusta* (actuels). 159

Tableau 16. Odontométrie comparée de la denture supérieure chez *L. mesomelas* et *L. adusta* (actuels). 161

Tableau 17. Odontométrie comparée de la denture inférieure chez *L. mesomelas* et *L. adusta* (actuels). 162

Tableau 18. Odontométrie comparée de la longueur des prémolaires chez les chacals fossiles et actuels. 168

Tableau 19. Odontométrie comparée de la denture supérieure des chacals fossiles et actuels. 172

Tableau 20. Odontométrie comparée de la denture inférieure des chacals fossiles et actuels. 174

Tableau 21. Mesures crâniennes et dentaires de *L. adusta* TM1583. 178

Tableau 22. Mesures mandibulaires et dentaires de *L. adusta* TM1582. 180

Tableau 23. Odontométrie comparée de la denture supérieure de *N. terblanchei* et *N. procyonoides*. *188*

Tableau 24. Odontométrie comparée de la denture inférieure de *N. terblanchei* et *N. procyonoides*. *189*

Tableau 25. Mesures crâniennes et dentaires de *N. makapani*. 198

Tableau 26. Mesures crâniennes et dentaires de STS137.2 (*N. brevirostris*) et STS137.1 (*L.* cf. *mesomelas*). 198

Tableau 27. Mesures du membre antérieur des chacals modernes et fossiles et *N. procyonoides*. *208*

Tableau 28. Mesures des métacarpes des chacals modernes et fossiles et *N. procyonoides*. *209*

Tableau 29. Mesures du membre inférieur des chacals modernes et fossiles et *N. procyonoides*. *211*

Tableau 30. Mesures des métatarses et tarses des chacals modernes et fossiles et *N. procyonoides*. *212*

Tableau 31. Liste du matériel étudié pour les canidés (NR et NMI). 215

Tableau 32. Odontométrie comparée de la denture supérieure *d'Homotherium*. *222*

Tableau 33. Odontométrie comparée de la denture inférieure *d'Homotherium*. *222*

Tableau 34. Odontométrie comparée de la denture supérieure de *Dinofelis*. *234*

Tableau 35. Odontométrie comparée de la denture inférieur de *Dinofelis*. *234*

Tableau 36. Mesures du membre antérieur de *Dinofelis*. *237*

Tableau 37. Mesures des métacarpes de *Dinofelis*. *241*

Tableau 38. Mesures du membre postérieur de *Dinofelis*. *244*

Tableau 39. Mesures des métatarses de *Dinofelis*. *244*

Tableau 40. Odontométrie de la denture supérieure de *M. whitei*. *251*

Tableau 41. Odontométrie de la denture inférieure de *M. whitei*. *253*

Tableau 42. Mesures des métacarpes de *M. whitei*. 254

Tableau 43. Mesures du membre antérieur de *M. whitei*. 255

Tableau 44. Mesures du membre postérieur de *M. whitei*. *255*

Tableau 45. Mesures des métatarses de *M. whitei*. *255*

Tableau 46. Odontométrie de la denture supérieure de *P. leo*. 259

Tableau 47. Odontométrie de la denture inférieure de *P. leo*. 259

Tableau 48. Odontométrie de la denture supérieure de *Panthera pardus*. *266*

Tableau 49. Odontométrie de la denture inférieure de *Panthera pardus*. *266*

Tableau 50. Mesures du membre antérieur de *Panthera pardus*. *269*

Tableau 51. Mesures des métacarpes de *Panthera pardus*. *270*

Tableau 52. Mesures du membre postérieur de *Panthera pardus*. 272

Tableau 53. Mesures des métatarses de *Panthera pardus*. 272

Tableau 54. Odontométrie des dentures supérieure et inférieure d'*Acinonyx*. *274*

Tableau 55. Mesures du matériel postcrânien d'*Acinonyx*. *277*

Tableau 56. Odontométrie comparée de la denture supérieure pour les genres *Caracal* et *Leptailurus*. *281*

Tableau 57. Odontométrie comparée de la denture inférieure pour les genres *Caracal* et *Leptailurus*. *283*

Tableau 58. Mesures des membres supérieur et inférieur de *Caracal*. *285*

Tableau 59. Odontométrie de la denture supérieure de M2281. 287

Tableau 60. Odontométrie de la denture supérieure et inférieure de M2340. 294

Tableau 61. Mesures des dents du panthériné de Kromdraai Mb.2. 296

Tableau 62. Liste du matériel étudié pour les félidés (NR et NMI). 298

Tableau 63. Mesures de la denture supérieure et inférieure de *Chasmaporthetes*. *304*

Tableau 64. Mesures du matériel postcrânien de *Chasmaporthetes*. *307*

Tableau 65. Odontométrie de la denture supérieure et inférieure de *Pachycrocuta brevirostris*. . 309

Tableau 66. Odontométrie de la denture supérieure de *Parahyaena*. *317*

Tableau 67. Odontométrie de la denture inférieure de *Parahyaena*. 321

Tableau 68. Mesures du membre antérieur de *Parahyaena*. *328*

Tableau 69. Mesures du membre postérieur de *Parahyaena*. *329*

Tableau 70. Liste du matériel étudié pour les hyénidés (NR et NMI). 341

Tableau 71. Tableau du nombre de taxons observés et estimés (Chao-1) et intervalles de confiance à 95%. 344

Tableau 72. Indices de Shannon (H'), Piélou (J') et Simpson (D) et intervalle de confiance à 95%. 346

Tableau 73. Tableau des variables pour les histogrammes éthologiques. 370

Tableau 74. Occurences d'*Homotherium*, *P. leo*, *Chasmaporthetes* et *Praelycaon* par sites. 383

Tableau 75. Occurences de *M. whitei* et *P. pardus* par sites. 383

Table des matières

Remerciements **5**

Sommaire **7**

Introduction générale **11**

Chapitre 1 : Cadres introductifs **13**

1. Fondements théoriques **13**

1. 1. Etat de l'art sur les stratégies d'acquisition des ressources carnées par les homininés ***13***

1. 1. 1. Développement des études sur les comportements de subsistance en général et la question des ressources carnées en particulier 13

1. 1. 1. 1. Le modèle du camp de base ou « home base » (Leakey 1971, Isaac 1983) *14*

1. 1. 1. 2. Le modèle du site d'abattage ou « kill site » (Binford 1981) *15*

1. 1. 1. 3. Le modèle du stockage de pierres ou « stone cache hypothesis » (Potts 1988) *16*

1. 1. 1. 4. Le modèle du refuge (Blumenschine 1986) *17*

1. 1. 2. Le débat chasse – charognage : des interprétations divergentes des assemblages osseux ...17

1. 1. 2. 1. Le débat Binford - Bunn & Kroll *18*

1. 1. 2. 2. L'apport des travaux de Blumenschine *20*

1. 1. 3. La question des ressources carnées au regard des découvertes du XXI^{e} siècle 23

1. 1. 4. Synthèse sur les comportements de subsistance en lien avec les ressources carnées 25

1. 2. La paléoécologie comme nouveau cadre interprétatif ***26***

1. 2. 1. Qu'est-ce que la paléoécologie des homininés ? 26

1. 2. 2. Les carnivores comme outil d'analyse des comportements d'acquisition et d'exploitation de la ressource carnée 27

2. Problématique de l'étude **29**

3. Les contextes sud-africains **30**

3. 1. Taxinomie des homininés ***30***

3. 2. Comportements de subsistance ***31***

3. 2. 1. Les régimes alimentaires 31

3. 2. 2. L'outillage 33

3. 2. 3. Les traces de consommation anthropiques 36

3. 2. 4. Remarques conclusives pour les contextes sud-africains 37

Chapitre 2 : Matériel 39

1. Corpus d'étude fossile 39

1. 1. Makapansgat Limeworks ***40***

1. 1. 1. Historique des recherches 40

1. 1. 2. Contextes géomorphologique et stratigraphique 42

1. 1. 3. Contexte chronologique 45

1. 1. 4. Contexte taphonomique 46

1. 1. 5. Contextes paléoanthropologique & archéologique 47

1. 1. 6. Cortège faunique 48

1. 1. 7. Contexte paléoenvironnemental 49

1. 1. 8. Matériel étudié 50

1. 2. Kromdraai ***50***

1. 2. 1. Historique des recherches 51

1. 2. 2. Contextes géomorphologique et stratigraphique 52

1. 2. 3. Contexte chronologique 56

1. 2. 4. Contexte taphonomique 57

1. 2. 5. Contextes paléoanthropologique et archéologique 60

1. 2. 6. Cortège faunique 60

1. 2. 7. Contexte paléoenvironnemental 61

1. 2. 8. Matériel étudié 62

1. 3. Sterkfontein Mb.4 ***62***

1. 3. 1. Historique des recherches 62

1. 3. 2. Contextes géomorphologique et stratigraphique 63

1. 3. 3. Contexte chronologique 65
1. 3. 4. Contexte taphonomique 66
1. 3. 5. Contextes paléoanthropologique et archéologique 67
1. 3. 6. Cortège faunique 67
1. 3. 7. Contexte paléoenvironnemental 67
1. 3. 8. Matériel étudié 68
1. 4. Swartkrans 69
1. 4. 1. Historique des recherches 69
1. 4. 2. Contextes géomorphologique et stratigraphique 70
1. 4. 3. Contexte chronologique 72
1. 4. 4. Contexte taphonomique 72
1. 4. 5. Contextes paléoanthropologique & archéologique 73
1. 4. 6. Cortège faunique 74
1. 4. 7. Contexte paléoenvironnemental 74
1. 4. 8. Matériel étudié 75
1. 5. Cooper's 75
1. 5. 1. Historique des recherches 75
1. 5. 2. Contextes géomorphologique et stratigraphique 75
1. 5. 3. Contexte chronologique 76
1. 5. 4. Contexte taphonomique 77
1. 5. 5. Contextes paléoanthropologique et archéologique 78
1. 5. 6. Cortège faunique 78
1. 5. 7. Contexte paléoenvironnemental 79
1. 5. 8. Matériel étudié 79
2. Matériel de comparaison actuel 79
Chapitre 3 : Méthodes 81
1. Logiciels utilisés 81
2. Paléontologie : analyse morphométrique 81

2. 1. Analyse métrique ***81***

2. 2. Mesures dentaires ***82***

2. 3. Mesures postcrâniennes ***82***

2. 4. Analyse morphologique ***84***

2. 4. 1. Les faces 84

2. 5. Odontologie ***86***

2. 6. Ostéologie ***86***

2. 7. Quantification des éléments squelettiques ***90***

2. 7. 1. Le Nombre de Restes Déterminés anatomiquement par Taxon (NRDt) 90

2. 7. 2. Le Nombre Minimum d'Individus de combinaison (NMI) 90

3. Paléoécologie : méthodes pour l'étude des communautés **92**

3. 1. Mise en forme du corpus d'étude ***92***

3. 1. 1. Formatage des listes fauniques 92

3. 1. 2. Structuration des groupes d'étude 93

3. 2. Définitions ***94***

3. 2. 1. La « structure » de la communauté 94

3. 2. 2. Niche écologique & relations interspécifiques 95

3. 3. Evaluer les biais d'un échantillon ***96***

3. 3. 1. Chao-1 estimator 96

3. 3. 2. Les courbes de raréfaction 97

3. 4. Mesurer la biodiversité ***97***

3. 4. 1. La richesse spécifique 98

3. 4. 2. L'indice d'hétérogénéité de Shannon 99

3. 4. 3. L'indice d'équitabilité de Piélou 100

3. 4. 4. L'indice de dominance de Simpson 100

3. 5. Comparer la biodiversité ***101***

3. 5. 1. Les méthodes d'ordination 101

3. 5. 1. 1. La matrice de (dis)similarité de Bray-Curtis *101*

3. 5. 1. 2. L'analyse en coordonnées principales (PCoA) *102*

3. 5. 1. 3. L'analyse factorielle de correspondance (AC) *102*

3. 5. 2. Les tests statistiques 102

3. 5. 2. 1. One-way Analysis of Similarity (ANOSIM) *102*

3. 5. 2. 2. SIMPER : Similarity Percentage *103*

3. 6. Caractériser l'écologie des carnivores 103

3. 6. 1. La masse corporelle 103

3. 6. 2. La classe de taille des proies 105

3. 6. 3. Les ratios proies-prédateurs 105

3. 6. 4. Les biomasses 106

3. 6. 5. Les histogrammes éthologiques 108

Chapitre 4 : Paléontologie 111

1. Paléontologie des canidés 111

1. 1. Les canidés de grande taille 111

1. 1. 1. Canis atrox Broom, 1939 111

1. 1. 1. 1. Description de la denture supérieure *113*

1. 1. 1. 2. Description de la denture inférieure *113*

1. 1. 1. 3. Comparaison de la denture supérieure *113*

1. 1. 1. 4. Comparaison de la denture inférieure *117*

1. 1. 1. 5. Diagnose amendée *120*

1. 1. 2. *Praelycaon* nov. gen. *thackerayi* nov. sp. 122

1. 1. 2. 1. Description de la denture supérieure *122*

1. 1. 2. 2. Comparaison de la denture supérieure *124*

1. 1. 2. 3. Diagnose *127*

1. 1. 3. cf. *Praelycaon thackerayi* 128

1. 1. 3. 1. Description du MC4 ..... *128*

1. 1. 3. 2. Comparaison du MC4 ..... *129*

1. 1. 4. *Canis hewitti* Fourvel & Frerebeau, 2022 129

1. 1. 4. 1. Description de la denture supérieure : forme type *131*

1. 1. 4. 2. Description de la denture inférieure : forme type *132*

1. 1. 4. 3. Description de la denture inférieure : forme évoluée *132*

1. 1. 4. 4. Description du matériel postcrânien *133*

1. 1. 4. 5. Comparaison des prémolaires *135*

1. 1. 4. 6. Comparaison des carnassières *138*

1. 1. 4. 7. Comparaison des arrières-molaires *142*

1. 1. 4. 8. Comparaison du matériel postcrânien *144*

1. 1. 4. 9. Diagnose amendée de la forme type *150*

1. 1. 4. 10. Diagnose amendée de la forme évoluée *150*

1. 2. Les canidés de taille moyenne ***150***

1. 2. 1. Le genre Lupulella Hilzheimer, 1906 : distinction cranio-dentaire entre L. mesomelas (Schreber, 1775) et L. adusta (Sundevall, 1847) dans le registre actuel 150

1. 2. 1. 1. Morphologie du crâne *151*

1. 2. 1. 2. Morphologie des prémolaires inférieures *155*

1. 2. 1. 3. Morphologie de la m1 ..... *157*

1. 2. 1. 4. Morphologie des arrières-molaires *157*

1. 2. 1. 5. Morphologie des molaires supérieures *158*

1. 2. 1. 6. Analyse métrique *160*

1. 2. 2. *Lupulella mesomelas* VS *Lupulella adusta* : application des critères cranio-dentaires au registre fossile 160

1. 2. 2. 1. Description du crâne et de la denture supérieure et inférieure *166*

1. 2. 2. 2. Comparaison de la denture supérieure et inférieure *167*

1. 2. 3. Révision de *Canis antiquus* Broom, 1937 176

1. 2. 3. 1. Description de la denture supérieure *177*

1. 2. 3. 2. Description de la mandibule et de la denture inférieure *179*

1. 2. 3. 3. Comparaison de la denture supérieure et inférieure *181*

1. 2. 3. 4. Diagnose amendée *183*

1. 2. 4. Le genre *Nyctereutes* Temminck, 1838 184

1. 2. 4. 1. Nyctereutes terblanchei (Broom & Schepers, 1946) *184*

1. 2. 4. 1. 1. Description du crâne et de la denture supérieure 186

1. 2. 4. 1. 2. Description de la mandibule et de la denture inférieure 187

1. 2. 4. 2. Comparaison du crâne et de la denture supérieure *187*

1. 2. 4. 2. 1. Comparaison de la mandibule et de la denture inférieure 193

1. 2. 4. 2. 2. Diagnose amendée 195

1. 2. 4. 3. Nyctereutes makapani nov. sp. *195*

1. 2. 4. 3. 1. Description du crâne et de la denture supérieure 195

1. 2. 4. 3. 2. Description de la mandibule et de la denture inférieure 197

1. 2. 4. 3. 3. Comparaison du crâne et des dentures supérieure et inférieure 197

1. 2. 4. 3. 4. Diagnose 198

1. 2. 4. 4. Révision de Canis brevirostris Ewer, 1956 ..... *198*

1. 2. 4. 4. 1. Description du crâne et de la denture supérieure 200

1. 2. 4. 4. 2. Description de la mandibule et de la denture inférieure 202

1. 2. 4. 4. 3. Comparaison du crâne et de la denture supérieure 202

1. 2. 4. 4. 4. Comparaison de la mandibule et de la denture inférieure 203

1. 2. 4. 4. 5. Diagnose amendée 204

1. 2. 4. 5. Le matériel postcrânien : distinction entre les genres Lupulella et Nyctereutes *204*

1. 2. 4. 5. 1. Description et comparaison du membre antérieur 205

1. 2. 4. 5. 2. Description et comparaison du membre postérieur 209

1. 2. 5. Les difficultés de diagnose chez les canidés de taille moyenne 214

1. 3. Synthèse des canidés ***216***

2. Révision des félidés **217**

2. 1. Les machairodontinés ***217***

2. 1. 1. Homotherium Fabrini, 1890 217

2. 1. 1. 1. Description et comparaison du crâne et de la denture supérieure *218*

2. 1. 1. 2. Description et comparaison de la mandibule et de la denture inférieure *220*

2. 1. 1. 3. Description et comparaison du matériel postcrânien *220*

2. 1. 2. Le genre *Dinofelis* Zdansky, 1924 223

2. 1. 2. 1. Dinofelis darti Toerien, 1955 ..... *223*

2. 1. 2. 1. 1. Description et comparaison du matériel cranio-dentaire 224

2. 1. 2. 2. La lignée Dinofelis barlowi Broom, 1937 – Dinofelis piveteaui Ewer, 1955 ..... *226*

2. 1. 2. 2. 1. Description et comparaison du crâne et de la denture supérieure 227

2. 1. 2. 2. 2. Description et comparaison de la mandibule et de la denture inférieure 228

2. 1. 3. Le matériel postcrânien pour le genre *Dinofelis* Zdansky, 1924 228

2. 1. 3. 1. Description et comparaison du membre antérieur *233*

2. 1. 3. 2. Description et comparaison du membre postérieur *243*

2. 1. 4. *Megantereon whitei* (Broom, 1937) 248

2. 1. 4. 1. Description et comparaison du crâne et de la denture supérieure *250*

2. 1. 4. 2. Description et comparaison de la mandibule et de la denture inférieure *251*

2. 1. 4. 3. Description et comparaison du matériel postcrânien : membre antérieur *253*

2. 1. 4. 4. Description et comparaison du matériel postcrânien : membre postérieur *257*

2. 2. Les panthérinés ***258***

2. 2. 1. Panthera leo Linnaeus, 1758 258

2. 2. 1. 1. Description et comparaison de la denture supérieure *259*

2. 2. 1. 2. Description et comparaison de la denture inférieure *260*

2. 2. 1. 3. La question de la taille chez P. shawi *262*

2. 2. 2. *Panthera pardus* Linnaeus, 1758 262

2. 2. 2. 1. Description et comparaison de la denture supérieure et inférieure *266*

2. 2. 2. 2. Le cas de Panthera pardus incurva *269*

2. 2. 2. 3. Description et comparaison du matériel postcrânien : membre antérieur *270*

2. 2. 2. 4. Description et comparaison du matériel postcrânien : membre postérieur *273*

2. 3. Les félinés ***273***

2. 3. 1. Acinonyx Brookes, 1828 273

2. 3. 1. 1. Description et comparaison de la denture supérieure et inférieure *274*

2. 3. 1. 2. Le cas de la mandibule SK357 ..... *276*

2. 3. 1. 3. Description et comparaison du matériel postcrânien *277*

2. 3. 2. *Caracal* Gray, 1843 277

2. 3. 2. 1. Description et comparaison de la denture supérieure et inférieure 278

2. 3. 2. 2. Description et comparaison du matériel postcrânien 281

2. 4. Félidés genres indéterminés 287

2. 4. 1. Le cas de Felis brickilli 287

2. 4. 1. 1. Description et comparaison de la denture supérieure 287

2. 4. 2. Makapansgat Mb.3 : Felidae Nov. Gen. Indet. A 290

2. 4. 3. Kromdraai Mb.2 : Felidae nov. gen. indet. B 295

2. 4. 3. 1. Description et comparaison de la denture supérieure 295

2. 5. Synthèse des félidés 297

3. Révision des hyénidés 299

3. 1. Les hyénidés spécialisés 299

3. 1. 1. Hyaenictis Gaudry, 1861 nov. sp. 299

3. 1. 1. 1. Description et comparaison de la denture inférieure 300

3. 1. 1. 2. Diagnose 301

3. 1. 2. La lignée *Chasmaporthetes silberbergi* Broom, 1948 – *Chasmaporthetes nitidula* Ewer, 1955 302

3. 1. 2. 1. Description et comparaison de la denture supérieure 303

3. 1. 2. 2. Description et comparaison de la mandibule et de la denture inférieure 304

3. 1. 2. 3. Description et comparaison du matériel postcrânien 307

3. 1. 3. *Pachycrocuta brevirostris* (Gervais, 1850) 310

3. 1. 3. 1. Description et comparaison de la denture supérieure et inférieure 311

3. 2. Les genres Crocuta et Parahyaena 313

3. 2. 1. Parahyaena makapani (Toerien, 19552) 313

3. 2. 1. 1. Description et comparaison de la denture supérieure 317

3. 2. 1. 2. Description et comparaison de la mandibule et de la denture inférieure 319

3. 2. 1. 3. Description et comparaison du membre antérieur 323

3. 2. 1. 4. Description et comparaison du membre postérieur 331

3. 2. 1. 5. Diagnose amendée 332

3. 2. 2. *Parahyaena brunnea* Hendey, 1974 VS *Crocuta crocuta* Erxleben, 1777 332

3. 2. 2. 1. Description et comparaison du matériel cranio-dentaire *334*

3. 2. 2. 2. Description et comparaison du matériel postcrânien *336*

3. 2. 3. La question du genre *Hyaena* Brisson, 1762 337

3. 2. 3. 1. Le cas de Hyaenictis forfex *337*

3. 2. 3. 2. Le cas de Hyaena hyaena de Cooper's D *339*

3. 3. Synthèse des hyénidés ***340***

Chapitre 5 : Paléoécologie 343

1. Evaluer l'effort d'échantillonnage : peut-on comparer les sites ? 343

2. La biodiversité : quelle incidence pour les homininés ? 346

3. Compositions fauniques : des variations selon la présence des homininés ? 349

3. 1. Analyse de Correspondance : les sites à australopithèques ***350***

3. 2. Analyse de Correspondance : les sites à Paranthropus-early Homo & les sites à paranthropes ***352***

4. Les carnivores : des interactions qui conditionnent la présence des homininés ? 354

4. 1. Ethologie des carnivores plio-pléistocènes ***354***

4. 1. 1. Les carnivores sociaux 354

4. 1. 1. 1. Homotherium et Panthera leo *354*

4. 1. 1. 2. Pachycrocuta brevirostris et Crocuta spp. *357*

4. 1. 1. 3. Chasmaporthetes spp. et Praelycaon spp. *358*

4. 1. 1. 4. Canis atrox et Canis hewitti *359*

4. 1. 1. 5. L. mesomelas *360*

4. 1. 2. Les carnivores solitaires 360

4. 1. 2. 1. Dinofelis spp. & M. whitei *360*

4. 1. 2. 2. Panthera pardus et Acinonyx spp. *361*

4. 1. 2. 3. Caracal *362*

4. 1. 3. Les mésocarnivores non-chasseurs 362

4. 1. 3. 1. Parahyaena spp. *362*

4. 1. 3. 2. Lupulella adusta & Nyctereutes spp. *363*

4. 2. Ratios proie-prédateur et biomasses : des pressions de compétition différentes selon les homininés présents ? ***363***

4. 3. Les histogrammes éthologiques : des comportements différents selon les homininés ? ***369***

4. 4. Analyse SIMPER : des compositions différentes selon les homininés ? ***374***

5. Structures des guildes de carnivores **380**

5. 1. Organisation trophique du groupe de sites avec Australopithecus robustus **382**

5. 2. Organisation trophique du groupe de sites avec Paranthropus robustus **384**

5. 3. Organisation trophique du groupe de sites avec l'association Paranthropus robustus – early Homo **385**

Chapitre 6 : Synthèse et discussion **387**

1. Apports et limites méthodologiques du corpus d'étude **387**

1. 1. Les regroupements ***387***

1. 2. Les identifications paléoanthropologiques depuis la perspective de la composition faunique ***387***

1. 3. Palimpsestes et séquences de consommation en milieu karstique ***389***

2. Apports des guildes de carnivores à la caractérisation des comportements d'acquisition et d'exploitation de la ressource carnée **392**

2. 1. Opportunités d'accès aux ressources carnées pour early Homo **393**

2. 1. 1. Swartkrans 394

2. 1. 2. Kromdraai Mb.2 399

2. 2. Opportunités d'accès aux ressources carnées pour P. robustus **399**

2. 2. 1. Cooper's 400

2. 2. 2. Localités de Kromdraai A & Kromdraai B 402

2. 3. Opportunités d'accès aux ressources carnées pour Australopithecus spp. ***403***

2. 3. 1. Makapansgat Mb.3 et Sterkfontein Mb.4 405

2. 4. Conclusion sur les opportunités d'acquisition et d'exploitation des ressources carnées dans le Cradle of Humankind **405**

3. Réévaluation des relations Homininés – Carnivores **408**

3. 1. Les machairodontes comme pourvoyeurs de carcasses ***408***

3. 2. Relations homininés – léopards ***408***

Conclusion générale et perspectives **413**

Bilan de l'étude paléontologique **413**

Bilan de l'étude paléoécologique : la caractérisation des relations homininés-carnivores **414**

Limites interprétatives : la complexité à reconstruire les comportements d'acquisition et de traitement des ressources carnées **415**

Perspectives : du karst au plein-air **416**

Bibliographie **419**

Table des figures **449**

Table des tableaux **455**

Table des matières **459**

RÉPUBLIQUE FRANÇAISE
Liberté Égalité Fraternité

Université de Toulouse

Titre : Carnivores plio-pléistocènes d'Afrique du Sud et dynamiques des communautés des homininés : approche paléontologique et paléoécologique

Mots clés : Plio-Pléistocène, Afrique du Sud, Carnivores, Paléoécologie, Homininés

Résumé : Cette étude vise à caractériser les interactions Homininés-Carnivores en Afrique du Sud en évaluant les spécificités structurelles des guildes de carnivores et les pressions de compétition pour différents sites comportant les genres Australopithecus, Paranthropus et Homo. Le corpus est composé des sites pliocènes de Makapansgat Mb.3 et Sterkfontein Mb.4 ; ainsi que des assemblages pléistocènes inférieur de Kromdraai A et B, Kromdraai Mb.2, Coopers et Swartkrans Mb1, Mb.2 et Mb.3. Ce travail s'articule autour de deux étapes complémentaires : 1) identifier les espèces de carnivores ainsi que leur abondance grâce à une réévaluation paléontologique du corpus et 2) déterminer si les guildes de carnivores sont composées différemment selon l'identité des homininés (Australopithecus, Paranthropus et Homo). L'objectif est d'évaluer si la présence des prédateurs impacte celle des homininés. Pour se faire, une étude paléoécologique visant à caractériser les interactions entre les carnivores (et leurs proies) est menée afin de déterminer, à partir de principes écologiques, quels sont les niveaux trophiques en capacité d'accueillir des espèces supplémentaires, à savoir les homininés. La remise en contexte de ces données et des résultats acquis met en évidence des différences structurelles dans les guildes de prédateurs selon la présence des homininés, ce qui permet d'estimer les opportunités d'accès à la ressource carnée.

Title: Plio-Pleistocene carnivores of South Africa and hominin community dynamics: a paleontological and paleoecological approach

Key words: Plio-Pleistocene, South Africa, Carnivores, Palaeoecology, Hominins

Abstract: This study aims to characterize Hominin–Carnivore interactions in South Africa by assessing the structural specificities of carnivore guilds and the competitive pressures at various sites containing the genera Australopithecus, Paranthropus, and Homo. The dataset comprises the Pliocene sites of Makapansgat Mb.3 and Sterkfontein Mb.4, as well as Early Pleistocene assemblages of Kromdraai A and B, Kromdraai Mb.2, Coopers, and Swartkrans Mb.1, Mb.2, and Mb.3. This work is organized around two complementary steps: 1) identifying carnivore species and their abundance through a paleontological re-evaluation of the corpus, and 2) determining whether carnivore guilds are structured differently according to the identity of the hominins (Australopithecus, Paranthropus, and Homo). The objective is to assess whether the presence of predators impacts that of hominins. To this end, a paleoecological study was conducted to characterize the interactions between carnivores (and their prey) in order to determine, based on ecological rules, which trophic levels could accommodate additional species, namely hominins. Contextualizing these data and the results obtained highlights structural differences in predator guilds depending on the presence of hominins, which allows for estimating the opportunities for accessing meat resources.