



Muséum national d'Histoire Naturelle



**International Master in
Quaternary and Prehistory**

**Régimes alimentaires
des Paranthropes et premiers représentants du genre *Homo*
sud- et est- africains : Apports de l'étude des usures dentaires.**

HENRION Juliette

Tuteurs : Sandrine PRAT (MNHN/CNRS, UMR 7194) et Nicolas MELARD
(C2RMF/CNRS, Louvre)

Année académique 2018/2019



SOMMAIRE

REMERCIEMENTS	3
1. INTRODUCTION	5
2. ÉTAT DE L'ART	7
2.1. Régimes alimentaires et adaptations morphologiques	7
2.1.1. <i>Lier morphologie et fonctions</i>	7
2.1.2. <i>La morphologie des Paranthropes et premiers représentants du genre Homo</i>	9
2.2. Les usures dentaires : vectrices de nombreuses variables d'analyses	10
2.2.1. <i>Morphologie et structures dentaires</i>	10
2.2.2. <i>Les usures dentaires</i>	12
2.2.3. <i>Les micro-usures de l'émail</i>	13
2.2.4. <i>La biochimie isotopique</i>	15
2.3. Les régimes alimentaires des hominines du Plio-Pleistocene est- et sud- africains	16
2.4. État des connaissances actuelles : perspectives et inconnues	17
3. PROBLÉMATIQUES	19
3.1. Résumé de la question scientifique.....	19
3.2. Hypothèses nulles	19
4. MATÉRIEL	20
4.1. Matériel d'étude	20
4.2. Contexte de l'échantillon.....	22
5. MÉTHODES	24
5.1. Procédé de sélection de l'échantillon	24
5.2. Microtopographie Altimet-Altisurf®	26
5.3. Tests Statistiques	27
5.3.1. <i>Analyses de performance de la microrugosimétrie Altisurf</i>	27
5.3.2. <i>Les statistiques descriptives</i>	27
5.3.3. <i>Choix des tests statistiques</i>	27
5.3.4. <i>Les tests statistiques non-paramétriques</i>	29
6. RÉSULTATS	30
6.1. Les données obtenues par microrugosimétrie	30
6.1.1. <i>L'échantillon mesuré</i>	30
6.1.2. <i>Résultats des variables de rugosité</i>	30

6.2. Tests de performance de l'analyse Altisurf	35
6.2.1. Estimer l'impact du bruit de mesure	35
6.2.1. Tester la correction des surfaces	37
6.3. Descriptions des micro-usures dentaires	39
6.3.1. Les résultats qualitatifs	39
6.3.2. Statistiques descriptives	42
6.4. Comparaison des hominines Plio-Pléistocènes africains	49
6.4.1. Les différences entre les Paranthropus et les premiers représentants du genre Homo	49
6.4.2. Les différences entre les situations géographiques des individus	50
6.5. Microrugosité Altisurf versus Microscopie confocale de la littérature	51
7. DISCUSSIONS	53
7.1. Discussion des méthodes	53
7.1.1. Traitement des acquisitions	53
7.1.2. Compréhension des variables de rugosité	53
7.1.3. Différences des méthodes : microrugosimètre et microscopes confocaux	54
7.2. Discussion sur les régimes alimentaires	55
7.2.1. Interprétations des régimes alimentaires des Paranthropes et spécimens du genre Homo de l'échantillon	55
7.2.2. Les premiers représentants du genre Homo d'Afrique du sud et d'Afrique de l'est	57
7.2.3. Les Paranthropes	57
7.2.4. Comparaison des modèles de régimes alimentaires avec la littérature	58
7.2.4.1. Le régime alimentaire des représentants du genre Homo	58
7.2.4.2. Le régime des Paranthropes	59
8. CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES	63
8.1. Conclusion des méthodes	63
8.2. Conclusion anthropologique	64
8.3. Perspectives	66
RÉFÉRENCES	68
TABLE DES ILLUSTRATIONS	83
GLOSSAIRE	85
ANNEXES	88
ABSTRACT	120

REMERCIEMENTS

Je remercie tout d'abord mes tuteurs ; Sandrine PRAT et Nicolas MELARD.

Je tiens à exprimer ma gratitude envers Sandrine PRAT pour sa confiance et son implication durant le développement de ce projet et tout au long de la démarche scientifique. Merci de m'avoir formée au travail de recherche, de m'avoir permis d'explorer la faisabilité du projet et de m'avoir incluse dans son élaboration. Merci de m'avoir confiée toute votre collection de moulages, afin que je puisse l'étudier davantage dans le cadre privé. Vos conseils lors de la rédaction ont été essentiels : j'ai pu améliorer la qualité de mon écrit et gagner en confiance dans mon travail de recherche après nos entretiens.

Merci à Nicolas MELARD qui m'a permis de réaliser mon étude de microrugosimétrie mais aussi pour son soutien. Nos nombreuses discussions m'ont non seulement permis de partager mes perspectives sur ma méthode d'études mais également d'exprimer mon enthousiasme. Enfin, merci d'avoir su apporter bonne humeur et humour lors des périodes de difficultés techniques avec cet appareil de mesure capricieux.

Des remerciements reviennent à l'équipe de l'UMR7194 et au Musée de l'Homme pour leur accueil. Merci à Florent DÉTROIT, Antony BOREL et Martin FRIESS, pour m'avoir permis d'accéder au laboratoire de microscopie numérique. Je tiens à remercier Antony BOREL qui m'a intégrée à ses séances de travail Hirox. Merci de m'avoir permis d'assister à une formation Hirox et surtout pour l'opportunité d'échanger nos considérations pour la microscopie.

Merci également à l'équipe de recherche du C2RMF, pour m'avoir accueillie et intégrée à la vie du laboratoire.

De plus, je voudrais remercier Denis GEORGES, du support technique d'Altimet, pour avoir réagi avec rapidité lors des inconvénients techniques rencontrés durant l'utilisation du microrugosimètre. Merci à Ulysse MATHELIN, technicien d'Altimet, d'avoir répondu à mes consternations quant aux bruits de mesures et d'avoir été disponible pour échanger sur les algorithmes de correction de surfaces.

Merci à John Charles WILLMAN pour nos échanges sur les micro-usures, les altérations taphonomiques et le bruit de mesure. Merci à Florent RIVALS pour sa considération envers mon travail et également à l'Iphes de Tarragone grâce auquel j'ai pu

assister à la démonstration d'un microscope confocal, majoritairement utilisé dans la littérature sur l'étude des micro-usures dentaires.

Je tiens à remercier ma famille, pour leur soutien moral, pour la relecture de mon mémoire et pour m'assurer de son intelligibilité. Enfin, merci à mes collègues et amis pour leurs encouragements.

1. INTRODUCTION

Durant la transition du Pliocène (5,3-2,6 Ma) au Pléistocène (2,6-0,011 Ma), les hominines africains se diversifient. Les genres *Paranthropus* et le genre *Homo* apparaissent. L'émergence de ces nouveaux taxons semble être contemporaine des changements climatiques globaux (Cerling *et al.* 1992 ; Potts 1998 ; Vrba *et al.* 1995 ; Potts 2013). Ces derniers semblent se traduire par une aridification du territoire africain et par des fluctuations saisonnières importantes (deMenocal 1995 ; Ivory *et al.* 2017). Les différences entre les australopithèques, les paranthropes et les premiers représentants du genre *Homo* sont discutées selon leur anatomie, leur morphologie fonctionnelle et leur culture matérielle. Les études de ces facteurs nous ouvrent la voie à plusieurs variables d'analyses contribuant à préciser les modèles adaptatifs de ces espèces (e.g. Robinson 1954, 1963 ; Leakey 1960, 1964 ; Tobias 1967 ; Brain 1981 ; Susman 1988a, 1988b). La mise en commun des analyses anthropologiques avec les contextes environnementaux permet de préciser notre compréhension de la morphologie et de la paléoécologie des espèces d'hominines fossiles.

Les trois genres *Australopithecus*, *Paranthropus* et *Homo* sont principalement différenciés par leur capacité locomotrice, leurs capacités cognitives et leurs régimes alimentaires. Alors que les paranthropes étaient associés aux australopithèques, en tant qu'australopithèques « robustes » (Leakey 1960 ; Tobias 1967), les premiers représentants du genre *Homo* sont différenciés par des transformations morphologiques et cognitives propres à l'émergence de la lignée humaine : ils ont une morphologie plus moderne et la production d'outils leur est attribuée (Leakey *et al.*, 1964 ; Susman 1988b).

Les représentants du genre *Homo* sont associés à un environnement ouvert (Brain 1981), où une bipédie permanente et une maîtrise technologique, liées à un régime en partie carné, seraient avantageux à leur progression dans un milieu changeant. La morphologie crânio-dentaire, la capacité crânienne (de 750 cm³ minimum, pour Keith 1948) et la production d'outils lithiques (Leakey *et al.* 1964) des premiers représentants du genre *Homo* sont liées à la consommation de viande (e.g. Dart 1953 ; Robinson 1954, 1963 ; Ardrey 1976 ; Brain 1981 ; Pickering 2006). L'introduction de ressources animales au régime alimentaire des hominines

a été liée aux développements 'sociaux' et 'cognitifs' propres au genre *Homo* (e.g. Washburn 1963 ; Lee et Devore 1968 ; Isaac 1971; Dart et Wolberg 1971 ; Daegling et Hylander 2000 ; Stanford et Bunn 2001). Des modèles théoriques sont donc établis mettant l'accent sur les avantages nutritifs des protéines animales au développement du cerveau et les avantages énergétiques qu'elles apportent. L'«expensive tissue hypothesis» d'Aiello et Wheeler (1995) est un des modèles majeurs développés autour des besoins énergétiques nécessaires au développement et au fonctionnement d'un plus gros cerveau. Chez les autres espèces, c'est le métabolisme intestinal qui requiert le plus d'énergie pour fonctionner. Les aptitudes à acquérir puis transformer des ressources animales et végétales permettent de caractériser les espèces fossiles telles que les australopithèques, les paranthropes et les premiers représentants du genre *Homo* (Dart 1953 ; Isaac 1971 ; Wolpoff 1973 ; Harris 1983 ; Kimbel *et al.* 1997 ; Kibunjian 1994 ; Milton 1999).

D'après Robinson (1972), les paranthropes, qui sont contemporains aux premiers représentants du genre *Homo*, n'ont pas la capacité de produire des outils. Cette hypothèse est notamment émise par rapport à leur petite capacité crânienne (500-550 cm³). Les paranthropes sont associés à la consommation de nourritures dures (racines, rhizomes, tubercules et noix), au sein d'un régime strictement végétarien. Ces interprétations ont été faites d'après l'analyse de leur morphologie masticatrice et dentaire (Robinson 1954, 1963). Nous verrons que les paranthropes ont des structures osseuses plus larges et plus épaisses que les autres hominines, et des dents jugales de grandes dimensions.

Grâce aux nouvelles découvertes ainsi qu'aux progrès des analyses morphologiques, les théories adaptatives précédentes ont été réfutées. Les premiers représentants du genre *Homo* sont rapprochés des australopithèques par leur taille corporelle (Wood et Collard 1999 ; Haile-Selassie *et al.* 2010). Ils sont différenciés des *Homo erectus* sur la base d'une locomotion moins efficace et de régimes alimentaires différents (revue dans Antón *et al.* 2014). Les paranthropes ont de faibles adaptations au grimper, par rapport aux capacités d'*Australopithecus afarensis* et d'*Australopithecus africanus* (Day et Thornton 1986 ; Susman

1991, 1998, 2004). De plus, ils sont capables d'utiliser des outils (Susman 1988a, 1988b, 2004).

Les découvertes d'outils lithiques à Lomekwi datés de 3,3 Ma (Harmand *et al.* 2015) ne peuvent pas être attribués à *Homo* par leur ancienneté. De plus, *Paranthropus* est retrouvé associé avec des outils lithiques et osseux (Backwell et d'Errico 2004 ; Constantino et Wood 2004). Comme pour *Paranthropus boisei* à Olduvai, certains restes de *Paranthropus robustus* sont associés aux premiers représentants du genre *Homo* (Leakey *et al.* 1964 ; Brain 1981, 2004 ; Pickering 1999 ; Kuman 2007 ; Backwell et d'Errico 2003, 2008). Ils sont également associés à des vestiges lithiques à Swartkrans (Membres 1 à 3), à Kromdraai B, à Drimolen, Sterkfontein (Membre 5) et à Cooper's Cave (Backwell et d'Errico 2004, 2014 ; Kuman 2007 ; Caruana *et al.*, 2013) et à des traces de découpe (Sterkfontein : Pickering, 1999 ; Pickering et Dominguez-Rodrigo 2006 ; Swartkrans : Brain 2004 ; Pickering *et al.*, 2008 ; Cooper's D : Hanon 2016).

Ainsi, les régimes alimentaires tiennent une place importante dans la compréhension du développement évolutif des espèces fossiles. Les paranthropes semblent avoir un régime plus varié voire omnivore. La lignée *Homo* serait composée d'espèces plus ubiquistes, dont la flexibilité adaptative permettrait de prospérer dans différentes niches écologiques et de s'adapter aux changements climatiques.

Après avoir fait l'état des variables d'analyses paléanthropologiques des régimes alimentaires, nous nous intéresserons dans ce mémoire aux informations portées par les micro-usures dentaires des paranthropes et des premiers représentants du genre *Homo*.

2. ÉTAT DE L'ART

2.1. Régimes alimentaires et adaptations morphologiques

2.1.1. Lier morphologie et fonctions

La structure des dents reflète idéalement l'adaptation d'une espèce à consommer certaines nourritures et, par extension, elle reflète leur écologie. La forme de la couronne

dentaire est déterminante dans sa fonction : les nécessités mécaniques requises pour transformer des aliments durs, résistants ou mous sont différentes, mais elles sont conditionnées par la force d'occlusion, les mouvements temporo-mandibulaires et par les caractères dentaires. La compréhension des morphologies dentaires et de leurs fonctions face à différentes nourritures mastiquées est développée dès le 19^{ème} siècle (e.g. Owen 1840 ; Osborn 1907 ; Gregory 1921). Simpson (1933) présente les dents comme un organisme à part entière et leur morphologie ayant une part active durant les phases de la mastication. Les facettes d'usures et l'orientation des usures sont des notions majeures soulevées dans son papier.

Les analyses de la mécanique des morphologies dentaires se sont ensuite développées avec les études des primates non-humains actuels (e.g. Crompton et Hiiemae 1970 ; Hiiemae et Kay 1972). Ces approches comparatives ne permettent pas de faire des interprétations adaptatives directes, mais la diversité des espèces actuelles fournit un référentiel important pour les espèces fossiles.

Les membres d'une même espèce vont ainsi sélectionner un ou plusieurs types de nourriture avec les propriétés de fracturations auxquelles leurs dents sont adaptées (Sussman 1987). Elles ont pour rôle d'écraser, de cisailer ou de broyer la matière afin qu'elle soit ingérée mais aussi digérée par l'organisme. Les variables analysées afin d'identifier si un primate est frugivore, folivore, insectivore ou omnivore sont nombreuses : la taille et les formes relatives des dents, les crêtes et morphologies occlusales (les cuspides, les plis, les foveae, les tubercules et les cuspides surnuméraires — Liu *et al.* 2012), mais aussi l'épaisseur de l'émail et sa conformation (les microstructures et prismes d'émail).

Les spécialisations des tailles et reliefs coronaires des dents sont associées à des modes de mastication (Rosenberg et Kinzey 1976 ; Kinzey 1978 ; Seligsohn et Szalay 1978). Les reliefs des dents antérieures (incisives et canines) affectent les capacités incisives. Elles ont un rôle dans l'ingestion des aliments. La conformation des dents postérieures (prémolaires et molaires) est significative du mode de mastication qui leur permet de traiter les aliments. Selon les caractéristiques des contacts occlusaux (cuspides-bassins), les nourritures sont

décomposées efficacement (Simpson 1933 ; Crompton et Hiiemae 1970 ; Kay 1975 ; Lucas, 2004). Les cuspides seront efficaces avec plus au moins de relief, avec des crêtes plus ou moins tranchantes : les folivores ont des crêtes tranchantes, les insectivores ont des cuspides hautes et pointues, les frugivores ont des cuspides arrondies (Fleagle 2013). La taille des dents est également importante dans l'efficacité du broyage des aliments ; la phase de la mastication permettant de réduire la taille et la densité des aliments consommés.

Ces analogies de formes et les fonctions des morphologies occlusales observées chez les primates non-humains actuels, ont mené à une application des mêmes principes aux hominines fossiles. Outre la connaissance de l'écologie des primates actuels, le développement des études sur l'efficacité et le rôle des morphologies occlusales permet de préciser les tendances adaptatives de ces dernières. La quantification des capacités à transformer les aliments par rapport à la morphologie occlusale des molaires permet de comparer les variations inter-spécifiques des primates actuels et fossiles. Kay et Covert (1984) introduisent la quantification des surfaces occlusales pour comparer leur efficacité fonctionnelle suivant les régimes alimentaires des primates. C'est le 'shearing quotient' : la somme des longueurs mésio-distales des crêtes des secondes molaires inférieures. Ensuite, des comparaisons des surfaces occlusales complètes ont été développées : par 'dental topography analysis' (Zuccotti *et al.* 1998 ; Ungar et Williamson 2000 ; Evans *et al.* 2001 ; Ungar et M'Kierra 2003; Ungar 2015, Ungar *et al.* 2018). Suivant le principe des systèmes d'informations géographiques (GIS), les coordonnées dans l'espace des reliefs dentaires permettent la construction d'un maillage des surfaces et donc une quantification des reliefs, des cuspides, des angles et des fissures. Cette approche comparative se limite néanmoins aux dents non usées, ce qui réduit considérablement l'échantillon fossile étudiable.

2.1.2. La morphologie des Paranthropes et premiers représentants du genre Homo

Le genre *Paranthropus* est un exemple d'adaptation extrême à sa consommation alimentaire. Sa morphologie osseuse est liée à des muscles masticateurs très développés : des os épais, une crête sagittale, une phénozygie prononcée (l'écartement marqué des arcades zygomatiques par rapport à la paroi crânienne —l'os temporal et l'os sphénoïde—, observable

en vue supérieure) et un prognathisme facial (Leakey 1960 ; Tobias 1967 ; Hylander 1988 ; Deagling et Grine 1991; Wood et Constantino 2007). Sa mégadontie post-canine (prémolaires et molaires larges, plates (Ungar *et al.* 2007) avec bombement latéral et émail épais (c.f. Robinson 1954, 1963 ; Leakey 1960 ; Wood 1983 ; Deagling et Grine 1991)) serait appropriée pour une consommation de nourritures abrasives, d'après Robinson (1954), ou dures (graines et noix) d'après Tobias (1963). *Paranthropus boisei* est ainsi surnommé 'nutcracker' (Leakey 1959 ; Tobias 1967 ; Wood et Constantino 2007).

Les premiers représentants du genre *Homo* ont une capacité crânienne plus importante, des os moins épais, une face droite et des dents jugales plus petites et allongées. La taille des dents jugales d'*Homo habilis* et d'*Homo rudolfensis* n'est pas fortement réduite par rapport à celle des *Australopithecus*, contrairement aux *Homo erectus (sensus lato)*. Néanmoins ils ont des incisives plus larges, ce qui est associé à des nécessités de cisaillement plus importantes (Ungar *et al.* 2006b). Les reliefs occlusaux marqués des dents postérieures témoigneraient de meilleures capacités à traiter des nourritures résistantes, telles que des tubercules et de la viande (Kay et Covert 1984 ; McHenry et Coffin 2000 ; Teaford et Ungar 2000 ; Ungar 2004 ; Ungar 2011). D'après Ungar (2004), l'inclinaison modérée des surfaces des cuspides est supérieure à celle d'*Australopithecus afarensis* de 4,1°. Mais, les premiers représentants du genre *Homo* semblent conserver la capacité de consommer des aliments durs, grâce à un émail épais (Kay et Covert 1984 ; Ungar 2004, Ungar *et al.* 2006b). Tandis que chez *Homo erectus*, un affinement de son émail par rapport à ses prédécesseurs coïnciderait avec une consommation de nourritures résistantes (Kay 1981 ; Ungar et M'Kirera 2003).

2.2. Les usures dentaires : vectrices de nombreuses variables d'analyses

2.2.1. Morphologie et structures dentaires

L'émail est à 96 % composé de matière minérale ; il s'agit d'un agencement variable de cristaux (\varnothing 20 nm) formés d'hydroxyapatite de calcium ($\text{Ca}_{10}(\text{PO}_4)_6(\text{OH})_2$), liés par des glycoprotéines et polysaccharides (agglomérés de 60 nm), formant des prismes (Cui et Gu 2007) (Fig. 1). La nature minérale de l'émail la rend presque imperméable aux contaminations chimiques, et elle est une source fiable pour les analyses des isotopes stables.

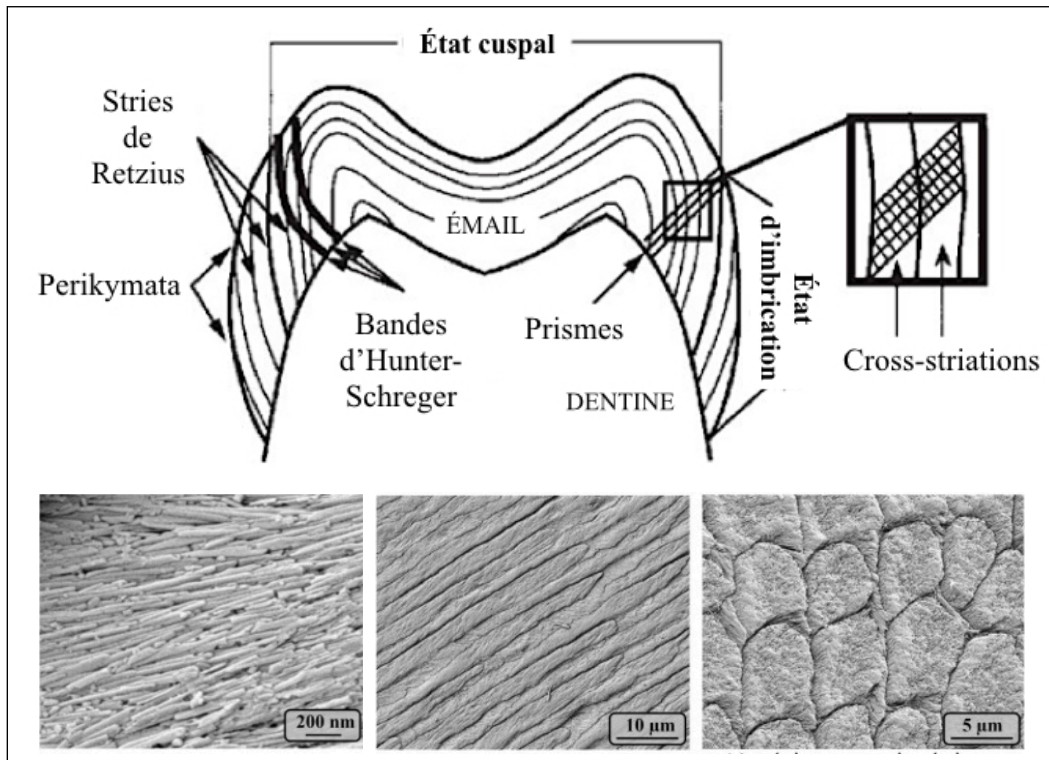


Figure 1 : Microstructures de l'émail (d'après Ramirez Rozzi ,1998) ; fibres d'hydroxyapatite (gauche) et prismes en vue longitudinale (milieu) et en section (droite), modifiée d'après Xiao, 2015.

Au regard des fonctions dentaires, cette matière peut à la fois résister aux pressions de mastication et aux actions de traitement et de fracture d'éléments durs. Cependant, elle est friable alors qu'elle est en constante situation d'attrition et d'abrasion. Une fois enfouie, la surface conserve donc les stigmates subis durant la vie de l'individu. Suivant les sols d'enfouissement, les usures peuvent être altérées : les sédiments et les particules de quartz peuvent ajouter des usures post mortem. Elles peuvent notamment effacer complètement les micro-usures alimentaires. L'érosion, le lessivage et le pH du sol peuvent également dégrader la surface, réduisant et déformant les usures existantes (King *et al.* 1999).

Les régimes alimentaires sont donc reconstitués par les usures faites lors de la mastication et de la transformation de diverses ressources nutritives. Les particules des aliments, de densités et de qualités abrasives différentes, laissent des marques sur ces surfaces durant toute la vie d'un individu (Teaford 1988 ; Puech *et al.* 1985 ; King *et al.* 1999). De son sevrage à la mort, elles sont produites selon des modes de mastication et elles se recouvrent à des fréquences aléatoires (Teaford *et al.* 2017). Les micro-usures que l'on peut observer témoignent notamment des aliments consommés durant les derniers mois de la vie d'un

individu (Lucas *et al.* 2013 ; Ungar *et al.* 2007). Ce phénomène est appelé ‘last supper hypothesis’ dans Grine (1986). Toutefois, tous les éléments consommés par un individu ne créent pas d’usures. Les particules capables d’impacter l’émail devraient être plus denses que cette matière ou d’une densité similaire. Des frictions prolongées, lors de la mastication, de particules moins denses que l’émail dentaire peuvent entraîner des usures (Lucas 1991 ; Lucas et Teaford 1995 ; Lucas *et al.* 2013). Les impacts peuvent déformer la structure (Fig. 1) et/ou entraîner des enlèvements de matière ; à l’échelle des cristaux ($l=60$ à 70 nm, $L=25$ à 30 nm) à celle des prismes (4 à 8 μm), mais aussi d’écailles micro ou macroscopiques face à des impacts de particules dures ou minérales (Puech et Prone 1979 ; Puech *et al.* 1985 ; He et Swain 2008 ; Zheng *et al.* 2011). La surface d’émail forme soit des épaissements et des dépressions, soit des enlèvements, chacun en forme de trous ou de sillons.

2.2.2. Les usures dentaires

Les morphologies masticatrices et dentaires reflètent ce que les spécimens d’un même taxon sont capables de consommer. Or, elles ne permettent pas de reconstruire le régime alimentaire d’un individu ou de spécimens d’une même population (Evans et Sanson 2003 ; Lucas 2004 ; Ungar et Hulsko 2016). Des indices plus « directs » témoignent en revanche des régimes alimentaires des individus fossiles.

Comme introduit par Simpson (1933), la morphologie évoque les capacités masticatrices d’une espèce, mais les usures témoignent de leur ‘vie’ et de leur ‘utilisation’. L’analyse des usures permet d’avoir des informations sur les nécessités mécaniques des aliments consommés et les effets qu’ils ont sur l’émail (Kay 1981 ; Teaford 1985 ; Ungar et Williamson 2000). Les usures sont analysées à des échelles différentes : la perte globale d’émail (Sarig *et al.* 2016), les facettes d’attrition et l’abrasion sur la surface occlusale (Kullmer *et al.* 2009 ; Fiorenza 2015), les usures macroscopiques et microscopiques sur les molaires ou autres dents (e.g. Krueger *et al.* 2017).

Les macro-usures permettent d’attester l’incorporation de nourritures très dures (écaillement et fractures de l’émail) et /ou abrasives (réduction occlusale), chez *Paranthropus robustus* et *Paranthropus boisei* (Ungar et Williamson 2000 ; M’Kirera et Ungar 2003 ; Ungar et

M'Kirera 2003 ; Ungar *et al.* 2006a ; Constantino *et al.* 2018). L'analyse des facettes d'usures dentaires (Ungar et Williamson, 2000), permet quant à elle de comparer la qualité des aliments mastiqués suivant la facette occlusale abrasée (e.g. Kullmer *et al.* 2009 ; Fiorenza 2015). Des faces d'usure d'attrition et d'abrasion sont observables sur les facettes de la surface occlusale. Il s'agit d'abord de créer des modèles de la surface occlusale ('polygonal models') pour observer les aires d'usures et leurs orientations (OPCR, Orientation Patch Count Rotated — Evans 2014). Les facettes d'usures sont significatives du mode de mastication, en fonction des aliments consommés. Les 'Occlusal Fingerprint Analysis' (OFA) permettent une comparaison de ces faces suivant les aires d'usures et leurs vecteurs directionnels (Kullmer *et al.* 2009 ; Benazzi *et al.* 2011, 2013 ; Fiorenza 2015).

2.2.3. Les micro-usures de l'émail

Les macro-usures nous permettent d'observer les contacts dent à dent, mais les micro-usures témoignent des impacts des aliments sur les dents. Les micro-usures dentaires témoignent des aliments consommés dans les mois précédant la mort d'un individu (Teaford et Oyen 1989) ; car suivant les modes de mastication, les particules des aliments consommés forment des stigmates microscopiques de formes, de tailles et de densités différentes (Ungar et Williamson 2000 ; Ungar *et al.* 2006a ; Lucas *et al.* 2013).

Les plus petites usures mesurées atteignent un micron (Nystrom 2004). Elles sont d'abord observées au Microscope électronique à balayage (MEB) et quantifiées manuellement par des mesures 2D (e.g. Grine 1977 ; Gordon 1982 ; Grine 1986 ; Teaford 1984 ; Teaford et Tylanda 1991 ; Ungar 1998, Ungar *et al.* 2006a). Les micro-usures sont maintenant analysées par microscopie confocale. La rugosité des surfaces dentaires peut être calculée automatiquement par l'acquisition 3D des micro-structures (Boyde et Fortelius 1991 ; Ungar, *et al.* 2003 ; Scott *et al.* 2005, Scott *et al.* 2006, Ungar *et al.* 2007), puis analysée par des paramètres ISO (de l'Organisation internationale de normalisation) et de « Scale-Sensitive Fractal Analyses » (Toothfrax, Sensofar®). Nous verrons l'application de ces critères de caractérisation de surface dans le protocole (cf : 5.2.).

Suivant les phases de mastication, les facettes de contact occlusales (Fig. 2) ne sont pas atteintes de la même façon et le mouvement d'attrition est différent. Ainsi, l'observation des micro-usures est pertinente en fonction du mode de mastication (Kruger et al. 2008) et du frottement des dents et des facettes d'occlusion (Fig.2). Les dents de broyage telles que les molaires sont susceptibles d'être plus usées que les autres (e.g. Kay 1975 ; Gordon 1982 ; Grine 1986 ; Krueger *et al.* 2008 ; Strait *et al.* 2009). Afin d'analyser les usures significatives des régimes alimentaires, les facettes les plus impliquées dans les phases de broyage, la Phase II de la mastication, sont observées (Gordon 1982 ; Grine 1986 ; Krueger *et al.* 2008). Ce sont les facettes 9, en position médiale sur l'hypoconide des molaires inférieures et sur le protocone des molaires supérieures, et également la facette 10n, qui se situe sur la fovea antérieure des molaires (Grine 1986 ; Scott *et al.* 2005). Néanmoins, des analyses de surfaces peuvent être menées sur les surfaces vestibulaires des dents postérieures (e.g. Ungar et Teaford 1996 ; Pérez-Pérez *et al.* 2003) ou des incisives (Ungar et Grine 1991 ; Krueger et Ungar 2010).

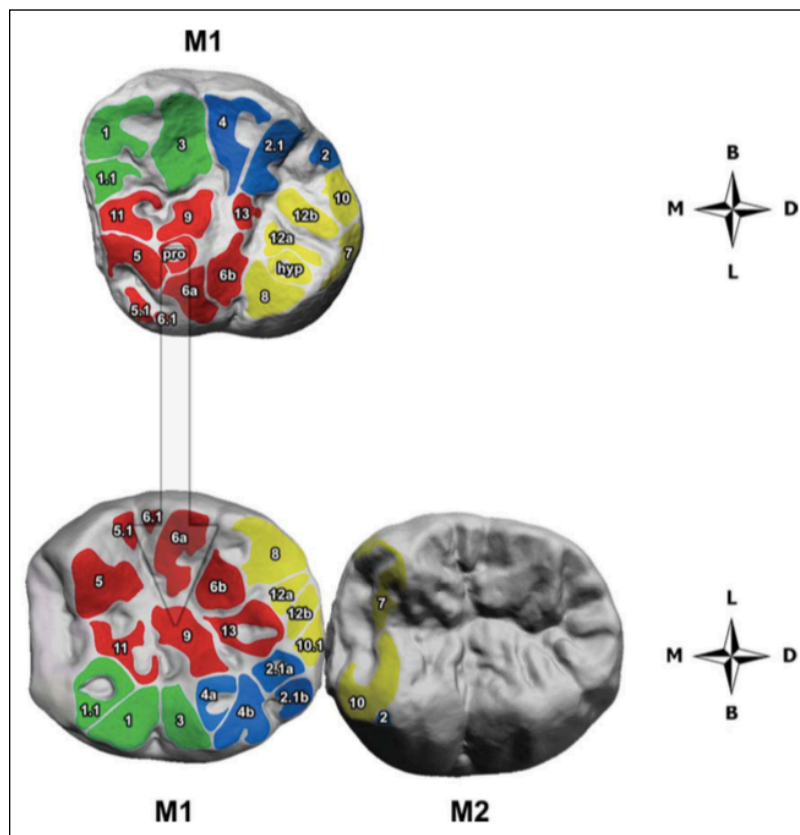


Figure 2. Les facettes d'usures et leur numérotation, sur molaires supérieures (haut) et inférieures (bas), d'après Fiorenza, et al. 2010. Orientations indiquées : **B** Buccal, **L** Lingual, **M** Mesial, **D** Distal.

Les dents les plus usées sont celles des spécimens consommant des nourritures abrasives, celles composées d'amidon. Elles entraînent plus d'usures que les nourritures molles et dures car elles contribuent à une réduction active de toute la surface de l'émail (Teaford et Oyen 1989), qui est accentuée par les nombreux contacts dents à dents. Les aliments résistants (des feuilles et également des tubercules et des rhizomes dits organes de réserves ou USO, 'Underground Storage Organes') laissent un relief strié par l'abrasion de la surface, mais aussi par les frottements dent à dent durant la mastication. Les aliments durs (noix, graines, os) créent des trous, en déformant ou en entraînant des enlèvements d'émail. La densité et la forme de ces usures donnent ainsi des indices sur le type d'aliment consommé. Néanmoins leurs tailles relèvent des modes de mastications et des forces appliquées suivant les taxons ou spécimens (Teaford 1985, 1988 ; Ungar *et al.* 2006a).

2.2.4. La biochimie isotopique

L'analyse des isotopes stables de carbones (Lee-Thorp et Sponheimer 2006 ; Richards et Trikaus 2009 ; Lee-Thorp *et al.* 2010) permet de connaître les types de végétaux consommés, s'ils ont un métabolisme en C3 ou en C4, ou des végétaux que l'animal consommé a mangé.

La temporalité de cette analyse dépend des tissus échantillonnés. Les régimes durant les premiers mois ou années de la vie d'un individu seront analysés avec l'émail dentaire, alors que ces périodes sont variables avec les analyses des os (du collagène et/ou de l'hydroxyapatite) car elles dépendent des fréquences de reformation des tissus (Lee-Thorp *et al.* 2010 ; Cerling *et al.* 2011 ; Sponheimer *et al.* 2012). Les ratios de carbone $\delta^{13}\text{C}$ ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ de l'échantillon sur le rapport de la norme de référence, exprimé en 'pour mille', ‰) élevés indiquent une consommation de plantes qui suivent un cycle photosynthétique en C4 (des herbacées de prairies arides ou tropicales ou bien de plantes grasses, dites CAM — Métabolisme Acide Crassulacéen). Les valeurs $\delta^{13}\text{C}$ basses correspondent à un régime composé de ressources forestières, qui suivent un cycle photosynthétique en C3 (des feuilles et fruits d'arbres, d'arbustes et herbacées, ainsi que des tubercules et rhizomes). Par exemple,

les brouteurs spécialisés en C4 ont un ratio $\delta^{13}\text{C}$ égal à 2 ‰, et les pisseurs spécialisés en C3, ont un ratio $\delta^{13}\text{C}$ de -12 ‰.

2.3. Les régimes alimentaires des hominines du Plio-Pleistocène est- et sud- africains

Les isotopes de carbone montrent une nette différence de régimes alimentaires entre les paranthropes d'Afrique du sud et de l'est (e.g. Ungar et Sponheimer 2011, Cerling *et al.* 2011 ; Pérez-Pérez *et al.* 2018). *Paranthropus boisei* a des valeurs isotopiques élevées, évoquant un régime alimentaire composé à 77% (+/- 7%) de plantes en C4 ou succulentes (Cerling *et al.* 2011, 2013). Ses hautes valeurs $\delta^{13}\text{C}$ (-1,3 ‰ +/- 0,9‰) indiqueraient une faible variation d'un régime constitué de nourritures tendres, tandis que *Paranthropus robustus* a des valeurs proches de celles d'*Homo habilis* (entre -7,0 et -5,0 ‰, donc un régime mixte en C3 et C4) (Cerling *et al.* 2011 ; Lee-Thorp 2011 ; Ungar et Sponheimer 2011 ; Sponheimer *et al.* 2013). Une variabilité des aliments en C3 et C4 est observée chez les premiers représentants du genre *Homo* et *Paranthropus robustus*, avec une domination variable de plantes au métabolisme en C3 ou C4 (Ungar et Sponheimer 2011 ; Cerling *et al.* 2011 ; Pérez-Pérez, *et al.* 2018).

Néanmoins, les valeurs $\delta^{13}\text{C}$ augmentent chez tous les hominines dès 1,7 Ma, évoquant une augmentation des ressources globales en plantes en C4 (Ungar et Sponheimer 2011 ; Cerling *et al.* 2011). Cerling, et collaborateurs (2011), donnent l'exemple des spécimens de Koobi Fora et exposent une augmentation importante des plantes en C4 dans leur régime : $\delta^{13}\text{C} = -0,4\text{‰}$.

Les analyses de micro-usures des paranthropes complètent les données isotopiques. *Paranthropus boisei* a très peu de micro-usures, avec principalement des rayures fines (Ungar *et al.* 2008, Grine *et al.* 2012 ; Pérez-Pérez *et al.* 2018) et la surface occlusale de *Paranthropus robustus* a le micro-relief le plus variable des hominines, pouvant aussi être le plus rugueux (avec beaucoup de trous de largeurs différentes). Grine (1986) caractérise la surface comme portant plus de trous, Scott *et al.* (2005) remarque la variation dans sa complexité des usures et Strait *et al.* (2008) attribue cette variation dans la présence et la forme de trous et stries à une espèce généraliste.

Les premiers représentants du genre *Homo* ont des surfaces de micro-usures qui varient d'un relief strié à une surface hétérogène, avec quelques petits trous (Ungar et Sponheimer 2011 ; Ungar *et al.* 2012 ; Ungar *et al.* 2006a ; Pérez- Pérez *et al.* 2018). La morphologie des micro-usures dentaires d'*Homo erectus* est similaire à celle des autres premiers représentants du genre *Homo* ; les largeurs des trous et stries sur la surface sont identiques, évoquant des procédés de mastication similaires (Ungar *et al.* 2006a, 2006b). La différence est marquée dans le nombre de trous sur la surface, il y en a avec un nombre plus important chez les spécimens attribués aux *Homo erectus (sensus lato)* (Waddle 1988 ; Walker et Shipman 1997 ; Ungar *et al.* 2006a, pour *H. erectus* de Swartkrans Membre 1). Il s'agirait d'une incorporation de nourritures plus abrasives (des tubercules moins tendres) ou bien des proportions différentes de ces aliments seraient consommées.

2.4. État des connaissances actuelles : perspectives et inconnues

Une des problématiques actuelles est de différencier les régimes alimentaires de *Paranthropus boisei* et *Paranthropus robustus*. Les premiers représentants du genre *Homo* sont perçus comme versatiles vis à vis de leur comportement de subsistance mais les paranthropes (retrouvés sur les mêmes sites : Olduvai, Swartkrans, Kromdraai) ont témoigné de régimes extrêmement différents suivant leur localisation géographique (e.g. Ungar et Sponheimer 2011). Ils consommeraient des nourritures tendres, dominées par des plantes en C4 en Afrique de l'Est. Mais en Afrique du Sud, ils ont un régime variable, comprenant des aliments durs (selon les données isotopiques et les données de complexité des micro-usures dentaires) (Lee-Thorp *et al.* 1994, 2000 ; van der Merwe *et al.* 2003, 2008 ; Scott *et al.* 2005 ; Sponheimer *et al.* 2005).

Les paranthropes sont caractérisés par une morphologie propice à la consommation d'aliments durs. Néanmoins, ils seraient un exemple du paradoxe de Liem (1980). Leurs capacités fonctionnelles, reflétées par leurs caractères morphologiques, ne sont pas représentatives de leur consommation alimentaire. Il est probable que leur système masticateur puissant et leurs grosses dents jugales soient le reflet d'une adaptation à des nourritures de repli (en aliments durs nécessitant des forces masticatrices et des résistances structurelles); consommées par les

individus sud-africains (« fallback foods», dans Deagling *et al.* 2011). Les Mangabey par exemple peuvent consommer des nourritures dures, quand les fruits qu'ils préfèrent ne sont pas disponibles, évitant les effets climatiques et la compétition avec les animaux spécialisés du même biome (Ungar 2004 ; Deagling *et al.* 2011). Les spécimens attribués à *Paranthropus boisei*, eux, peuvent consommer préférentiellement des aliments tendres et des plantes avec métabolisme en C4. Elles sont très répandues dans les environnements fluviaux, les forêts, et la savane et elles sont consommées par une grande partie de la biomasse dont les primates actuels (Cerling *et al.* 2011). Pourtant, plantes en C4 tels que les herbacées ont une faible qualité nutritive (beaucoup de cellulose et moins de protéines). Des adaptations spécifiques à cette espèce est-africaine pourraient justifier une telle différence de régime (e.g. Grine et Daegling 2017).

Ces problèmes d'identification de nourritures de repli face aux nourritures consommées préférentiellement peuvent être développés en améliorant notre compréhension des variations des régimes de ces spécimens et leurs différences suivant les diverses populations fossiles. La consommation de nourritures de repli a des bénéfices énergétiques pour les individus. Mais elle n'entraîne pas nécessairement de pressions adaptatives importantes (e.g. Ross et Wall 2000 ; Grine et Daeglin 2017) ; seules des transformations secondaires ou inobservables (comme des adaptations métaboliques) ont pu avoir lieu.

Les données d'usures dentaires et de biochimie isotopique des *Paranthropus* et premiers représentants du genre *Homo* issues de la littérature, s'attachent à identifier et préciser le spectre alimentaire de ces taxons. Néanmoins les variations intra-spécifiques des usures dentaires ne sont pas clairement comprises. Ce mémoire vise à contribuer au développement des questionnements sur la précision des régimes alimentaires des populations d'hominines fossiles du Plio-Pléistocène, avec en perspective une compréhension des différences adaptatives de ces taxons, face aux pressions environnementales.

3. PROBLÉMATIQUES

3.1. Résumé de la question scientifique

Ce projet a pour objectif de comparer qualitativement et quantitativement les usures dentaires de *Paranthropus* et des premiers représentants du genre *Homo* du Plio-Pléistocène est- et sud- Africain. Il s'agit d'identifier, par ces analyses, des différences de régimes alimentaires d'individus en fonction de leur situation géographique. L'identification de la variation des types d'aliments ingérés, donc mastiqués, permettrait de contribuer à la compréhension des différences adaptatives de ces taxons, en Afrique de l'est et en Afrique du sud.

La problématique de ce mémoire est alors d'identifier s'il existe des différences significatives entre la variation des modes de subsistance de ces deux groupes d'hominines fossiles.

3.2. Hypothèses nulles

Deux axes d'études sont développés dans ce mémoire. Une analyse de la méthodologie d'étude des micro-usures sera mise en oeuvre, en plus de l'analyse des régimes alimentaires. Les hypothèses nulles sont :

H₀ 1 : La microrugosimétrie Altimet-Altisurf n'est pas assez performante pour différencier les modèles de micro-usures des taxons.

H₀ 2 : Il n'y a pas de différences significatives entre le régime alimentaire des différents taxons.

H₀ 3 : Il n'y a pas de variations significatives des régimes alimentaires intra-spécifiques, entre l'Afrique du sud et l'Afrique de l'est.

On s'intéresse aux capacités de la microrugosimétrie Altimet-Altisurf à différencier les modèles de micro-usures des taxons. Il s'agit de tester la résolution et les bruits de mesures des acquisitions ; on vise ici à identifier les limites techniques de l'appareil et leur impact sur l'analyse des micro-reliefs de l'émail des dents.

Il s'agit également d'identifier des différences significatives entre le régime alimentaire des paranthropes et celui des premiers représentants du genre *Homo*, et entre les spécimens est- et sud-Africains de ces taxons, grâce aux mesures microrugosimétriques (Altimet, Altisurf). La différenciation des variations des usures du genre *Homo* et des paranthropes sera développée afin d'observer des réponses adaptatives propres aux taxons. Ce mémoire s'insérera ainsi dans le questionnement général sur la compréhension de leur écologie respective et de leur consommation d'alimentation de repli. La variation des régimes alimentaires intra-spécifiques et donc l'impact des environnements d'Afrique de l'est par rapport aux environnements d'Afrique du sud, pourrait être précisée.

4. MATÉRIEL

4.1. Matériel d'étude

Notre échantillon est sélectionné parmi les spécimens de la collection de moulages de couronnes dentaires de Sandrine Prat. Il s'agit de spécimens provenant des sites de Sterkfontein, Swartkrans et Kromdraai en Afrique du Sud, puis des sites de Lokalalei, de Kokiselei et de Kalokodo de la formation de Nachukui à l'ouest du lac Turkana, de Koobi Fora de l'est du lac Turkana, au Kenya et des sites d'Olduvai, en Tanzanie (Tab. 1). Les taxons représentés sont des *Paranthropus* et les premiers représentants du genre *Homo*. Des spécimens attribués à *Australopithecus africanus* sont analysés en tant que 'groupe externe' à l'étude.

Un total de 192 moulages de molaires inférieures et supérieures a été observé par microscopie numérique Dino Lite puis Hirox, afin d'identifier les facettes et surfaces usées. À l'issue de cette première étape nous avons sélectionné 66 dents, à analyser au microrugosimètre AltiSurf 50® du Centre de Recherche et de Restauration des Musées de France (C2RMF, Musée du Louvre, Paris). Ces dernières sont le matériel d'étude définitif de notre analyse.

Spécimens	Dent	Attributions	Site	Membre	Date (Ma)
ER 1813	M ³ g	<i>Homo habilis</i>	Koobi Fora	Upper Burgi	2.68–1.87 (Lepre et Kent 2010)
KB 5223	M ¹ d	<i>Homo sp.</i>	Kromdraai B	Membre 3	~1.9 Ma (Thackeray et al. 2005)
KNM-WT 42 718	M ¹ g	<i>Homo sp.</i>	Lokalalei (LA1)	Membre Kalochoro	2.35-1.9 Ma (Brugal et al. 2003)
OH7	M ¹ g	<i>Homo habilis</i>	Olduvai	FLKNN (Frida Leakey Korongo), Bed I	1,8-1,75 (Walter et al. 1991)
OH13	M ¹ d	<i>Homo habilis</i>	Olduvai	MNK (Mary Nicol Korongo) Chert Factory Site, Bed II	1,785-1,66 (Blumenschine et al. 2003; Yravedra et al. 2017)
SE 255	M ¹ d	<i>Homo sp.</i>	Sterkfontein	Membre 5C (extension ouest)	1,78-1,4 (Pickering et Kramers 2010)
SK 15	M ¹ d	<i>Homo erectus</i>	Swartkrans	Membre 2	1.36 ± 0.69 (Balter et al. 2008)
SK 15	M ² d	<i>Homo erectus</i>	Swartkrans	Membre 2	
SK 27	M ² d	<i>Homo sp.</i> Indéterminé	Swartkrans	Membre 1 HR	*
KNM-WT 37 100	M ² g	<i>Paranthropus boisei</i>	Kokiselei (KS1)	Membre Kaitio	1,75-1,65 (Prat et al. 2003)
KNM-WT 37 747	M ² g	<i>Paranthropus boisei</i>	Kokiselei (KS1)	Membre Kaitio	
KNM-WT 37 748	M ³ g	<i>Paranthropus boisei</i>	Kokiselei (KS1)	Membre Kaitio	
KNM-WT 47 844	M ² d	<i>Paranthropus boisei</i>	Kalokodo	Membre Kaitio	
SK 1	M ² g	<i>Paranthropus robustus</i>	Swartkrans	Membre 1	* 1.80±0.09 - 2.19±0.08 (Gibbon et al. 2014), 2.31-1.64 (Pickering et al. 2011)
SK 5	M ² g	<i>Paranthropus robustus</i>	Swartkrans	Membre 1 HR (Hanging Remnant)	
SK 6	M ² d	<i>Paranthropus robustus</i>	Swartkrans	Membre 1 HR	
SK 89	M ¹ g	<i>Paranthropus robustus</i>	Swartkrans	Membre 1 HR	
SK 102	M ¹ g	<i>Paranthropus robustus</i>	Swartkrans	Membre 1 HR	
SK 826 (b)	M ¹ g	<i>Paranthropus robustus</i>	Swartkrans	Membre 1 HR	
SK 832	M ¹ g	<i>Paranthropus robustus</i>	Swartkrans	Membre 1 HR	
SK 834	M ² d	<i>Paranthropus robustus</i>	Swartkrans	Membre 1 HR	
SK 835	M ³ g	<i>Paranthropus robustus</i>	Swartkrans	Membre 1	
SK 837	M ² d	<i>Paranthropus robustus</i>	Swartkrans	Membre 1 HR	
SK 838 (b)	M ¹ g	<i>Paranthropus robustus</i>	Swartkrans	Membre 1 HR	
SK 843	M ¹ g	<i>Paranthropus robustus</i>	Swartkrans	Membre 1 HR	
SK 846a	M ² d	<i>Paranthropus robustus</i>	Swartkrans	Membre 1 HR	
SK 3676	M ² g	<i>Paranthropus robustus</i>	Swartkrans	Membre 1 HR	
SK3974	M ¹ d	<i>Paranthropus robustus</i>	Swartkrans	Membre 1 HR	
SKw 5	M ¹ d	<i>Paranthropus robustus</i>	Swartkrans	Membre 1 LB (Lower Bank)	
SKw 5	M ² d	<i>Paranthropus robustus</i>	Swartkrans	Membre 1 LB (Lower Bank)	
SKw 3068	M ² g	<i>Paranthropus robustus</i>	Swartkrans	Membre 1	
SKw 3114	M ² g	<i>Paranthropus robustus</i>	Swartkrans	Membre 1 HR	
SKw 4767	M ¹ d	<i>Paranthropus robustus</i>	Swartkrans	Membre 1 LB	
SKw 14129	M ² d	<i>Paranthropus robustus</i>	Swartkrans	Membre 1 HR	
SKx 3355	M ² g	<i>Paranthropus robustus</i>	Swartkrans	Membre 1 LB	
SKx 5013	M ¹ g	<i>Paranthropus robustus</i>	Swartkrans	Membre 2	1.36 ± 0.69 (Balter et al. 2008)
SKx 5023	M ¹ d	<i>Paranthropus robustus</i>	Swartkrans	Membre 1 LB	*
TM 1517(b)	M ¹ d	<i>Paranthropus robustus</i>	Kromdraai B	Member 3	~1.9 Ma (Thackeray et al. 2002; Thackeray et al. 2005)
MLD2	M ¹ g	<i>Australopithecus africanus</i>	Makapansgat	Membre 3	3 Ma (Kuman et Clarke 2000)
MLD2	M ² g	<i>Australopithecus africanus</i>	Makapansgat	Membre 3	
Sts 18	M ¹ g	<i>Australopithecus africanus</i>	Sterkfontein	Membre 4	3.0-2.5 Ma (White et Harris 1977; Tobias 1978; Clarke 1994), 2.8-2.4 Ma (Vrba 1985; Berger et al. 2002), 2.1 ±0.5 Ma (Schwarcz et al. 1994)
Sts 18	M ² g	<i>Australopithecus africanus</i>	Sterkfontein	Membre 4	
Sts 24	M ¹ d	<i>Australopithecus africanus</i>	Sterkfontein	Membre 4	
Sts 56	M ¹ g	<i>Australopithecus africanus</i>	Sterkfontein	Membre 4	
Sts 56	M ² g	<i>Australopithecus africanus</i>	Sterkfontein	Membre 4	
Stw53	M ¹ d	<i>Australopithecus africanus</i>	Sterkfontein	Membre 5A	

Table 1. Liste des spécimens étudiés (n=46) : ils sont attribués aux premiers représentants du genre *Homo* (n=8); *Paranthropus robustus* (n=26) ; *Paranthropus boisei* (n=4) ; *Australopithecus africanus* (n=8).

Les sources des attributions pour *Homo* sp. sont : Leakey 1964 ; Grine 1982 ; Wood 1985 ; Grine 1989 ; Brain 1993 ; Irish *et al.* 2003 ; Braga *et al.* 2003, Prat *et al.* 2003 ; Pickering *et al.* 2016. Pour *Paranthropus boisei* : Prat, *et al.* 2003 et com. pers., puis pour *Paranthropus robustus* : Grine 1994 ; Ulhaas 2017 ; Peterson 2017, Peterson *et al.* 2018. Pour *Australopithecus africanus* : Wood 1988 ; Irish *et al.* 2003.

Les spécimens ont été moulés par Sandrine Prat, lors de la construction de la collection, avec un silicone à haute résolution : la pâte président ‘light body’, coltène®. C’est un silicone (polyvinylsiloxane) à basse viscosité, pouvant reproduire des détails au micron près. Les moulages sont ensuite faits à partir de ces négatifs en résine époxy.

Certains moulages d’Afrique de l’est (des formations de Usno et Shungura, de la vallée de l’Omo) ne sont pas inclus dans notre échantillon car il s’agit de sur-moulages. On voit alors des surfaces lissées, brillantes ou mates, sans micro-usures. Les biais de notre échantillon et la représentation inégale des spécimens par taxons sont dus à leur sous représentation dans la collection, mais surtout aux problèmes de conservation des usures dues aux sur-moulages et aux altérations taphonomiques trop importantes : lessivage des surfaces, usures faites par les sédiments (e.g. stries faites par des cristaux de quartz), érosion (cf : 2.2.1.).

4.2. Contexte de l’échantillon

Les environnements associés aux différents dépôts dans lesquels ont été retrouvés nos spécimens, sont analysés par les restes fauniques (des bovidés aux suidés), la microfaune, des pollens, des isotopes stables des sédiments terrestres et les isotopes stables des mammifères (dont les hominines fossiles), les dépôts et les dynamiques géologiques (tectoniques et volcaniques). Durant la transition Plio-Pléistocène, les environnements africains sont caractérisés par une plus grande aridité, suivant des changements climatiques globaux et notamment des refroidissements dans les hautes latitudes (résumé dans deMenocal 2004). Une émergence des plantes en C4 évoque notamment une extension de la savane au détriment des zones boisées, avec une transformation du registre faunique dans ces milieux (Cerling 1992 ; Potts 1998 ; Vrba *et al.* 1995). Les paysages restent néanmoins diversifiés et varient suivant une augmentation de la saisonnalité. Ils sont composés de forêts, de brousses, de prairies arborées, de prairies herbacées, de savane arborée, de savane humide ou aride, dont les couvertures géographiques oscillent suivant les climats et l’étendue des grands lacs,

formant des barrières géographiques (Maslin et Trauth 2009). D'après Potts (2013), la haute variabilité climato-environnementale serait favorable au développement des espèces versatiles, telles que les premiers représentants du genre *Homo*.

En Afrique de l'est, les mouvements géologiques et le volcanisme autour de 2,5 Ma contribuent aux transformations d'un environnement lacustre à une vallée fluviale, entraînant une ouverture progressive de l'environnement vers une savane ouverte, proche des conditions actuelles (Klein 1977 ; Reed 1997 ; Lee-Thorp *et al.* 2007). Or des périodes plus humides, contemporaines aux formations et reformations des grands lacs (1,9-1,7 Ma — Trauth *et al.* 2007) laissent place à des paysages mosaïques (Quinn *et al.* 2007). La formation de Nachukui est une plaine à débordement ; les restes fauniques (bovidés, hippopotames et crocodiles) évoquent une niche humide (Prat *et al.* 2005). Les paysages de Koobi Fora varient de la forêt à la savane aride. À Olduvai (Bed I et II), on peut observer également une tendance aride majoritaire avec des périodes plus humides (Vrba 1980 ; Kappelman 1984).

En Afrique du Sud, il y a également une tendance à l'ouverture des paysages ; d'un environnement boisé à des prairies, des plaines fluviales, à une savane aride, entre 3 à 1,5 Ma. D'après Lee-Thorp *et al.* (2007), les changements saisonniers sont importants, avec des conditions très humides en saison des pluies et très arides durant l'hiver. L'Afrique du sud serait dominée par des prairies arides, composées par une végétation en C4 (des herbacés). D'après Lee-Thorp *et al.* (2007), des conditions modernes se mettent en place dès 1.7 Ma. La vallée de Sterkfontein est marquée par des paysages de prairie, avec des arbres et des buissons (Avery 2001). Le membre 4 de Sterkfontein serait plus boisé, comme à Makapansgat.

5. MÉTHODES

5.1. Procédé de sélection de l'échantillon

La sélection de notre échantillon parmi l'ensemble des molaires de la collection (n=192) permet dans un premier temps de classer les spécimens par dentition supérieure et inférieure, et de les latéraliser pour ensuite identifier les facettes d'usures. Les micro-usures ont été observées sur les facettes 9 et 10n, si les usures de la facettes 9 ne sont pas visibles.

Lors de cette première étape au microscope digital Dino Lite, nous pouvons sélectionner les molaires avec des stades d'usures occlusales nous permettant l'observation de micro-usures : des stades 2 à 5, définis par Molnar (1971) et Smith (1984). Les germes et molaires présentant une réduction de l'émail trop importante (zone de dentine apparente majoritaire) sont exclus de l'analyse. Ensuite, les spécimens aux surfaces avec des micro-reliefs lisses, polies ou mates sont rejetées. Il en est de même pour les surfaces complètement altérées taphonomiquement. On reconnaît les usures alimentaires aux contours réguliers et dispositions spécifiques, alors que les usures post-mortem sont irrégulières avec des dispositions aléatoires.

La **Dino Lite** (AM7013MZT(R4)) utilisée est efficace pour un travail de sélection car elle est mobile, possède un capteur de haute résolution (5 Megapixel, soit 2592x1944) et a un rang de magnification large, de 10x à 200x. La possibilité de réglage de la luminosité de d'éclairage led annulaire ainsi que la lentille anti-reflection aide à la recherche et à l'observation des différentes micro-usures. L'observation de la surface occlusale au grossissement 20x est efficace. Les facettes d'usures (9 et 10n) sont discernées à 50x : la dent est orientée de façon à obtenir une vue zénithale de la facette. Mais la distance de travail réduite (< 1,9 mm dès 50x) en fonction de la grosseur ou des reliefs de la dent limite la bonne observation des usures. Comme identifié dans le travail de Master 1, la Dino Lite a une capacité limitée pour l'analyse des micro-usures, et seulement les usures les plus évidentes sont visibles. Ainsi, cet appareil est efficace uniquement dans les étapes préliminaires de l'étude.

La microscopie **Hirox**, quant à elle, est efficace pour étudier les surfaces de l'émail. On mène un travail de tri entre les spécimens avec des usures masticatrices, ceux dont les moules ne retranscrivent pas correctement la surface 'réelle' du spécimen original, et ceux dont l'altération taphonomique est un biais à l'observation des micro-usures alimentaires. Il s'agit d'une étape essentielle à la contextualisation des micro-usures qui seront analysées et quantifiées. Les possibilités d'observations des surfaces usées sont extrêmement précises. Il y a des réglages d'un éclairage coaxial à une lumière annulaire, un polariseur, un multi-focus de haute précision (pas-moteur de 50 nm). Cependant, les acquisitions 3D sont limitées car malgré la résolution Z, les micro-usures de quelques microns ne peuvent pas être mesurées. Seules les observations 2D pourraient être traitées (mesures de longueur, aire, angle, diamètre).

Les gammes de grossissement très larges, de 35x à 5000x, permettent une compression extensive des surfaces observées. Les facettes sont observables à 35x (au petit objectif) en lumière annulaire (afin d'éviter des reflets) puis le grossissement 200x en lumière coaxiale (la brillance fait ressortir les usures) permet d'avoir une vue des usures sur des zones de 1,5x0,875 mm. Les micro reliefs observables 200x, nécessitent un jeu de réglage entre une luminosité mixte à coaxiale et l'application d'un adaptateur polarisant (ADB-25P1), d'intensité réglable sur le tube optique. Cela permet un bon aperçu des surfaces et d'éviter d'avoir des zones sombres sur la surface, qui correspondent à des creux du relief général de la facette. En général, la combinaison d'un gain élevé et d'un contraste moyen est la plus efficace. Pour les cuspidés les moins usées, les facettes d'usures ne sont pas apparentes, les micro-usures sont néanmoins présentes sur les crêtes et reliefs de la cuspide. C'est une des difficultés des observations et futures conditions de mesures. Les acquisitions sont faites par un 'stacking' d'images multi-focus d'une ou de plusieurs zones, aux micro-usures représentatives de la facette.

À l'issue de cette première étape nous avons sélectionné 46 dents, à analyser au microrugosimètre Altimet®AltiSurf 50 du Centre de Recherche et de Restauration des Musées de France (C2RMF, Musée du Louvre, Paris).

5.2. Microtopographie Altimet-Altisurf®

L'analyse des micro-usures est faite par un microrugosimètre AltiSurf 50, qui permet la mesure de paramètres d'état de surface avec un capteur confocal chromatique (Fig. 3). Cet appareil a une résolution de 5 nm et un pas de mesure minimum de 1 μm .

Une zone de 1 mm^2 a été mesurée avec une sonde d'une profondeur de champ de 600 μm (Fig. 3). Les mesures sont faites à un pas de 1 μm à une vitesse de 140 à 280 $\mu\text{m/s}$, selon les surfaces accidentées ou lisses. Avec une durée de scan de 1h40 (280 $\mu\text{m/s}$) à 3h (140 $\mu\text{m/s}$), des programmations de nuit sont nécessaires. Avec une course de 25 cm^2 , les translations en x et en y sont de 5cm : plusieurs mesures peuvent être programmées à la suite (9 dents maximum), un point fort qui compense la durée des analyses.

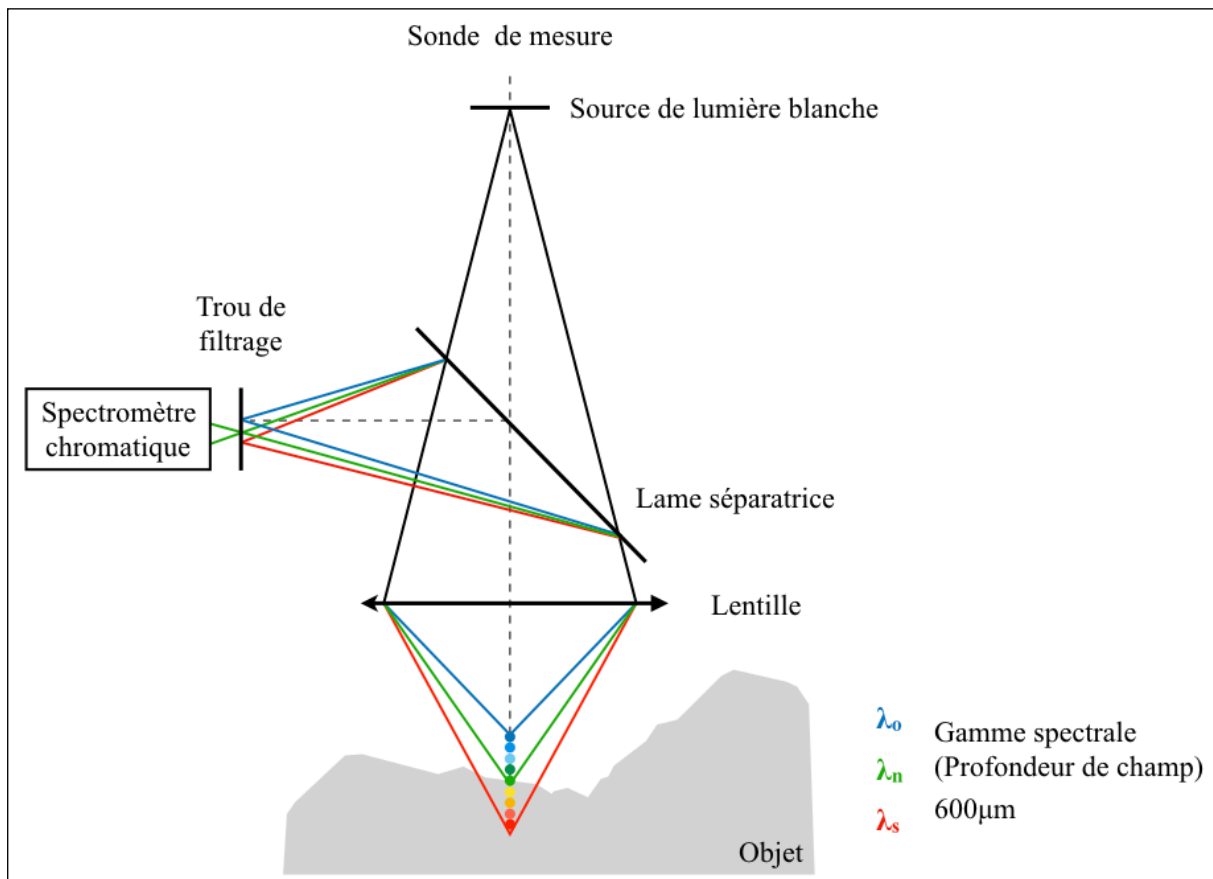


Figure 3. Principe d'analyse chromatique confocale du Microrugosimètre Altimet-Altisurf®, modifié d'après le Manuel technique d'Altisurf 50 et du site Altimet® (<https://www.altimet.fr/>). Juliette Henrion ©

On ne peut pas avoir d'aperçu de la surface précise à analyser ; on doit alors s'aider des analyses Hirox et faire des tests à un pas de 50 μm (< 3 min), et recommencer la mesure à 1 μm si elle n'est pas satisfaisante.

Le traitement des données est effectué sur MountainsMap[®] 7.3 (DigitalSurf Corp, Besançon, France), afin de distinguer les formes (tailles, formes, orientation) et profondeurs d'usures. La caractérisation des textures acquises est faite avec les paramètres de d'analyse fractale ('scale-sensitive fractal analysis', SSFA) (Articus *et al.* 2001 ; Brown *et al.* 1993 ; Pedreschi *et al.* 2000) et de l'Organisation internationale de normalisation (ISO 25178-2). Les SSFA sont six variables, qui viennent du programme de traitement Toothfrax and SFrax (SurFract Corp, Worcester, MA). Cinq de ces variables sont disponibles en extension MountainsMap. Il y a la complexité (area-scale fractal complexity—Asfc), l'échelle de complexité maximale (scale of maximum complexity—Smc), l'anisotropie (length-scale anisotropy of relief —epLsar) et deux mesures d'hétérogénéité de la rugosité (HASfc₉ and HASfc₈₁). Tous les paramètres SSFA et ISO sont définis dans le glossaire.

L'impact du bruit de mesure est analysé avec ces mêmes variables de surface. Nous analyserons l'impact de ce bruit sur les mesures de rugosité. Pour une meilleure compréhension de ces modifications de surface, il nous faudra estimer la variation de l'ajout d'artefact de mesure. Une plaque de verre est mesurée dix fois, suivant le même protocole d'analyse des facettes : une zone de 1mm est mesurée avec le capteur de 600 µm, avec un pas de 1 µm à 280 µm/s. L'effet algorithmique de correction de bruit est également examiné. Enfin, les capacités de l'appareil à différencier les différents groupes taxinomiques par leurs différentes caractéristiques de rugosité sont étudiées, malgré le bruit de mesure.

5.3. Tests Statistiques

5.3.1. Analyses de performance de la microrugosimétrie Altisurf

Pour examiner la limite de la méthode de microrugosimétrie Altisurf, nous regardons si l'ajout du bruit modifie la mesure de surface. Pour cela les mesures de dispersion (l'écart type) de dix mesures identiques sur une plaque de verre sont analysées.

Pour déterminer l'impact de l'ajout des filtres, les valeurs filtrées et non filtrées du même échantillon (n=46) sont testées. Les groupes sont alors comparés avec un test pour échantillon apparié. L'échantillon comprend toutes les valeurs dont les mesures Altisurf sont validées, mais n'exclut pas les valeurs extrêmes et les molaires supplémentaires d'un même

individu. Enfin, les variables n'étant pas distribuées selon une loi normale ; un test non-paramétrique pour échantillons dépendants est appliqué. Le test de signe de Wilcoxon est utilisé.

5.3.2. Les statistiques descriptives

Les résultats sont décrits dans un premier temps sur la base de graphiques en nuages de points (un pour chaque variable de rugosité). Les individus aux valeurs aberrantes ont été exclus. Des diagrammes en boîte ont été produits suivant les échantillons indépendants. Ensuite, des diagrammes en boîte ont permis de visualiser les données corrigées et leur répartition suivant les sous-échantillons : les premiers représentants du genre *Homo* d'Afrique de l'est (n=3) et d'Afrique du sud (n=4), *Paranthropus boisei* (n=4), *Paranthropus robustus* (n=22) et *Australopithecus africanus* (n=5).

5.3.3. Choix des tests statistiques

La totalité des tests statistiques est réalisée par groupements des spécimens en un échantillon par genre et également en sous-échantillons par répartition géographique. Les tests sont donc doubles, afin d'étudier les deux hypothèses de différenciation des données de micro-rugosité entre les genres, et suivant leur répartition géographique.

Les échantillons sont de petites tailles (n<30) et les effectifs ne sont pas identiques entre les groupes testés (*Homo*, n=7 ; *Paranthropus*, n=26). Néanmoins, afin d'analyser la distribution des données et la relation entre les variables de rugosité, les critères d'application des tests paramétriques sont testés : la normalité de la distribution, l'égalité des variables.

Un **test de Shapiro-Wilk** (Shapiro et Wilk 1965 ; Shapiro *et al.* 1968) permet de voir si la distribution des valeurs de chaque variable de rugosité (16) suit une loi normale. On teste H0 : La variable dont provient l'échantillon suit une loi Normale, avec un risque alpha de 5%. L'égalité (homogénéité) des variances est estimée par le **test de Levene**. Il permet de comparer n variances (ici n=16, soit l'ensemble des variables de rugosité) pour vérifier si l'échantillon remplit la condition d'égalité des variances. L'hypothèse nulle H0 est celle de l'homogénéité des variances, soit des écarts absolus des valeurs aux moyennes identiques.

5.3.4. Les tests statistiques non-paramétriques

La distribution des variables ne suit pas toujours une loi normale et les effectifs des échantillons analysés sont petits $n < 30$ (pour les 3 échantillons et les 5 sous-échantillons) et les effectifs sont différents en fonction des groupes. Des tests non-paramétriques sont effectués pour analyser nos résultats.

- ▶ La **corrélation de Spearman** est donc appliquée à la place de la corrélation de Pearson, afin d'analyser la relation entre les variables de rugosité. Le coefficient R de Spearman (Siegel et Castellan 1988), calculé à partir des rangs, permet d'estimer la corrélation de variables deux à deux.
- ▶ Une **ACP** (Analyse en Composantes Principales) est également réalisée afin d'obtenir un diagramme de l'ACP qui tient compte des 16 variables de rugosité analysées. Il s'agit de vérifier les corrélations (Sperman) entre les variables. De plus, l'ACP nous permet de représenter les spécimens de l'échantillon.
- ▶ Les différences entre les spécimens en fonction des genres et de leur géographie sont analysées par des tests non-paramétriques pour des échantillons indépendants : les rangs moyens des variables sont comparés un à un. Un test par variable est effectué : Mann-Whitney est applicable pour comparer 2 échantillons, et celui de Kruskal-Wallis permet de comparer n échantillons.

Le **test de Mann-Whitney** est utilisé pour comparer les différences entre les paranthropes et les premiers représentants du genre *Homo*. l'Hypothèse nulle H_0 , qui stipule que la différence de position des échantillons est égale à 0, est rejetée si $p\text{-value} < 0,05$.

6. RÉSULTATS

6.1. Les données obtenues par microrugosimétrie

6.1.1. L'échantillon mesuré

65 molaires ont été analysées au microrugosimètre Altisurf. Au terme des mesures, le total d'individus conservés pour notre étude s'élève à 38 (An. 1). Les spécimens *Paranthropus* (n=26) constituent l'échantillon le plus important ; avec n=4 *Paranthropus boisei* et n=22 *Paranthropus robustus*. Les premiers représentants du genre *Homo* (n=7) ; comprennent n=3 spécimens d'Afrique de l'est et n=4 spécimens d'Afrique du sud. Enfin, il y a n=5 *Australopithecus africanus*. Au terme du traitement des acquisitions et de l'étude des variables de rugosité SSFA et ISO par spécimen : les spécimens exclus sont ceux dont la micro-rugosité n'est pas conservée (malgré les identifications Hirox), les spécimens aux valeurs trop extrêmes et une seule dent est conservée par mandibule ou maxillaire analysé.

18 dents ont des surfaces non usées ou bien ont des mesures des surfaces non concluantes (d'après les observations préliminaires Hirox). Les spécimens du genre *Homo* retirés de l'échantillon sont : les M¹g et M²g de KNM-ER1813, la M₁g de OH7, la mandibule droite et la M²d et M²d de OH13 et Skx268 (M¹d). Pour les paranthropes SK98 (M²g), SK104 (M₁d), la M₂g de SK843, le maxillaire TM1517a et la M₂d de TM1517b ne sont pas gardées. Enfin, le spécimen Sts 9 (M₁d), attribué à *Australopithecus africanus*, est retiré de l'échantillon.

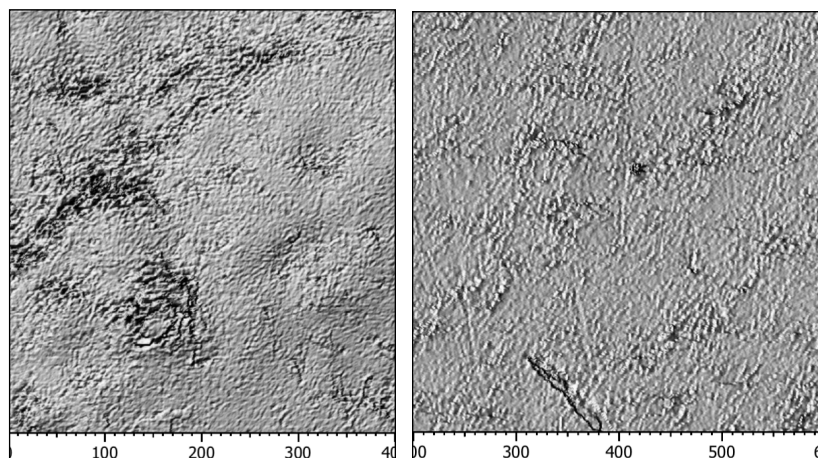


Figure 4. Reconstructions photographiques de surfaces avec des défauts de mesures visibles (en noir) . À gauche : **OH7**, M₁g, *Homo habilis*, Olduvai (Frida Leakey Korongo, Bed I), Tanzanie ; Altimet-Altisurf®, C2RMF, Juliette Henrion©. À droite : **SK 3676**, M₁d, *Paranthropus robustus*, Swartkrans (Mb. 1 HR), Afrique du sud ; Altimet-Altisurf®, C2RMF, Juliette Henrion©. (Échelles : 0,4x0,4 mm)

Des valeurs aberrantes sont observables pour plusieurs variables du rugosité chez SK 3676 et OH7 (c.f. 6.3.2.), ce qui amène à l'exclusion de ces individus de l'analyse (Fig. 4).

De la même façon, on ne garde qu'une dent par individu pour ne pas influencer les analyses de variance : MLD2 M_{1g}, SK15 M_{1d}, Sts18 M_{2g}, Sts 56 M_{1g} et SKw5 M_{1d} sont conservées.

6.1.2. Résultats des variables de rugosité

Afin de voir si les tests paramétriques sont applicables nous avons réalisé le **test de normalité Shapiro-Wilk** (Tab. 2) sur la distribution de chaque variable de rugosité.

Variabes	p-values
Asfc	0,00138323
epLsar	0,00042058
Smc	0,06265325
Hasfc9	0,04442015
Hasfc81	< 0,0001
Ssk	0,2066021
Sp	0,00755556
Sz	0,01956867
Sxp	< 0,0001
Sdq	< 0,0001
Sdr	< 0,0001
Vvv	0,00156579
S5v	< 0,0001
Sda	< 0,0001
Sdv	< 0,0001
Sa	< 0,0001

Table 2. Test de normalité Shapir-Wilk, des 16 variables de rugosité.

Seules deux variables ont une p-value qui ne nous permet pas de rejeter l'hypothèse de normalité : Smc (p=0,0626) et Ssk (p=0,2066). En testant les variables selon les 5 sous-échantillons, l'hypothèse de normalité est rejetée pour Asfc (p=0,036), epLsar (p=0,022), Smc (p=0,006), Sp (p=0,041), Sxp (p=0,004), Sdq (p=0,007), Vvv (p=0,007), Sda (p<0,0001), Sdv (p=0,019) pour *Paranthropus robustus*, Sdq (p=0,049) et S5v (p=0,020) pour *Paranthropus boisei*, Asfc (p=0,023), Sz (p=0,043) pour les représentants du genre *Homo* d'Afrique de l'est, Sxp (p=0,015) et Sdv (p=0,000) pour *Australopithecus africanus*.

Les variables de rugosité ne peuvent pas être qualifiées d'homogènes (p<0,0001). D'après le **test de Levene** sur l'ensemble de l'échantillon (n = 38), au moins une variable a une variance différente des autres.

La corrélation des variables

Les variables ISO et SSFA permettent de mesurer des taux de complexité et d'hétérogénéité de la complexité, de hauteur de rugosité, de volume de forme, d'anisotropie. Lors de la lecture des données, ces paramètres se complètent : la nature des hauteurs, des vides, de la superficie et de l'angle des formes. Ces rapprochements sont testés par la **corrélation de Spearman**.

	Asfc	epLsar	Smc	Hasfc9	Hasfc81	Ssk	Sp	Sz	Sxp	Sdq	Sdr	Vvv	S5v	Sda	Sdv	Sa
Asfc										x	x				x	
epLsar																
Smc				x	x		x	x	x			x	x		x	x
Hasfc9			x		x		x	x	x			x				x
Hasfc81			x	x			x	x	x	x		x	x			x
Ssk							x									
Sp			x	x	x	x		x	x		x	x	x		x	x
Sz			x	x	x		x		x	x	x	x	x		x	x
Sxp			x	x	x		x	x				x	x		x	x
Sdq	x				x			x			x				x	
Sdr	x						x	x		x					x	
Vvv			x	x	x		x	x	x				x			x
S5v			x		x		x	x	x	x	x					x
Sda															x	
Sdv	x		x				x	x	x	x	x				x	x
Sa			x	x	x		x	x	x			x	x		x	

Table 3. Matrice de corrélation des variables : Corrélation de Spearman sur tout l'échantillon (n=38).

Sur l'ensemble de l'échantillon (Tab. 3), le test de corrélation de Spearman montre que la complexité **Asfc** est corrélée aux moyennes des pentes de la surface **Sdq**, à la superficie de la surface usée **Sdr** et au volume moyen des creux **Sdv**. L'anisotropie **epLsar** n'est corrélée avec aucune autre variable. L'Échelle maximale de complexité **Smc** est fortement corrélée avec les variables de hauteur (**Sp**, **Sz**), les variables fonctionnelles de hauteur de crête (**Sxp**) et de volume de vide (**Vvv**), également avec la variable de forme des vides (**S5v**), puis de rugosité (**Sa**) et d'hétérogénéité (**Hasfc 9** et **81**). Les deux variables d'hétérogénéité sont corrélées entre elles. Elles sont corrélées aux mêmes variables de hauteur, de hauteur de crêtes, de volumes de vide et rugosité. **Hasfc 81** est aussi corrélé avec les moyennes des pentes de la surface **Sdq** et la moyenne des hauteurs des cinq principaux creux **S5v**.

L'asymétrie de la rugosité **Ssk** est seulement corrélée à la hauteur maximale **Sp**. Les variables de hauteurs **Sp**, **Sz** et **Sxp** sont corrélées entre elles. **Sp** et **Sz** sont corrélées à la superficie de la surface usée **Sdr**, au volume de vide **Vvv**, à la profondeur des cinq principaux creux de surface **S5v**, au volume moyen des creux **Sdv** et à la rugosité **Sa**. La hauteur des pics extrêmes **Sxp** est corrélée aux variables de creux (**Vvv**, **S5v** et **Sdv**) et à la complexité de la rugosité **Sa**. Les moyennes des pentes de la surface **Sdq** sont corrélées avec des variables analysant les creux : la superficie de la surface usée **Sdr**, les cinq principaux creux **S5v** et au volume moyen des creux **Sdv**. C'est identique pour **Sdr**. Le volume des vides des vallées **Vvv** est également corrélé aux cinq principaux creux de surface **S5v** et aussi à la rugosité **Sa**. Enfin, l'aire moyenne des creux **Sda** et le volume moyen des creux **Sdv** sont corrélés. Seul ce dernier est corrélé à **Sa**.

Chez les *Australopithecus africanus* les variables sont moins corrélées (An. 4, a). L'Échelle maximale de complexité **Smc** est corrélée une seule variable fonctionnelle ; la hauteur des pics extrêmes **Sxp** et au volume des vides des vallées **Vvv**. La hauteur des pics extrêmes **Sxp** est également corrélé avec le volume des vides des vallées **Vvv**. La hauteur de crête maximum **Sp** est corrélée avec l'aire moyenne des creux **Sda**. Les moyennes des pentes de la surface **Sdq** sont corrélées avec cinq principaux creux de surface **S5v**. La rugosité **Sa** est corrélée avec l'échelle de complexité maximale **Smc**, la hauteur des pics extrêmes **Sxp** et le volume des vides des vallées **Vvv**.

Beaucoup de variables sont corrélées chez les premiers représentants du genre *Homo* d'Afrique de l'est (An. 4, b), notamment la complexité **Asfc** et l'anisotropie **epLsar**. Avec ces variables sont corrélées : la hauteur des pics extrêmes **Sxp**, les moyennes des pentes de la surface **Sdq**, la superficie de la surface usée **Sdr**, le volume des vides des vallées **Vvv** et la moyenne des profondeurs des cinq principaux creux de surface **S5v**. Ces cinq variables sont également corrélées entre elles. Les variables de hauteur **Sp** et **Sz** sont corrélées avec l'échelle maximale de complexité **Smc** et l'hétérogénéité **HAsfc** (9 et 81). Enfin, la rugosité **Sa** est corrélée aux mêmes valeurs que la complexité **Asfc**.

Pour le sous-échantillon d'Afrique du sud (An. 4, c) la complexité **Asfc** est uniquement corrélée à la superficie de la surface usée **Sdr**. L'anisotropie **epLsar** est corrélée aux moyennes des pentes de la surface **Sdq** et aux cinq principaux creux de surface **S5v**. L'échelle maximale de complexité **Smc** est corrélée à la hauteur de crête maximum **Sp** et à l'asymétrie de la rugosité **Ssk**, qui le sont aussi entre elles deux. L'hétérogénéité (**HAsfc** 9 et 81) des surfaces est corrélée avec la hauteur maximale du relief **Sz**, la hauteur des pics extrêmes **Sxp** et au volume des vides **Vvv** ; trois variables corrélées entre elles également. Pour finir, l'aire moyenne des creux **Sda** est corrélée au volume moyen des creux **Sdv**.

Pour les paranthropes : la complexité **Asfc** et l'anisotropie **epLsar** de *Paranthropus boisei* (An. 4, d) sont corrélées. L'échelle maximale de complexité **Smc** et l'hétérogénéité (**HAsfc** 9 et 81) sont corrélées. Les paramètres de hauteur **Sp** et **Sz** le sont aussi. Il y a des corrélations entre la hauteur des pics extrêmes **Sxp** et au volume des vides **Vvv**. La superficie

de la surface usée **Sdr** est corrélée aux moyennes des pentes de la surface **Sdq**. Et comme pour le sous-échantillon précédent l'aire moyenne des creux **Sda** et le volume moyen des creux **Sdv** sont corrélés.

Enfin, la complexité **Asfc** de *Paranthropus robustus* (An. 4, e) est corrélée avec les moyennes des pentes de la surface **Sdq** et la superficie de la surface usée **Sdr**, deux variables ISO qui le sont aussi entre elles. L'échelle maximale de complexité **Smc** est corrélée avec la hauteur des pics extrêmes **Sxp** et le volume des vides des vallées **Vvv**, comme la hauteur de crête maximum **Sp**. La hauteur des pics extrêmes **Sxp** et le volume des vides des vallées **Vvv** sont corrélés.

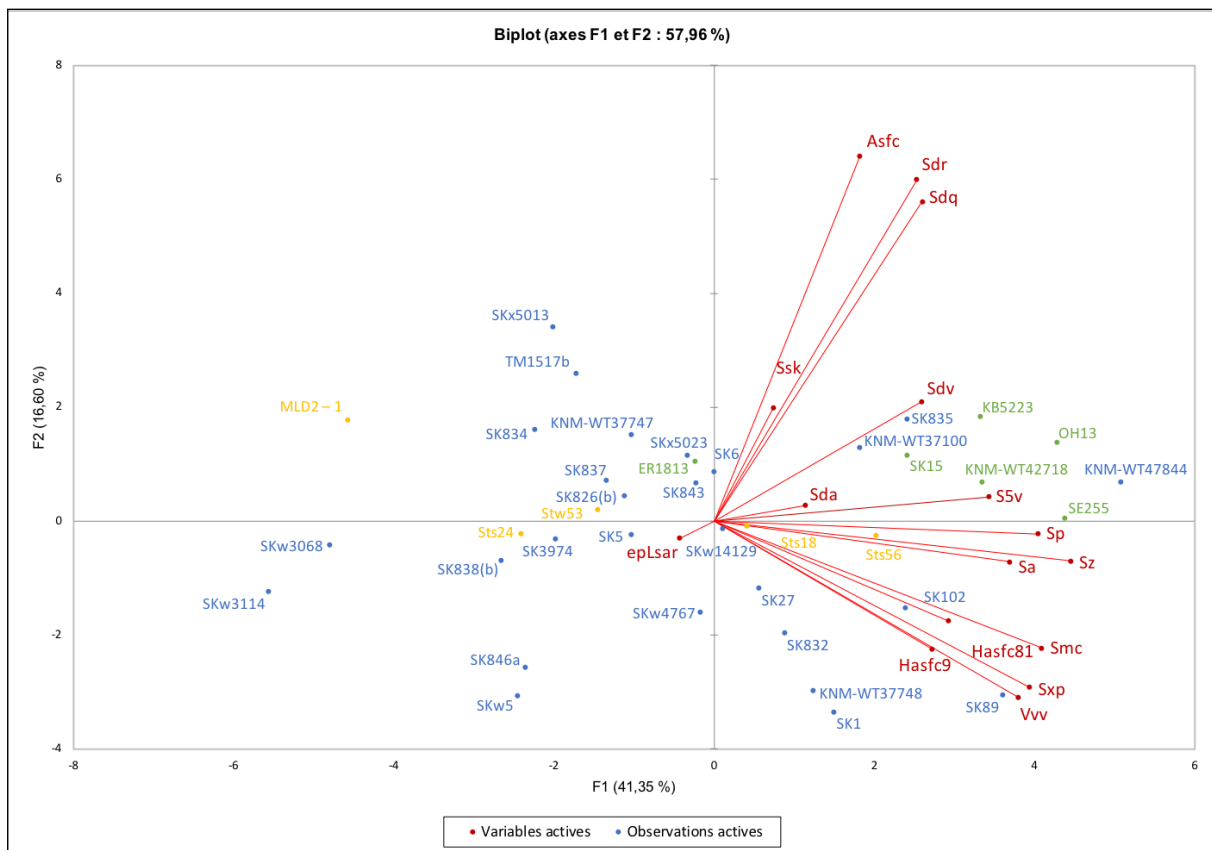


Figure 5. Analyse en Composantes Principales (ACP) des variables de rugosité et de la distribution des spécimens de l'échantillon (n=38).

L'Analyse en Composantes Principales (Fig. 5) montre une corrélation négative entre la complexité **Asfc** et l'anisotropie **epLsar**. La complexité **Asfc** semble être plus corrélée à la superficie de la surface usée **Sdr** et la moyenne des pentes de surface **Sdq**.

Les variables de formes (hauteur et creux : Sp, Sz, Sxp, Vvv) semblent plus corrélées à l'hétérogénéité de la complexité (**HAsfc9** et **81**) et à l'échelle de complexité maximale (**Smc**), sans lien de corrélation significatif avec la complexité.

Les **représentants du genre *Homo*** (en vert, Fig. 5) sont associés à un volume et à une aire d'usure plus importants, ainsi qu'aux variables de hauteur (Sp, Sz, S5v) et à la déviation de la rugosité (**Sa**). À part pour KNM-ER 1813 qui a une anisotropie plus importante, avec une réduction de sa rugosité de surface. Les **paranthropes** (en bleu, Fig. 5) ne se regroupent pas comme les premiers représentants du genre *Homo*. Ils sont associés aux vecteurs de volumes et rugosité de surface, mais certains sont associés à l'hétérogénéité de la complexité (**HAsfc**), l'échelle maximale de complexité (**Smc**), la hauteur des pics extrêmes (**Sxp**) et le volume des vides (**Vvv**). Au contraire, certains spécimens sont associés à une anisotropie (**epLsar**) plus importante à mesure que le volume, l'aire et la hauteur de la surface usée rétrécissent. Enfin, le reste des spécimens attribués à *Paranthropus* suit une faible augmentation de l'anisotropie (**epLsar**) et de la complexité avec une diminution de l'hétérogénéité de la complexité (**HAsfc**), l'échelle maximale de complexité (**Smc**), la hauteur des pics extrêmes (**Sxp**) et le volume des vides (**Vvv**). Les spécimens attribués à *Australopithecus africanus* (en jaune, Fig. 5) sont plus proches du vecteur d'anisotropie. Ils le suivent moins lorsque la complexité (**Asfc**) augmente (**MLD2**), ou si la hauteur (**Sp**, **Sz**, **S5v**) et la déviation de la rugosité (**Sa**) sont plus importantes.

6.2. Tests de performance de l'analyse Altisurf

6.2.1. Estimer l'impact du bruit de mesure

Pour tester la limite de la méthode de microrugosimétrie Altisurf, nous regardons si l'ajout du bruit modifie la mesure de surface. Le développement des problématiques méthodologiques est mis en oeuvre face aux observations de striation croisée, plus ou moins marquée lors des reconstructions photographiques des surfaces. En observant les reconstruction 3D des surfaces, on remarque que cette striation est en fait un décalage en Z des mesures.

Une semaine de mesure donc a été dédiée à la compréhension et à la recherche des possibilités de réduction de ce bruit. Des pas de 1 μ m, 3 μ m, 5 μ m et 10 μ m sont à nouveau testés, en réduisant la vitesse de mesure. Or les micro-usures sont analysables avec le plus de précision au pas de 1 μ m, comme il a été déterminé lors de l'élaboration du protocole (Mémoire de Master 1). En augmentant le pas de mesure, le bruit ne s'amointrit pas et les artéfacts apparaissent plus larges avec les échelles les plus grossières. Ce décalage en Z a lieu à chaque pas durant la mesure. Le bruit est donc créé par le déplacement du compteur optique. L'ajout d'artéfact de surface est alors plus ou moins visible. Ces décalages ne sont pas exprimés avec la même intensité suivant les acquisitions. On peut observer les bruits de mesures les plus importants dans les mesures de SK3355 (Fig. 6).

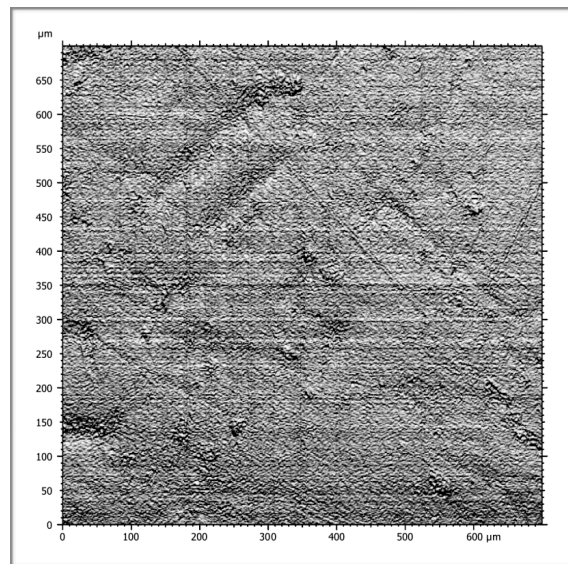


Figure 6. Bruit de mesure visible sur la reconstruction photographique de **SKx 3355**, M²g, *Paranthropus robustus*, Swartkrans (Mb. 1 LB), Afrique du sud ; Altimet-Altisurf®, C2RMF, Juliette Henrion©. (Échelle : 0,7x0,7 mm).

L'importance du bruit de mesure est estimé, pour s'assurer que les valeurs de rugosité obtenues en post traitement soient utilisables. On mesure une plaque de verre dix fois au même endroit suivant le même protocole que pour mesurer les micro-usures de l'émail dentaire (Tab. 4). On peut observer l'impact de l'ajout d'artéfacts de mesures aux résultats des variables de rugosité.

La plaque de verre est presque totalement lisse et a des poussières déposées en surface, les valeurs des variables ne sont pas nulles (Tab. 4) : des écarts dans la distribution du bruit sont présents.

Données mesurées sur la plaque de verre et résumé descriptif (tendance centrale (Moy.), position médiane (Med.) et dispersion (σ))																
	Asfc	epLsar	Smc	Hasfc9	Hasfc81	Ssk	Sp	Sz	Sxp	Sdq	Sdr	Vvv	S5v	Sda	Sdv	Sa
P1	7,31	0,0185	2,24	0,0814	0,146	1,17	10,6	24,4	1,25	0,24	2,37	0,0596	9,76	337	7,17	0,931
P2	7,69	0,0173	0,848	0,062	0,0959	-0,0093	11	25,7	1,02	0,247	2,44	0,048	11,5	55,3	12,8	0,533
P3	4,96	0,0177	0,861	0,0791	0,16	-0,0277	11,4	24,7	1,04	0,208	1,68	0,0488	9,41	91,5	13	0,54
P4	5,58	0,018	0,836	0,0475	0,157	0,0608	11,5	24,6	1	0,203	1,62	0,0474	9,97	80	24,9	0,526
P5	4,85	0,0181	0,835	0,0328	0,123	0,0731	11,5	23,8	1,02	0,203	1,63	0,0479	10,5	104	19,1	0,528
P6	4,58	0,0184	0,842	0,121	0,171	0,0755	11,8	21,5	1,04	0,197	1,56	0,0492	7,92	155	19,7	0,532
P7	5,96	0,0184	0,816	0,0533	0,154	0,0834	11,7	26	1,02	0,214	1,9	0,05	10,2	163	24,8	0,515
P8	5,09	0,018	0,798	0,0536	0,153	0,142	11,7	23,3	0,987	0,204	1,71	0,0471	8,46	91,2	16	0,505
P9	4,93	0,0182	0,792	0,0674	0,12	0,189	12	22,7	0,966	0,2	1,66	0,0457	7,37	69,2	13,8	0,499
P10	4,83	0,0182	0,788	0,102	0,159	0,103	11,7	23,6	1,02	0,201	1,62	0,0509	10	127	17,5	0,501
Moy.	5,578	0,01808	0,9656	0,07001	0,1438	0,1859	11,49	24,03	1,0363	0,2117	1,819	0,0494	9,509	127,32	16,877	0,561
Med.	5,025	0,01815	0,8355	0,0647	0,1535	0,07945	11,6	24,1	1,02	0,2035	1,67	0,0484	9,865	97,75	16,75	0,527
σ	1,091	0,00036	0,4484	0,0265	0,0233	0,35151	0,412	1,354	0,078	0,0174	0,322	0,0038	1,253	81,609	5,543	0,130
Résumé descriptif des mesures de rugosité (An. 1)																
	Asfc	epLsar	Smc	Hasfc9	Hasfc81	Ssk	Sp	Sz	Sxp	Sdq	Sdr	Vvv	S5v	Sda	Sdv	Sa
Moy.	23,91	0,0179	10,10	0,1917	0,2817	-0,506	18,09	52,25	19,28	0,642	12,85	1,0653	19,67	1817,7	142,9	2,49
Med.	22,55	0,0179	8,34	0,182	0,2725	-0,499	15,5	45,55	15,7	0,542	11,15	0,9715	15,95	1103,5	70,9	1,98
σ	7,273	0,0006	5,69	0,07633	0,11743	0,552	9,45	23,9	13,12	0,276	6,5	0,645	15,43	1906,7	413,07	1,73

Table 4. Analyse de l'ajout du bruit : les changements de rugosité sur une plaque de verre et les résultats des mesures de l'échantillon (n=38), par 16 variables de rugosité.

Les écarts types représentent l'ajout d'artefacts en fonction des différentes acquisitions. On voit que l'ajout de bruit impacte les données au dixième, centième ou millième près ce qui n'impacte pas la variation des données taxon par taxon. Ils sont inférieurs aux écarts entre les groupes et entre l'ensemble des données de l'échantillon.

6.2.1. Tester la correction des surfaces

Pour corriger le bruit des mesures au microrugosimètre, on teste l'effet de deux filtres correcteurs de bruits de MountainsMap (7.4 Premium) pour améliorer les surfaces : corriger les artefacts de mesures et atténuer l'effet du bruit de mesure. Deux options permettent de corriger les bruits de mesures avec Altimet-Altisurf. La correction ligne à ligne et colonne par colonne, permet de corriger les lignes ou colonnes erronées par interpolation des données du voisinage. Le seuillage du spectre est un filtre de rugosité qui exclut les fréquences du spectre transformé de Fourier (algorithme qui génère un spectre de fréquences).

La **correction ligne à ligne** et **colonne par colonne** n'est pas une solution pour corriger notre bruit de mesure car il supprime la micro-rugosité et reconstruit la rugosité de la

surface avec des lignes et des colonnes plus larges que notre bruit de mesure. Nous notons que le filtre est testé à plusieurs intensités de corrections qui n'ont aucun succès pour le but recherché.

Le **filtre de rugosité** semble réduire l'effet du bruit de surface sans impacter les micro-usures alimentaires observables. Les mesures des variables de rugosité des surfaces filtrées sont alors comparées aux surfaces brutes (An. 2). Les écarts-types entre les valeurs filtrées sont plus importants. Les valeurs minimales et la moyenne de complexité (Asfc) sont les plus réduites. Le paramètre de forme, S5v (la hauteur des cinq principaux creux) n'est pas mesuré sur les surfaces filtrées.

Asfc		epLsar		Smc	
V	1035	V	272,500	V	282
V (normalisé)	5,836	V (normalisé)	-0,423	V (normalisé)	2,735
Espérance	517,500	Espérance	297,500	Espérance	175,500
Variance (V)	7848,375	Variance (V)	3358,000	Variance (V)	1501,750
p-value	< 0,0001	p-value	0,672	p-value	0,006
alpha	0,05	alpha	0,05	alpha	0,05
HAsfc 9		HAsfc 81		Ssk	
V	69,500	V	37	V	128,500
V (normalisé)	-5,051	V (normalisé)	-5,418	V (normalisé)	-1,186
Espérance	517,500	Espérance	517,500	Espérance	175,500
Variance (V)	7848,375	Variance (V)	7848,250	Variance (V)	1537,125
p-value	< 0,0001	p-value	< 0,0001	p-value (bilatérale)	0,236
alpha	0,05	alpha	0,05	alpha	0,05
Sp		Sz		Sxp	
V	741,500	V	901,500	V	105
V (normalisé)	4,452	V (normalisé)	5,169	V (normalisé)	2,546
Espérance	410,000	Espérance	473,000	Espérance	60,000
Variance (V)	5528,125	Variance (V)	6856,750	Variance (V)	305,375
p-value	< 0,0001	p-value	< 0,0001	p-value	0,011
alpha	0,05	alpha	0,05	alpha	0,05
Sdq		Sdr		Vvv	
V	1035	V	1035	V	300
V (normalisé)	5,836	V (normalisé)	5,836	V (normalisé)	4,330
Espérance	517,500	Espérance	517,500	Espérance	150,000
Variance (V)	7847,875	Variance (V)	7848,500	Variance (V)	1191,875
p-value	< 0,0001	p-value	< 0,0001	p-value	< 0,0001
alpha	0,05	alpha	0,05	alpha	0,05
Sda		Sdv		Sa	
V	171	V	355	V	496
V (normalisé)	-3,906	V (normalisé)	-1,628	V (normalisé)	3,986
Espérance	517,500	Espérance	495,000	Espérance	280,500
Variance (V)	7848,375	Variance (V)	7341,750	Variance (V)	2909,500
p-value	< 0,0001	p-value	0,104	p-value	< 0,0001
alpha	0,05	alpha	0,05	alpha	0,05

Table 5. Test de signe de Wilcoxon pour différencier les données filtrées (par filtrage de spectre) et non filtrées

Le test de signe de Wilcoxon (Tab. 5) montre que les distributions des données entre les surfaces filtrées et non filtrées sont significativement différentes pour les variables : Asfc ($p < 0,0001$), Smc ($p = 0,006$), Sp ($p < 0,0001$), Sz ($p < 0,0001$), Sxp ($p = 0,011$), Sdq ($p < 0,0001$), Sdr ($p < 0,0001$), Vvv ($p < 0,0001$), Sda ($p < 0,0001$), Sa ($p < 0,0001$).

6.3. Descriptions des micro-usures dentaires

6.3.1. Les résultats qualitatifs

La capacité des mesures de surfaces à restituer une surface juste est estimée en comparant chaque acquisition aux observations Hirox. Cette vérification qualitative est réalisable grâce aux reconstructions photographiques des données mesurées (An. 2), disponibles dans l'analyse de la zone extraite (fichier .sur) sur MountainsMap. Cette fonction d'étude de surface crée un éclairage virtuel sur une surface monochrome, que l'on peut régler (orientations et intensité de la lumière) pour mettre en évidence le relief et le micro-relief. Par comparaison avec les acquisitions Hirox préliminaires, on peut reconnaître les propriétés de micro-rugosité spécifiques aux surfaces. Le nombre d'usures et leurs morphologies sont observables mais aussi les caractéristiques de la matière ; l'érosion et les structures de l'émail (Fig. 6).

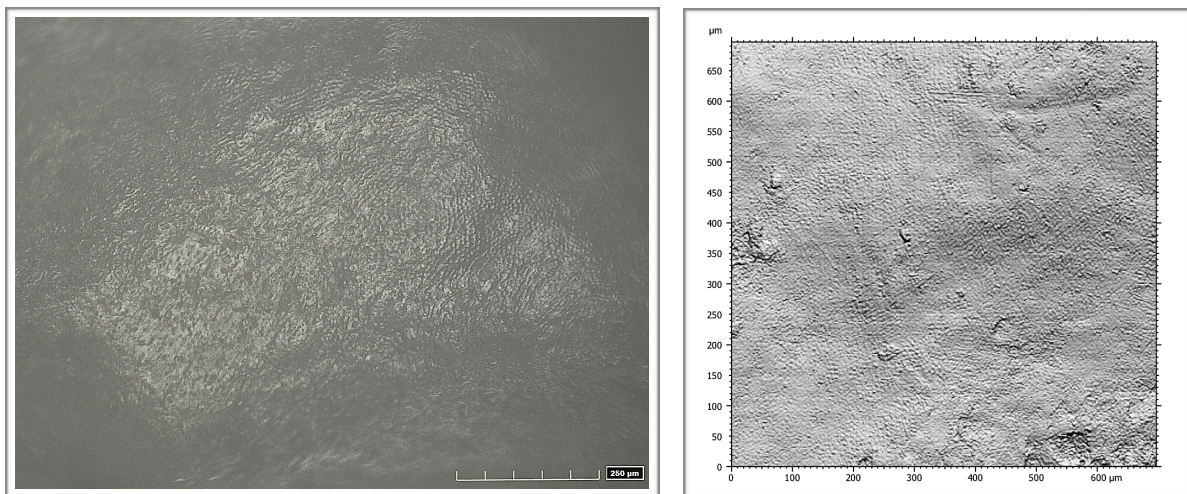


Figure 6. Prismes de l'émail sur **SK27**, M²d, *Homo* sp., Swartkrans (Mb. 1 HR), Afrique du sud ; observés à l'Hirox (gauche), MNHN, Juliette Henrion© et au microrugosimètre ALtimet-Altisurf®(droite), C2RMF, Juliette Henrion©. (Échelles : Hirox (gauche) 250 µm ; Altisurf (droite) 0,7x0,7 mm)

Des formes de la microsurface qui ne sont pas visibles sur Hirox, peuvent être également discernées. On remarque un modèle d'usure récurrent chez certains spécimens d'*Australopithecus africanus*. Sur les surfaces de Sts 24 et St 56, on peut voir un ensemble de stries formant un balayage de rayures uniformes sur la surface de l'émail (Fig. 7).

Elles ressemblent à un ensemble cohérent unifiant plusieurs stries, on peut supposer qu'elles ont été créées par un élément végétal très résistant ou dur.

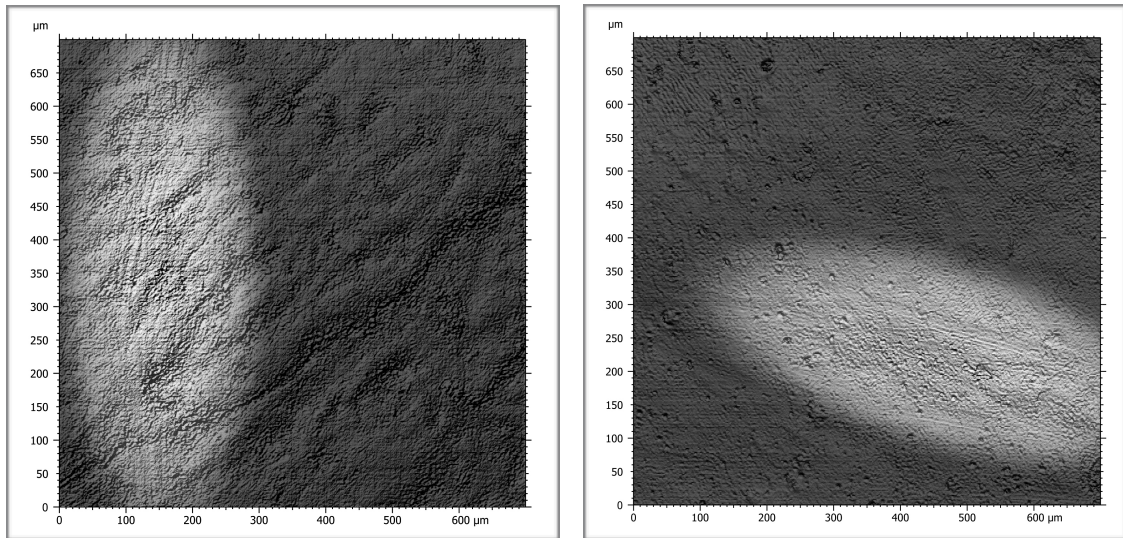


Figure 7. Balayage de rayures visibles sur les reconstructions photographiques de :
Sts 24, M¹d, *Australopithecus africanus*, Sterkfontein (Mb. 4), Afrique du sud (à gauche)
 et **Sts 56**, M¹g, *Australopithecus africanus*, Sterkfontein (Mb. 4), Afrique du sud (à droite).
 Altimet-Altisurf®, C2RMF, Juliette Henrion©. (Échelles : 0,7x0,7 mm)

Les **premiers représentants du genre *Homo*** semblent avoir des surfaces avec plus de relief, notamment les spécimens d’Afrique de l’est (Fig. 8 a). Ces derniers ont des surfaces avec des usures nombreuses mais de petite taille : des petits trous et des stries très fines. Les spécimens d’Afrique du sud (Fig. 8 b) ont des surfaces moins complexes mais elles peuvent avoir de larges rayures (SE 255 — Fig. 8).

Homo sp. est

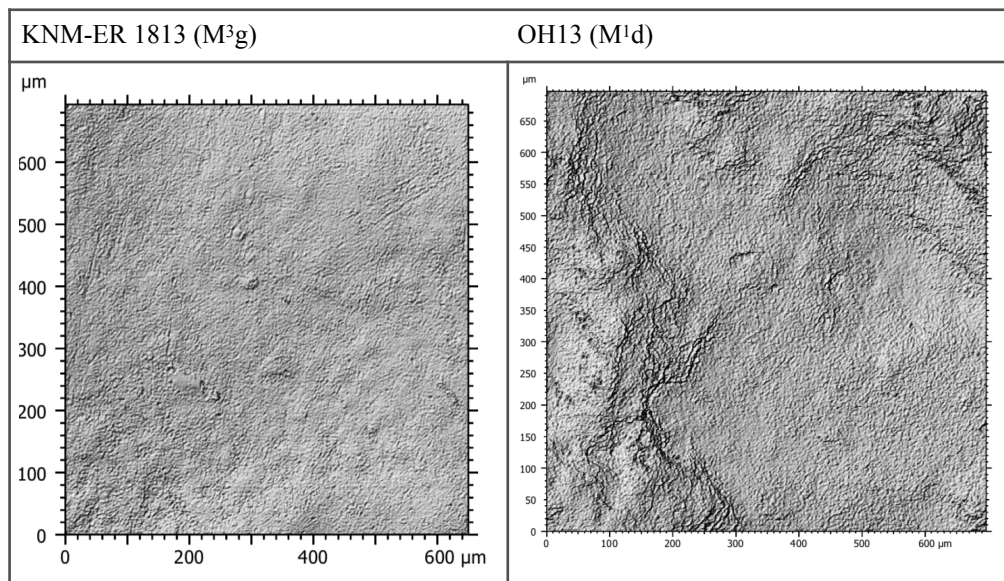


Figure 8 a.

Homo sp. sud

SK27 (M²d)

SE 255 (M¹d)

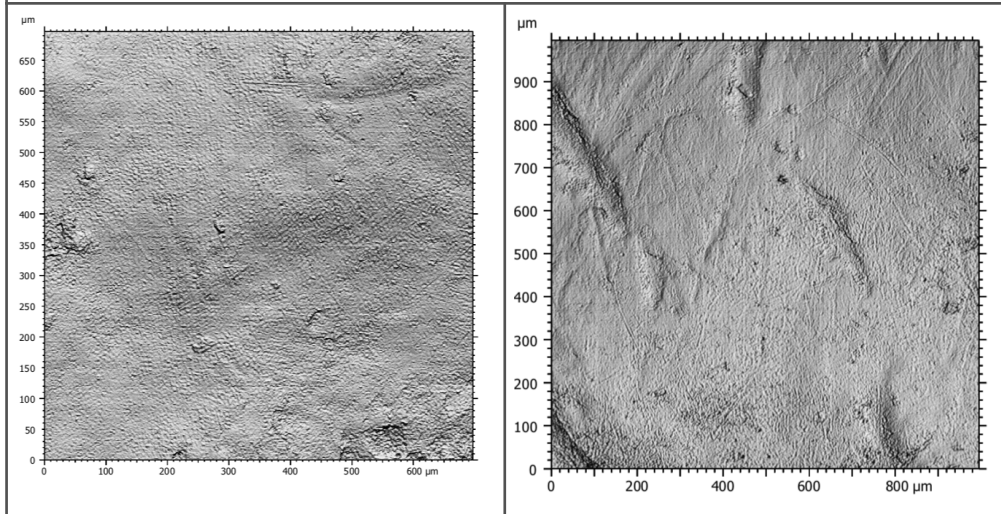


Figure 8 b.

Figure 8. Reconstruction photographique des surfaces d'usure des spécimens attribués aux premiers représentants du genre *Homo* (à droite les plus usées et à gauche les moins usées). Altimet-Altisurf®, C2RMF, Juliette Henrion©.
(Échelles : 0,7x0,7 mm)

Les surfaces les plus complexes des *Paranthropus boisei* (KNM-WT 37100 — Fig. 9 a) ont des trous plus larges, et donc moins nombreux, que les surfaces les plus complexes de *Paranthropus robustus* (Fig. 9 b). Ces derniers ont des usures larges, plus petites que les plus grosses usures des spécimens précédents, mais la densité de la surface usée semble plus importante. Toutes les surfaces des spécimens attribués à *Paranthropus robustus* semblent avoir plus de stries fines et courtes que les autres groupes. Elles ne suivent pas une direction spécifique.

P. boisei

KNM-WT 37748 (M³g)

KNM-WT 37100 (M₂g)

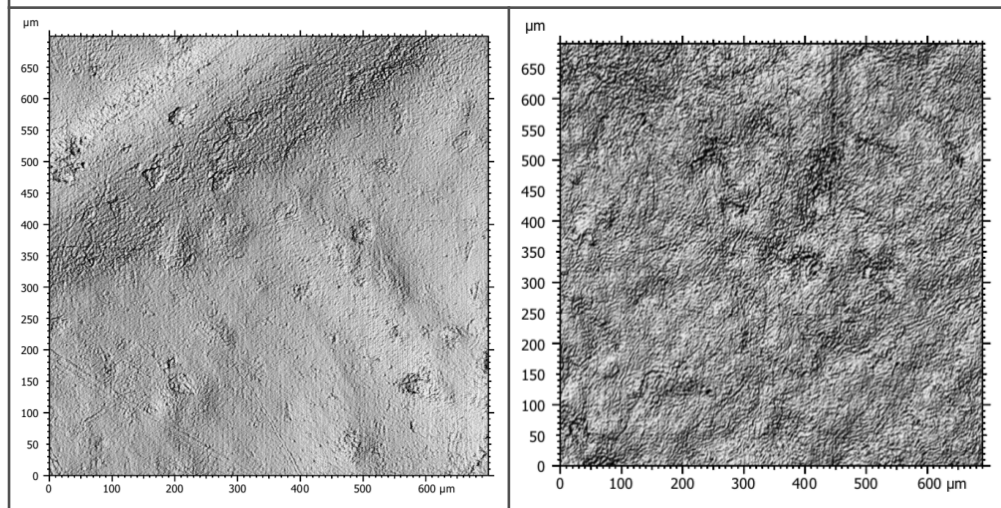


Figure 9 a.

P. robustus

SKw 5 (M₁d)

SKw 3114 (M²g)

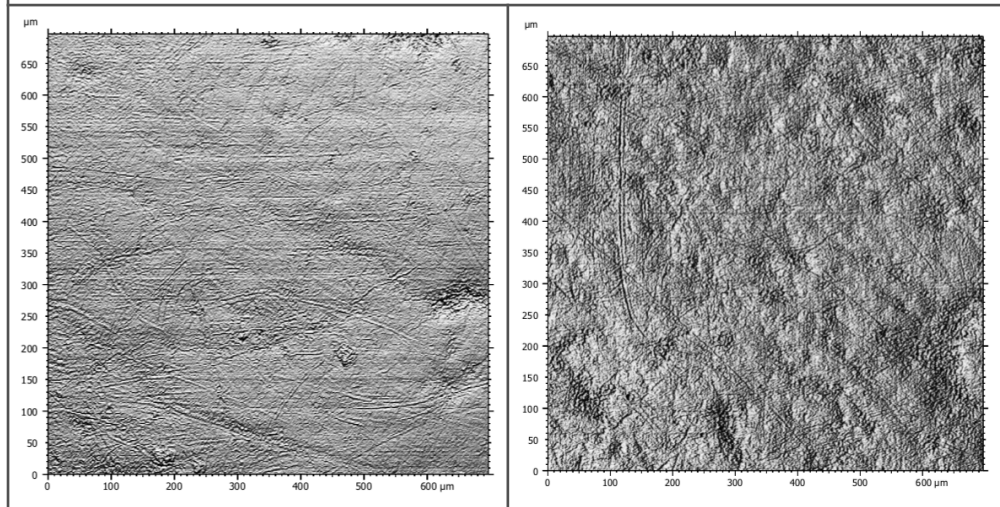


Figure 9 b.

Figure 9. Reconstruction photographique des surfaces d'usure des spécimens attribués à *Paranthropus boisei*, puis à *Paranthropus robustus* (à droite les plus usées et à gauche les moins usées). Altisurf®, C2RMF, Juliette Henrion©.
(Échelles : 0,7x0,7 mm)

La direction des usures, et surtout des stries, semble différente suivant les sous-échantillons. Les premiers représentants du genre *Homo* ont des usures réparties majoritairement mesio-distalement. Et elles sont plus en diagonale chez les paranthropes.

Des tendances morphologiques spécifiques à chaque groupe sont observées. Leur concentration varie : avec une dominance d'usures fines pour les surfaces peu usées puis d'usures larges et/ou d'usures plus nombreuses pour les surfaces les plus usées.

6.3.2. Statistiques descriptives

Les valeurs mesurées (An. 1) ne permettent pas de discerner de groupes spécifiques selon les variables de rugosité (c.f. An. 3). En représentant les données en un nuage de points, on obtient des données très variables ou suivant une disposition presque linéaire (e.g. Sz, Sp, Sdq, Sdv), avec quelques spécimens aux valeurs extrêmes qui ne sont pas attribuées à la même espèce. Les valeurs extrêmes sont : SK3676 (HAsfc9 et 81 ; Sz ; Sp ; Sdq ; Sdr ; Sdv), Sts 18 M2 (HAsfc9 et 81 ; Sda ; Sdv), MLD2 M2 (Smc ; HAsfc 81 ; Sz ; Sp ; Sdv).

Paramètres SSFA

Les mesures de **complexité** (**Asfc** — Fig. 10) les plus élevées comptent deux spécimens attribués aux premiers représentants du genre *Homo* (KB5223 Asfc= 38 et OH13, Asfc=46,9) et deux *Paranthropus robustus* (SKx5013 Asfc=41,8 et TM1517 Asfc=36,3). Alors que la complexité des paranthropes se rapproche de celle des spécimens du genre *Homo* d’Afrique du sud, les spécimens d’*Homo habilis* d’Afrique de l’est sont les plus complexes. Les *Australopithecus africanus* ont la complexité la moins importante et la moins variable. Pour l’**anisotropie** (l’orientation de la texture de surface, **epLsar** — Fig. 10) : les *Paranthropus robustus* ont des valeurs extrêmes minimales et maximales les plus importantes. Les specimens du genre *Homo* ont une anisotropie plus variable que les *Paranthropus boisei* et moins que les *P. robustus*. Les représentants du genre *Homo* d’Afrique de l’est ont une anisotropie en moyenne plus élevée, et au sud elle est en moyenne plus faible que les paranthropes. L’**échelle de complexité maximale** (**Smc** — Fig. 11) montre encore que les premiers représentants du genre *Homo* ont les valeurs de complexité les plus importantes de notre échantillon. Mais, ces reliefs varient aussi entre les spécimens du genre *Paranthropus*. *Paranthropus boisei* a les valeurs les plus élevées, derrière les représentants du genre *Homo* d’Afrique du sud. Les *Paranthropus robustus* ont une Smc en moyenne moins élevée que ces trois derniers groupes, mais elle est plus variable. Les surfaces où la complexité de surface est répartie avec le plus d’**hétérogénéité** (**HAsfc** — Fig. 10) sont celles de *Paranthropus boisei*. Néanmoins, ce résultat est influencé par une valeur extrême : KNM-WT 47844, qui a la complexité la plus hétérogène, influençant les tendances et la dispersion de **HAsfc 9** et **81**. Le groupe de *Paranthropus boisei* a une surface en moyenne plus hétérogène que les représentants du genre *Homo* de l’échantillon. Ils se différencient plus avec **HAsfc 81** (moyenne et variabilité plus importantes). Le groupe le plus homogène est *Paranthropus robustus*. Néanmoins, c’est le plus variable pour **HAsfc9**, alors que les représentants du genre *Homo* le sont plus pour **HAsfc81**.

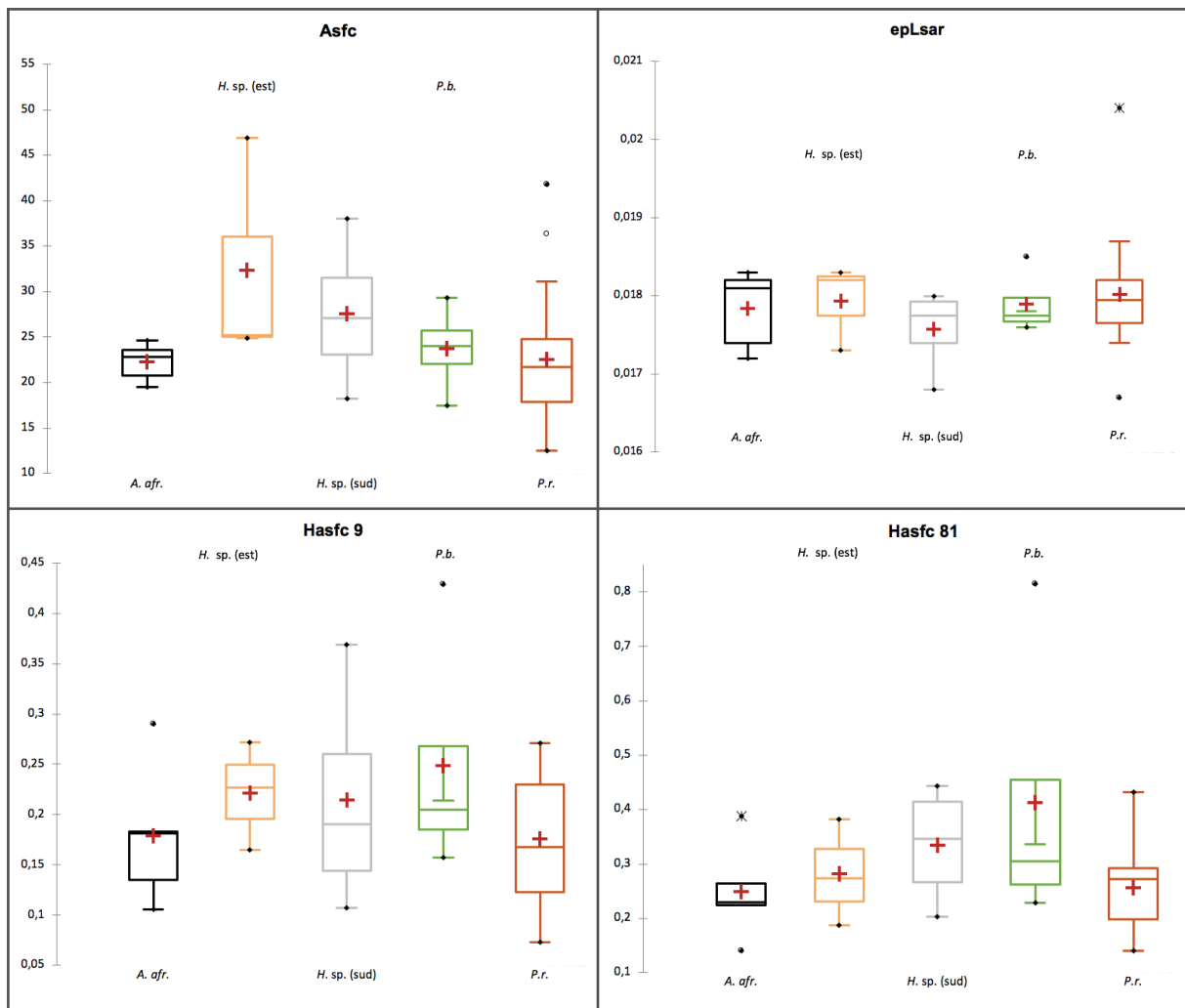


Figure 10. Diagrammes en boîte des variables d'analyses fractales (SSFA : 'Scale sensitive fractal analysis'), par sous-échantillons (*Australopithecus africanus*, *A.afr.*; *Homo sp.* d'Afrique de l'est, *H. sp. (est)*; *Homo sp.* d'Afrique du sud, *H. sp. (sud)*; *Paranthropus boisei*, *P.b.*; *Paranthropus robustus*, *P.r.*).
La complexité Asfc ; l'anisotropie epLsar, l'hétérogénéité de la complexité HASfc 9 et HASfc 81.

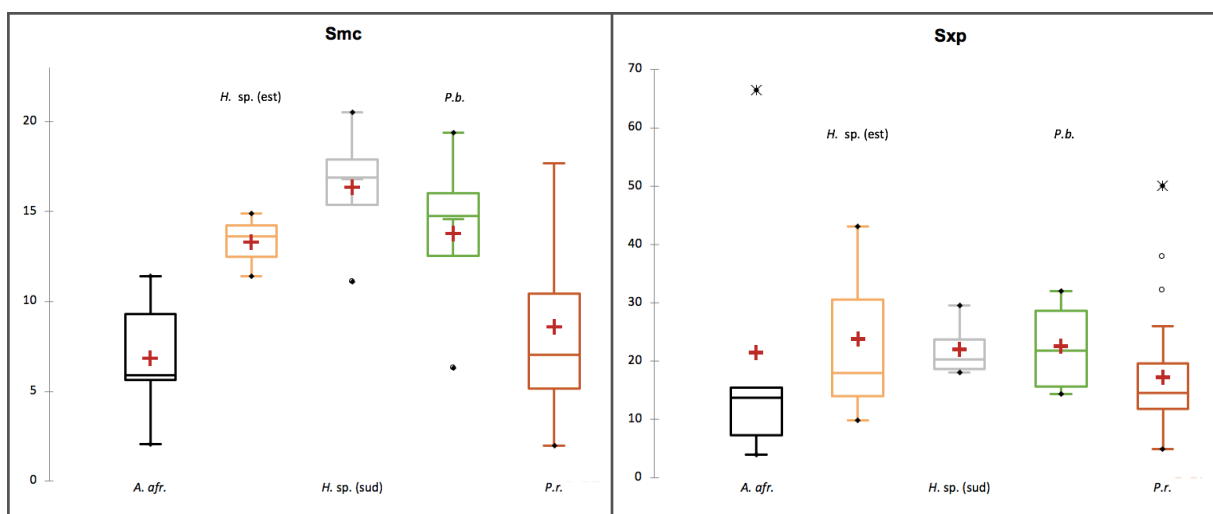


Figure 11. Diagrammes en boîte des variables fonctionnelles de surface (d'analyses fractale, SSFA et ISO), par sous-échantillons (*Australopithecus africanus*, *A.afr.*; *Homo sp.* d'Afrique de l'est, *H. sp. (est)*; *Homo sp.* d'Afrique du sud, *H. sp. (sud)*; *Paranthropus boisei*, *P.b.*; *Paranthropus robustus*, *P.r.*).
L'échelle maximale de complexité, Smc ; la hauteur de pics extrêmes, Sxp.

Paramètres ISO

Parmi les paramètres ISO, la **distribution de la rugosité Ssk** permet d'observer différents groupements sur le graphique en nuage de points (An. 3) avec des valeurs positives ou négatives (Fig. 12). Les premiers représentants du genre *Homo* ont une surface avec plus de creux que de crêtes, à l'exception d'OH13. Les paranthropes ont des valeurs de surfaces Ssk négatives ; avec plus de crêtes que de creux par rapport à la rugosité moyenne. KNM-WT37100 a des valeurs positives, dont plus de pics que de creux.

La **déviatiion de la rugosité (Sa** — Fig. 12) des premiers représentants du genre *Homo* est plus importante, tout comme sa dispersion (surtout les spécimens d'Afrique du sud). *Paranthropus boisei* a des valeurs moyennes semblables aux premiers représentants du genre *Homo*. Alors que les valeurs de *Paranthropus robustus* et *Australopithecus africanus* ont des moyennes similaires, la dispersion des mesures est plus importante chez *Australopithecus africanus*. La moyenne des distances des **points extrêmes de surface (Sz** — Fig. 12) est plus importante chez les représentants du genre *Homo* d'Afrique du sud. Le genre *Paranthropus* présente des distances entre les points extrêmes de leur surface les plus importantes. Mais la variation des hauteurs des points extrêmes est plus forte pour les sous-échantillons d'Afrique de l'est. C'est aussi le cas pour la variation de la **hauteur maximale de pics (Sp** — Fig. 12). La **hauteur des pics extrêmes (Sxp** — Fig. 11) est plus variable chez les spécimens du genre *Homo* d'Afrique de l'est, avec OH13 qui est la valeur la plus forte. *Paranthropus robustus* a en moyenne les valeurs les plus faibles, mais on observe trois spécimens aux valeurs plus élevées : SK89, SK102, SK1. Les moyennes des mesures de **surface des pentes (Sdq** — Fig. 13) suivent le même profil que les moyennes de **Sz**. Le genre *Homo* a des surfaces en moyenne plus importantes mais aussi avec la dispersion la plus variée. Alors que *Paranthropus robustus* a la surface de pente la moins forte et la moins variable, derrière *Australopithecus africanus*.

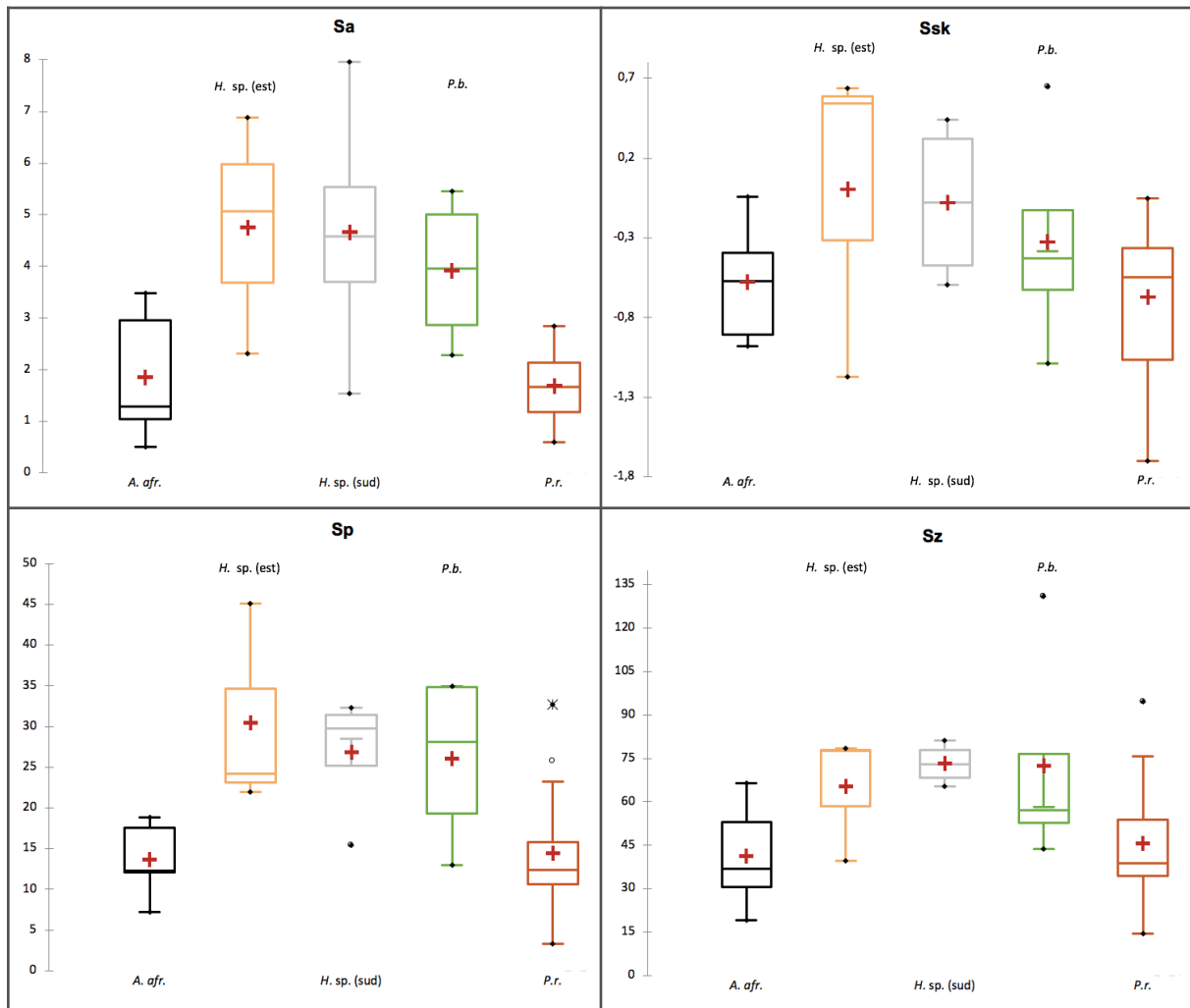


Figure 12. Diagrammes en boîte des variables ISO fonctionnelles, par sous-échantillons (*Australopithecus africanus*, *A.afr.* ; *Homo* sp. d’Afrique de l’est, *H. sp. (est)* ; *Homo* sp. d’Afrique du sud, *H. sp. (sud)* ; *Paranthropus boisei*, *P.b.* ; *Paranthropus robustus*, *P.r.*). La distribution de la rugosité, Ssk ; la déviation de la rugosité, Sa ; la hauteur maximale de pics, Sp ; les points extrêmes de surface Sz.

La **superficie de la surface usée (Sdr)**— Fig. 13) des spécimens du genre *Homo* est plus importante, avec des valeurs supérieures aux autres groupes chez les spécimens d’Afrique de l’est. Les *Australopithecus africanus* ont une surface usée très peu variable. Les paranthropes se situent entre les *Australopithecus africanus* et les premiers représentants du genre *Homo*. Ces derniers ont quant à eux une superficie de surface (**Sdr**) usée très variable. De plus, les *Paranthropus boisei* sont en moyenne plus usés que les *Paranthropus robustus*.

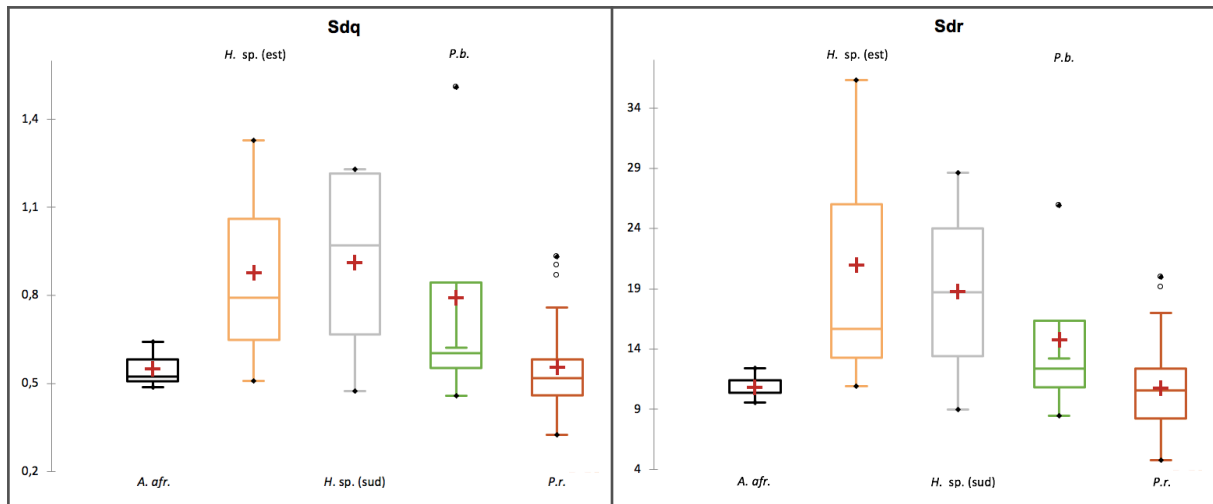


Figure 13. Diagrammes en boîte des variables ISO d’amplitude, par sous-échantillons (*Australopithecus africanus*, *A.afr.* ; *Homo* sp. d’Afrique de l’est, *H. sp. (est)* ; *Homo* sp. d’Afrique du sud, *H. sp. (sud)* ; *Paranthropus boisei*, *P.b.* ; *Paranthropus robustus*, *P.r.*). La surface des pentes Sdq ; la superficie de la surface usée Sdr.

Les **volumes de vides de vallées (Vvv** — Fig. 14) des *Paranthropus robustus* sont plus variables que les représentants du genre *Homo* d’Afrique du sud, mais sont légèrement plus faibles en moyenne. Les spécimens d’Afrique de l’est ont un volume de trous plus variables, avec les valeurs et la dispersion des valeurs les plus importantes chez les représentants du genre *Homo*. *Australopithecus africanus* a un volume de creux moins important que les trois autres groupes en moyenne.

Le **volume moyen des creux (Sdv** — Fig. 15) a une distribution similaire.

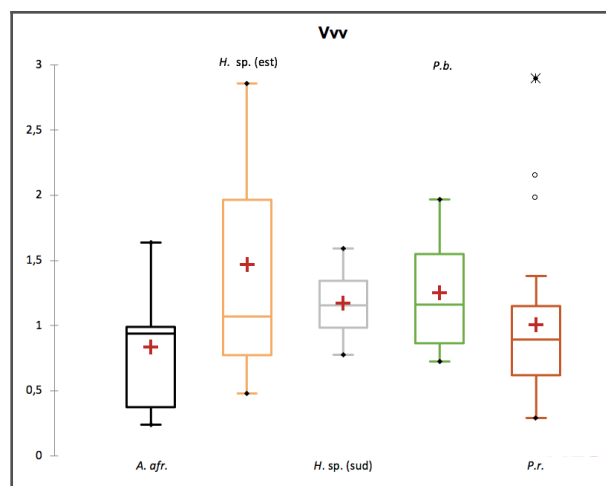


Figure 14. Diagrammes en boîte d’une variable fonctionnelle de volume ISO, par sous-échantillons (*Australopithecus africanus*, *A.afr.* ; *Homo* sp. d’Afrique de l’est, *H. sp. (est)* ; *Homo* sp. d’Afrique du sud, *H. sp. (sud)* ; *Paranthropus boisei*, *P.b.* ; *Paranthropus robustus*, *P.r.*). Le volumes de vide de vallées, Vvv.

Les **surfaces des principaux creux (S5v)** des spécimens des *Paranthropus boisei* sont les surfaces les plus profondes, mais ont une valeur médiane plus faible que les représentants du genre *Homo* d’Afrique du sud. Les spécimens attribués au genre *Homo* en Afrique de l’est aux ont des surfaces de creux plus importantes que les *Paranthropus robustus*. La dispersion des profondeurs des creux principaux des surfaces de paranthropes est plus importante, surtout *Paranthropus boisei*. L’**aire moyenne des creux de la forme totale de la surface (Sda)** est similaire pour les cinq groupes. Les représentants du genre *Homo* d’Afrique du sud ont des aires moins importantes et les *Paranthropus robustus* ont les aires de creux les plus variables.

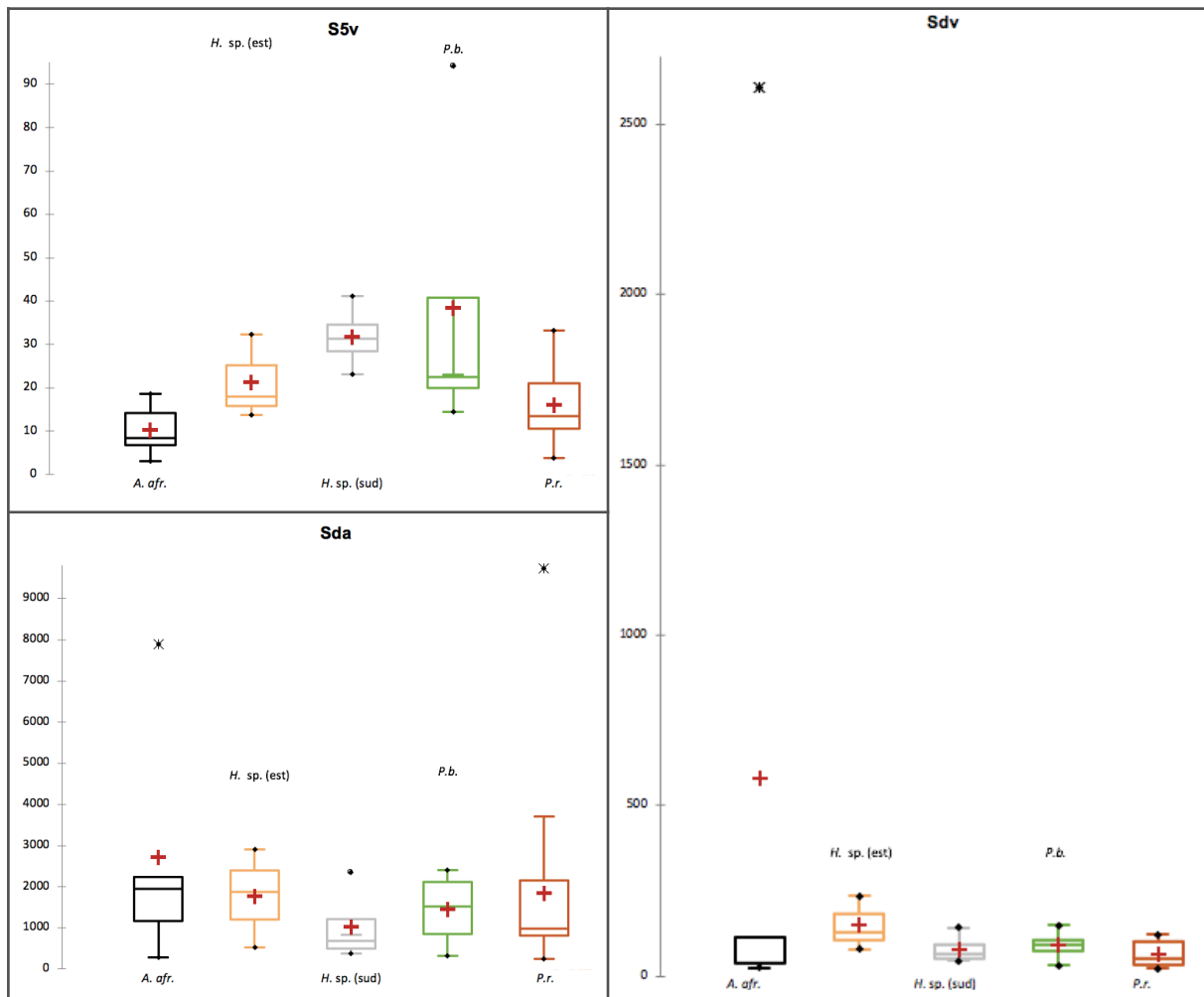


Figure 15. Diagrammes en boîte de variables ISO de forme, par sous-échantillons (*Australopithecus africanus*, *A.afr.* ; *Homo* sp. d’Afrique de l’est, *H. sp. (est)* ; *Homo* sp. d’Afrique du sud, *H. sp. (sud)* ; *Paranthropus boisei*, *P.b.* ; *Paranthropus robustus*, *P.r.*). Le surfaces des principaux creux, S5v ; L’aire moyenne des creux de la forme totale de la surface, Sda ; le volume moyen des creux Sdv.

6.4. Comparaison des hominines Plio-Pléistocènes africains

6.4.1. Les différences entre les Paranthropus et les premiers représentants du genre Homo

Pour comparer les différences entre les premiers représentants du genre *Homo* (n=7) et les paranthropes (n=26) un test de Mann-Whitney par variable est effectué. Il y a des différences entre les deux groupes si la p-value est inférieur à 0,05.

Des différences significatives sont observables pour sept variables de rugosité (Tab. 6) : la complexité (**Asfc** : p=0,03), l'échelle de complexité maximale (**Smc** : p=0,01), la hauteur maximale d'un pic (**Sp** : p=0,007), la hauteur moyenne des distances de dix points de surface (**Sz** : p=0,01), la moyenne des pentes de surface (**Sdq** : p=0,04), la superficie de la surface usée (**Sdr** : p=0,02) et la hauteur des cinq principaux creux de la surface (**S5v** : p=0,02) et la rugosité (**Sa** : p=0,005) sont significativement différents en fonction des deux genres.

Asfc	epLsar		Smc		HAsfc 9		
U	42	U	107,5	U	35,5	U	69,5
U (normalisé)	-2,13614042	U (normalisé)	0,70671737	U (normalisé)	-2,42222483	U (normalisé)	-0,92492678
Espérance	91	Espérance	91	Espérance	91	Espérance	91
Variance (U)	515,494318	Variance (U)	512,564394	Variance (U)	515,580492	Variance (U)	515,494318
p-value	0,03266797	p-value	0,47974213	p-value	0,0154258	p-value	0,355004
alpha	0,05	alpha	0,05	alpha	0,05	alpha	0,05
HAsfc 81	Ssk		Sp		Sz		
U	68	U	52	U	30	U	34
U (normalisé)	-0,99099298	U (normalisé)	-1,6954157	U (normalisé)	-2,66422467	U (normalisé)	-2,48807758
Espérance	91	Espérance	91	Espérance	91	Espérance	91
Variance (U)	515,494318	Variance (U)	515,666667	Variance (U)	515,666667	Variance (U)	515,666667
p-value	0,32168901	p-value	0,08999659	p-value	0,0077166	p-value	0,01284357
alpha	0,05	alpha	0,05	alpha	0,05	alpha	0,05
Sxp	Sdq		Sdr		Vvv		
U	58	U	44	U	39	U	67
U (normalisé)	-1,43131467	U (normalisé)	-2,04770987	U (normalisé)	-2,26827281	U (normalisé)	-1,03529674
Espérance	91	Espérance	91	Espérance	91	Espérance	91
Variance (U)	515,580492	Variance (U)	515,666667	Variance (U)	515,494318	Variance (U)	515,235795
p-value	0,15234005	p-value	0,04058844	p-value	0,02331258	p-value	0,30053035
alpha	0,05	alpha	0,05	alpha	0,05	alpha	0,05
S5v	Sda		Sdv		Sa		
U	38,5	U	110	U	52	U	28
U (normalisé)	-2,29010347	U (normalisé)	0,81468027	U (normalisé)	-1,6954157	U (normalisé)	-2,75229821
Espérance	91	Espérance	91	Espérance	91	Espérance	91
Variance (U)	515,580492	Variance (U)	515,666667	Variance (U)	515,666667	Variance (U)	515,666667
p-value	0,02201532	p-value	0,41525535	p-value	0,08999659	p-value	0,00591786
alpha	0,05	alpha	0,05	alpha	0,05	alpha	0,05

Table 6. Test de Mann-Whitney pour différencier les surfaces des spécimens attribués aux premiers représentants du genre *Homo* et ceux attribués à *Paranthropus*.

6.4.2. Les différences entre les situations géographiques des individus

Pour analyser les différences entre les situations géographiques des spécimens de chaque genre, deux tests de Mann-Whitney sont faits indépendamment.

Aucune différence significative n'est détectée entre les premiers représentants du genre *Homo* d'Afrique de l'est et les premiers représentants du genre *Homo* d'Afrique du sud (Tab. 7).

Entre *Paranthropus boisei* et *Paranthropus robustus* (Tab. 8), il y a des différences significatives pour les variables de rugosité **Sa** ($p=0,004$) et de hauteur maximale de pic **Sp** ($p=0,03$).

Asfc		epLsar		Smc		HAsfc 9	
U	8	U	9	U	3	U	8
U (normalisé)	0,53033009	U (normalisé)	0,88388348	U (normalisé)	-0,88388348	U (normalisé)	0,53033009
Espérance	6	Espérance	6	Espérance	6	Espérance	6
Variance (U)	8	Variance (U)	8	Variance (U)	8	Variance (U)	8
p-value	0,59588309	p-value	0,37675912	p-value	0,37675912	p-value	0,59588309
alpha	0,05	alpha	0,05	alpha	0,05	alpha	0,05
HAsfc 81		Ssk		Sp		Sz	
U	3	U	8	U	6	U	6
U (normalisé)	-0,88388348	U (normalisé)	0,53033009	U (normalisé)	0	U (normalisé)	0
Espérance	6	Espérance	6	Espérance	6	Espérance	6
Variance (U)	8	Variance (U)	8	Variance (U)	8	Variance (U)	8
p-value	0,37675912	p-value	0,59588309	p-value	1	p-value	1
alpha	0,05	alpha	0,05	alpha	0,05	alpha	0,05
Sxp		Sdq		Sdr		Vvv	
U	4,5	U	7	U	7	U	6
U (normalisé)	-0,35675303	U (normalisé)	0,1767767	U (normalisé)	0,1767767	U (normalisé)	0
Espérance	6	Espérance	6	Espérance	6	Espérance	6
Variance (U)	7,85714286	Variance (U)	8	Variance (U)	8	Variance (U)	8
p-value	0,7212767	p-value	0,8596838	p-value	0,8596838	p-value	1
alpha	0,05	alpha	0,05	alpha	0,05	alpha	0,05
S5v		Sda		Sdv		Sa	
U	2	U	8	U	10	U	7
U (normalisé)	-1,23743687	U (normalisé)	0,53033009	U (normalisé)	1,23743687	U (normalisé)	0,1767767
Espérance	6	Espérance	6	Espérance	6	Espérance	6
Variance (U)	8	Variance (U)	8	Variance (U)	8	Variance (U)	8
p-value	0,21592494	p-value	0,59588309	p-value	0,21592494	p-value	0,8596838
alpha	0,05	alpha	0,05	alpha	0,05	alpha	0,05

Table 7. Test de Mann-Whitney pour différencier les surfaces des spécimens attribués aux premiers représentants du genre *Homo*, d'Afrique de l'est et d'Afrique du sud.

Asfc		epLsar		Smc		HAsfc 9	
U		55		39		67	
U (normalisé)	0,74645775	U (normalisé)	-0,32101057	U (normalisé)	1,59900537	U (normalisé)	0,95956727
Espérance	44	Espérance	44	Espérance	44	Espérance	44
Variance (U)	197,864615	Variance (U)	196,510769	Variance (U)	198	Variance (U)	197,932308
p-value	0,45539094	p-value	0,74820238	p-value	0,10981941	p-value	0,33727305
alpha	0,05	alpha	0,05	alpha	0,05	alpha	0,05
HAsfc 81		Ssk		Sp		Sz	
U		62		56		74	
U (normalisé)	1,24409625	U (normalisé)	0,81726941	U (normalisé)	2,09647371	U (normalisé)	1,74113918
Espérance	44	Espérance	44	Espérance	44	Espérance	44
Variance (U)	197,864615	Variance (U)	198	Variance (U)	198	Variance (U)	198
p-value	0,21346414	p-value	0,41377448	p-value	0,03604019	p-value	0,08165918
alpha	0,05	alpha	0,05	alpha	0,05	alpha	0,05
Sxp		Sdq		Sdr		Vvv	
U		61		62		62,5	
U (normalisé)	1,17260394	U (normalisé)	1,24367085	U (normalisé)	1,27964186	U (normalisé)	0,96022428
Espérance	44	Espérance	44	Espérance	44	Espérance	44
Variance (U)	198	Variance (U)	198	Variance (U)	197,864615	Variance (U)	197,661538
p-value	0,24095467	p-value	0,21362073	p-value	0,20067112	p-value	0,33694235
alpha	0,05	alpha	0,05	alpha	0,05	alpha	0,05
S5v		Sda		Sdv		Sa	
U		69		47		58	
U (normalisé)	1,74113918	U (normalisé)	0,17766726	U (normalisé)	0,95940322	U (normalisé)	2,80714277
Espérance	44	Espérance	44	Espérance	44	Espérance	44
Variance (U)	198	Variance (U)	198	Variance (U)	198	Variance (U)	198
p-value	0,08165918	p-value	0,8589843	p-value	0,33735565	p-value	0,00499831
alpha	0,05	alpha	0,05	alpha	0,05	alpha	0,05

Table 8. Test de Mann-Whitney pour différencier les surfaces des spécimens attribués à *Paranthropus boisei* et ceux attribués à *Paranthropus robustus*.

6.5. Microrugosité Altisurf versus microscopie confocale de la littérature

Les résultats de Ungar, et al. (2012) et Peterson, et al. (2018) nous permettent de comparer les données obtenues au terme de notre étude. Les *Paranthropus robustus* sont les seuls spécimens en commun dans les trois études. Ungar, et al. (2012) présente les moyennes et écarts-types des spécimens n=9 de Swartkars étudiés par Scott, et al. (2005). Peterson (2018) étudie 66 spécimens de Drimolen (n=12), Kromdraai B (n=4, du membre 3) et Swartkrans (membre 1HR ; n=, du membre 1LB ; n=, du membre 2 ; et n= du membre 3). Nous avons 18 individus en commun avec l'étude de Peterson : SK1, SK5, SK6, SK 84, SK102, SK825, SK832, SK834, SK835, SK837, SK838, SK846a, SK3976, SKw5, SKW3114, SKw4767, SKx3355, SKx5013 et SKx5023. Les données disponibles sont les moyennes des valeurs mesurées, par taxon, les médianes et les écarts-types.

Alors que l'on a analysé les mêmes variables que Peterson *et al.* 2018 (sauf Sa), Ungar *et al.* (2012) s'est concentré sur les paramètres SSFA, excluant HASfc 81.

Les seules données qui sont comparables entre les études sont celles des variables d'hétérogénéité, de complexité et de l'échelle maximale de complexité (Tab. 9). Les données de l'échelle de complexité maximale de *Paranthropus robustus* sont presque identiques entre nos données et les résultats de Peterson *et al.* (2018), excepté l'écart-type.

P. robustus				
Juliette Henrion 2019 (n=26)	Asfc	epLsar	Smc	Hasfc9
Moyenne	22,69	0,018	9,4	0,1873
Médiane	21,9	0,0179	7,305	0,1875
Écart-type	6,619	0,0006	5,812	0,076
Peterson <i>et al.</i> 2018 (n=65)				
Moyenne	0.957	2.983 10 ³	9.240	0.456
Médiane	0.846	2.743 10 ³	4.675	0.417
Écart-type	0.459	1.219 10 ³	16.782	0.180
Ungar <i>et al.</i> 2012 (n=9)				
Moyenne	3.54	0.0020	0.22	1.05
Écart-type	1.45	0.0005	0.05	0.56

Table 9. Tableau comparatif des données descriptives (moyennes, médianes et écarts-types) des analyses de cette étude avec les résultats des mesures faites au microscope confocal, de Peterson *et al.* 2018 et Ungar *et al.* 2012.

Les mesures sont quantitativement différentes entre les analyses au microscope confocal et celles au microrugosimètre. L'hétérogénéité des surfaces (HASfc) et l'anisotropie (epLsar) pourraient être comparables entre nos résultats et Ungar, et al. (2012). Peterson a des données plus élevées pour ces variables.

Enfin, la complexité (Asfc) et l'échelle maximale de complexité (Smc) sont fortement différentes. Les données d'Ungar *et al.* (2012) et Peterson *et al.* (2018) sont beaucoup plus faibles que les nôtres. Cette différence est attribuée aux différentes échelles de mesures. À une échelle réduite (Ungar *et al.* 2012 ; Peterson *et al.* 2018) la forme de la facette n'est pas visible, ainsi les mesures sont faites sur une surface plate, analysant uniquement la morphologie des micro-usures. Pour les mesures de microrugosimétrie, l'échelle plus grossière nous permet d'analyser les micro-usures mais également la forme de la facette d'émail.

7. DISCUSSIONS

7.1. Discussion des méthodes

7.1.1. Traitement des acquisitions

Les filtres de rugosité sont efficaces lorsqu'ils sont appliqués à des échelles plus fines (surfaces de 276x204 μm , mesurées avec un pas de 0,2 μm ; e.g., Scott *et al.* 2005, Prideaux *et al.* 2009, Ungar *et al.* 2012 ; Peterson *et al.* 2018). D'après Arman *et al.* (2016), le type de filtre gaussien, similaire aux corrections que l'on a testées, a un impact significatif sur les données de complexité $Asfc$, mais pas d'anisotropie (epLsar). Les autres variables de rugosité ne sont pas testées mais ils concluent que les filtres et les traitements des surfaces améliorent la lecture de la rugosité. Les filtres modifient : la complexité $Asfc$ ($p < 0,0001$), l'échelle de complexité maximale Smc ($p=0,006$) et la rugosité Sa ($p < 0,0001$). Les valeurs témoignant des proportions des surfaces usées Sdq ($p < 0,0001$) et Sdr ($p < 0,0001$) sont significativement différentes, comme les variables de hauteur de la rugosité (Sp , Sz , Vvv et Sda , $p < 0,0001$; Sxp , $p=0,011$). Néanmoins l'anisotropie et l'hétérogénéité de la complexité ne diffèrent pas significativement. Il en est déduit que le filtre réduit l'épaisseur et l'altitude des surfaces, à la fois des usures et des artefacts, mais que la morphologie de la rugosité reste identique (les micro-usures et leur répartition sur la surface).

La correction de surface est observable par les reconstructions photographiques et 3D. Le bruit moyen des surfaces est atténué, proportionnellement à son importance initiale. Les surfaces avec le plus d'artefacts de mesures ne peuvent pas être corrigées entièrement. L'augmentation du degré de correction du filtre lisserait non seulement le bruit mais également les micro-usures dentaires, en réduisant davantage les écarts en z. Dans notre protocole les micro-usures de surfaces seraient effacées, car elles ont des altitudes moindres par rapport à la morphologie de la surface totale mesurée.

7.1.2. Compréhension des variables de rugosité

La différence des échelles de mesure influence les analyses de la rugosité par rapport à la forme de la zone mesurée. À une échelle plus fine, la zone mesurée est réduite et la forme de la surface n'influence pas les mesures de micro-rugosité (Scott *et al.* 2005 ; Brown *et al.*

2018). Nos analyses de surfaces prennent en compte la forme (d'une surface redressée). La rugosité générale est ainsi différenciée de la micro-rugosité. Le paramètre **Sa** permet de valider ou de contraster les interprétations des autres.

La complexité **Asfc** est corrélée aux moyennes des pentes de la surface **Sdq** et à la superficie de la surface usée **Sdr**. La hauteur des pics extrêmes **Sxp** est corrélée aux variables de creux (**Vvv** et **S5v**) et la complexité **Sa**. C'est un paramètre ISO qui n'est pas utilisé dans la littérature sur les régimes alimentaires des hominines fossiles, mais dans la dentisterie, notamment dans l'étude des effets acides sur l'émail (e.g. Mullan *et al.* 2017, 2018). Il n'est pas corrélé à la distribution des creux de surfaces (**Ssk**) ni à la direction des usures (epLsar). Néanmoins, il est très corrélé aux paramètres de hauteur et de creux et à l'échelle maximale de complexité (**Smc**), il l'est un peu moins avec la complexité (**Asfc**) et l'hétérogénéité (**HAsfc9**). Les mesures des surfaces Altisurf sont alors pertinentes pour la description des micro-usures : malgré une échelle plus grossière, les variables reflètent significativement les différentes surfaces.

7.1.3. Différences des méthodes : microrugosimètre et microscopes confocaux

Les différences des valeurs de rugosité sont dues aux échelles de mesures différentes. Le protocole suivi par l'équipe d'Ungar (Scott *et al.* 2005 ; Ungar *et al.* 2012) travaille à des échelles beaucoup plus fines et analyse les usures sur une zone plus petite. Nous analysons la rugosité d'une surface de 0,7 mm contre une zone de 276 sur 204 μm (divisée en quatre analyses de 138 sur 102 μm), d'après Ungar *et al.* (2012) et Peterson *et al.* (2018). Le pas que l'on utilise est de 1 μm contre 0.2 μm en moyenne pour Ungar et Peterson, mais une résolution z identique (5 nm). Le profil de rugosité change avec l'échelle d'observation : même si l'hétérogénéité et la proportion des usures de surfaces (**Ssk**) semblent être comparables malgré le changement d'échelle. Le modèle de base que l'on observe sur la facette d'usure semble se retrouver sur différentes parties de cette facette, aux échelles plus fines. Les données d'altitude des usures sont différentes, et plus importantes aux échelles plus grossières. Aux échelles plus fines, elles permettent de différencier les formes (tailles et profondeurs) précises d'usures, alors qu'aux échelles plus grossières c'est la rugosité de la

zone qui est analysée (e.g. Brown *et al.* 2018). Nous verrons alors si ces différences d'échelles de mesure entraînent d'autres interprétations des régimes alimentaires.

Nous remarquons également des modifications des surfaces mesurées aux microscopes confocaux qui ne sont pas précisées dans leurs protocoles : notamment des filtrages et rebouchages de points non mesurés.

7.2. Discussion sur les régimes alimentaires

L'ensemble des données et les tests effectués sur les variables de rugosité nous permettent de faire une première synthèse sur les caractéristiques de la micro-rugosité des spécimens de notre échantillon. Les données brutes, les tests de différences entre les sous-échantillons et les tests de corrélation des variables par sous-échantillon sont synthétisés pour interpréter les régimes alimentaires des spécimens étudiés. Les différences significatives entre les représentants du genre *Homo* et les paranthropes sont d'abord interprétés afin d'identifier les différences de régimes alimentaires parmi les individus de notre échantillon. Ensuite, les différences de régimes alimentaires entre les situations géographiques sont discutés par genres.

Alors que la complexité (Asfc) et l'anisotropie (epLsar) sont utilisés pour donner des indices sur la nature dure ou bien résistante des aliments mastiqués, les autres paramètres nous permettent de les préciser grâce une compréhension des variables de formes et hauteurs des surfaces.

7.2.1. Interprétations des régimes alimentaires des paranthropes et spécimens du genre *Homo* de l'échantillon

Les spécimens du genre *Homo* et les paranthropes peuvent présenter des surfaces très complexes (Asfc près de 40), mais les valeurs de complexité de ces deux groupes sont différentes (Asfc : $p=0,03$). Les spécimens attribués au genre *Homo* sont plus complexes que les paranthropes, ils intègrent alors plus d'éléments durs et/ou friables dans leur régime alimentaire. La différence ($p=0,01$) de l'échelle de complexité maximale (Smc) entre ces genres soutiennent l'argument de la complexité (Smc). Cette variable mesure le point le plus

abrupt de la courbe de complexité à l'échelle la plus précise : c'est un argument qui soutient l'incorporation de nourriture dure dans le régime des spécimens du genre *Homo*. Néanmoins les valeurs de leurs variables de complexité sont très dispersées (H : sd = 9,7, P : sd=7,8).

Les variables corrélées ($p < 0,05$) à la complexité indiquent également une consommation de nourritures assez dures. La **rugosité (Sa)** est une variable ISO mesurant la complexité, par la déviation des micro-reliefs de surface. Les premiers représentants du genre *Homo* sont plus rugueux, ce qui nous conforte dans l'hypothèse de l'incorporation d'éléments plus durs dans leur régime par rapport aux paranthropes. La **superficie de la surface usée (Sdr)** peut être considérée de la même façon. Elle est calculée avec le taux de surface supplémentaire par rapport à un plan moyen. Les nourritures dures sont susceptibles de créer des enlèvements d'émail ou des déformations importantes (Lucas 2004) alors que les nourritures abrasives et résistantes réduisent la surface totale avec moins de complexité car ils créent des usures moins larges.

Le dernier paramètre significativement différent ($p = 0,02$) entre les deux genres est la **hauteur des principaux creux (S5v)**. Alors que les représentants du genre *Homo* ont en moyenne les hauteurs de creux les plus élevées, les valeurs extrêmes des paranthropes rentrent dans leur variabilité. On suppose que sur une alimentation moins dure, certains spécimens attribués aux paranthropes ont consommé occasionnellement des nourritures dures demandant plus de stress de fracturation.

Les **points extrêmes de surface (Sz)** et la **hauteur maximale de pics (Sp)** sont importants et très variables chez les premiers représentants du genre *Homo*. La dispersion des points extrêmes de surfaces de paranthropes sont assez variables également. Ce qui mène aux mêmes conclusions que pour **S5v**.

L'anisotropie $epLsar$ est plus variable chez les paranthropes. Ils ont les surfaces les plus importantes. Certains spécimens ont alors consommé des nourritures résistantes susceptibles de laisser une striation de surface parallèle.

7.2.2. *Les premiers représentants du genre Homo d'Afrique du sud et d'Afrique de l'est*

En comparant les variables de rugosité différentes entre les paranthropes et les premiers représentant du genre *Homo*, l'incorporation de nourriture assez dure dans le régime alimentaire des spécimens attribués à *Homo* est attestée. Contrairement aux paranthropes, la concentration de nourritures dures dans leur régime semble plus importante. Cet apport est néanmoins variable. Aucune différence significative n'est attestée entre les individus d'Afrique de l'est et d'Afrique du sud, nous interprétons et décrivons les régimes alimentaires des spécimens d'Afrique de l'est et d'Afrique du sud avec les résultats des diagrammes en boîtes.

Les sous-échantillons au sein du genre *Homo* ont effectivement une **complexité Asfc** en moyenne identique, et autant de creux que de pics sur leur surface. Les spécimens d'Afrique de l'est tendent à être plus complexes avec plus de creux ($Ssk > 0$). La variation du volume des vides est plus importante à l'est.

Le **volume de vides (Vvv)** de la surface est alors très variable à l'est, avec des valeurs importantes, mais les spécimens d'Afrique du sud sont compris dans cette variation. Pour les différencier, on note que les spécimens d'Afrique de l'est ont une superficie de la surface usée (**Sdr**) similaire mais des variables de hauteurs (**Sz, Sp, Sxp**) en moyenne des aires de creux (**Sda**) et surface des pentes (**Sdq**) plus importantes.

Les aliments consommés seraient similaires mais pas dans les mêmes proportions. Les valeurs d'hétérogénéité (**HAsfc 9 et 81**) plus importantes chez des spécimens du genre *Homo* d'Afrique du sud, appuyant cette interprétation. La dispersion des valeurs d'hétérogénéité est légèrement plus forte avec **81** mais beaucoup plus avec **9** pour les spécimens du sud. La variation des orientations des usures (**epLsar**) est plus élevée à l'est, mais la dispersion de la variation de rugosité est équivalente.

7.2.3. *Les Paranthropes*

D'après leurs comparaisons aux spécimens du genre *Homo*, les paranthropes incorporent plus de nourritures résistantes à leurs régimes alimentaires que les représentants

du genre *Homo*, et consomment moins de nourritures dures. Grâce aux descriptions précédentes et notamment grâce à l'hétérogénéité de la complexité (HASfc 9 et 81) importante de ces spécimens, on peut interpréter leur régime alimentaire comme tendre et résistant avec des aliments durs voir très durs introduits dans leur régime alimentaire.

La complexité des surfaces est en moyenne similaire mais l'échelle maximale de complexité est significativement plus importante chez *Paranthropus boisei*. *Paranthropus robustus* a une complexité (Asfc) plus variée (et significativement différente : $p=0,03$). Cette différence est attestée par les autres variables de complexité de ces deux taxons. La variable de superficie de la surface usée (Sdr : $p=0,02$) a des valeurs plus dispersées également mais elles sont plus importantes chez *Paranthropus boisei*. Les *Paranthropus boisei* ont les surfaces les plus rugueuses ($p=0,005$), avec un volume et des hauteurs d'usures plus importants.

La variation des valeurs des différentes variables est plus importante chez *Paranthropus robustus*. Ce taxon a des surfaces moins complexes avec des surfaces plus homogènes (HASfc) ; on peut en déduire une consommation de nourritures plus tendres voire abrasives (epLsar : surfaces les plus isotropiques) ainsi que des régimes composés de nourritures dures de façon régulière. *Paranthropus boisei* semble consommer beaucoup de nourritures dures. Ce taxon peut consommer des aliments nécessitant des forces de fracture exceptionnelles.

7.2.4. Comparaison des modèles de régimes alimentaires avec la littérature

7.2.4.1. Le régime alimentaire des représentants du genre Homo

La morphologie des micro-usures des surfaces des spécimens attribués au premiers représentants genre *Homo* analysée est similaire à celle décrite dans les travaux précédents (e.g. Ungar et Sponheimer, 2011; Ungar *et al.* 2012 ; Pérez- Pérez *et al.* 2018). Ceux-ci démontrent qu'ils ont une surface composée de petits trous, et une complexité plus faible que les primates non-humains actuels qui consomment des nourritures dures. Nous avons en effet des surfaces avec des petits trous (Waddle 1988 ; Walker et Shipman 1997 ; Ungar *et al.* 2006a), tels que KNM-ER 1813, nous amenant à confirmer que ces hominines pouvaient

avoir un régime varié avec une forte consommation de nourriture friable (tubercules). Ungar *et al.* (2006a) et Ungar et Scott (2009), présentent des *Homo habilis* comme des individus aux caractéristiques d'usures modérées consommant des nourritures dures ou résistantes en petite quantité. Certaines surfaces (KNM-ER 1813) ont beaucoup de trous mais une complexité moyenne.

Ungar *et al.* (2006a) avaient démontré le manque de différences entre les tailles d'usures chez les représentants du genre *Homo*, ce qui est également le cas pour notre échantillon. Nous n'avons pas de différences significatives entre les variables de rugosité.

Mais, les spécimens du genre *Homo* sont les plus complexes de notre échantillon. Des usures plus larges sont observées, surtout en Afrique du sud. En comparant qualitativement des surfaces aux usures larges comme SE255 ou SK27 aux *Lophocebus albigena* ou *Cebus apella* (Ungar, *et al.* 2006a) ; les représentants du genre *Homo* semblent consommer des aliments plus durs.

Les régimes des premiers représentants du genre *Homo* sont variables. Ils consommeraient des aliments d'une dureté et d'une résistance modérées, avec l'inclusion régulière d'aliments durs (graines, noix et certains tubercules).

7.2.4.2. Le régime des Paranthropes

Les *Paranthropus robustus* ont une complexité très variable d'après la littérature (Ungar et Sponheimer 2011) et ils peuvent avoir les surfaces les plus altérées (beaucoup de trous de largeurs différentes). Nous avons pu observer que seules les valeurs extrêmes de ce sous-échantillon sont supérieures aux représentants du genre *Homo*. La distribution des données de rugosité de ce taxon reste fortement variable (avec beaucoup de trous de largeurs différentes, des surfaces très usées ou presque lisses).

Paranthropus robustus a en moyenne des surfaces moins complexes (**Asfc**) et plus homogènes (**HAsfc**) que *Paranthropus boisei* dans notre échantillon. Certains ont des usures plus ou moins larges, mais aussi très peu usées avec une anisotropie presque unidirectionnelle (SK 102 — Fig. 16). Ungar *et al.* 2012, Daegling *et al.* 2013 et Pérez-Pérez *et al.* 2018

rapprochent ce type de surface aux folivores *Trachypithecus cristatus*, ou herbivores *Theropithecus gelada* (Ungar *et al.* 2010 ; El-Zaatari *et al.* 2005). On remarque que ces types de surfaces sont caractéristiques des *Paranthropus boisei* dans tous les papiers précédents : ils ont peu de micro-usures, ou bien des surfaces avec des rayures fines et une faible complexité (Ungar *et al.* 2008 ; Grine *et al.* 2012 ; Pérez-Pérez *et al.* 2018). Ils sont associés à une consommation de nourriture tendre et également à des aliments assez résistants. Ils émettent également l'hypothèse que d'autres éléments, même des aliments durs, n'étaient pas assez résistants pour impacter la surface de l'émail. Enfin, ils n'excluent pas la possibilité que l'échantillon mesuré ne soit peut être pas représentatif du régime de l'espèce (Ungar *et al.* 2012).

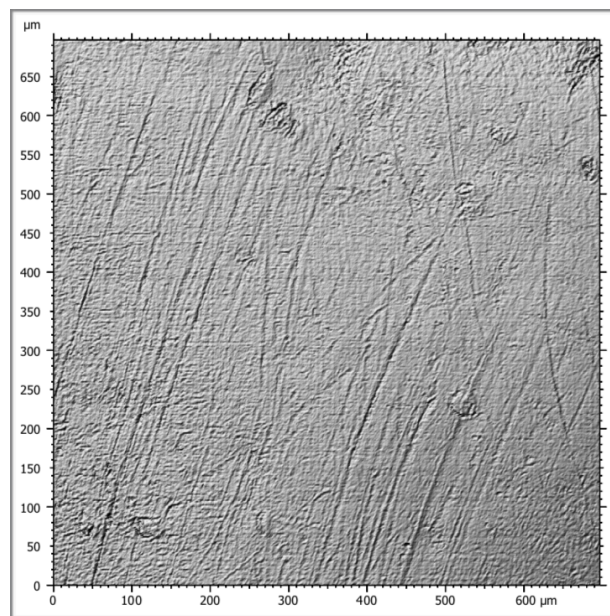


Figure 16. Reconstruction photographique de SK102, M1g, *Paranthropus robustus*, Swartkrans (Mb. 1 HR), Afrique du sud. Altisurf-Altimet®, C2RMF, Juliette Henrion ©. (Échelle : 0,7x0,7 mm)

Les spécimens attribués à *Paranthropus boisei* dans notre échantillon sont presque aussi complexes que les premiers représentants du genre *Homo*. KNM-WT 37100 a beaucoup de petits trous, KNM-WT 37747 a des gros trous de largeurs différentes, sur une surface globalement moins rugueuse et KNM-WT 37748 a des stries très larges (fig. 10).

La surface la plus usée présentée par Ungar *et al.* (2008) est KNM-WT 17400 (Nachukui, Ouest Turkana). Les autres *Paranthropus boisei* étudiés (Ungar, *et al.* 2008, 2012) sont les spécimens de Chemeron (n=2), de formations de l'est du lac Turkana (n=29), d'Olduvai (n=3), Peninj (n=1) et deux spécimens de l'ouest du lac Turkana (fig. 10).

Nous n'avons pas de spécimens en commun, mais nos spécimens viennent de la formation de Nachukui, à l'ouest du lac Turkana, comme l'individu le plus complexe de l'échantillon d'Ungar *et al.* (2008, 2012).

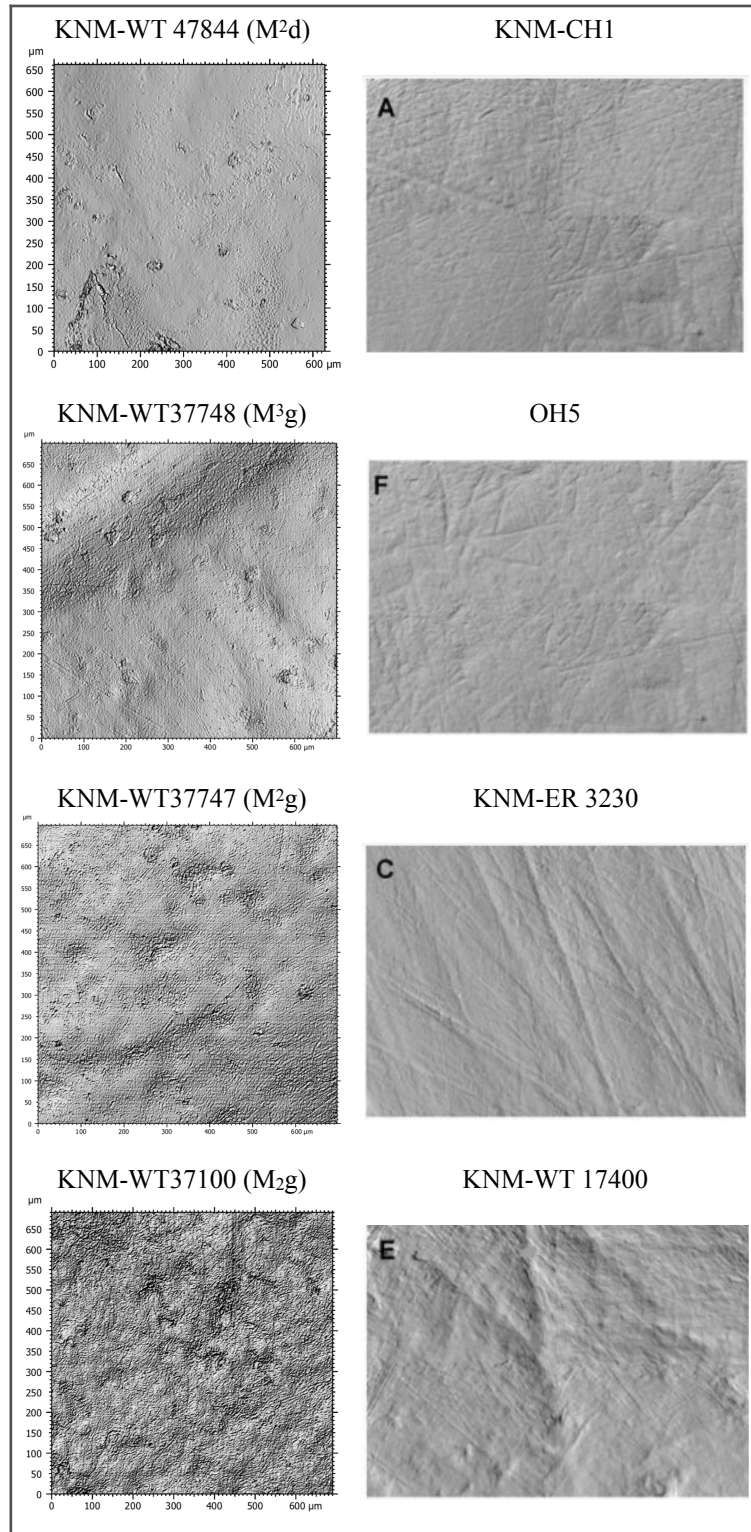


Figure 17. Comparaison des surfaces de micro-usures de spécimens attribués à *Paranthropus boisei*. À gauche : quatre reconstructions photographique de spécimens de notre échantillon, Altimet-Altisurf®, C2RMF, Juliette Henrion©. À droite : quatre surfaces acquises au microscope confocal, dans Ungar, *et al.* 2008. (Échelles : Altisurf (gauche) 0,7x0,7 mm ; Confocal (droite) 276 µm-204 µm)

Les paranthropes consommeraient des nourritures tendres (fruits), et incorporeraient occasionnellement des aliments durs à leurs régimes alimentaires (noix et tubercules).

Les surfaces les plus rugueuses de *P. robustus* sont associées à une consommation en **nourritures de repli** dures. Ungar *et al.* (2008) associent les usures de *P. robustus* à celles de *Lophocebus albigena*, une espèce consommant des graines et des noix en tant que nourriture de repli (Lambert *et al.* 2004 ; Ungar *et al.* 2008). Les spécimens attribués à *P. boisei* (surtout KNM-WT 37747 et 37100) de notre échantillon ont les mêmes usures que les *P. robustus* les plus complexes : ainsi elles pourraient être liées à une alimentation de repli en nourritures dures. La variation de la complexité de la rugosité est également prise en compte dans l'hypothèse de nourriture de repli. On a observé une grande variation des micro-usures de surface au sein du genre *Paranthropus*, ce qui supporte l'ajout occasionnel voire saisonnier de ce type de nourriture.

Les aliments de repli sont définis comme des aliments de pauvre qualité nutritive, consommés quand les aliments préférés ne sont pas disponibles (saisons et compétition) (Marshall *et al.* 2009 ; Marshall et Wrangham 2007). Les noix, les graines et les tubercules sont néanmoins très nutritifs : ce sont des sources de graisse et de protéines végétales (graines, noix) et également de fibres et de glucides (tubercules). Or, la difficulté d'accès et d'acquisition (en sous-sol ou dans une coquille) rendrait leur consommation plus occasionnelle.

Nous n'excluons pas le fait que ces nourritures dures peuvent être préférées par les paranthropes et qu'ils les consomment occasionnellement. De plus, la formation de Nachukui (sites de Kokiselei et Kalakodo de l'ouest du lac Turkana, Kenya) semble être une niche humide (faune de milieux humides: Prat *et al.* 2005), propice au développement de diverses plantes.

8. CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

8.1. Conclusion des méthodes

La microrugosimétrie Altimet-Altisurf est assez performante pour différencier les modèles de micro-usures des taxons : premiers représentants du genre *Homo*, *Paranthropus boisei* et *Paranthropus robustus*. L'ensemble des variables de rugosité utilisées permettent de caractériser les surfaces usées. L'utilisation de paramètres de forme et de volume permettent de différencier les micro-usures et leur morphologie, et ils précisent les quatre paramètres fractals (SSFA ; Sensitive-Scale Fractal Analysis).

Un bruit de mesure est ajouté à la surface ; un pas de 1 μm et une vitesse de mesure réduite semblent être optimaux pour la mesure des micro-usures malgré ce bruit. Le filtrage des artefacts de bruit réduit la hauteur totale de la micro-rugosité et une variable n'est pas mesurée. De plus, l'ajout du bruit systématique sur la surface varie trop faiblement pour pouvoir modifier nos résultats. Les mesures sont donc faites avec les surfaces non modifiées.

Un des questionnements au regard de l'efficacité de ce protocole de microrugosimétrie concernait l'impact de l'échelle de mesure sur l'analyse des micro-usures. La microscopie confocale utilise des échelles plus fines, permettant d'analyser la morphologie de la micro-rugosité de surface, sans être influencée par la forme de la facette sur la molaire étudiée. Sur une fenêtre de 0,7mm, le relief total de la surface d'émail analysée est pris en compte. La mesure d'une zone avec précision, sur la facette d'attrition, est possible grâce aux observations Hirox préalables.

Le paramètre S_a est choisi pour compléter les informations mesurées avec les variables de complexité et de hauteur, car il mesure la micro-rugosité sans les formes de la surface. Les résultats obtenus par cette variable rejoignent ceux de la complexité et sont corrélés aux paramètres de forme.

Enfin, l'interprétation des résultats obtenus par microrugosimétrie sont comparables aux interprétations des analyses au microscope confocal, utilisées dans la littérature. Les différences d'échelles de mesures ne nous permettent cependant pas de comparer les résultats

des variables mesurées. Néanmoins, les conclusions sur les régimes alimentaires des taxons étudiés sont similaires. On arrive notamment aux mêmes interprétations pour le régime des représentants du genre *Homo* et *Paranthropus robustus*.

8.2. Conclusion anthropologique

Les régimes alimentaires des représentants du genre Homo et de Paranthropus

L'analyse de microrugosimétrie Altimet-Altisurf® a permis l'observation de différences significatives entre le régime alimentaire des premiers représentants du genre *Homo* et des paranthropes.

La rugosité de la surface, la superficie de la surface usée et le relief des usures sont plus importants chez les représentants du genre *Homo* que chez les paranthropes. Les représentants du genre *Homo* ont les valeurs de complexité les plus élevées de notre échantillon, avec une variation importante.

► L'apport de nourriture dure dans le régime alimentaire des **premiers représentants du genre *Homo*** semble être similaire quels que soient les spécimens. Ils consomment des **nourritures dures** et **friables** comme denrées de base dans leur régime alimentaire. Il s'agirait de fruits, de fruits secs, de graines, de germes, de bulbes et de tubercules. La variation de la micro-rugosité de leurs surfaces dentaires serait due, elle, à un apport de ces denrées en quantité variable. Enfin, certaines surfaces moins complexes ont les mêmes formes d'usures (x,y) mais n'ont pas des reliefs aussi hauts (z). Cela pourrait correspondre à un apport de nourritures tendres mais coriaces (des fruits à la chair dense et/ou de la viande).

► ***Paranthropus*** serait un genre généraliste comme les premiers représentants du genre *Homo*, contrairement aux hypothèses qui le considéraient très spécialisé, au regard de sa morphologie crânienne (Robinson 1954, 1963 ; Leakey 1960 ; Tobias 1967 ; Hylander 1988 ; Deagling et Grine 1991; Wood et Constantino 2007).

La variété des rugosités des surfaces dentaires évoque l'apport de nourritures différentes dans leurs régimes alimentaires, sur la base d'une alimentation en nourritures tendres :

- Ils peuvent consommer occasionnellement des aliments **très durs (graines et noix)**,
- des nourritures dures et friables (**bulbes et tubercules**),
- des nourritures résistantes (**feuilles ou tiges**) .

Les différences entre les spécimens d'Afrique de l'est et d'Afrique du sud

Il n'y a pas de différences significatives entre les premiers représentants du genre *Homo* d'Afrique du sud et d'Afrique de l'est ; ce qui nous conforte dans l'idée d'un apport stable de nourritures dures et friables, comme variable constante de leur régime. Les paranthropes ont un régime tendre, avec une consommation occasionnelle de nourritures dures ou très résistantes. Cette consommation d'aliments durs et résistants est significativement différente entre *Paranthropus boisei* et *Paranthropus robustus*.

► *Paranthropus robustus* a une rugosité plus variable que les autres spécimens de l'échantillon : leurs surfaces peuvent être les plus lisses (parfois avec des rayures fines) et également les plus complexes.

► Les surfaces les plus usées de *Paranthropus boisei* sont identiques aux surfaces plus usées de *P. robustus*, mais elles sont en moyenne plus complexes. Leurs surfaces peuvent avoir des usures très larges. Les surfaces analysées, des spécimens attribués à *Paranthropus boisei*, provenant de l'ouest du lac Turkana (sites de Kokiselei et Kalokodo), ont des usures différentes par rapport aux autres spécimens étudiés (e.g. Ungar *et al.* 2012, 2008 : Omo, Ethiopie ; Chesowanja, est du lac Baringo, Kenya ; Koobi Fora, est du lac Turkana et Nachukui, ouest du lac Turkana, Kenya ; Olduvai, Tanzanie). Ces études mettent en valeur les surfaces presque lisses, voire rayées, de *Paranthropus boisei*.

Nous pouvons en déduire que les paranthropes ont un régime alimentaire composé principalement de **nourritures tendres (fruits)**, avec un apport d'aliments aux résistances variables (**feuilles, tiges, succulentes**). Les **nourritures dures** semblent être intégrées à leur régime alimentaire de façon plus occasionnelle.

Deux hypothèses peuvent être proposées :

(1) Les aliments durs et friables (noix et tubercules) pourraient être des solutions de repli, lorsque les nourritures plus tendres ne sont pas disponibles en assez grande quantité. Les noix, graines et tubercules sont des ressources plus nutritives, même si elles sont consommées en moins grandes quantités.

(2) ces nourritures dures seraient préférées, si elles sont accessibles.

8.3. Perspectives

Pour compléter l'évaluation de la méthode utilisée ; une analyse de notre échantillon au **microscope confocal** nous permettrait de tester les différences quantitatives entre cette méthode d'analyse et la microrugosimétrie.

Un corpus d'analyses des micro-usures de la facette 9 des molaires de **primates actuels** pourrait être élaboré. Il s'agirait de référencer leurs usures par microrugosimétrie, leur régime et leur niche écologique. Une comparaison des usures fossiles et actuelles, dans des contextes environnementaux similaires pourrait nous permettre de préciser nos interprétations des régimes alimentaires des hominines fossiles et de la place des nourritures de repli.

L'**étude macroscopique des facettes d'usures** ('occlusal fingerprint analyses' OFA) nous permettrait également de différencier l'abrasivité des régimes alimentaires des hominines fossiles et l'importance de l'apport de nourritures dures de ces régimes.

Il serait pertinent de comparer les résultats de ces trois analyses (microrugosimétrie, microscopie confocale, analyses des facettes) en fonction de leurs **stades d'usure occlusale**. (usure de la surface occlusale entraînant une réduction progressive de la couronne). Les couronnes des molaires, étant plus ou moins réduites, pourraient être comparées séparément : si les cuspides sont réduites, les facettes d'usures seront plus larges et horizontales et les surfaces mesurées au microrugosimètre seraient plus plates.

Enfin, on pourrait également comparer nos résultats en fonction des types d'**altérations taphonomiques**, pour chaque formation d'où proviennent les spécimens de notre échantillon.

Notre échantillon semble trop réduit pour pouvoir être sub-divisé par stade de réduction occlusale ou par formation géologique. Néanmoins, nos méthodes étant non destructives et l'appareil Altimet-Altisurf® étant mobile, nous pourrions développer un protocole sur les fossiles originaux (qui sont déposés dans leur pays d'origine) et ainsi accroître la taille de notre échantillon.

RÉFÉRENCES

- AIELLO L., WHEELER P. 1995. The Expensive-Tissue Hypothesis: The Brain and the Digestive System in Human and Primate Evolution. *Current Anthropology* 36 (2), 199-221.
- ANTÓN S.C., POTTS R., AIELLO L.C. 2014. Evolution of early *Homo*: An integrated biological perspective. *Science* 345, 45-59.
- ARDREY R. 1976. *The Hunting Hypothesis: A Personal Conclusion Concerning the Evolutionary Nature of Man* 4. Atheneum, New York, 178 p.
- ARTICUS K., BROWN C.A., WILHELM K.P. 2001. Scale-sensitive fractal analysis using the patchwork method for the assessment of skin roughness. *Skin Research and Technology* 7, 164-167.
- ARMAN S.D., UNGAR P.S., BROWN C.A., DESANTIS L.R.G., SCHMIDT C., PRIDEAUX G.J. 2016. Minimizing inter-microscope variability in dental microwear texture analysis. *Surface Topography: Metrology and Properties* 4, 1-22.
- AVERY D.M. 2001. The Plio-Pleistocene vegetation and climate of Sterkfontein and Swartkrans, South Africa, based on micromammals ? *Journal of Human Evolution* 41, 113-132.
- BACKWELL L. R., D'ERRICO F. 2003. Additional evidence on the early hominid bone tools from Swartkrans with reference to spatial distribution of lithic and organic artefacts. *South African Journal of Science* 99, 259-267.
- BACKWELL L. R., D'ERRICO F. 2004. Additional evidence of the early hominid bone tools from Swartkrans. In : BRAIN C.K. (ed.) *Swartkrans: a cave's chronicle of early man*. Transvaal Museum, Pretoria, pp. 279-295.
- BACKWELL L. R., D'ERRICO F. 2008. Early hominid bone tools from Drimolen, South Africa. *Journal of Archaeological Science* 35, 2880-2894.
- BACKWELL L. R., D'ERRICO F. 2014. The first use of bone tools: a reappraisal of the evidence from Olduvai Gorge, Tanzania. *Palaeontologica Africana* 40, 95-158.
- BALTER V., BLICHERT-TOFT J., BRAGA J., TELOUK P., THACKERAY F., ALBAREDE F. 2008. U-Pb dating of fossil enamel from the Swartkrans Pleistocene hominid site, South Africa. *Earth and Planetary Science Letters* 267, 236-246.
- BENAZZI S., KULLMER O., GROSSE I.R., WEBER G.W. 2011. Using occlusal wear information and finite element analysis to investigate stress distributions in human molars. *Journal of Anatomy* 219, 259-272.
- BENAZZI S., KULLMER O., SCHULZ D., GRUPPIONI G. , WEBER G.W. 2013. Technical Note: Individual Tooth Macrowear Pattern Guides the Reconstruction of Sts 52 (*Australopithecus africanus*) Dental Arches. *American Journal of Physical Anthropology* 150, 324-329.

- BERGER L.R., LACRUZ R., DE RUITER D.J. 2002. Brief communication: revised age estimates of *Australopithecus*-bearing deposits at Sterkfontein, South Africa. *American Journal of Physical Anthropology* 119, 192-197.
- BLUMENSCHINE R.J., PETERS C.R., MASAO F.T., CLARKE R.J., DEINO A.L., HAY R.L., SWISHER C.C., STANISTREET I.G., ASHLEY G.M., MCHENRY L.J., SIKES, N.E., VAN DER MERWE N.J., TACTIKOS J.C., CUSHING A.E., DEOCAMPO D.M., NJAU J.K., EBERT J.I. 2003. Late Pliocene *Homo* and Hominid Land Use from Western Olduvai Gorge, Tanzania. *Science* 299, 1217-1221.
- BRAGA J., THACKERAY F. 2003. Early *Homo* at Kromdraai B: probabilistic and morphological analysis of the lower dentition. *Comptes Rendus Palevol* 2, 269-279.
- BRAIN C.K. 1981. *The Hunters or The Hunted? An introduction to African cave taphonomy*. University of Chicago Press, Chicago, 365 p.
- BRAIN C.K. 2004. *Swartkrans: a cave's chronicle of early man*. Transvaal Museum, Pretoria, 302 p.
- BRAIN C.K., SHIPMAN P. 1993. The Swartkrans bone tools. In : BRAIN C.K. (ed.) *Swartkrans: A Cave's Chronicle of Early Man*, Transvaal Museum Monograph, Pretoria, pp. 195-216.
- BROWN C.A. 1993. Surface roughness characterization. *Oberflächen Werkstoffe* 34 (12), 8-11.
- BROWN C.A., HANSEN H.N., JIANG X.J., BLATEYRON F., BERGLUND J., SENIN N., BARTKOWIAK T., DIXON B., LE GOÏC G., QUINSAT Y., STEMP W.J., THOMPSON M.K., PETER S. UNGAR P.S., ZAHOUANI E.H. 2018. Multiscale analyses and characterizations of surface topographies. *Manufacturing Technology* 67, 839-862.
- BRUGAL J.-P., ROCHE H., KIBUNJIA, M. 2003. Faunes et paléoenvironnements des principaux sites archéologiques plio-pléistocènes de la formation de Nachukui (Ouest-Turkana, Kenya). *Comptes Rendus Palevol* 2 (8), 675-684.
- CARUANA M., D'ERRICO F., BACKWELL L. R. 2013. Early hominin social learning strategies underlying the use and production of bone and stone tools. In : SANZ C., CALL J., BOESCH C. (eds.), *Tool Use in Animals: Cognition and Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, pp.242-285.
- CERLING T.E. 1992. Development of grasslands and savannas in East Africa during the Neogene. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 97, 241-247.
- CERLING T.E., MBUA E., KIRERA F.M., MANTHI F.K., GRINE F.E., LEAKEY M.G., SPONHEIMER M., UNO K.T. 2011. Diet of *Paranthropus boisei* in the early Pleistocene of East Africa. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108 (23), 9337-9341.
- CERLING T.E., MANTHI F.K., MBUA E.N., LEAKEY L.N., LEAKEY M.G., LEAKEY R.E., BROWN F.H., GRINE F.E., HART J.A., KALEME P., ROCHE H., UNO K.T., WOOD B.A. 2013. Stable isotope-based diet reconstructions of Turkana Basin hominins. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110 (26), 10501-10506.

- CLARKE R.J. 1994. The significance of the Swartkrans *Homo* to the *Homo erectus* problem. *Courier Forschungs-Institut Senckenberg* 171, 185–193.
- CONSTANTINO P.J., WOOD B.A. 2004. *Paranthropus* paleobiology. In : PÉREZ E.B., JARA S.R. (eds.) *Miscelanea en Homenaje a Emiliano Aguirre 3 : Paleoantropología*. Alcalá de Henares : Museo Arqueológico Regional, Espagne, pp. 137-151.
- CONSTANTINO P.J., WRIGHT B.W. 2009. The Importance of Fallback Foods in Primate Ecology and Evolution. *American Journal of Physical Anthropology* 140, 599-602.
- CONSTANTINO P.J., BORRERO-LOPEZ O., LAWN B.R. 2018. Mechanisms of tooth damage and *Paranthropus* dietary reconstruction. *Biosurface and Biotribology* 4 (3), 73–78.
- CROMPTON A.W., HIIEMAE K. F.L.S. 1970. Molar occlusion and mandibular movements during occlusion in the American opossum, *Didelphis marsupialis* L. *Zoological Journal of the Linnean Society* 49, 21-47.
- CUI F.-Z., GU J. 2007. New observations of the hierarchical structure of human enamel, from nanoscale to microscale. *Journal of Tissue Engineering and Regenerative Medicine* 1, 185-191.
- DEAGLING D.J., GRINE F.E. 1991. Compact Bone Distribution and Biomechanics of Early Hominid Mandibles. *American Journal of Physical Anthropology* 86, 321-339.
- DAEGLING, D.J., HYLANDER, W.L., 2000. Experimental observation, theoretical models, and biomechanical inference in the study of mandibular form. *American Journal of Physical Anthropology* 112, 541-551.
- DAEGLING D.J., MCGRAW W.S., UNGAR P.S., PAMPUSH J.D., VICK A.E, BITTY A.E. 2011. Hard-object feeding in sooty mangabeys (*Cercocebus atys*) and the interpretation of early hominin feeding ecology. *PLOS One* 6(8), 1-12.
- DAEGLING D.J., JUDEX S., OZCIVICI E., RAVOSA M.J., TAYLOR A.B., GRINE F.E., TEAFORD M.F., UNGAR P.S. 2013. Viewpoints: Feeding Mechanics, Diet, and Dietary Adaptations in Early Hominins. *American Journal of Physical Anthropology* 151, 356-371.
- DART R.A. 1953. The predatory transition from ape to man. *International Anthropology and Linguistics Review* 1, 201-217.
- DART R.A., WOLBERG D.L. 1971. On the osteodontokeratic culture of Australopithecinae. *Current Anthropology* 12, 233-236.
- DAY M.H., THORNTON C.M.B. 1986. The extremity bones of *Paranthropus robustus* from Kromdraai B, East Formation Member 3, Republic of South Africa – A reappraisal. *Anthropos* 23, 91-99.
- DEMENOCAL P.B.. 1995. Plio-Pleistocene African climate. *Science* 270, 53-59.
- DEMENOCAL P.B. 2004. African climate change and faunal evolution during the Pliocene-Pleistocene. *Earth and Planetary Science Letters* 220, 3-24.

- EL-ZAATARI S., GRINE F.E., TEAFORD M.F. 2005. Molar microwear and dietary reconstructions of fossil cercopithecoidea from the Plio-Pleistocene deposits of South Africa. *Journal of Human Evolution* 49 (2), 180-205.
- EVANS A.A. 2014. On the importance of blind testing in archaeological science: the example from lithic functional studies. *Journal of Archaeological Science* 48, 5-14.
- EVANS A.R., HARPER I.S., SANSON G.D. 2001. Confocal imaging, visualization and 3-D surface measurement of small mammalian teeth. *Journal Microscopy* 204 (2), 108-118.
- EVANS A.R., SANSON G.D. 2003. The tooth of perfection: functional and spatial constraints on mammalian tooth shape. *Biological Journal of the Linnean Society* 78(2), 173-191.
- FIORENZA L. 2015. Reconstructing diet and behaviour of Neanderthals from Central Italy through dental macrowear analysis. *Journal of Anthropological Science* 93, 1-15.
- FLEAGLE J.G. 2013. Primate Adaptation and Evolution. 3e ed., Academic Press, State University of New York, Stony Brook, USA, 464 p.
- GIBBON R. J., PICKERING T. R., SUTTON B. M., HEATON J. L., KUMAN K., CLARKE R. J., BRAIN C. K., GRANGER D. E. 2014. Cosmogenic nuclide burial dating of hominin-bearing Pleistocene cave deposits at Swartkrans, South Africa. *Quaternary Geochronology* 24, 10-15.
- GORDON K.D. 1982. A Study of Microwear on Chimpanzee Molars: Implications for Dental Microwear Analysis. *American Journal of Physical Anthropology* 59, 195-215.
- GREGORY W.K. 1921. The Origin and Evolution of the Human Dentition: A Palæontological Review. *Journal of Dental Research* 3(1), 87-228.
- GRINE F.E. 1977. Analysis of early hominid deciduous molar wear by scanning electron microscopy: a preliminary report. *Proceedings of the Electron Microscopy Society of South Africa* 7, 157-158.
- GRINE F.E. 1982. Note on a new hominid specimen from Member 3, Kromdraai Formation, Transvaal. *Annals of the Transvaal Museum* 33, 287-290.
- GRINE F.E. 1986. Dental evidence for dietary differences in *Australopithecus* and *Paranthropus*: a quantitative analysis of permanent molar microwear. *Journal of Human Evolution* 15, 783-822.
- GRINE F.E. 1989. New hominid Fossils from the Swartkrans Formation (1979-1986 excavations) : craniodental specimens. *American Journal of Physical Anthropology* 79, 409-449.
- GRINE F.E., STRAIT D.S. 1994. New hominid fossils from Member 1 'Hanging Remnant', Swartkrans Formation, South Africa. *Journal of Human Evolution* 26, 57-75.
- GRINE F.E., SPONHEIMER M., UNGAR P.S., LEE-THORP J., TEAFORD M.F. 2012. Dental Microwear and Stable Isotopes Inform the Paleoecology of Extinct Hominins. *American Journal of Physical Anthropology* 148, 285-317.

- GRINE F.E., DAEGLING D.J. 2017. Functional morphology, biomechanics and the retrodiction of early hominin diets. *Comptes Rendus Palevol* 16, 613-631.
- HAILE-SELASSIE Y., LATIMER B.M., ALENE M., DEINO A.L., GIBERT L., MELILLO S.M., SAYLOR B.Z., SCOTT G.R., LOVEJOY C.O. 2010. An early *Australopithecus afarensis* postcranium from Woranso-Mille, Ethiopia. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107, 12121-12126.
- HANON R. 2016. Étude archéozoologique de l'assemblage osseux de grands mammifères de Cooper's D, (Bloubank Valley, Afrique du Sud), site à *Paranthropus robustus*. Archéologie et Préhistoire. Mémoire de Master 2. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, 95 p.
- HARMAND S., LEWIS J. E., FEIBEL C.S., LEPRE C. J., PRAT S., LENOBLE A., BOËS X., QUINN R. L., BRENET M., ARROYO A., TAYLOR N., CLEMENT S., DAVER G., BRUGAL J.-P., LEAKEY L., MORTLOCK R.A., WRIGHT J.D., LOKORODI S., KIRWA C., KENT V.D., ROCHE H. 2015. 3.3-million-year-old stone tools from Lomekwi 3, West Turkana, Kenya. *Nature* 521, 310-315.
- HARRIS J.W.K. 1983. Cultural beginnings: Plio-Pleistocene archaeological occurrences from the Afar, Ethiopia. In : DAVID N. (ed.) *African Archaeological Review*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 3-31.
- HE L.H., SWAIN M.V. 2008. Understanding the mechanical behaviour of human enamel from its structural and compositional characteristics. *Journal of the Mechanical Behavior of Biomedical Materials* 1 (1), 18-29.
- HIJEMAE K., KAY R.F. 1972. Trends in the Evolution of Primate Mastication. *Nature* 240 (5382), 486-487.
- HYLANDER W.L. 1988. Implications of in vivo experiments for interpreting the functional significance of "robust" australopithecine jaws. In : GRINE F.E. (ed.) *Evolutionary history of the "robust" australopithecines*. Aldine de Gruyter, New York, pp. 55-83.
- IRISH J.D., GUATELLI-STEINBERG D. 2003. Ancient teeth and modern human origins: An expanded comparison of African Plio-Pleistocene and recent world dental samples. *Journal of Human Evolution* 45, 113-144.
- ISAAC GL. 1971. The diet of early man: aspects of archaeological evidence from lower and middle Pleistocene sites in Africa. *World Archaeology* 1, 1-28.
- IVORY S.J., MCGLUE M.M., ELLIS G.S., BOEHLKE A., LÉZINE A.-M., VINCENS A., COHEN A.S. 2017. East African weathering dynamics controlled by vegetation-climate feedbacks. *Geology* 45 (9), 823-826.
- KAPPELMAN J. 1984. Plio-Pleistocene environments of Bed I And Lower Bed II, Olduvai Gorge, Tanzania. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 48, 171-196.
- KAY R.F. 1975. The functional adaptations of primate molar teeth. *American Journal of Physical Anthropology* 43 (2), 195-216.
- KAY R.F. 1981. The nut-crackers: a new theory of the adaptations of the Ramapithecinae. *American Journal of Physical Anthropology* 55, 141-51.

- KAY R.F., COVERT H.H. 1984. Anatomy and Behaviour of Extinct Primates. CHIVERS D.J., WOOD B.A., BILSBOROUGH A. (eds.) *Food Acquisition and Processing in Primates*. Plenum, New York, pp. 467-508.
- KEITH A. 1948. *A New Theory of Human Evolution*. C.A. Watts & Co. Limited, UK, 462 p.
- KIBUNJIA M. 1994. Pliocene archeological occurrences in the Lake Turkana Basin. *Journal of Human Evolution* 27, 159-71.
- KIMBEL W.H., JOHANSON D.C., RAK Y. 1997. Systematic assessment of a maxilla of *Homo* from Hadar Ethiopia. *American Journal of Physical Anthropology* 103, 235-62.
- KING T., ANDREWS P., BOZ B. 1999. Effect of Taphonomic Processes on Dental Microwear. *American Journal of Physical Anthropology* 108, 359-373.
- KINZEY WG. 1978. Feeding behavior and molar features in two species of titi monkey. In : CHIVERS D.J., HERBERT J. (eds.) *Recent advances in primatology* 1, Behavior. Academic Press, London, pp.373-385.
- KLEIN R.G. 1977. The Ecology of Early Man in Southern Africa. *Science* 197 (4299), 115-126.
- KRUEGER K.L., SCOTT J.R., KAY R.F., UNGAR P.S. 2008. Technical Note: Dental Microwear Textures of “Phase I” and “Phase II” Facets. *American Journal of Physical Anthropology* 137, 485-490.
- KRUEGER K., UNGAR P.S. 2010. Incisor microwear textures of five bioarchaeological groups. *International Journal of Osteoarchaeology* 20, 549-560.
- KRUEGER K., UNGAR P.S., GUATELLI-STEINBERG D., HUBLIN J.-J., PEREZ-PEREZ A., TRINKAUS E., WILLMAN J.C. 2017. Anterior dental microwear textures show habitat-driven variability in Neandertal behavior. *Journal of Human Evolution* 105, 13-23.
- KULLMER O., BENAZZI S., FIORENZA L., SCHULZ D., BACSO S., WINZEN O. 2009. Technical note: Occlusal fingerprint analysis: Quantification of tooth wear pattern. *American Journal of Physical Anthropology* 139 (4), 600-605.
- KUMAN K. 2007. The Earlier Stone Age in South Africa: Site Context and the Influence of Cave Studies. In : PICKERING T.R., SCHICK K., TOOTH N. (eds.) *Breathing life into fossils: Taphonomic studies in honor of C.K. (Bob) Brain*. Stone Age Institute Press, Indiana, pp. 181-198.
- KUMAN, K., CLARKE, R.J. 2000. Stratigraphy, artefact industries and hominid associations for Sterkfontein, Member 5. *Journal of Human Evolution* 38 (6), 827-847.
- LAMBERT J.E., CHAPMAN C.A., WRANGHAM R.W., CONKLIN-BRITTAIN N.L. 2004. Hardness of cercopithecine foods: Implications for the critical function of enamel thickness in exploiting fallback foods. *American Journal of Physical Anthropology* 125, 363-368.
- LEAKEY L.S.B. 1959. A new fossil skull from Olduvai. *Nature* 184, 491-493.
- LEAKEY L.S.B. 1960. Recent Discoveries at Olduvai Gorge. *Nature* 188, 1050–1052.

- LEAKEY L. S. B., TOBIAS P. V., NAPIER J. R. 1964. A new species of the genus *Homo* from Olduvai Gorge. *Nature* 4927, 7-9.
- LEE R.B., DEVORE I. 1968. *Man the Hunter*. Aldine De Gruyter, Chicago, 415 p.
- LEE-THORP J.A. 2011. The demise of « Nutcracker Man ». *PNAS* 108 (23), 9319-9320.
- LEE-THORP J. A., VAN DER MERWE N. J., BRAIN C. K. 1994. Diet of *Australopithecus robustus* at Swartkrans from stable carbon isotopic analysis. *Journal of Human Evolution* 27, 361-372.
- LEE-THORP J., THACKERAY J.F., VAN DER MERWE N. 2000. The hunters and the hunted revisited. *Journal of Human Evolution* 39, 565-576.
- LEE-THORP J.A., SPONHEIMER M. 2006. Contributions of biogeochemistry to understanding hominin dietary ecology. *American Journal of Physical Anthropology* 131 (suppl. 43), 131-148.
- LEE-THORP J.A., SPONHEIMER M., LUYT, J. 2007. Tracking changing environments using stable carbon isotopes in fossil tooth enamel: an example from the South African hominin sites. *Journal of Human Evolution* 53, 595-601.
- 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, 3389-3396.
- LEPRE C.J., KENT D.V. 2010. New magnetostratigraphy for the Olduvai Subchron in the Koobi Fora Formation, northwest Kenya, with implications for early *Homo*. *Earth and Planetary Science Letters* 290 (3-4), 362-374.
- LIEM K.F. 1980. Adaptative significance of intra- and interspecific differences in the feeding repertoires of cichlid fishes. *American Zoologist* 20 (1), 195-314.
- LIU L., PUOLAMAKI K., ERONEN J.T., ATAABADI M.M., HERNESNIEMI E., FORTELIUS M. 2012. Dental functional traits of mammals resolve productivity in terrestrial ecosystems past and present. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 279(1739), 2793-2799.
- LUCAS P.W. 1991. Fundamental physical properties of fruits and seeds in the diet of Southeast Asian primates. In : EHARA A., KIMURA T., TAKENAKA O., IWAMOTO M. (eds.) *Primate Today*, Elsevier, Amsterdam, pp. 125–128.
- LUCAS P.W. 2004. *Dental Functional Morphology: How Teeth Work*. Cambridge University Press, Cambridge, 372 p.
- LUCAS P.W., TEAFORD M.F. 1995. Significance of Silica in Leaves to Long-Tailed Macaques (*Macaca fascicularis*). *Folia Primatologica* 64 (1-2), 30-36.
- LUCAS P.W., OMAR R., AL-FADHALAH K., ALMUSALLAM, A.S., HENRY, A.G., MICHAEL S., THAI L.A., WATZKE J., STRAIT D.S., ATKINS A.G.. 2013. Mechanisms and causes of wear in tooth enamel: implications for hominin diets. *Journal of the Royal Society Interface* 10, 1-9.

- MARSHALL A.J., WRANGHAM R.W. 2007. Evolutionary consequences of fallback foods, *International Journal of Primatology* 28, 1219-1235.
- MARSHALL A.J., BOYKO C.M., FEILEN K.L., BOYKO R.H., LEIGHTON M. (2009). Defining fallback foods and assessing their importance in primate ecology and evolution. *American Journal of Physical Anthropology* 140 (4), 603-614.
- MASLIN M.A., TRAUTH M.H. (2009). Plio-Pleistocene East African Pulsed Climate Variability and Its Influence on Early Human Evolution. In : GRINA F.E., LEAKEY R.E., FLEAGLE J.G. (ed.) *The First Humans – Origin and Early Evolution of the Genus Homo*, Springer, Berlin, pp. 151-158.
- MCHENRY H.M., COFFING K. 2000. *Australopithecus* to *Homo*: Transformations in Body and Mind. *Annual Review of Anthropology* 29, 125-46.
- M'KIRERA F., UNGAR P.S. 2003. Occlusal relief changes with molar wear in *Pan troglodytes troglodytes* and *Gorilla gorilla gorilla*. *American Journal of Primatology* 60, 31-41.
- MERCERON G., ESCARGUEL G., ANGIBAUT J.M., VERHEYDEN-TIXIER H. 2010. Can dental microwear textures record inter-individual dietary variations? *PLOS One* 5 (3), 1-9.
- MERCERON G., RAMDARSHAN A., BLONDEL C., BOISSERIE J.-R., BRUNETIERE N., FRANCISCO A., GAUTIER D., MILHET X., NOVELLO A., PRET D. 2016. Untangling the environmental from the dietary: dust does not matter. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 283 (1838), 1-8.
- MILTON K. 1999. A hypothesis to explain the role of meat-eating in human evolution. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews* 8 (1), 11–21.
- MOLNAR S. 1971. Human tooth wear, tooth function and cultural variability. *American Journal of Physical Anthropology* 34(2), 175-189.
- MULLAN F., BARTLETT D., AUSTIN R.S. 2017. Measurement uncertainty associated with chromatic confocal profilometry for 3D surface texture characterization of natural human enamel. *Dental Materials* 33 (6), 273-281.
- MULLAN F., MYLONAS P., PARKINSON C., BARTLETT D., AUSTIN R.S. 2018. Precision of 655 nm Confocal Laser Profilometry for 3D surface texture characterisation of natural human enamel undergoing dietary acid mediated erosive wear. *Dental Materials* 34 (3), 531-537.
- NYSTROM P., PHILLIPS-CONROY J.E., JOLLY C.J. 2004. Dental Microwear in *anubis* and Hybrid Baboons (*Papio hamadryas*, sensu lato) Living in Awash National Park, Ethiopia. *American Journal of Physical Anthropology* 125, 279-291.
- OSBORN H.F. 1907. Evolution of Mammalian Molar Teeth to and from the Triangular Type. The MacMillan Company, New York, 276 p.
- OWEN R. 1840. *Odontography : Biological studies and addresses* 1. Hippolyte Bailliere, London. 655 p.

- PEDRESCHI F., AGUILERA J. M., BROWN C.A. 2000. Characterization of food surfaces using scale-sensitive fractal analysis. *Journal of Food Process Engineering* 23, 127-43.
- PÉREZ-PÉREZ A., ESPURZA V., BERMÚDEZ DE CASTRO J.M., DE LUMLEY M.A., TURBÓNA D. 2003. Non-occlusal dental microwear variability in a sample of Middle and Late Pleistocene human populations from Europe and the Near East. *Journal of Human Evolution* 44 (4), 497-513.
- PÉREZ-PÉREZ A., MARTÍNEZ L.M., GÓMEZ M., ESTEBARANZ-SÁNCHEZ F., ROMERO A. 2018. Correlations among dietary proxies in African fossil hominins: Dental buccal microwear, occlusal textures and ¹³C stable isotope. *Journal of Archaeological Science: Reports* 22, 384-391.
- PETERSON A.S. 2017. Dental Microwear Textures of *Paranthropus robustus* from Kromdraai, Drimolen, and an Enlarged Sample from Swartkrans: Ecological and Intraspecific Variation. Thèse. University of Arkansas, Fayetteville, 79 p.
- PETERSON A.S., ABELLA E.F., GRINE F.E., TEAFORD M.F., UNGAR P.S. 2018. Microwear textures of *Australopithecus africanus* and *Paranthropus robustus* molars in relation to paleoenvironment and diet. *Journal of Human Evolution* 119, 42-63.
- PICKERING T.R. 1999. *Taphonomic interpretations of the Sterkfontein early hominid site (Gauteng, South Africa) reconsidered in light of recent evidence*. Thèse. University of Wisconsin, Madison, 557 p.
- PICKERING T.R. 2006. Subsistence behaviour of South African Pleistocene hominids. *South African Journal of Science* 102, 205-210.
- PICKERING T.R., DOMÍNGUEZ-RODRIGO M. 2006. The acquisition and use of large mammal carcasses by Oldowan hominins in eastern and southern Africa: a selected review and assessment. In: TOTH N., SCHICK K. (eds.) *The Oldowan: Case Studies into the Earliest Stone Age*. Stone Age Institute Press, Bloomington, pp. 113-128.
- PICKERING T.R., EGELAND C.P., DOMÍNGUEZ-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 Anthropology and Archaeology* 27, 30-45.
- 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., WOODHEAD J. 2011. Contemporary flowstone development links early hominin bearing cave deposits in South Africa. *Earth and Planetary Science Letters* 306, 23-32.
- PICKERING T.R., HEATON J.L., SUTTON M.B., CLARKE, R.J., KUMAN K., SENJEM J.H., BRAIN CK. 2016. New early Pleistocene hominin teeth from the Swartkrans Formation, South Africa. *Journal of Human Evolution* 100, 1-15.
- POTTS R. 1998. Environmental Hypotheses of Hominin Evolution. *Yearbook of Physical Anthropology* 41, 93-136.

- POTTS R. 2013. Hominin evolution in settings of strong environmental variability. *Quaternary Science Reviews* 73, 1-13.
- PRAT S., BRUGAL J.-P., ROCHE H., TEXIER P.-J. 2003. Nouvelles découvertes de dents d'hominidés dans le membre Kaitio de la formation de Nachukui (1,65–1,9 Ma), Ouest du lac Turkana (Kenya). *Comptes Rendus Palevol* 2, 685–693.
- PRAT S., BRUGAL J.-P., TIERCELIN J.-J., BARRAT J.-A., BOHN M., DELAGNES A., HARMAND S., KIMEU K., KIBUNJIA M., TEXIER P.-J., ROCHE H. 2005. First occurrence of early *Homo* in the Nachukui Formation (West Turkana, Kenya) at 2.3-2.4 Myr. *Journal of Human Evolution* 49, 230-240.
- PRIDEAUX G.J., AYLIFFE L.K., DESANTIS L.R.G., SCHUBERT B.W., MURRAY P.F., GAGAN M.K., CERLING T.E. 2009. Extinction implications of a chenopod browse diet for a giant Pleistocene kangaroo. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106, 11646–11650.
- PUECH P.F., PRONE A., ROTH H., CIANFARANI F. 1985. Experimental reproduction of some wearing process of fossil hominid dental surfaces: microscopic characterization of surfaces forming and application to early hominid I from Garusi. *Comptes Rendus de l'Académie des sciences Série II* 301, 59-64.
- PUECH P.F., PRONE A., 1979. Reproduction expérimentale des processus d'usure dentaire par abrasion: implications paleoécologique chez l'Homme fossile. *Comptes Rendus Hebdomadaires des Seances de l'Académie des Sciences Serie D* 289, 895-898.
- QUINN R.L., LEPRE C.J., WRIGHT J.D., FEIBEL C.S. 2007. Paleogeographic variations of pedogenic carbonate $\delta^{13}\text{C}$ values from Koobi Fora, Kenya: implications for floral compositions of Plio-Pleistocene hominin environments. *Journal of Human Evolution* 53, 560-573.
- REED K. 1997. Early hominid evolution and ecological change through the African Plio-Pleistocene. *Journal of Human Evolution* 32, 289-322.
- RICHARDS, M.P., TRINKAUS, E. 2009. Isotopic evidence for the diets of European Neanderthals and early modern humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106 (38), 16034-16039.
- ROBINSON J.T. 1954. Prehominid dentition and hominid evolution. *Evolution* 8, 324-334.
- ROBINSON J.T. 1963. Adaptative radiation in the Australopithecines and the origin of man. In : HOWELL F.C., BOURLIERE F. (eds.) *African Ecology and Human Evolution*. Aldine De Gruyter, Chicago, pp. 385-416.
- ROBINSON J. T. 1972. *Early hominid posture and locomotion*. University of Chicago Press, Chicago, 361 p.
- ROSENBERGER A.L., KINZEY W.G. 1976. Functional patterns of molar occlusion in platyrrhine primates. *American Journal of Physical Anthropology* 45 (2), 281-297.
- ROSS C.F., WALL C.E. 2000. Mammalian feeding and primate evolution: An overview. *American Journal of Physical Anthropology* 112 (4), 449-453.

- SARIG R., GOPHER A., BARKAI R., ROSELL J., BLASCO R., WEBER G.W., FORNAI C., SELLA-TUNIS T., HERSHKOVITZ I. 2016. How did the Qesem cave people use their teeth? Analysis of dental wear patterns. *Quaternary International* 398, 136–147.
- SCHWARCZ H.P., GRÜNR., TOBIAS P.V. 1994. ESR dating studies of the australopithecine site of Sterkfontein, South Africa. *Journal of Human Evolution* 26 (3), 175-181.
- 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.
- SCOTT R.S. UNGAR P.S., TORBJORN S., BERGSTROM T.S., BROWN C.A., CHILDS B.E., TEAFORD M.F., WALKER A. 2006. Dental microwear texture analysis: technical considerations. *Journal of Human Evolution* 51, 339-349.
- SELIGSOHN D., SZALAY F. S. 1978. Relationship between natural selection and dental morphology: tooth function and diet in Lepilemur and Hapalemur. In : BUTLER P.M., JOYSEY K.A. (eds.) *Development, Function and Evolution of Teeth*. Academic Press, London, pp. 289-307.
- SHAPIRO S.S., WILK M.B. 1965. An Analysis of Variance Test for Normality (Complete Samples). *Biometrika* 52(3/4), 591-611.
- SHAPIRO S.S., WILK M.B., CHEN H. J. 1968. A Comparative Study of Various Tests for Normality. *Journal of the American Statistical Association* 63 (324), 1343-1372.
- SIEGEL S., CASTELLAN N.J. Jr. (1988) The Spearman rank-order correlation coefficient. In: SIEGEL S., CASTELLAN N.J. Jr. (eds.) *Non parametric statistics for the behavioral sciences*. McGraw-Hill Book Company, New York, pp. 235-244.
- SIMPSON G.G. 1933. Paleobiology of Jurassic mammals. *Paleobiology* 5, 127-158.
- SMITH B.H. 1984. Patterns of molar wear in hunter-gatherers and agriculturalists. *American Journal of Physical Anthropology* 63(1), 39-56.
- SPONHEIMER M., DE RUITER D. J., LEE-THORP J., SPÄTH A. 2005. Sr/Ca and early hominin diets revisited: new data from modern and fossil tooth enamel. *Journal of Human Evolution* 48, 147-156.
- SPONHEIMER M., 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.
- STANFORD C.B., BUNN H.T. 2001. *Meat-Eating and Human Evolution*. Oxford University Press, Oxford, 384 p.
- STRAIT D.S. WANG Q., DECHOW P.C., ROSS C.F., RICHMOND B.G., STENZES M.A., PATEL B.A. 2005. Modeling elastic properties in finite-element analysis: How much precision is needed to produce an accurate model? *The Anatomical Record Part A: Discoveries in Molecular, Cellular, and Evolutionary Biology* 283A(2), 275-287.

STRAIT D.S., CONSTANTINO P., LUCAS P.W., RICHMOND B.G., SPENCER M.A., DECHOW P.C., ROSS C.F., GROSSE I.R., WRIGHT B.W., WOOD G.W., WANG Q., BYRON C., SLICE D.E., CHALK J., SMITH A.L., SMITH L.C., WOOD S., BERTHAUME M., BENAZZI S., DZIALO C., TAMVADA K., LEDOGAR J.A. 2013. Viewpoints: Diet and Dietary Adaptations in Early Hominins: The Hard Food Perspective. *American Journal of Physical Anthropology* 151, 339-335.

SUSSMAN R.W. 1987. Morpho-physiological analysis of diets: Species-specific dietary patterns in primates and human dietary adaptations. In : KINZEY W.G. (ed.) *The Evolution of Human Behavior: Primate Models*. SUNY Press, Albany, pp. 157–179.

SUSMAN R.L. 1988 a. New postcranial remains from Swartkrans and their bearing on the functional morphology and behavior of *Paranthropus robustus*. In : GRINE F.E. (ed.) *Evolutionary history of the “robust” australopithecines*. Aldine de Gruyter, New York, pp. 149-172.

SUSMAN R.L. 1988 b. Hand of *Paranthropus robustus* from Member 1, Swartkrans: Fossil evidence for tool behavior. *Science* 240 (4853), 781-784.

SUSMAN R.L. 1991. Who made the Oldowan tools? Fossil evidence for tool behavior in Plio- Pleistocene hominids. *Journal of Anthropological Research* 47 (2), 129-149.

SUSMAN R.L. 1998. Hand function and tool behavior in early hominids. *Journal of Human Evolution* 35, 23-46.

SUSMAN R.L. 2004. Hominid postcranial remains from Swartkrans. In : BRAIN C.K. *Swartkrans: a cave's chronicle of early man*. Transvaal Museum, Pretoria, 117-136.

TEAFORD M.F. 1985. Molar microwear and diet in the genus *Cebus*. *American Journal of Physical Anthropology* 66, 363-370.

TEAFORD M.F. 1988. Scanning electron microscope diagnosis of wear patterns versus artifacts on fossil teeth. *Scanning Microscopy* 2, 1167-1175.

TEAFORD M.F., OYEN O.J., 1989. Dental microwear in vervets raised on different diets. *Journal of Dental Research* 65, 278-278.

TEAFORD M.F., TYLEND A.C.A. 1991. A New Approach to the Study of Tooth Wear. *Journal of Dental Research*, 70(3), 204–207.

TEAFORD M.F., UNGAR P.S. 2000. Diet and the evolution of the earliest human ancestors. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97 (25), 13506–13511.

TEAFORD M.F., UNGAR P.S., TAYLOR A.B., ROSS C.F., VINYARD C.J. 2017. In vivo rates of dental microwear formation in laboratory primates fed different food items. *Biosurface and Biotribology* 3, 166-173.

THACKERAY J.F., KIRSCHVINK J.L., RAUB T.D. 2002. Palaeomagnetic analyses of calcified deposits from the Plio-Pleistocene hominid site of Kromdraai, South Africa. *South African Journal of Science* 98, 537-540.

THACKERAY J.F., SENEGAS F., WALLACE I. 2005. The distribution of cave breccias at Kromdraai A and B in relation to dolomite. *Annals of the Transvaal Museum* 42 (1), 89-91.

- TOBIAS, P.V. 1963. Cranial Capacity of *Zinjanthropus* and other Australopithecines. *Nature*, 197(4869), 743-746.
- TOBIAS P.V. 1967. The Cranium and Maxillary Dentition of *Australopithecus (Zinjanthropus) boisei*. Olduvai Gorge 2. Cambridge Univ Press, Cambridge, 264 p.
- TOBIAS P. V. 1978. The earliest Transvaal members of the genus *Homo* with another look at some problems of hominid taxonomy and systematics. *Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie* 69, 225-265.
- TRAUTH M.H., MASLIN M.A., DEINO A.L., STRECKER M.R., BERGNER A.G. N., DÜHNFORTH M. 2007. High- and low-latitude forcing of Plio-Pleistocene East African climate and human evolution. *Journal of Human Evolution* 53 (5), 475-486.
- ULHAAS L., KULLMER O., SCHRENK F. 2007. Tooth wear and diversity in early hominid molars: A case study. In : BAILEY S.E, HUBLIN J.-J. (eds.) *Dental Perspectives on Human Evolution: State of the Art Research in Dental Paleoanthropology*. Springer, Pays Bas, pp. 369-390.
- UNGAR P.S. 1998. Dental allometry, morphology, and wear as evidence for diet in fossil primates. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews* 6 (6), 205-217.
- UNGAR P.S. 2004. Dental topography and diets of *Australopithecus afarensis* and early *Homo*. *Journal of Human Evolution* 46 (5), 605-622.
- UNGAR P.S. 2015. Mammalian dental function and wear: A review. *Biosurface and Biotribology* 1 (1), 25-41.
- UNGAR P. S., GRINE F. E. 1991. Incisor size and wear in *Australopithecus africanus* and *Paranthropus robustus*. *Journal of Human Evolution* 20, 313-340.
- UNGAR P.S., TEAFORD M.F. 1996. Preliminary Examination of Non-Occlusal Dental Microwear in Anthropoids: Implications for the Study of Fossil Primates. *American Journal of Physical Anthropology* 100, 101-113.
- TEAFORD M.F., UNGAR P.S. 2000. Diet and the evolution of the earliest human ancestors. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97 (25), 13506-13511.
- UNGAR P.S., WILLIAMSON M. 2000. Exploring the Effects of Toothwear on Functional Morphology: A Preliminary Study Using Dental Topographic Analysis. *Palaeontologia Electronica* 3 (1), 1-18.
- UNGAR P.S., M'KIRERA F. 2003. A solution to the worn tooth conundrum in primate functional anatomy. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100 (7), 3874-3877.
- UNGAR P.S. , GRINE F.E., TEAFORD M.F., EL ZAATARI S. 2006 a. Dental microwear and diets of African early *Homo*. *Journal of Human Anatomy* 50, 78-95.
- UNGAR P.S., GRINE F.E., TEAFORD M.F. 2006 b. Diet in Early *Homo*: A Review of the Evidence and a New Model of Adaptive Versatility. *Annual Review of Anthropology* 35, 209-228.

- UNGAR P.S., SCOTT R.S., SCOTT J.R., TEAFORD M.F. 2007. Dental microwear analysis: historical perspectives and new approaches. In : IRISH J.D., NELSON G.C. *Techniques and Applications in Dental anthropology*. Cambridge University Press, Cambridge, 389-425.
- UNGAR P.S., GRINE F.E., TEAFORD M.F. 2008. Dental Microwear and Diet of the Plio-Pleistocene Hominin *Paranthropus boisei*. *PLOS ONE* 3(4), 1-6.
- UNGAR P.S., SCOTT R.S. 2009. Dental evidence for diets of Early *Homo*. In: GRINE F.E., LEAKEY R.E., FLEAGLE J.G. (eds.) *The First Humans: Origins of the Genus Homo*. Springer-Verlag, New York, pp. 121-134.
- UNGAR P.S., SCOTT R.S., GRINE F.E., TEAFORD M.F. 2010. Molar microwear textures and the diets of *Australopithecus anamensis* and *Australopithecus afarensis*. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365, 3345-3354.
- UNGAR P.S. 2011. Dental evidence for the diets of Plio-Pleistocene hominins. *American Journal of Physical Anthropology* 146 (suppl. 53), 47-62.
- UNGAR P.S., SPONHEIMER M. 2011. The Diets of Early Hominins. *Science* 334, 190-193.
- UNGAR P.S., KRUEGER K.L., BLUMENSCHINE R.J., NJAU J., SCOTT R.S. 2012. Dental microwear texture analysis of hominins recovered by the Olduvai Landscape Paleoanthropology Project, 1995-2007. *Journal of human Anatomy* 63, 429-437.
- UNGAR P.S. , HLUSKO L.J. 2016. The evolutionary path of least resistance. *Science*, 353 (6294), 29-30.
- UNGAR P.S., HEALY C., KARME A., TEAFORD M., FORTELIUS, M. 2016. Dental topography and diets of platyrrhine primates. *Historical Biology* 30 (1-2), 64-75.
- 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, 581-597.
- VAN DER MERWE N.J., MASAO F.T., BAMFORD M.K. 2008. Isotopic evidence for contrasting diets of early hominins *Homo habilis* and *Australopithecus boisei* of Tanzania. *S. Afr. J. Sci.* 104, 153e155.
- VRBA E.S. 1980. The significance of bovid remains as indicators of environment and predation patterns. In: BEHRENSMEYER A.K., HILL A.P. (eds.) *Fossils in the Making*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 247-272.
- VRBA E.S. 1985. Early hominids in southern Africa: updated observations on chronological and ecological background. In: TOBIAS P.V. (ed.) *Hominid Evolution: Past, Present, and Future*. Alan R. Liss, New York, pp. 195-200.
- VRBA E.S., DENTON G.H., PARTRIDGE T.C., GURKLE L.H. 1995. *Paleoclimate and Evolution with Emphasis on Human Origins*. Yale University Press, New Haven, 556 p.
- WADDLE D.M., 1988. Diet of early *Homo erectus* in Africa: a quantitative microwear analysis. *American Journal of Physical Anthropology* 75, 284.

- WALKER A., SHIPMAN P. 1997. *The wisdom of the bones : In search of human origins*. Vintage Books , New York, 368 p.
- WALTER R.C., MANEGA P.C., HAY R.L., DRAKE R.E., CURTIS G.H. 1991. Laser-fusion $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ dating of Bed I, Olduvai Gorge, Tanzania. *Nature* 354, 145–149.
- WASHBURN S.L. 1963. Behavior and human evolution. In : WASHBURN S.L. (ed.) *Classification and Human Evolution*. Aldine De Gruyter, Chicago, pp. 190–203.
- WHITE T.D., HARRIS J.M. (1977) Suid evolution and correlation of African hominid localities. *Science* 198, 13-21.
- WOLPOFF M.H. 1973. Posterior tooth size, body size, and diet in South African gracile australopithecines. *American Journal of Physical Anthropology* 39, 375-394.
- WOOD B.A., ABBOTT S.A., GRAHAM S.H. 1983. Analysis of the dental morphology of Plio-Pleistocene hominids. II. Mandibular molars - study of cusp areas, fissure pattern and cross sectional shape of the crown. *Journal of Anatomy* 137, 287-314.
- WOOD B.A. 1985. Early *Homo* in Kenya, and its systematic relationships. In : DELSON E. (ed.) *Ancestors: The Hard Evidence*. Alan R. Liss., New York, pp. 206-214.
- WOOD B.A., ENGLEMAN C.A. 1988. Analysis of the dental morphology of Plio-Pleistocene hominids. V. Maxillary postcanine tooth morphology. *Journal of Anatomy* 161, 1-35.
- WOOD B.A., COLLARD M. 1999. The changing face of genus *Homo*. *Evolutionary Anthropology* 8, 195-207
- WOOD B.A., CONSTANTINO P. 2007. *Paranthropus boisei* : Fifty years of evidence and analysis. *American Journal of Physical Anthropology* 50 (suppl. 45), 106.
- YRAVEDRA J., DIEZ-MARTÍN F., EGELAND C.P., MATÉ-GONZÁLEZ M.Á., PALOMEQUE-GONZÁLEZ, J.F., ARRIAZA M.C., ARAMENDI J., GARCÍA VARGASE., ESTACA-GÓMEZ V., SÁNCHEZ P.S., FRAILE C., DUQUE J., DE FRANCISCO RODRÍGUEZ S., GONZÁLEZ-AGUILERA D., URIBELARREA D., MABULLA A., BAQUEDANO E., DOMÍNGUEZ-RODRIGO M. 2017. FLK West (Lower Bed II, Olduvai Gorge, Tanzania): a new early Acheulean site with evidence for human exploitation of fauna. *Boreas* 46 (4), 816-830.
- ZHENG, S. Y., ZHENG, J., GAO, S. S., YU, B. J., YU, H. Y., QIAN, L. M., ZHOU, Z. R. 2011. Investigation on the microtribological behaviour of human tooth enamel by nanoscratch. *Wear* 271 (9-10), 2290-2296.
- ZUCCOTTI, L. F., WILLIAMSON, M. D., LIMP, W. F., UNGAR, P. S. 1998. Technical note: Modeling primate occlusal topography using geographic information systems technology. *American Journal of Physical Anthropology* 107 (1), 137-142.
- XIA J., TIAN Z.R., HUA L., CHEN L., ZHOU Z., QIAN L., UNGAR P.S. 2017. Enamel crystallite strength and wear: nanoscale responses of teeth to chewing loads. *Journal of the Royal Society* 14, 1-8.

TABLE DES ILLUSTRATIONS

Liste des figures

- Figure 1.** Microstructures de l'émail (d'après Ramirez Rozzi ,1998) ; fibres d'hydroxyapatite (gauche) et prismes en vue longitudinale (milieu) et en section (droite), modifiée d'après Xiao, 2015 11
- Figure 2.** Les facettes d'usures et leur numérotation, sur molaires supérieures (haut) et inférieures (bas), d'après Fiorenza, et al. 2010. Orientations indiquées : **B** Buccal, **L** Lingual, **M** Mesial, **D** Distal 14
- Figure 3.** Principe d'analyse chromatique confocale du Microrugosimètre Altimet-Altisurf®, modifié d'après le Manuel technique d'Altisurf 50 et du site Altimet® (<https://www.altimet.fr/>). Juliette Henrion © 26
- Figure 4.** Reconstructions photographiques de surfaces avec des défauts de mesures visibles (en noir). À gauche: **OH7**, M_{1g}, *Homo habilis*, Olduvai (Frida Leakey Korongo, Bed I), Tanzanie ; Altimet-Altisurf®, C2RMF, Juliette Henrion©. À droite : **SK 3676**, M_{1d}, *Paranthropus robustus*, Swartkrans (Mb. 1 HR), Afrique du sud ; Altimet-Altisurf®, C2RMF, Juliette Henrion©. (Échelles : 0,4x0,4 mm)..... 30
- Figure 5.** Analyse en Composantes Principales (ACP) des variables de rugosité et de la distribution des spécimens de l'échantillon (n=38)..... 34
- Figure 6.** Bruit de mesure visible sur la reconstruction photographique de **SKx 3355**, M_{2g}, *Paranthropus robustus*, Swartkrans (Mb. 1 LB), Afrique du sud ; Altimet-Altisurf®, C2RMF, Juliette Henrion©. (Échelle : 0,7x0,7 mm)..... 36
- Figure 6.** Prismes de l'émail sur **SK27**, M_{2d}, *Homo* sp., Swartkrans (Mb. 1 HR), Afrique du sud ; observés à l'Hirox (gauche), MNHN, Juliette Henrion© et au microrugosimètre ALtimet-Altisurf®(droite), C2RMF, Juliette Henrion©. (Échelles : Hirox (gauche) 250 µm ; Altisurf (droite) 0,7x0,7 mm)..... 39
- Figure 7.** Balayage de rayures visibles sur les reconstructions photographiques de : **Sts 24**, M_{1d}, *Australopithecus africanus*, Sterkfontein (Mb. 4), Afrique du sud (à gauche) et **Sts 56**, M_{1g}, *Australopithecus africanus*, Sterkfontein (Mb. 4), Afrique du sud (à droite). Altimet-Altisurf®, C2RMF, Juliette Henrion©. (Échelles : 0,7x0,7 mm)..... 40
- Figure 8.** Reconstruction photographique des surfaces d'usure des spécimens attribués aux premiers représentants du genre *Homo* (à droite les plus usées et à gauche les moins usées). Altimet-Altisurf®, C2RMF, Juliette Henrion©. (Échelles : 0,7x0,7 mm)..... 41
- Figure 9.** Reconstruction photographique des surfaces d'usure des spécimens attribués à *Paranthropus boisei*, puis à *Paranthropus robustus* (à droite les plus usées et à gauche les moins usées). Altimet-Altisurf®, C2RMF, Juliette Henrion©. (Échelles : 0,7x0,7 mm)..... 42
- Figure 10.** Diagrammes en boîte des variables d'analyses fractales (SSFA : 'Scale sensitive fractal analysis'), par sous-échantillons (*Australopithecus africanus*, *A.afr.* ; *Homo* sp. d'Afrique de l'est, *H. sp.* (est) ; *Homo* sp. d'Afrique du sud, *H. sp.* (sud) ; *Paranthropus boisei*, *P.b.* ; *Paranthropus robustus*, *Pr.*). La complexité $Asfc$; l'anisotropie $epLsar$, l'hétérogénéité de la complexité $HASfc$ 9 et $HASfc$ 81..... 44
- Figure 11.** Diagrammes en boîte des variables fonctionnelles de surface (d'analyses fractale, SSFA et ISO), par sous-échantillons (*Australopithecus africanus*, *A.afr.* ; *Homo* sp. d'Afrique de l'est, *H. sp.* (est) ; *Homo* sp. d'Afrique du sud, *H. sp.* (sud) ; *Paranthropus boisei*, *P.b.* ; *Paranthropus robustus*, *Pr.*). L'échelle maximale de complexité, Smc ; la hauteur de pics extrêmes, Sxp 44

Figure 12. Diagrammes en boîte des variables ISO fonctionnelles, par sous-échantillons (<i>Australopithecus africanus</i> , <i>A.afr.</i> ; <i>Homo</i> sp. d’Afrique de l’est, <i>H.</i> sp. (est) ; <i>Homo</i> sp. d’Afrique du sud, <i>H.</i> sp. (sud) ; <i>Paranthropus boisei</i> , <i>P.b.</i> ; <i>Paranthropus robustus</i> , <i>P.r.</i>). La distribution de la rugosité, Ssk ; la déviation de la rugosité, Sa ; la hauteur maximale de pics, Sp ; les points extrêmes de surface Sz.....	46
Figure 13. Diagrammes en boîte des variables ISO d’amplitude, par sous-échantillons (<i>Australopithecus africanus</i> , <i>A.afr.</i> ; <i>Homo</i> sp. d’Afrique de l’est, <i>H.</i> sp. (est) ; <i>Homo</i> sp. d’Afrique du sud, <i>H.</i> sp. (sud) ; <i>Paranthropus boisei</i> , <i>P.b.</i> ; <i>Paranthropus robustus</i> , <i>P.r.</i>). La surface des pentes Sdq ; la superficie de la surface usée Sdr.....	47
Figure 14. Diagrammes en boîte d’une variable fonctionnelle de volume ISO, par sous-échantillons (<i>Australopithecus africanus</i> , <i>A.afr.</i> ; <i>Homo</i> sp. d’Afrique de l’est, <i>H.</i> sp. (est) ; <i>Homo</i> sp. d’Afrique du sud, <i>H.</i> sp. (sud) ; <i>Paranthropus boisei</i> , <i>P.b.</i> ; <i>Paranthropus robustus</i> , <i>P.r.</i>). Le volumes de vide de vallées, Vvv.....	47
Figure 15. Diagrammes en boîte de variables ISO de forme, par sous-échantillons (<i>Australopithecus africanus</i> , <i>A.afr.</i> ; <i>Homo</i> sp. d’Afrique de l’est, <i>H.</i> sp. (est) ; <i>Homo</i> sp. d’Afrique du sud, <i>H.</i> sp. (sud) ; <i>Paranthropus boisei</i> , <i>P.b.</i> ; <i>Paranthropus robustus</i> , <i>P.r.</i>). Le surfaces des principaux creux, S5v ; L’aire moyenne des creux de la forme totale de la surface, Sda ; le volume moyen des creux Sdv.....	48
Figure 16. Reconstruction photographique de SK102, M ¹ g, <i>Paranthropus robustus</i> , Swartkrans (Mb. 1 HR), Afrique du sud. Altisurf-Altimet®, C2RMF, Juliette Henrion ©. (Échelle : 0,7x0,7 mm).....	60
Figure 17. Comparaison des surfaces de micro-usures de spécimens attribués à <i>Paranthropus boisei</i> . À gauche : quatre reconstructions photographique de spécimens de notre échantillon, Altimet-Altisurf®, C2RMF, Juliette Henrion©. À droite : quatre surfaces acquises au microscope confocal, dans Ungar, <i>et al.</i> 2008. (Échelles : Altisurf (gauche) 0,7x0,7 mm ; Confocal (droite) 276 µm-204 µm).....	61

Liste des tables

Table 1. Liste des spécimens étudiés (n=46) : ils sont attribués aux premiers représentants du genre <i>Homo</i> (n=8); <i>Paranthropus robustus</i> (n=26) ; <i>Paranthropus boisei</i> (n=4) ; <i>Australopithecus africanus</i> (n=8).....	21
Table 2. Test de normalité Shapir-Wilk, des 16 variables de rugosité.....	31
Table 3. Matrice de corrélation des variables : Corrélation de Spearman sur tout l’échantillon (n=38).....	32
Table 4. Analyse de l’ajout du bruit : les changements de rugosité sur une plaque de verre et les résultats des mesures de l’échantillon (n=38), par 16 variables de rugosité.....	37
Table 5. Test de signe de Wilcoxon pour différencier les données filtrées (par filtrage de spectre) et non filtrées.....	38
Table 6. Test de Mann-Whitney pour différencier les surfaces des spécimens attribués aux premiers représentants du genre <i>Homo</i> et ceux attribués à <i>Paranthropus</i>	49
Table 7. Test de Mann-Whitney pour différencier les surfaces des spécimens attribués aux premiers représentants du genre <i>Homo</i> , d’Afrique de l’est et d’Afrique du sud.....	50
Table 8. Test de Mann-Whitney pour différencier les surfaces des spécimens attribués à <i>Paranthropus boisei</i> et ceux attribués à <i>Paranthropus robustus</i>	51
Table 9. Tableau comparatif des données descriptives (moyennes, médianes et écarts-types) des analyses de cette étude avec les résultats des mesures faites au microscope confocal, de Peterson <i>et al.</i> 2018 et Ungar <i>et al.</i> 2012.	52

GLOSSAIRE

Termes d'études microrugosimétriques

Forme de surface : les reliefs globaux de la surface mesurée. Une surface a un relief convexe, concave, incurvé, ondulé ou lisse.

Rugosité : les changements de la morphologie de la matière avec les formes de surface.

Micro-rugosité : les changements de la morphologie des micro-usures, et leur densité sur la surface.

Morphologie des usures : il y a deux types d'usures : les trous et stries. Ils sont créés par déformations et/ou enlèvements de matière. La morphologie des usures évoque leurs dimensions dans l'espace ; largeur, longueur (ou diamètre) et profondeur.

Les Paramètres de Rugosité

Scale-sensitive fractal analysis SSEA : Scott 2005, MountainsMap[®] 7.3 (DigitalSurf, France)

▶ **Asfc** (Complexité)

Mesure des changements de rugosité de surface, calculée par une géométrisation en fractal de la surface. Les pentes les plus abruptes sont transcrites dans un « log-log plot » intégrant ces mesures à une aire relative, sur différentes échelles.

▶ **epLsar** (Anisotropie)

Mesure de l'orientation de la texture d'une surface, suivant la direction des segments de droites de la surface fractale (1.8 μm , 5°), à différentes échelles. Cette direction varie en fonction de la direction distincte de la texture. Une surface d'usure présentant des stries parallèles aura une forte anisotropie.

▶ **HAsfc** (Hétérogénéité de la complexité)

C'est l'amplitude de variation d'**Asfc** de la surface, mesurée par la différence d'une complexité locale sur la médiane de complexité de la facette. La surface analysée est sous échantillonnée, par une grille de lignes et colonnes égales (d'un maximum de 11 unités), afin que l'hétérogénéité soit quantifiée relativement à la complexité des sous-échantillons. Les

normes d'unités de sous-échantillonnage de la surface, retrouvées dans la littérature, sont de $3 \times 3 \mu\text{m}$ (*HAsfc9*) et/ou $9 \times 9 \mu\text{m}$ (*HAsfc81*).

ISO 25178 : <https://www.iso.org/fr/standard/42785.html>, Mountains Map 7.3 Premium ; Normes internationales d'analyses d'états de surfaces : « définitions et paramètres applicables à la détermination de l'état de surface au moyen de méthodes surfaciques. »

Paramètres fonctionnels : Smc, Sxp

▶ **Smc** (Échelle de complexité maximale)

Mesure du point le plus abrupt de la courbe de complexité. Elle mesure l'échelle la plus précise à laquelle la courbe est la plus abrupte.

▶ **Sxp** (Hauteur extrême de pic)

Mesure la différence de hauteur entre le plan moyen et les pics de la surface; par le calcul de la différence de hauteur entre les taux de longueur portante (le rapport entre la hauteur totale du profil de rugosité et une hauteur d'évaluation, à un niveau donné de la rugosité), à 2,5% et 50%.

Paramètres d'amplitude : Sa, Ssk, Sp, Sz

▶ **Sa** (Rugosité ; Déviation de la surface)

Mesure de la rugosité en calculant la moyenne des valeurs absolues de déviation de surface, au dessus et en dessous d'un plan moyen.

▶ **Ssk** (Asymétrie)

Mesure de l'asymétrie de la rugosité de surface. C'est le calcul du rapport des valeurs au cube du plan moyen sur la déviations de surface (Sq^3). Si $Ssk \neq 0$ la surface est asymétrique ; $Ssk < 0$, s'il y a plus de pics que de fosses, et $Ssk > 0$, s'il y a plus de creux.

▶ **Sp** (Hauteur de crête maximale)

Mesure de la hauteur de la crête la plus haute dans la zone définie.

▶ **Sz** (Hauteur maximale)

Distance entre la hauteur de pic maximale et la profondeur de trou la plus basse.

Paramètres hybrides : Sdq, Sdr

▶ **Sdq** (Moyenne quadratique des pentes)

Mesure générale des pentes de la surface, calculée par la racine carrée de la moyenne des pentes à tous les points de la surface. Sdq=0 correspond à une surface plane.

▶ **Sdr** (Rapport de surface interfaciale ; la surface usée)

Ce paramètre est exprimé comme un pourcentage de la surface supplémentaire de la zone de définition assurée par la texture en comparaison avec la zone de définition plane. Le paramètre Sdr d'une surface complètement plane est égal à 0.

Paramètre fonctionnel de volume : Vvv (Volume vide de vallée)

Mesure le volume de vide des 'vallées' la surface pour la valeur p% du rapport de matière de surface. (sans prendre en compte le volume de vide de la surface écrêtée).

Paramètres de forme : S5v, Sda, Sdv

Les paramètres de formes sont des calculs réalisés sur la base d'une segmentation de la surface : l'algorithme de partage des eaux (séparation des creux) ou la taille de Wolf (régions en dessous d'un seuil de hauteur/profondeur d'après voisinage des points de surface).

▶ **S5v** (Hauteur de puits sur cinq points)

▶ **Sda** (Surface de vallée moyenne)

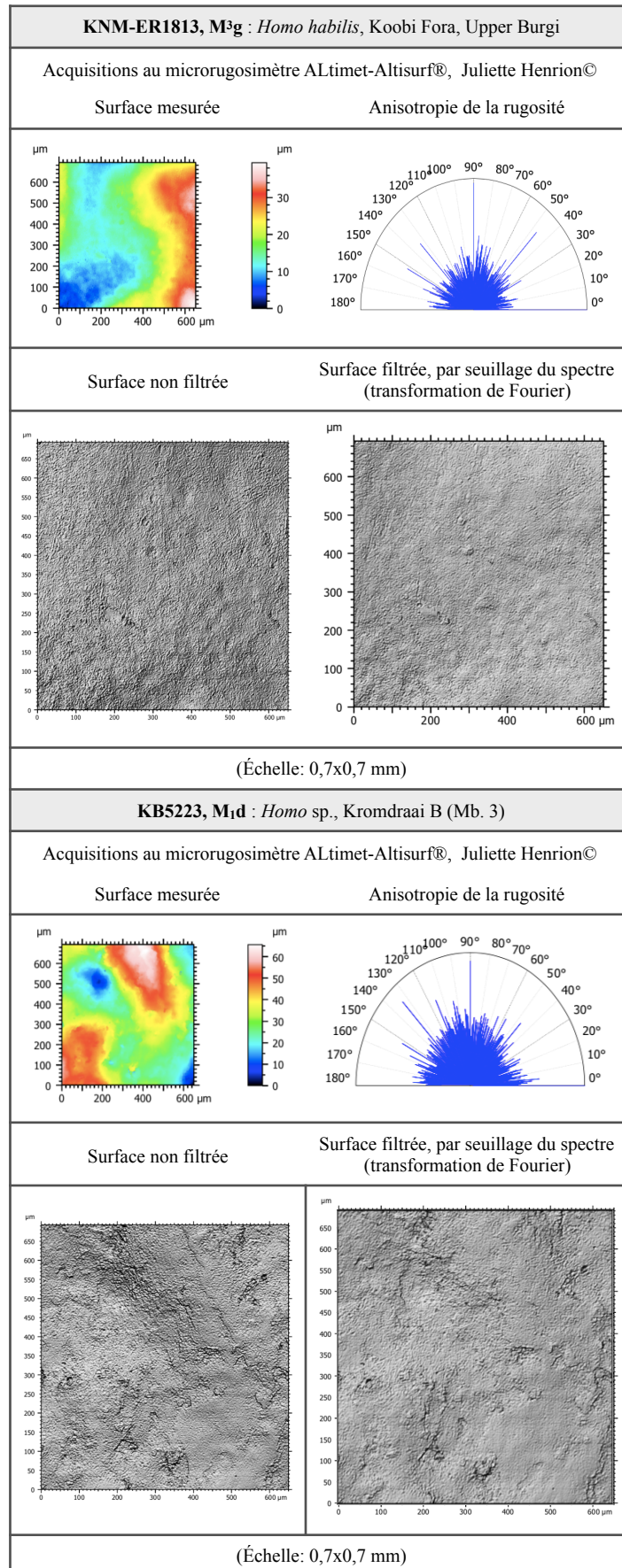
▶ **Sdv** (Volume de vallée moyen)

ANNEXES

Annexe 1. Résultats des 16 variables mesurées, au microrugosimètre Altrimet-Altisurf® : 5 fractals et 11 ISO.

		Fractal (SSFA)				ISO											
		Com- plexité	Aniso- tropie	Hétérogénéité		Fonctionnels		Amplitude			Hybrides		Volume		Forme		
		Asfc	epLsar	Hasfc 9	Hasfc 81	Smc	Sxp	Sa	Ssk	Sp	Sz	Sdq	Sdr	Vvv	S5v	Sda	Sdv
KNM-ER1813	M ³ g	24,9	0,0183	0,165	0,188	11,4	9,84	2,31	0,542	22	39,7	0,508	10,9	0,48	13,7	2908	130
KB5223	M ₁ d	38	0,0179	0,157	0,288	17	18,8	7,96	0,279	31,1	69,4	1,21	28,6	1,05	32,5	840	74,5
KNM-WT37100	M ₂ g	23,6	0,0178	0,195	0,273	14,6	14,4	3,06	0,647	34,8	58,3	0,622	13,2	0,723	14,5	2405	149
KNM-WT37747	M ₂ g	24,5	0,0177	0,157	0,229	6,3	16	2,28	-1,09	13	43,7	0,585	11,6	0,909	23,1	2013	94,1
KNM-WT37748	M ³ g	17,5	0,0185	0,214	0,336	14,9	27,5	5,46	-0,471	21,4	55,9	0,458	8,47	1,41	21,9	321	31,8
KNM-WT42718	M ₁ g	25,2	0,0182	0,272	0,382	14,9	18	5,07	0,637	45,1	78,5	0,792	15,7	1,07	18	526	79,7
KNM-WT47844	M ² d	29,3	0,0176	0,429	0,814	19,4	32	4,86	-0,384	35	131	1,51	25,9	1,97	94,2	1040	87,1
MLD2	M ₁ g	24,6	0,0172	0,106	0,141	2,08	3,98	0,51	-0,57	7,24	19,1	0,524	11,4	0,24	8,51	294	25,1
OH13	M ¹ d	46,9	0,0173	0,227	0,274	13,6	43,1	6,89	-1,17	24,2	77,5	1,33	36,3	2,86	32,3	1874	236
SE255	M ¹ d	24,7	0,0176	0,369	0,444	16,8	29,5	4,73	-0,434	28,5	81,2	0,733	14,9	1,59	30,3	2354	143
SK1	M ₂ g	16,3	0,0175	0,237	0,272	17,7	32,1	2,17	-0,55	23,2	72,8	0,418	7,59	1,98	23,8	601	51,3
SK5	M ₂ g	21,5	0,0176	0,263	0,324	7,62	14,6	1,17	-0,528	12,1	34,1	0,561	11,2	0,806	10,6	954	45,2
SK6	M ² d	25	0,0182	0,23	0,291	4,55	13,6	2,43	-1,7	10,5	39,8	0,604	12,6	0,828	15,9	2401	110
SK15	M ¹ d	29,4	0,018	0,224	0,405	11,1	21,7	1,54	-0,597	15,4	76,8	1,23	22,5	1,26	41,1	545	55,1
SK27	M ² d	18,2	0,0168	0,107	0,203	20,5	18	4,43	0,441	32,3	65,2	0,475	9	0,779	23,1	375	44,6
SK89	M ¹ g	17,1	0,0204	0,271	0,432	25,1	50,1	2,85	-0,607	32,7	94,5	0,504	9,32	2,9	33,2	2927	87,3
SK102	M ¹ g	22,3	0,0175	0,242	0,305	14,5	37,9	2,26	-1,02	18,1	73	0,511	10,6	2,15	17,5	9732	104
SK826(b)	M ₁ g	25,4	0,0181	0,0787	0,141	6,94	19,8	2,01	-1,13	10,9	37,3	0,524	11,2	1,34	12,4	1931	51,5
SK832	M ¹ g	20,8	0,0187	0,257	0,272	15,1	26	1,49	-0,45	22,8	68,7	0,481	9,5	1,38	11,7	938	71,9
SK834	M ² d	21,9	0,0179	0,106	0,193	3,19	5,13	1,11	-0,0641	11,6	44,5	0,542	10,5	0,306	21	2224	121
SK835	M ³ g	31,1	0,0182	0,134	0,278	14,2	20,2	1,59	-0,207	25,8	75,8	0,903	19,1	1,15	28,5	1910	111
SK837	M ² d	24,1	0,0181	0,23	0,28	5,93	12,1	1,93	-0,547	14,3	32,2	0,554	11,6	0,674	7,9	1266	54,4
SK838(b)	M ₁ g	17,9	0,0174	0,155	0,239	6,61	9,26	2,3	-0,0525	11,4	27,6	0,467	8,42	0,437	13,1	1030	36,8
SK843	M ₁ g	21,9	0,0178	0,141	0,335	7,15	14,5	1,95	-0,819	10,4	46,6	0,933	12,9	0,954	31,7	722	29,7
SK846a	M ² d	16,2	0,0179	0,218	0,293	5,86	15,4	1,37	-1,16	11,1	35,7	0,438	6,73	1,03	9,44	947	26,8
SK3974	M ¹ d	19,8	0,0178	0,119	0,168	7,46	13	1,73	-0,414	13,2	35,3	0,456	8,68	0,705	10,9	3171	119
SKw5	M ¹ d	12,5	0,0184	0,206	0,287	6,52	16,9	1,21	-1,21	8,49	38	0,326	4,79	1,03	16	248	22,4
SKw3068	M ₂ g	21,2	0,0175	0,18	0,209	2,74	4,86	0,81	-0,348	6,38	19	0,416	7,64	0,289	6,23	540	21,8
SKw3114	M ₂ g	14	0,0184	0,073	0,17	1,97	5,6	1,01	-1,18	3,3	14,4	0,341	5,2	0,368	3,87	909	26,1
SKw4767	M ¹ d	17,9	0,0167	0,15	0,259	11	17,9	1,55	-0,43	15,6	55	0,468	8,16	1,15	21,1	3707	60,1
SKw14129	M ² d	22,2	0,0178	0,144	0,246	8,7	18,7	2,68	-0,764	15,7	49,9	0,543	11,1	1,03	9,35	1776	108
SKx5013	M ₁ g	41,8	0,0183	0,116	0,144	3,43	5,7	0,592	-0,32	15,8	36,6	0,76	20	0,391	14	746	69,9
SKx5023	M ¹ d	28	0,018	0,215	0,293	7,98	11,6	1,86	-0,192	12,7	31	0,591	13,3	0,602	10,8	849	33,5
Sts18	M ₂ g	22,8	0,0182	0,181	0,264	9,32	15,4	2,95	-0,392	18,8	53,1	0,509	10,4	0,989	6,8	7886	2607
Sts24	M ¹ d	20,8	0,0181	0,135	0,224	5,88	13,7	1,29	-0,905	12,3	30,6	0,487	9,55	0,941	3,2	1950	115
Sts56	M ¹ g	23,6	0,0174	0,183	0,229	11,4	66,5	3,48	-0,977	17,6	66,5	0,583	12,4	1,64	14,2	2246	115
Stw53	M ¹ d	19,5	0,0183	0,29	0,388	5,62	7,21	1,04	-0,0431	12,1	37	0,642	10,4	0,376	18,6	1167	39,6
TM1517b	M ¹ d	36,3	0,0182	0,11	0,194	4,95	12,4	0,975	-1,08	10,6	40,2	0,868	17	0,698	22,7	803	43,3

Annexe 2. Planches des analyses des surfaces de des spécimens de l'échantillon (n=38) :

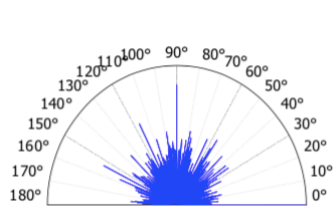
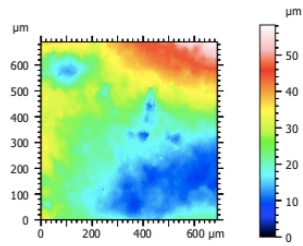


KNM-WT37100, M₂g : *Paranthropus boisei*, Kokiselei 1 (Mb. Kaito)

Acquisitions au microrugosimètre ALtimet-Altisurf®, Juliette Henrion©

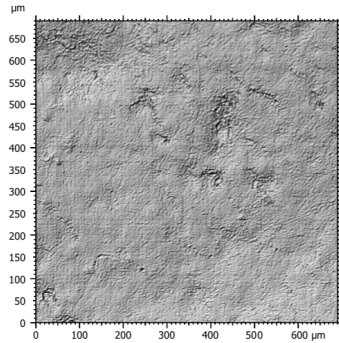
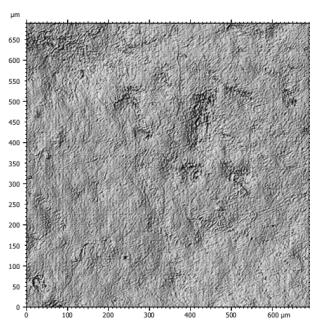
Surface mesurée

Anisotropie de la rugosité



Surface non filtrée

Surface filtrée, par seuillage du spectre (transformation de Fourier)



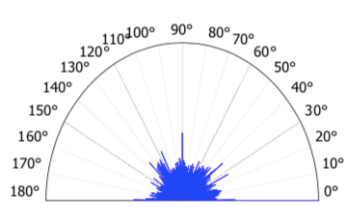
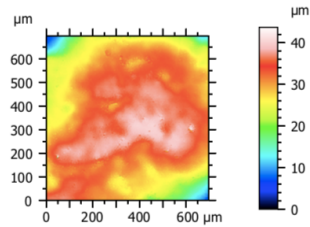
(Échelle: 0,7x0,7 mm)

KNM-WT37747, M₂g : *Paranthropus boisei*, Kokiselei 1 (Mb. Kaito)

Acquisitions au microrugosimètre ALtimet-Altisurf®, Juliette Henrion©

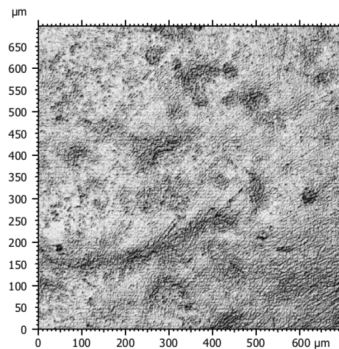
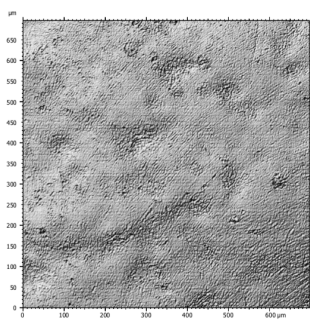
Surface mesurée

Anisotropie de la rugosité



Surface non filtrée

Surface filtrée, par seuillage du spectre (transformation de Fourier)



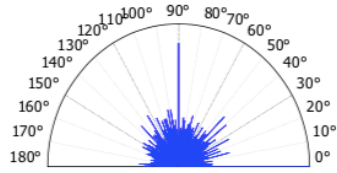
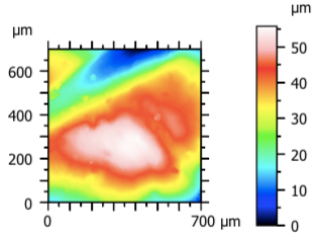
(Échelle: 0,7x0,7 mm)

KNM-WT37748, M³g : *Paranthropus boisei*, Kokiselei 1 (Mb. Kaito)

Acquisitions au microrugosimètre ALtimet-Altisurf®, Juliette Henrion©

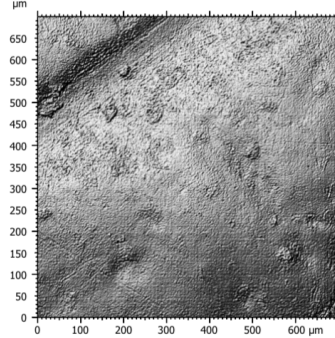
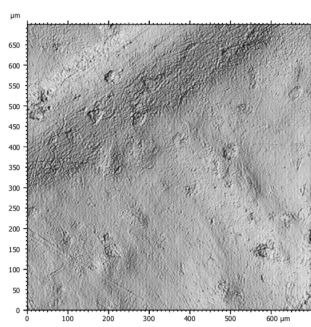
Surface mesurée

Anisotropie de la rugosité



Surface non filtrée

Surface filtrée, par seuillage du spectre (transformation de Fourier)



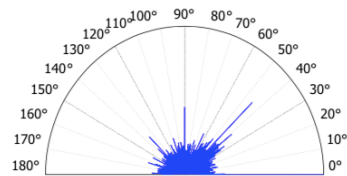
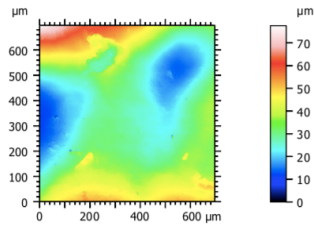
(Échelle: 0,7x0,7 mm)

KNM-WT42718, M₁g : *Homo* sp., Lokalalei (LA1) (Mb. Kalochoro)

Acquisitions au microrugosimètre ALtimet-Altisurf®, Juliette Henrion©

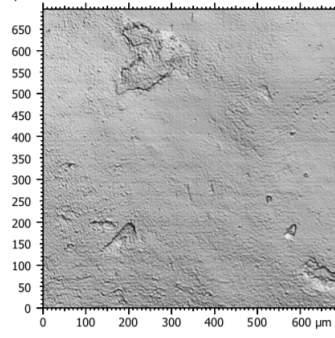
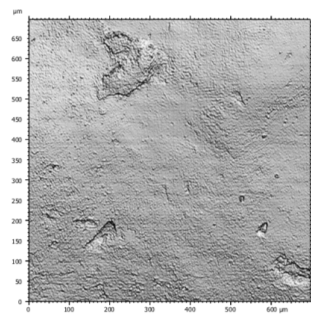
Surface mesurée

Anisotropie de la rugosité



Surface non filtrée

Surface filtrée, par seuillage du spectre (transformation de Fourier)



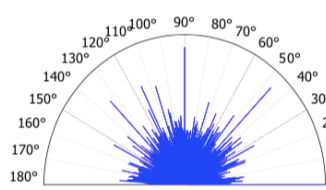
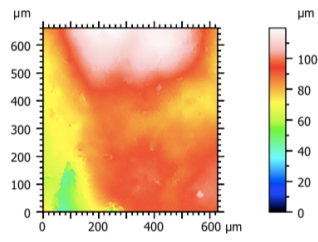
(Échelle: 0,7x0,7 mm)

KNM-WT47844, M²d : *Paranthropus boisei*, Kalokodo (Mb. Kaito)

Acquisitions au microrugosimètre ALtimet-Altisurf®, Juliette Henrion©

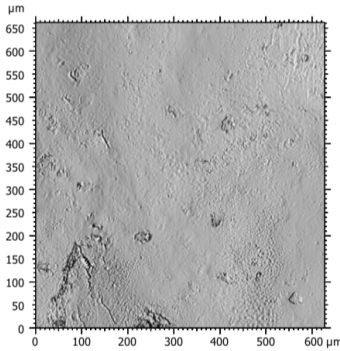
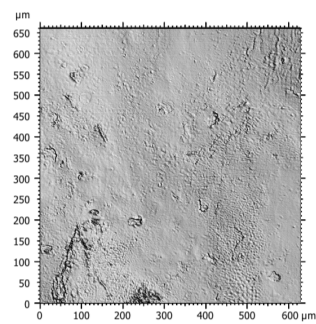
Surface mesurée

Anisotropie de la rugosité



Surface non filtrée

Surface filtrée, par seuillage du spectre (transformation de Fourier)



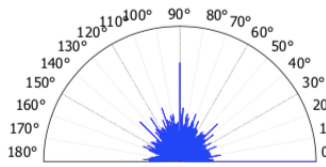
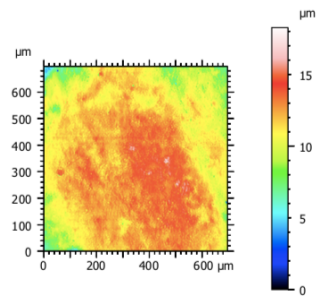
(Échelle: 0,7x0,7 mm)

MLD2, M_{1g} : *Australopithecus africanus*, Makapansgat (Mb. 3)

Acquisitions au microrugosimètre ALtimet-Altisurf®, Juliette Henrion©

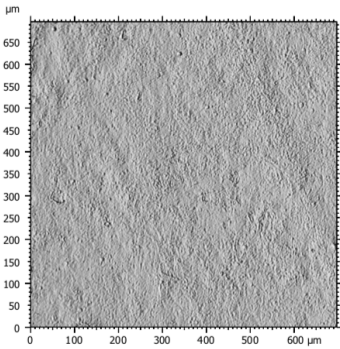
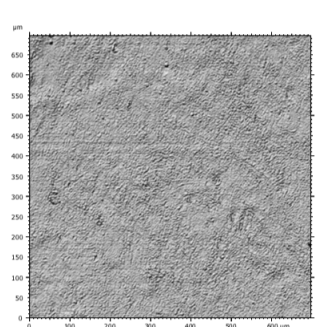
Surface mesurée

Anisotropie de la rugosité



Surface non filtrée

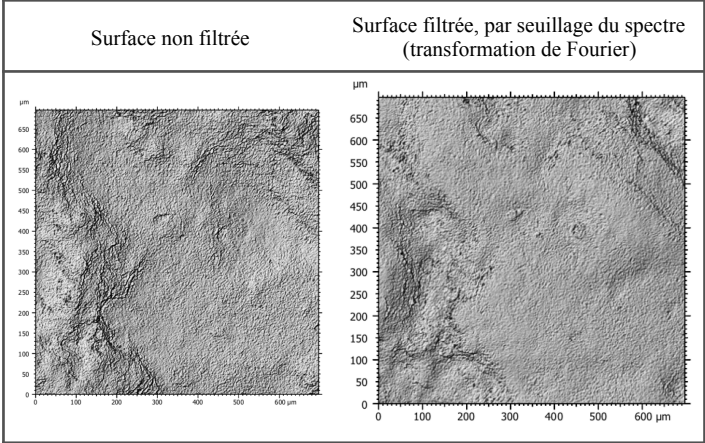
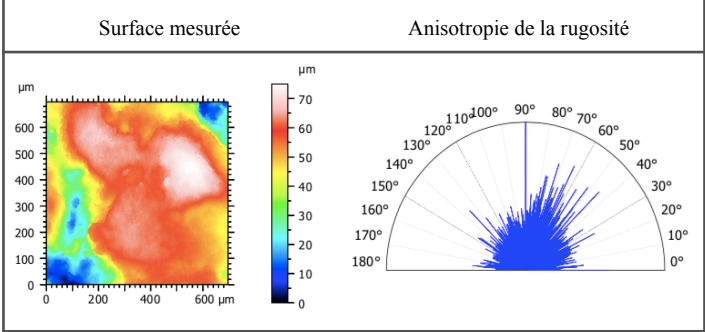
Surface filtrée, par seuillage du spectre (transformation de Fourier)



(Échelle: 0,7x0,7 mm)

OH13, M¹d : *Homo habilis*, Olduvai, MNK, Chert Factory Site, Bed II

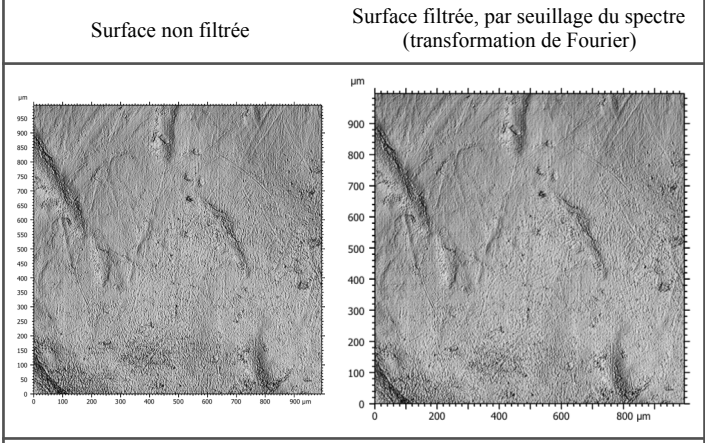
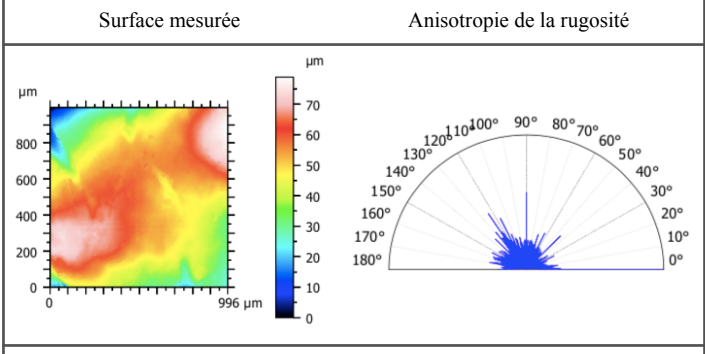
Acquisitions au microrugosimètre ALtimet-Altisurf®, Juliette Henrion©



(Échelle: 0,7x0,7 mm)

SE255, M¹d : *Homo* sp., Sterkfontein (Mb. 5C, extension ouest)

Acquisitions au microrugosimètre ALtimet-Altisurf®, Juliette Henrion©

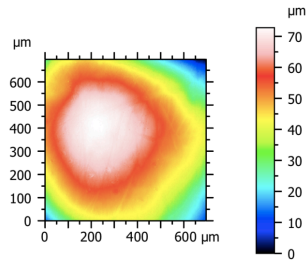


(Échelle: 0,7x0,7 mm)

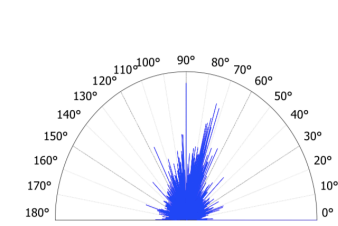
SK1, M₂g : *Paranthropus robustus*, Swartkrans (Mb. 1 HR)

Acquisitions au microrugosimètre ALtimet-Altisurf®, Juliette Henrion©

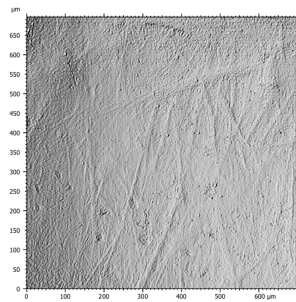
Surface mesurée



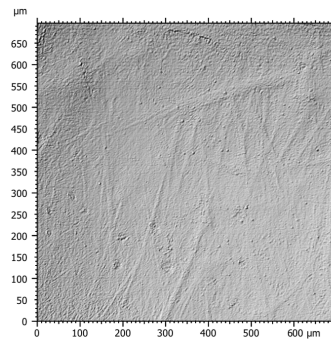
Anisotropie de la rugosité



Surface non filtrée



Surface filtrée, par seuillage du spectre (transformation de Fourier)

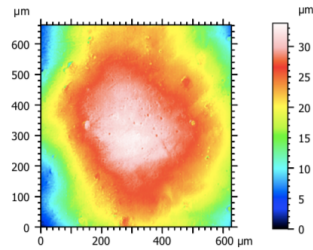


(Échelle: 0,7x0,7 mm)

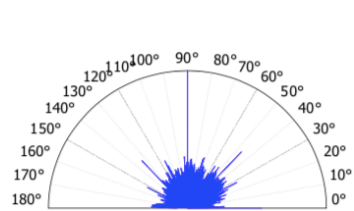
SK5, M₂g : *Paranthropus robustus*, Swartkrans (Mb. 1 HR)

Acquisitions au microrugosimètre ALtimet-Altisurf®, Juliette Henrion©

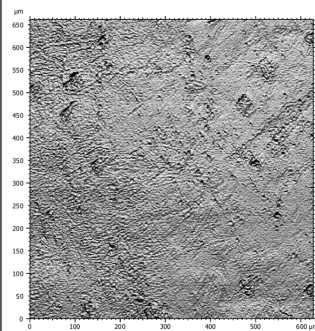
Surface mesurée



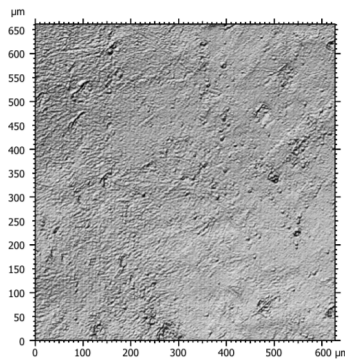
Anisotropie de la rugosité



Surface non filtrée



Surface filtrée, par seuillage du spectre (transformation de Fourier)



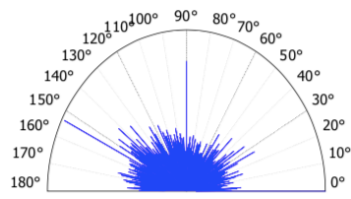
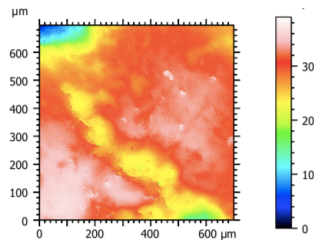
(Échelle: 0,7x0,7 mm)

SK6, M₂d : *Paranthropus robustus*, Swartkrans (Mb. 1 HR)

Acquisitions au microrugosimètre ALtimet-Altisurf®, Juliette Henrion©

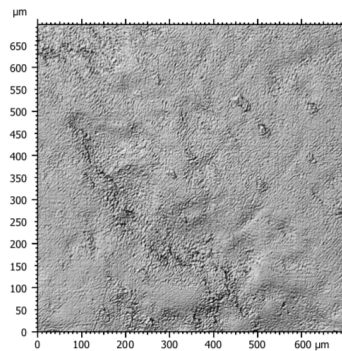
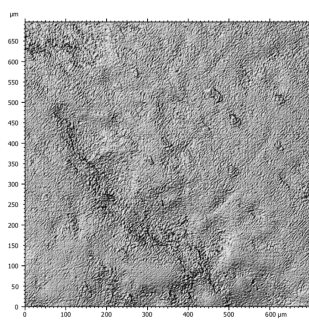
Surface mesurée

Anisotropie de la rugosité



Surface non filtrée

Surface filtrée, par seuillage du spectre (transformation de Fourier)



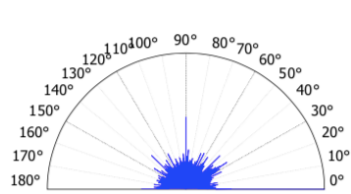
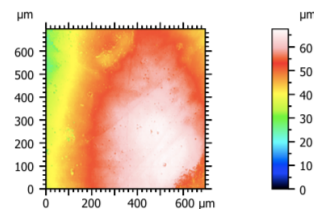
(Échelle: 0,7x0,7 mm)

SK15, M₁d : *Homo erectus*, Swartkrans (Mb. 2)

Acquisitions au microrugosimètre ALtimet-Altisurf®, Juliette Henrion©

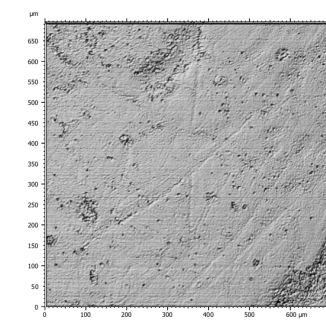
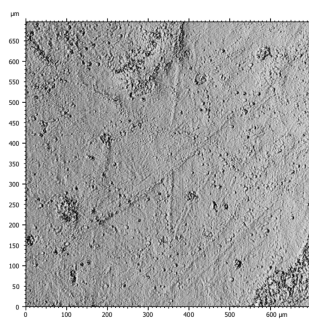
Surface mesurée

Anisotropie de la rugosité



Surface non filtrée

Surface filtrée, par seuillage du spectre (transformation de Fourier)



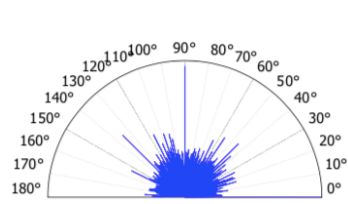
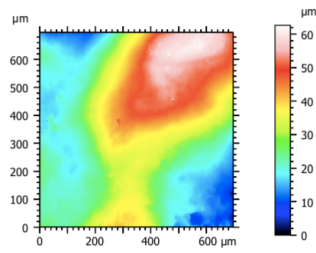
(Échelle: 0,7x0,7 mm)

SK27, M²d : *Paranthropus robustus*, Swartkrans (Mb. 1 HR)

Acquisitions au microrugosimètre ALtimet-Altisurf®, Juliette Henrion©

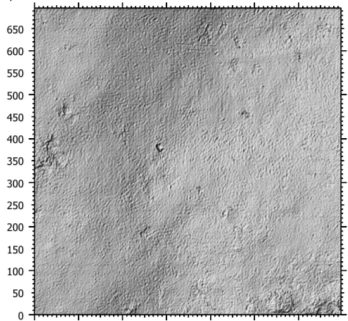
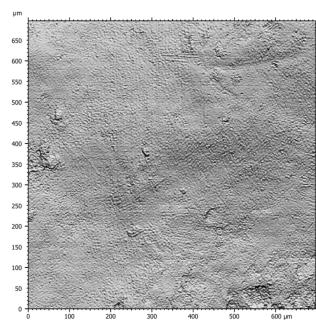
Surface mesurée

Anisotropie de la rugosité



Surface non filtrée

Surface filtrée, par seuillage du spectre (transformation de Fourier)



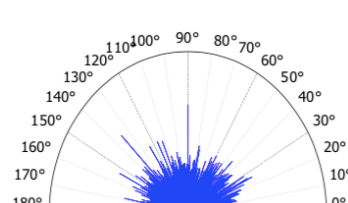
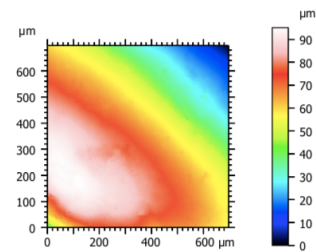
(Échelle: 0,7x0,7 mm)

SK89, M¹g : *Paranthropus robustus*, Swartkrans (Mb. 1 HR)

Acquisitions au microrugosimètre ALtimet-Altisurf®, Juliette Henrion©

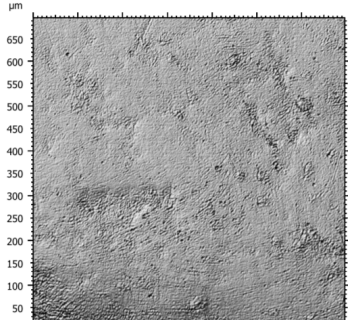
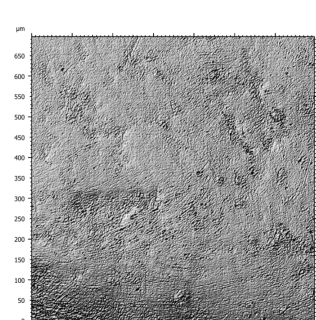
Surface mesurée

Anisotropie de la rugosité



Surface non filtrée

Surface filtrée, par seuillage du spectre (transformation de Fourier)



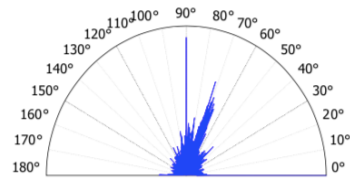
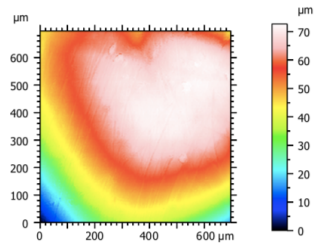
(Échelle: 0,7x0,7 mm)

SK102, M¹g : *Paranthropus robustus*, Swartkrans (Mb. 1 HR)

Acquisitions au microrugosimètre ALtimet-Altisurf®, Juliette Henrion©

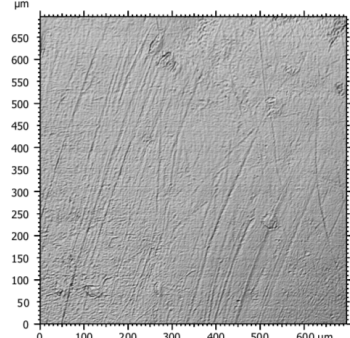
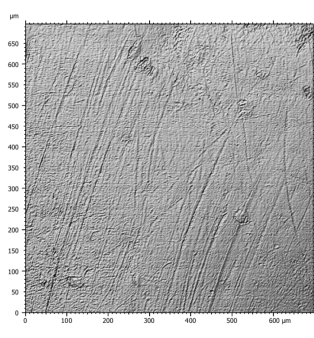
Surface mesurée

Anisotropie de la rugosité



Surface non filtrée

Surface filtrée, par seuillage du spectre (transformation de Fourier)



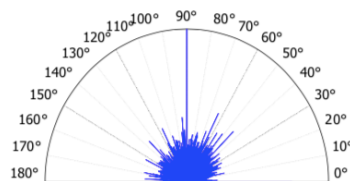
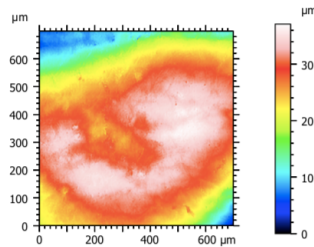
(Échelle: 0,7x0,7 mm)

SK826(b), M¹g : *Paranthropus robustus*, Swartkrans (Mb. 1 HR)

Acquisitions au microrugosimètre ALtimet-Altisurf®, Juliette Henrion©

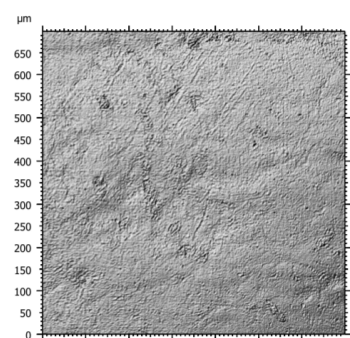
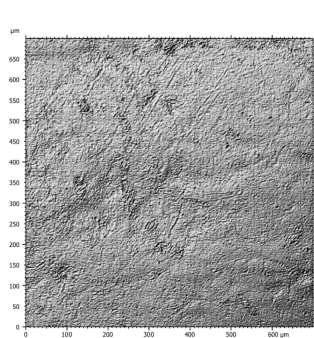
Surface mesurée

Anisotropie de la rugosité



Surface non filtrée

Surface filtrée, par seuillage du spectre (transformation de Fourier)

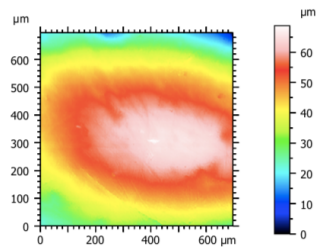


(Échelle: 0,7x0,7 mm)

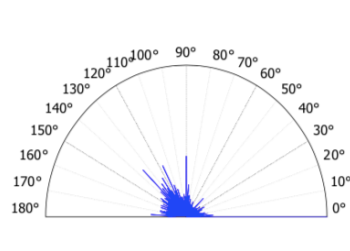
SK832, M¹g : *Paranthropus robustus*, Swartkrans (Mb. 1 HR)

Acquisitions au microrugosimètre ALtimet-Altisurf®, Juliette Henrion©

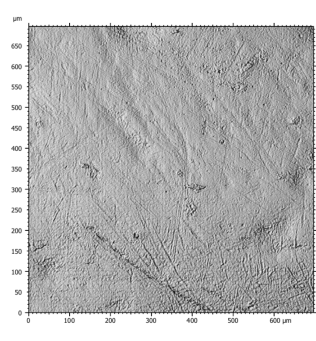
Surface mesurée



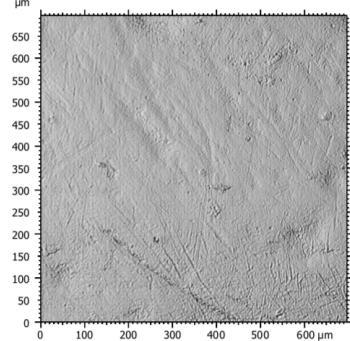
Anisotropie de la rugosité



Surface non filtrée



Surface filtrée, par seuillage du spectre (transformation de Fourier)

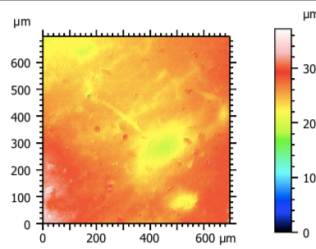


(Échelle: 0,7x0,7 mm)

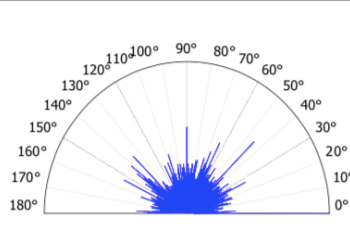
SK834, M²d : *Paranthropus robustus*, Swartkrans (Mb. 1 HR)

Acquisitions au microrugosimètre ALtimet-Altisurf®, Juliette Henrion©

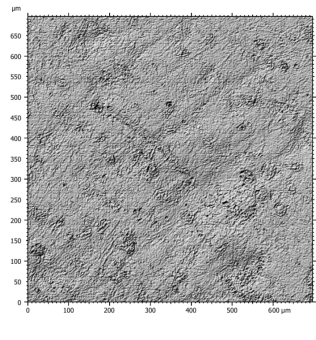
Surface mesurée



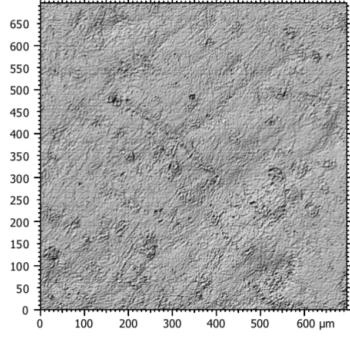
Anisotropie de la rugosité



Surface non filtrée



Surface filtrée, par seuillage du spectre (transformation de Fourier)



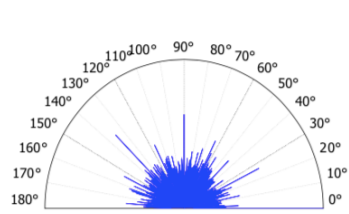
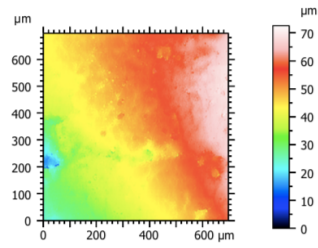
(Échelle: 0,7x0,7 mm)

SK835, M³g : *Paranthropus robustus*, Swartkrans (Mb. 1 HR)

Acquisitions au microrugosimètre ALtimet-Altisurf®, Juliette Henrion©

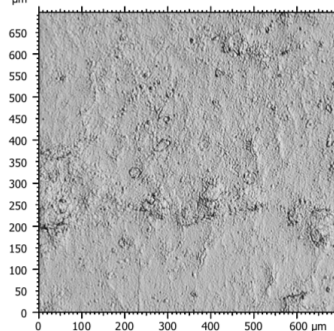
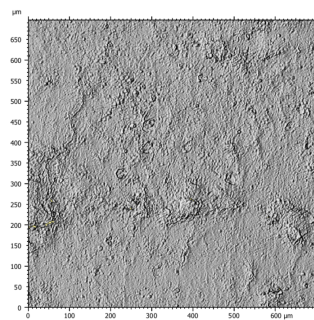
Surface mesurée

Anisotropie de la rugosité



Surface non filtrée

Surface filtrée, par seuillage du spectre (transformation de Fourier)



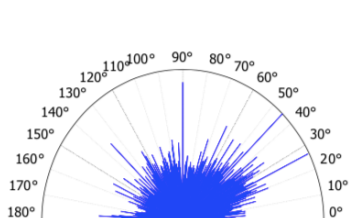
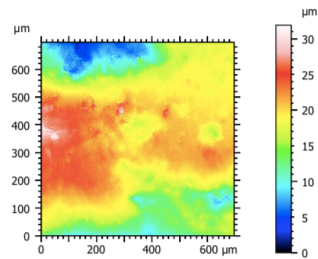
(Échelle: 0,7x0,7 mm)

SK837, M²d : *Paranthropus robustus*, Swartkrans (Mb. 1 HR)

Acquisitions au microrugosimètre ALtimet-Altisurf®, Juliette Henrion©

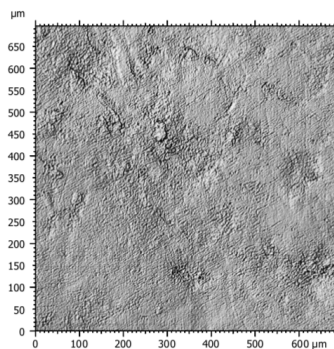
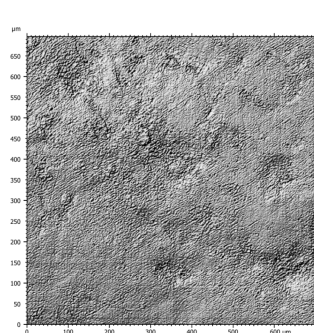
Surface mesurée

Anisotropie de la rugosité



Surface non filtrée

Surface filtrée, par seuillage du spectre (transformation de Fourier)



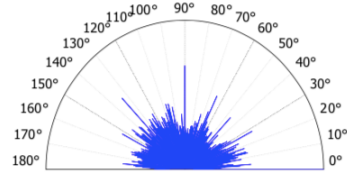
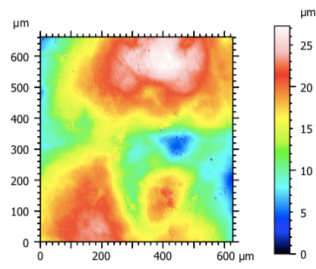
(Échelle: 0,7x0,7 mm)

SK838(b), M_{1g} : *Paranthropus robustus*, Swartkrans (Mb. 1 HR)

Acquisitions au microrugosimètre ALtimet-Altisurf®, Juliette Henrion©

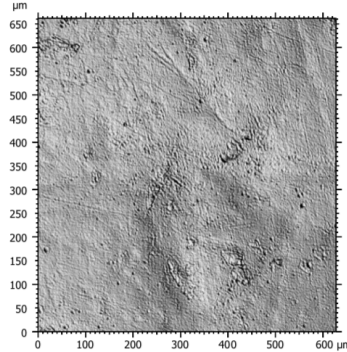
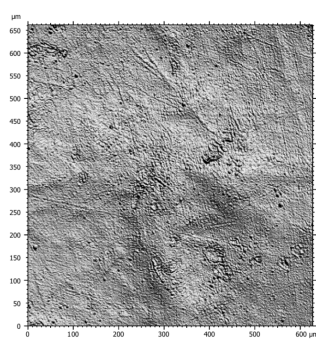
Surface mesurée

Anisotropie de la rugosité



Surface non filtrée

Surface filtrée, par seuillage du spectre (transformation de Fourier)



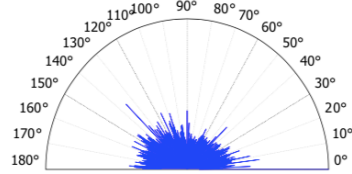
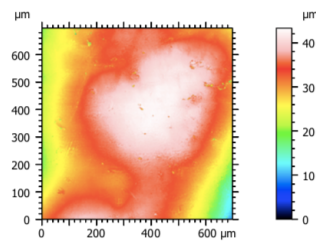
(Échelle: 0,7x0,7 mm)

SK843, M_{1g} : *Paranthropus robustus*, Swartkrans (Mb. 1 HR)

Acquisitions au microrugosimètre ALtimet-Altisurf®, Juliette Henrion©

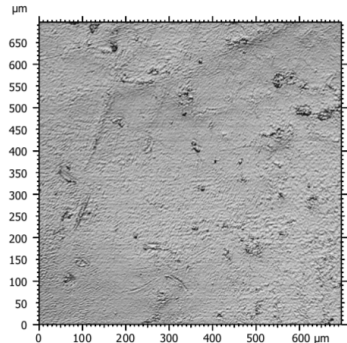
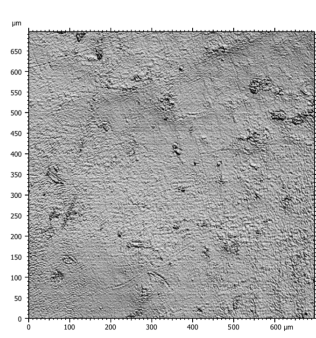
Surface mesurée

Anisotropie de la rugosité



Surface non filtrée

Surface filtrée, par seuillage du spectre (transformation de Fourier)



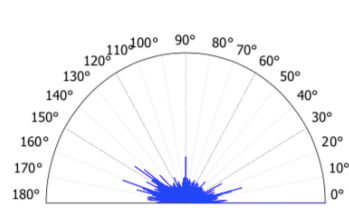
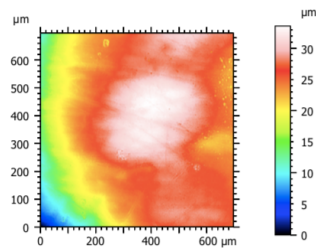
(Échelle: 0,7x0,7 mm)

SK846a, M₂d : *Paranthropus robustus*, Swartkrans (Mb. 1 HR)

Acquisitions au microrugosimètre ALtimet-Altisurf®, Juliette Henrion©

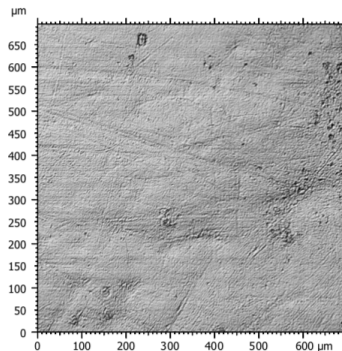
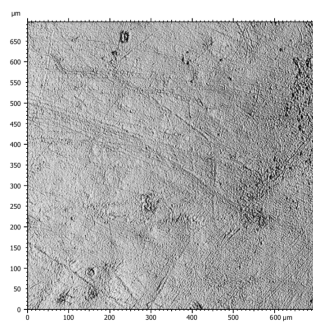
Surface mesurée

Anisotropie de la rugosité



Surface non filtrée

Surface filtrée, par seuillage du spectre (transformation de Fourier)



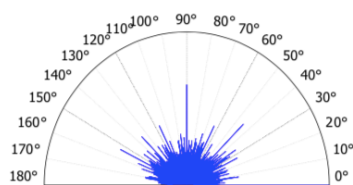
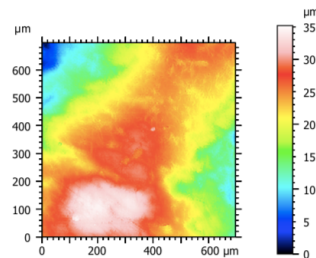
(Échelle: 0,7x0,7 mm)

SK3974, M₁d : *Paranthropus robustus*, Swartkrans (Mb. 1 HR)

Acquisitions au microrugosimètre ALtimet-Altisurf®, Juliette Henrion©

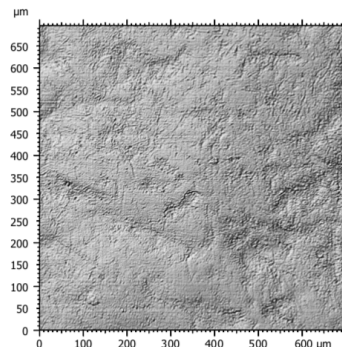
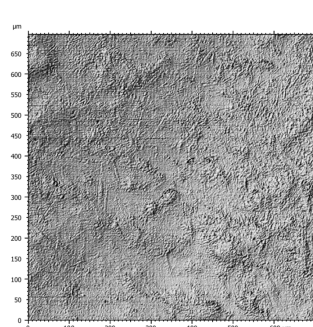
Surface mesurée

Anisotropie de la rugosité



Surface non filtrée

Surface filtrée, par seuillage du spectre (transformation de Fourier)



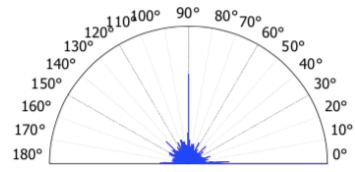
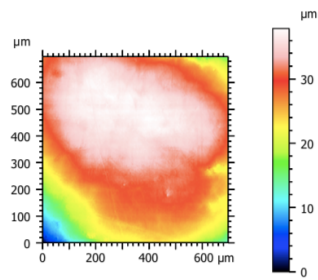
(Échelle: 0,7x0,7 mm)

SKw5, M₁d : *Paranthropus robustus*, Swartkrans (Mb. 1 LB)

Acquisitions au microrugosimètre ALtimet-Altisurf®, Juliette Henrion©

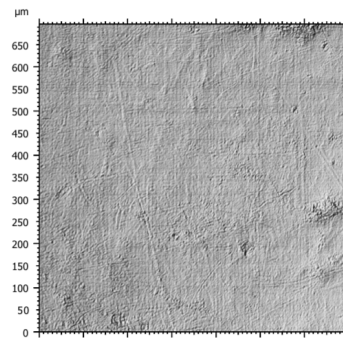
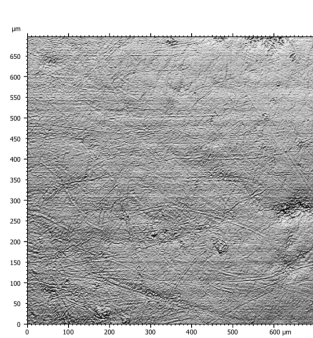
Surface mesurée

Anisotropie de la rugosité



Surface non filtrée

Surface filtrée, par seuillage du spectre (transformation de Fourier)



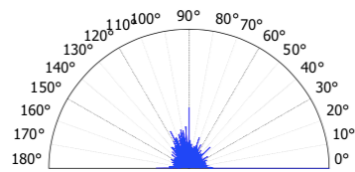
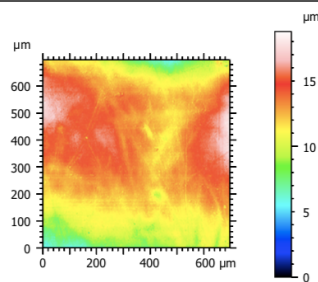
(Échelle: 0,7x0,7 mm)

SKw3068, M²g : *Paranthropus robustus*, Swartkrans (Mb. 1)

Acquisitions au microrugosimètre ALtimet-Altisurf®, Juliette Henrion©

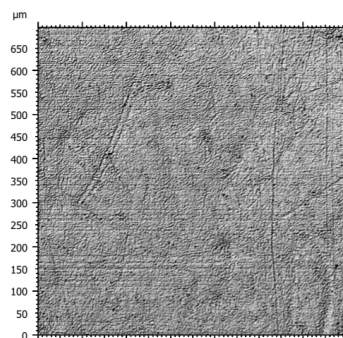
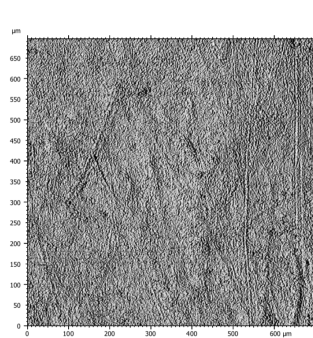
Surface mesurée

Anisotropie de la rugosité



Surface non filtrée

Surface filtrée, par seuillage du spectre (transformation de Fourier)



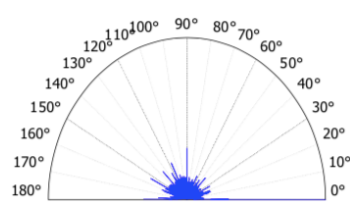
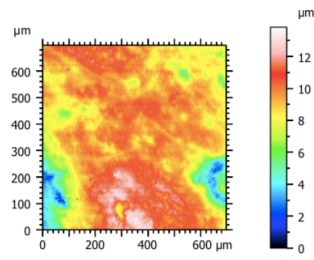
(Échelle: 0,7x0,7 mm)

SKw3114, M²g : *Paranthropus robustus*, Swartkrans (Mb. 1)

Acquisitions au microrugosimètre ALtimet-Altisurf®, Juliette Henrion©

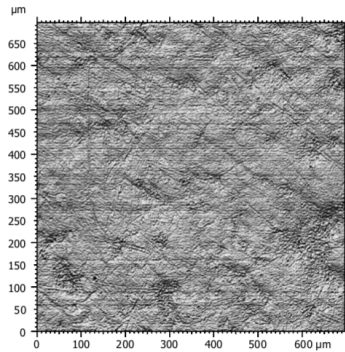
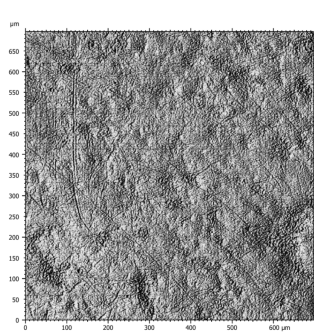
Surface mesurée

Anisotropie de la rugosité



Surface non filtrée

Surface filtrée, par seuillage du spectre (transformation de Fourier)



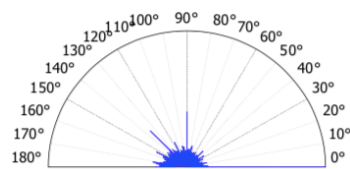
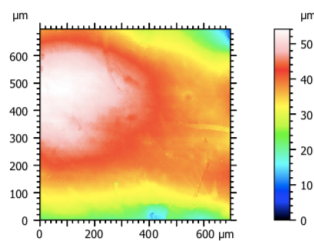
(Échelle: 0,7x0,7 mm)

SKw4767, M_{1d} : *Paranthropus robustus*, Swartkrans (Mb. 1 HR)

Acquisitions au microrugosimètre ALtimet-Altisurf®, Juliette Henrion©

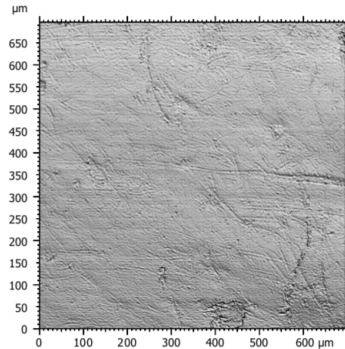
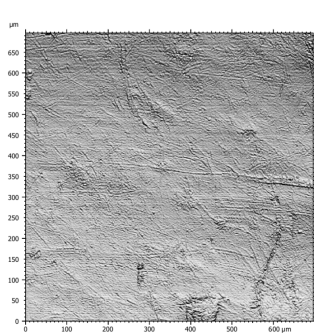
Surface mesurée

Anisotropie de la rugosité



Surface non filtrée

Surface filtrée, par seuillage du spectre (transformation de Fourier)



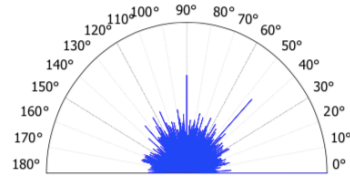
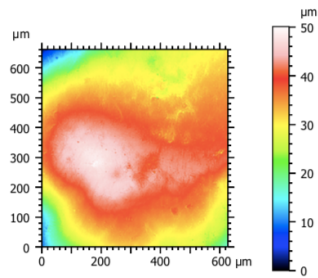
(Échelle: 0,7x0,7 mm)

SKw14129, M²d : *Paranthropus robustus*, Swartkrans (Mb. 1 HR)

Acquisitions au microrugosimètre ALtimet-Altisurf®, Juliette Henrion©

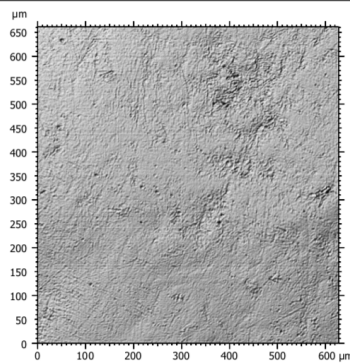
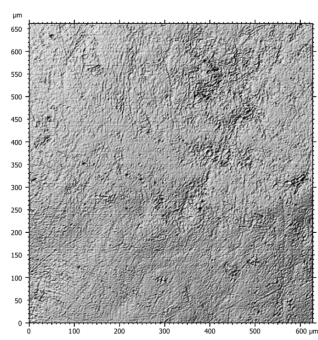
Surface mesurée

Anisotropie de la rugosité



Surface non filtrée

Surface filtrée, par seuillage du spectre (transformation de Fourier)



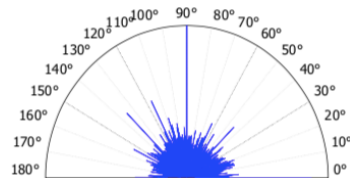
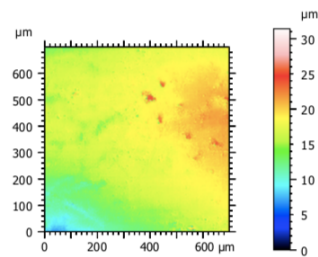
(Échelle: 0,7x0,7 mm)

SKx5013, M_{1g} : *Paranthropus robustus*, Swartkrans (Mb. 2)

Acquisitions au microrugosimètre ALtimet-Altisurf®, Juliette Henrion©

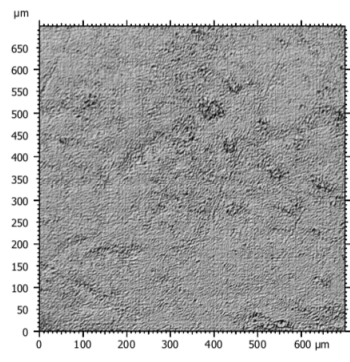
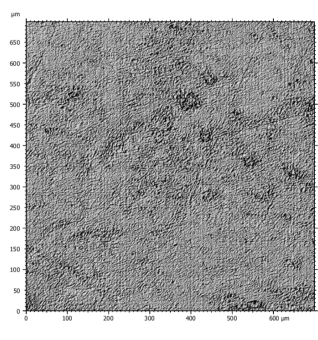
Surface mesurée

Anisotropie de la rugosité



Surface non filtrée

Surface filtrée, par seuillage du spectre (transformation de Fourier)

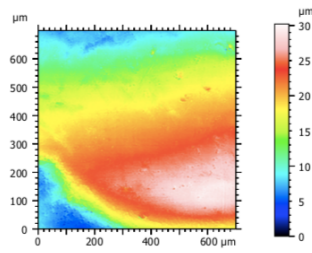


(Échelle: 0,7x0,7 mm)

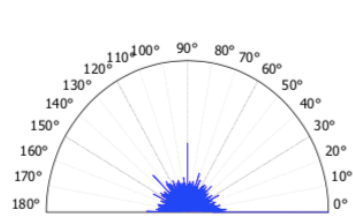
SKx5023, M₁d : *Paranthropus robustus*, Swartkrans (Mb. 1 LB)

Acquisitions au microrugosimètre ALtimet-Altisurf®, Juliette Henrion©

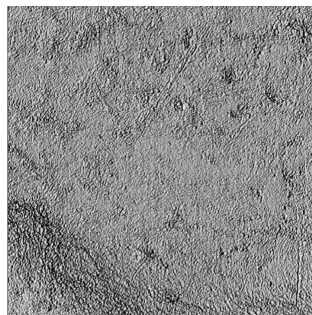
Surface mesurée



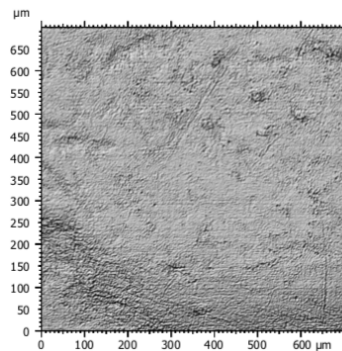
Anisotropie de la rugosité



Surface non filtrée



Surface filtrée, par seuillage du spectre (transformation de Fourier)

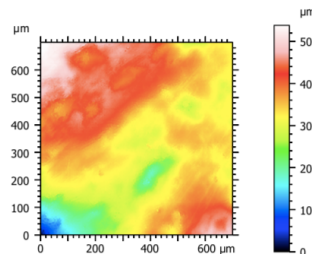


(Échelle: 0,7x0,7 mm)

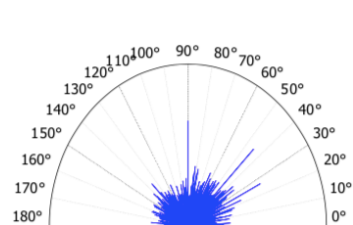
Sts 18, M²g : *Australopithecus africanus*, Sterkfontein (Mb. 4)

Acquisitions au microrugosimètre ALtimet-Altisurf®, Juliette Henrion©

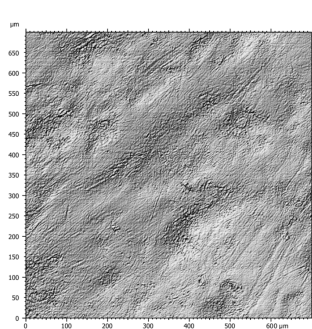
Surface mesurée



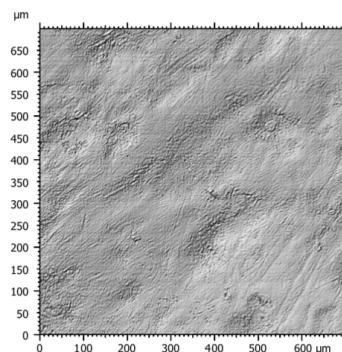
Anisotropie de la rugosité



Surface non filtrée



Surface filtrée, par seuillage du spectre (transformation de Fourier)



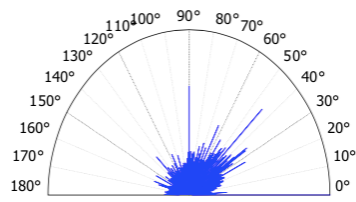
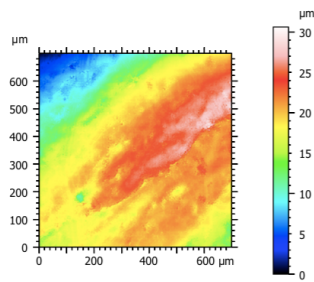
(Échelle: 0,7x0,7 mm)

Sts 24, M₁d : Australopithecus africanus, Sterkfontein (Mb. 4)

Acquisitions au microrugosimètre ALtimet-Altisurf®, Juliette Henrion©

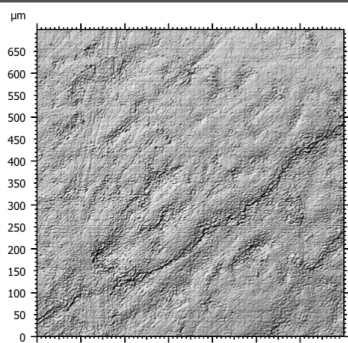
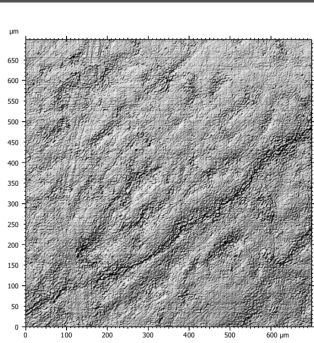
Surface mesurée

Anisotropie de la rugosité



Surface non filtrée

Surface filtrée, par seuillage du spectre (transformation de Fourier)



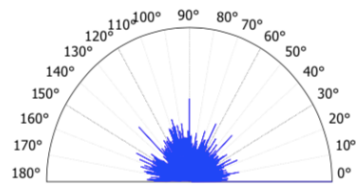
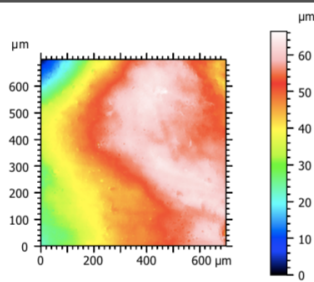
(Échelle: 0,7x0,7 mm)

Sts 56, M₁g : Australopithecus africanus, Sterkfontein (Mb. 4)

Acquisitions au microrugosimètre ALtimet-Altisurf®, Juliette Henrion©

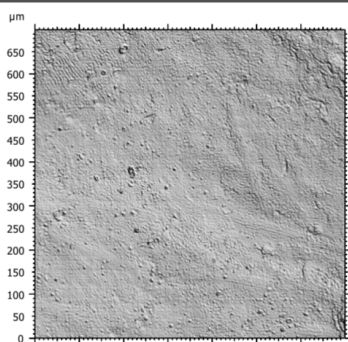
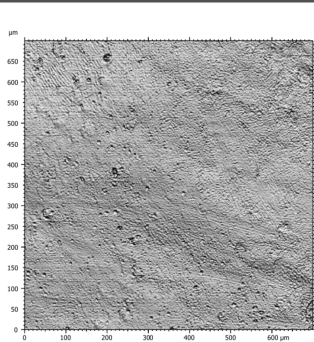
Surface mesurée

Anisotropie de la rugosité



Surface non filtrée

Surface filtrée, par seuillage du spectre (transformation de Fourier)



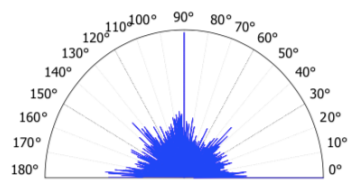
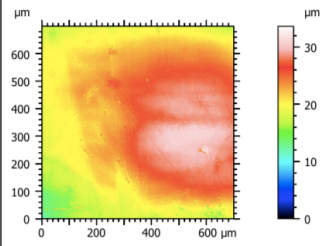
(Échelle: 0,7x0,7 mm)

Stw53, M³d : *Australopithecus africanus*, Sterkfontein (Mb. 5A)

Acquisitions au microrugosimètre ALtimet-Altisurf®, Juliette Henrion©

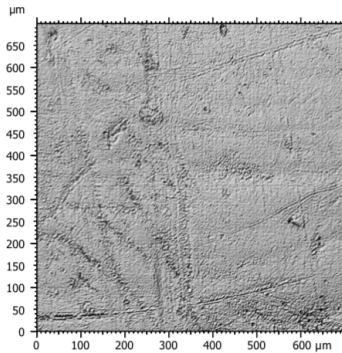
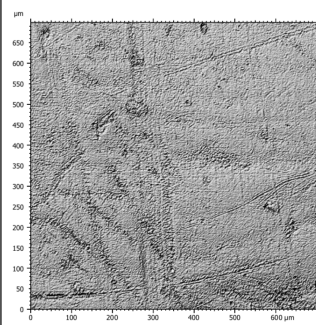
Surface mesurée

Anisotropie de la rugosité



Surface non filtrée

Surface filtrée, par seuillage du spectre (transformation de Fourier)



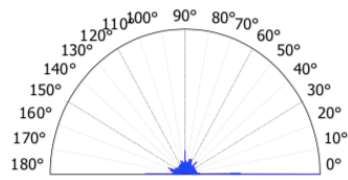
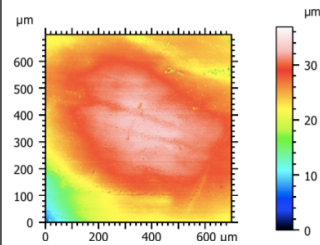
(Échelle: 0,7x0,7 mm)

TM 1517(b), M₁d : *Paranthropus boisei*, Kromdraai (Mb. 3)

Acquisitions au microrugosimètre ALtimet-Altisurf®, Juliette Henrion©

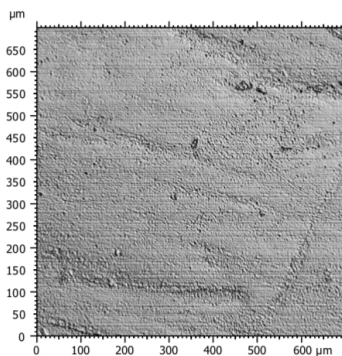
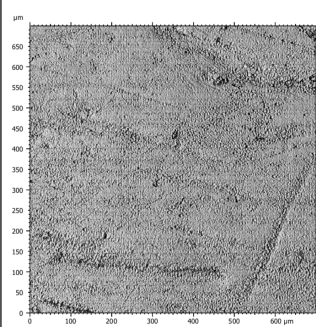
Surface mesurée

Anisotropie de la rugosité



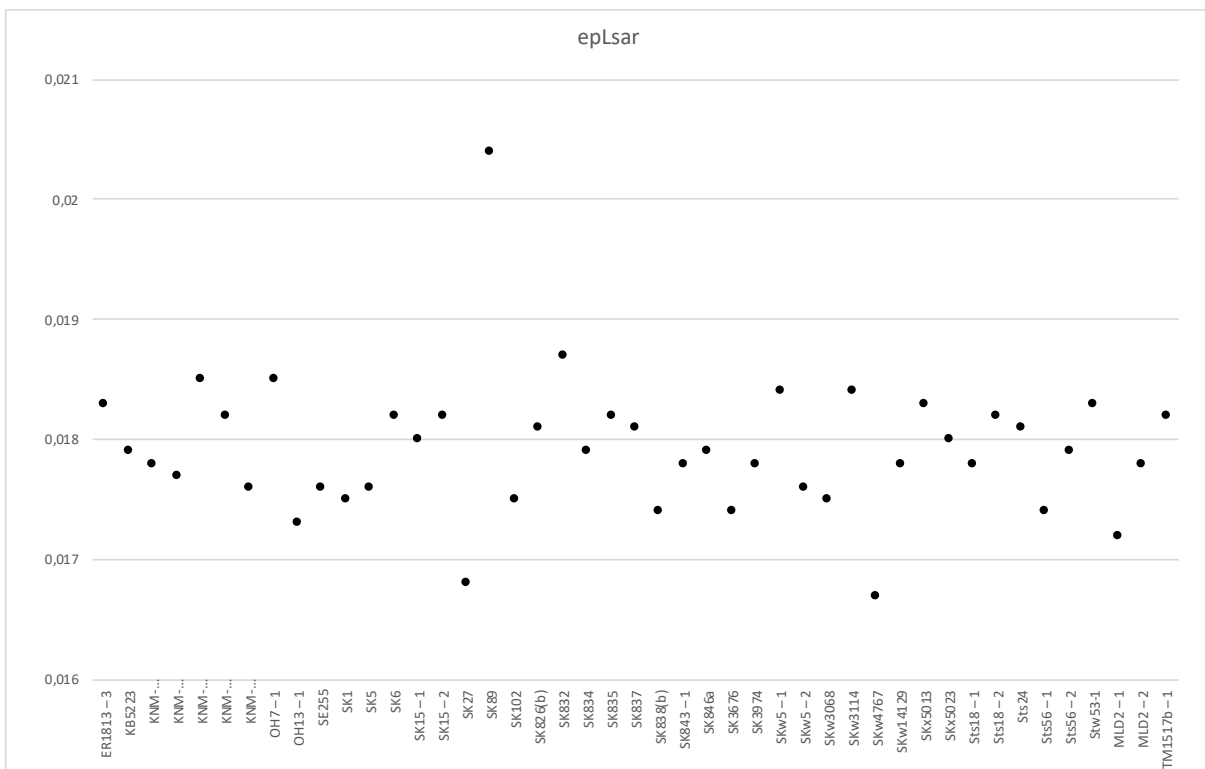
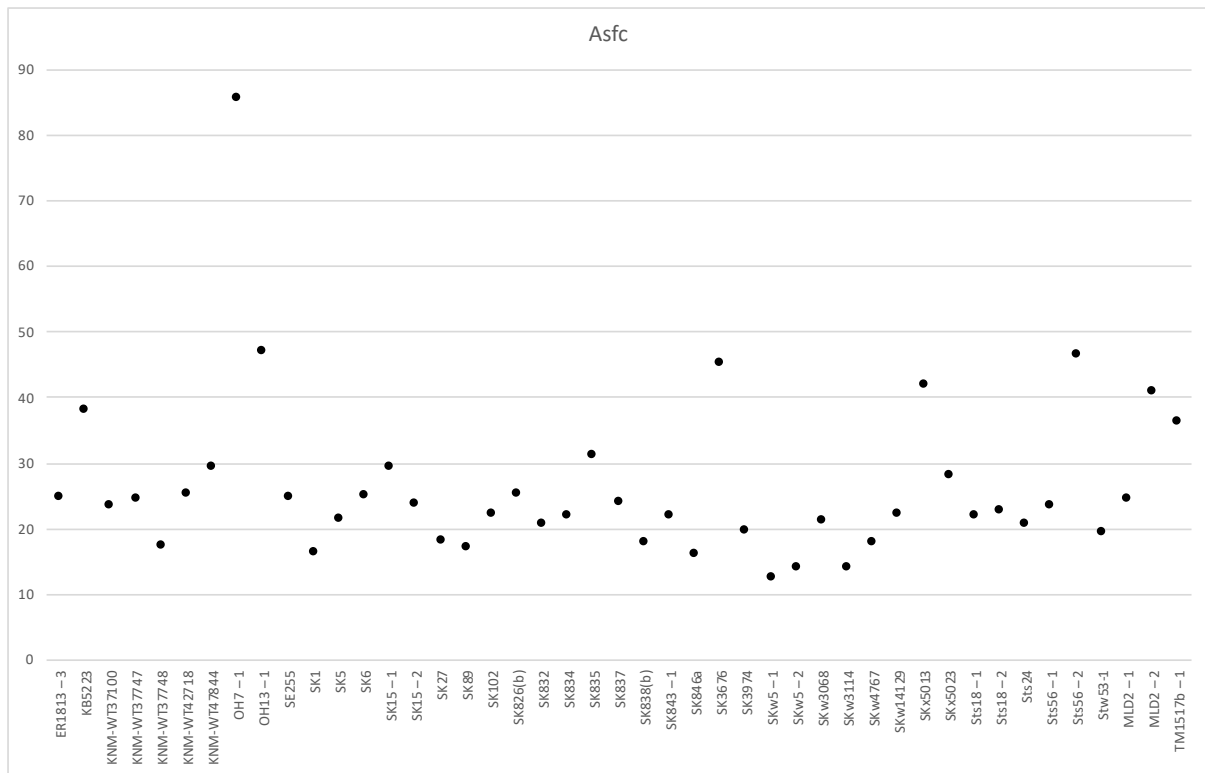
Surface non filtrée

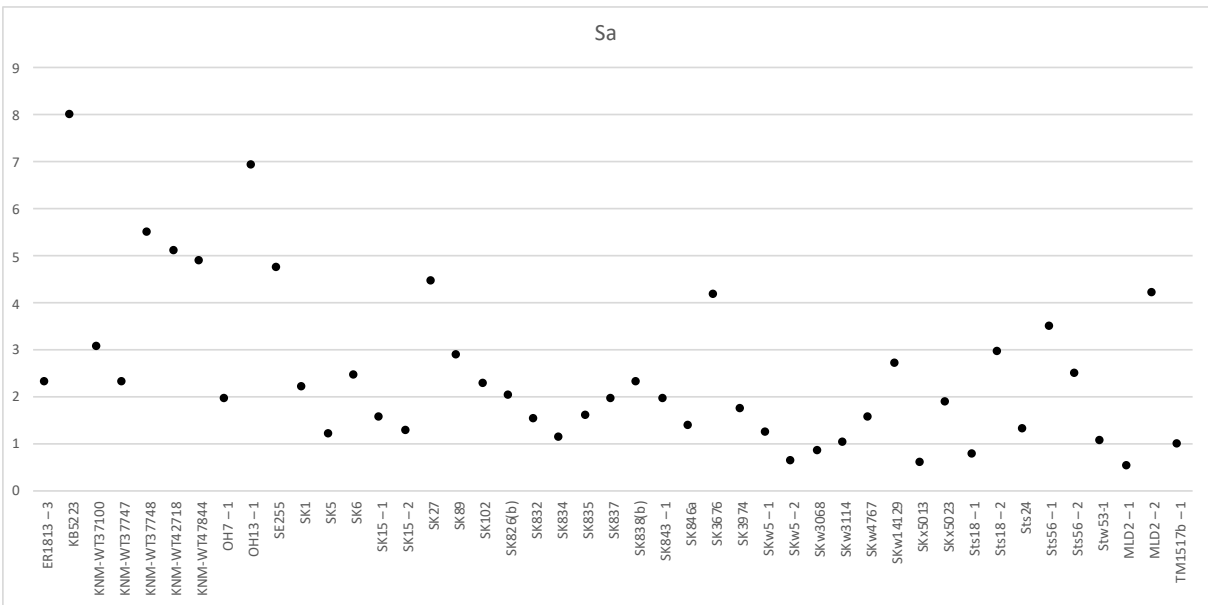
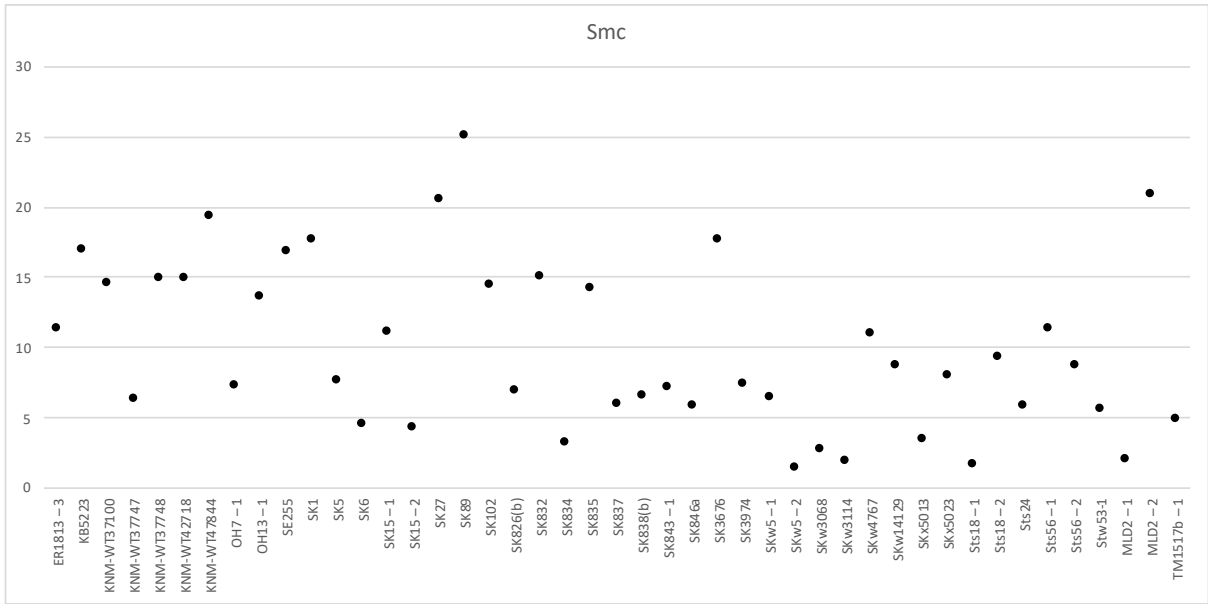
Surface filtrée, par seuillage du spectre (transformation de Fourier)

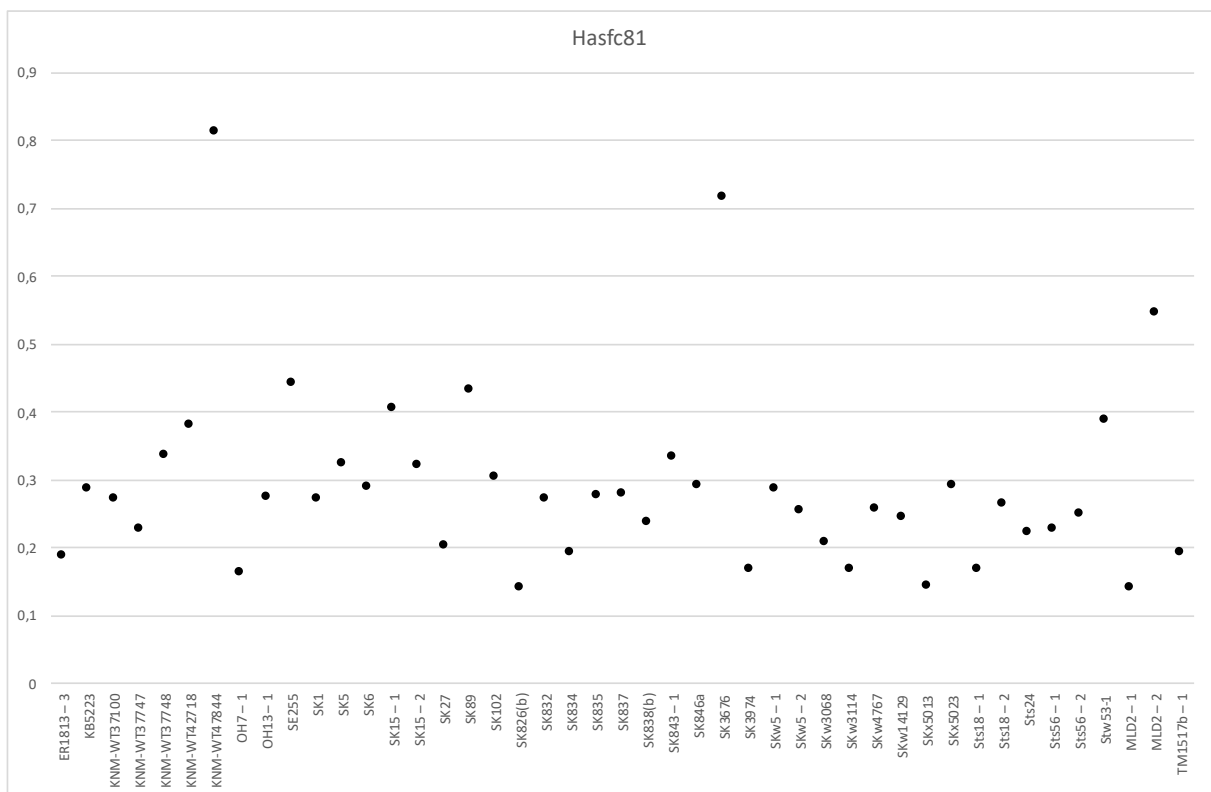
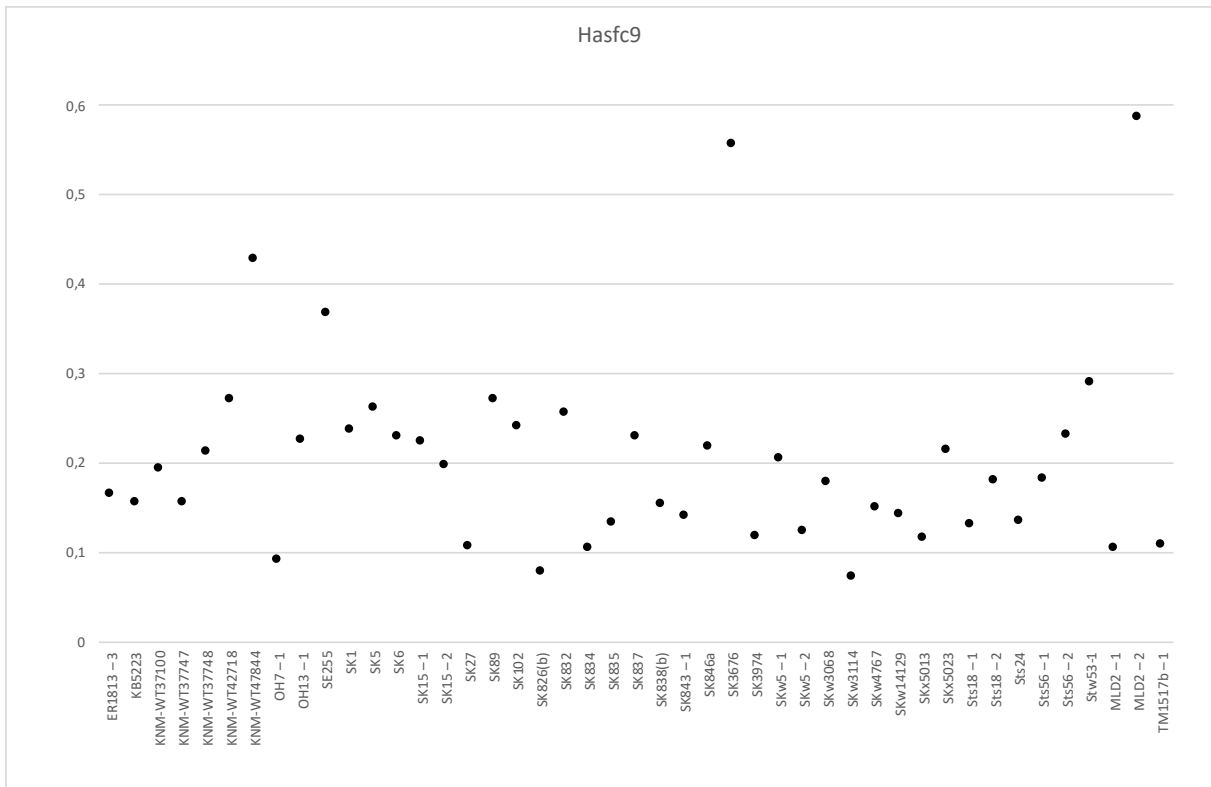


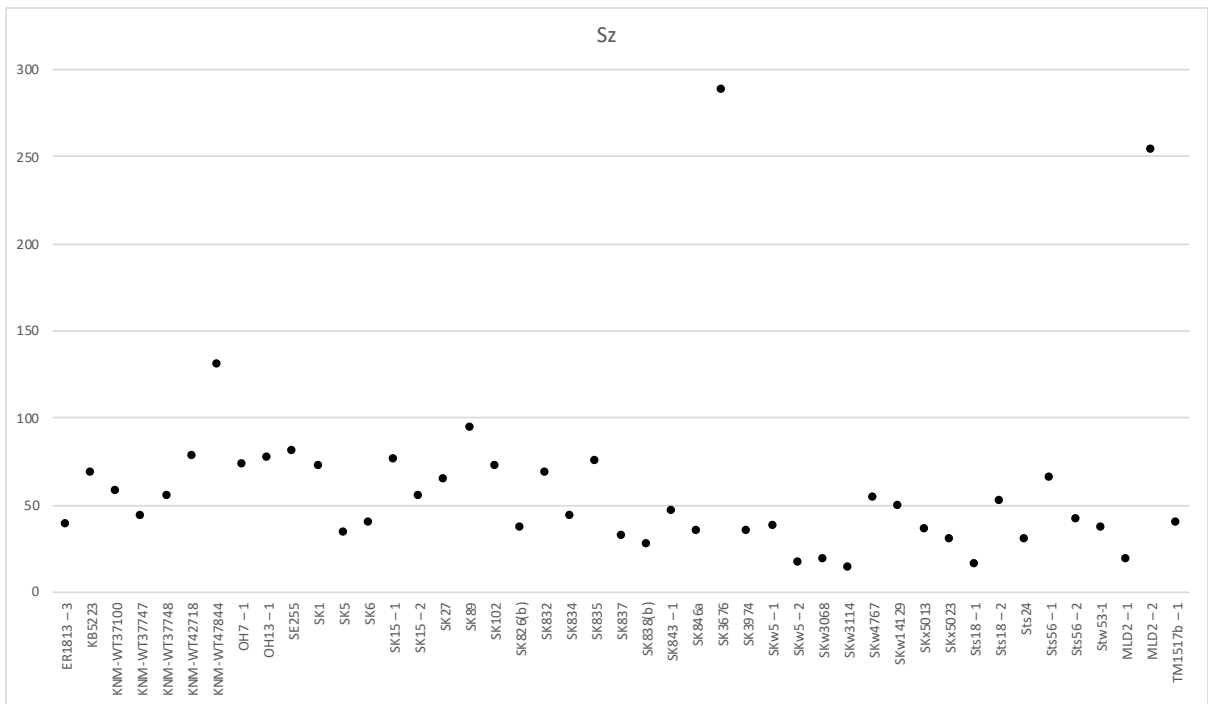
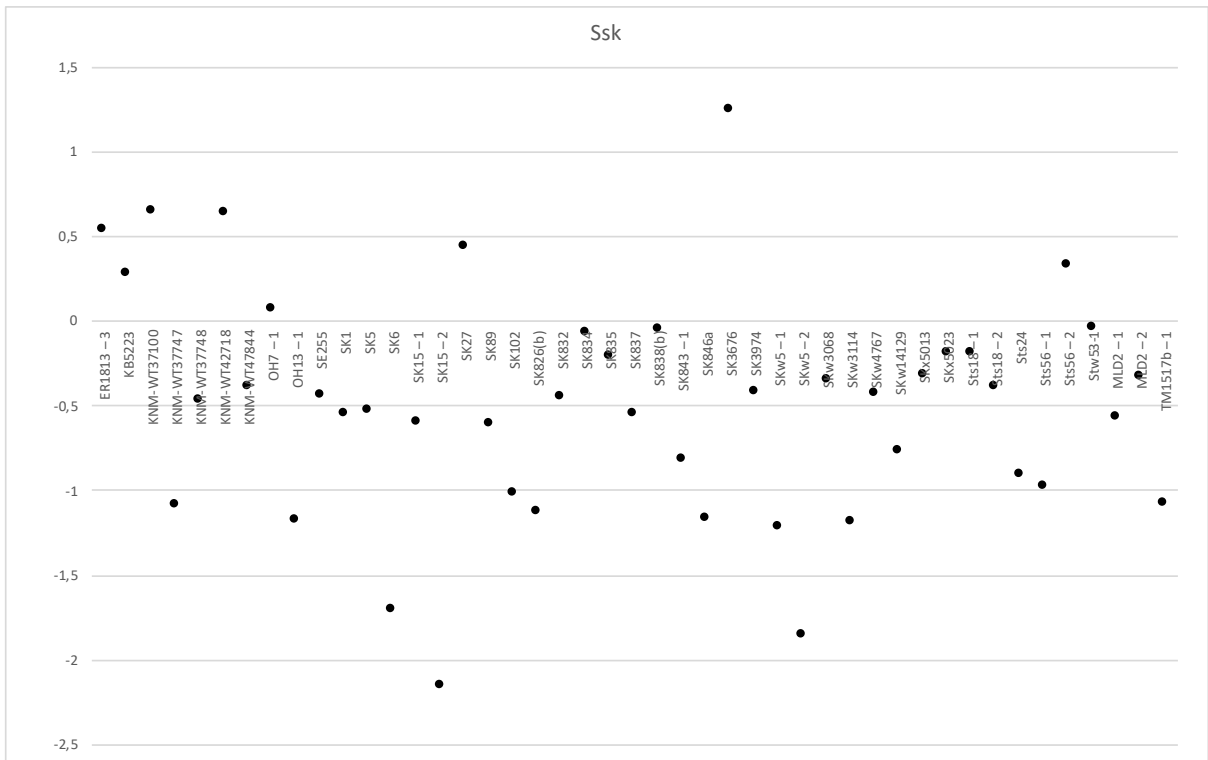
(Échelle: 0,7x0,7 mm)

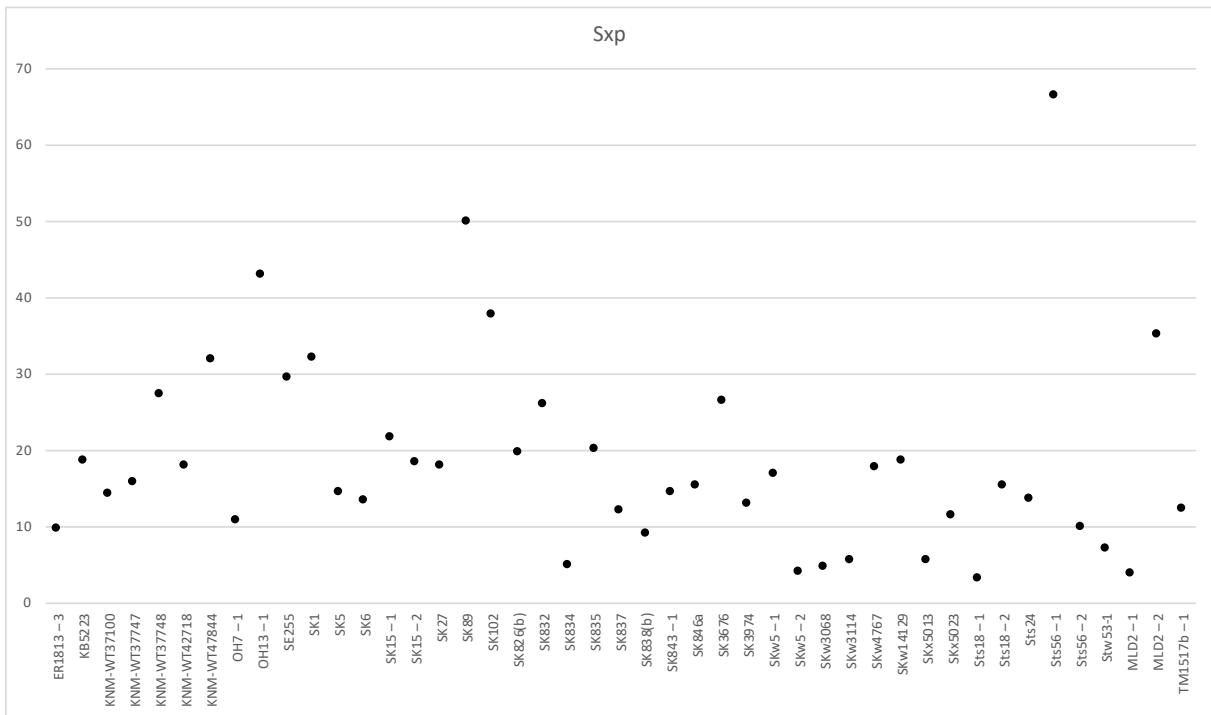
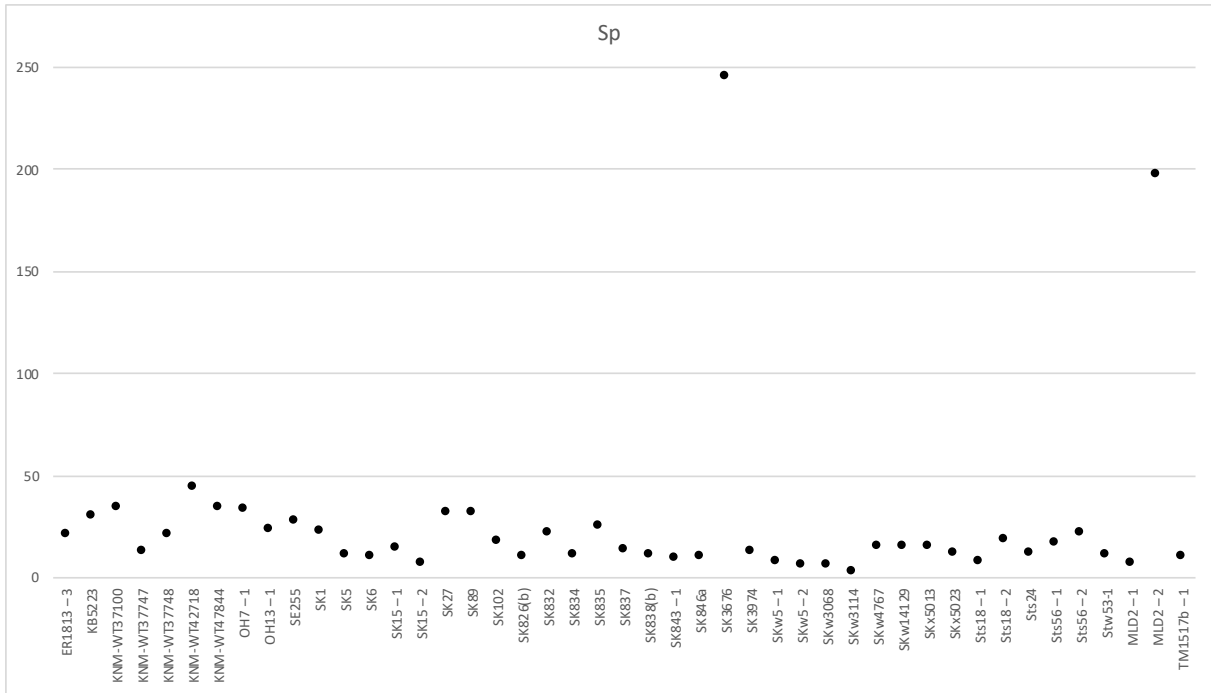
Annexe 3. Graphiques (n=16) en nuages de point, représentant les résultats des mesures de l'échantillon (n=46, avant le tri des données).

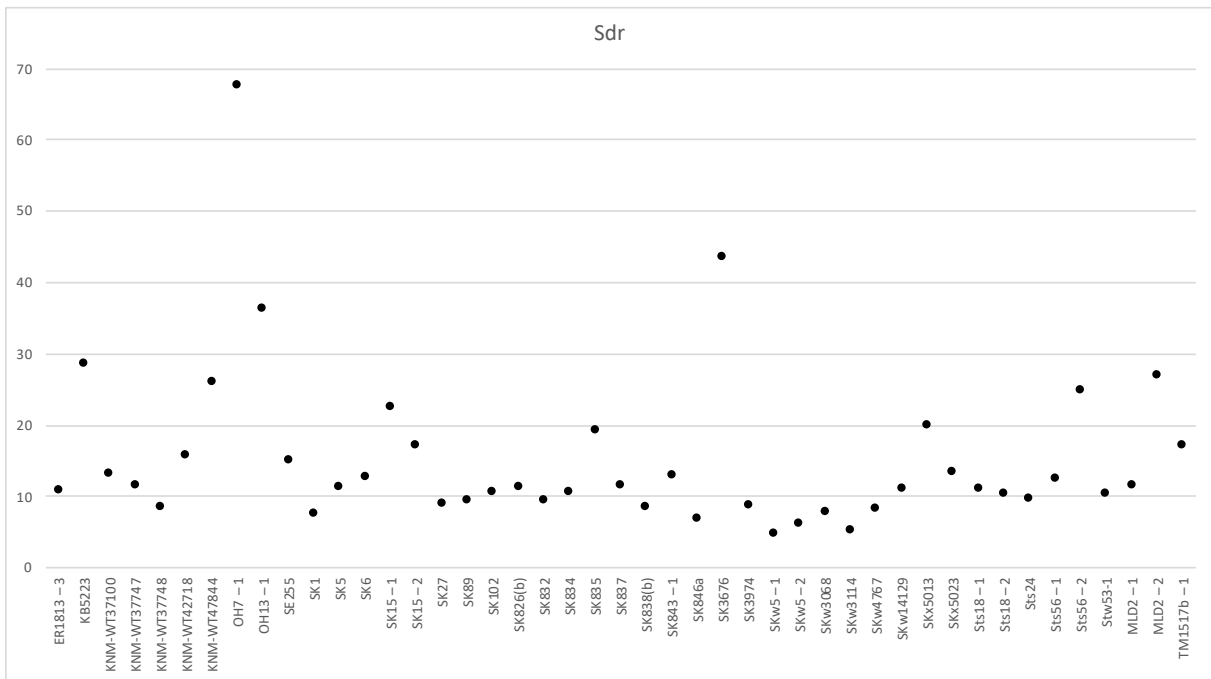
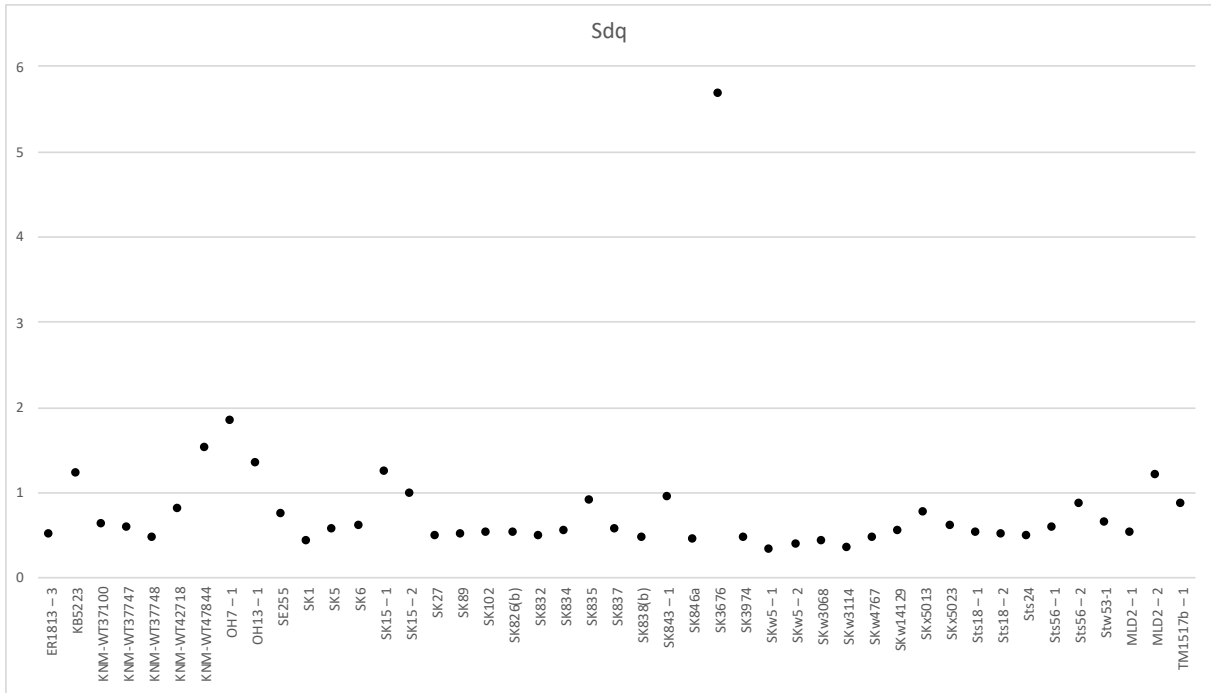


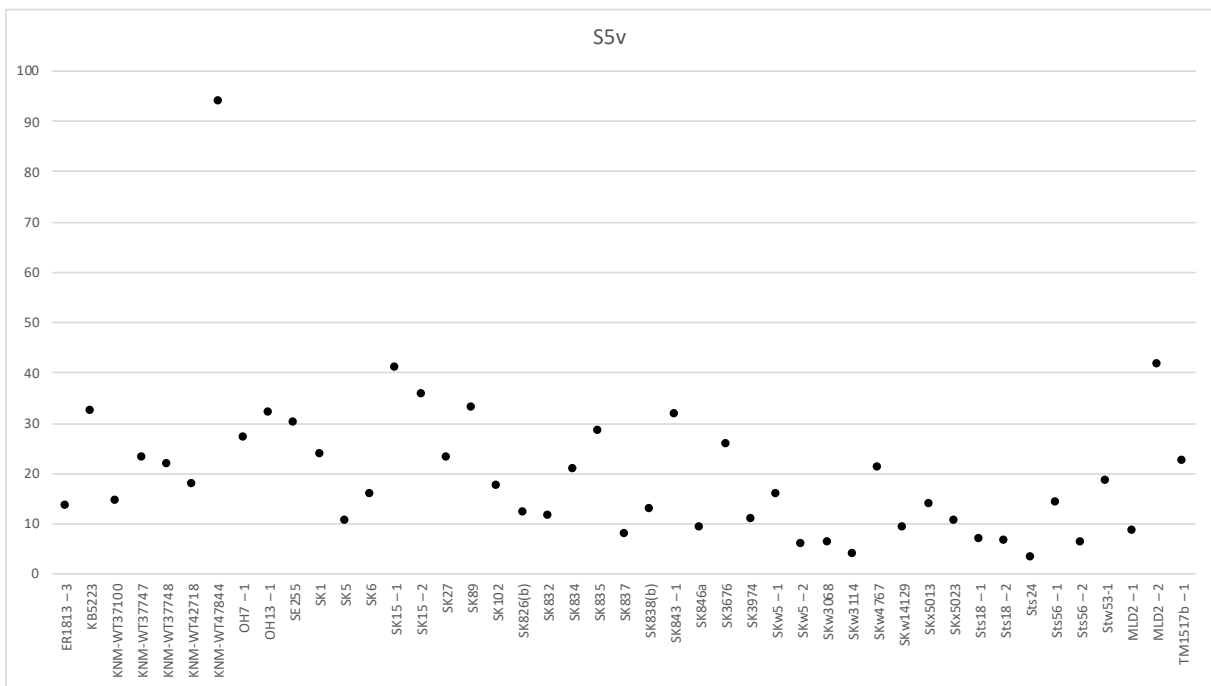
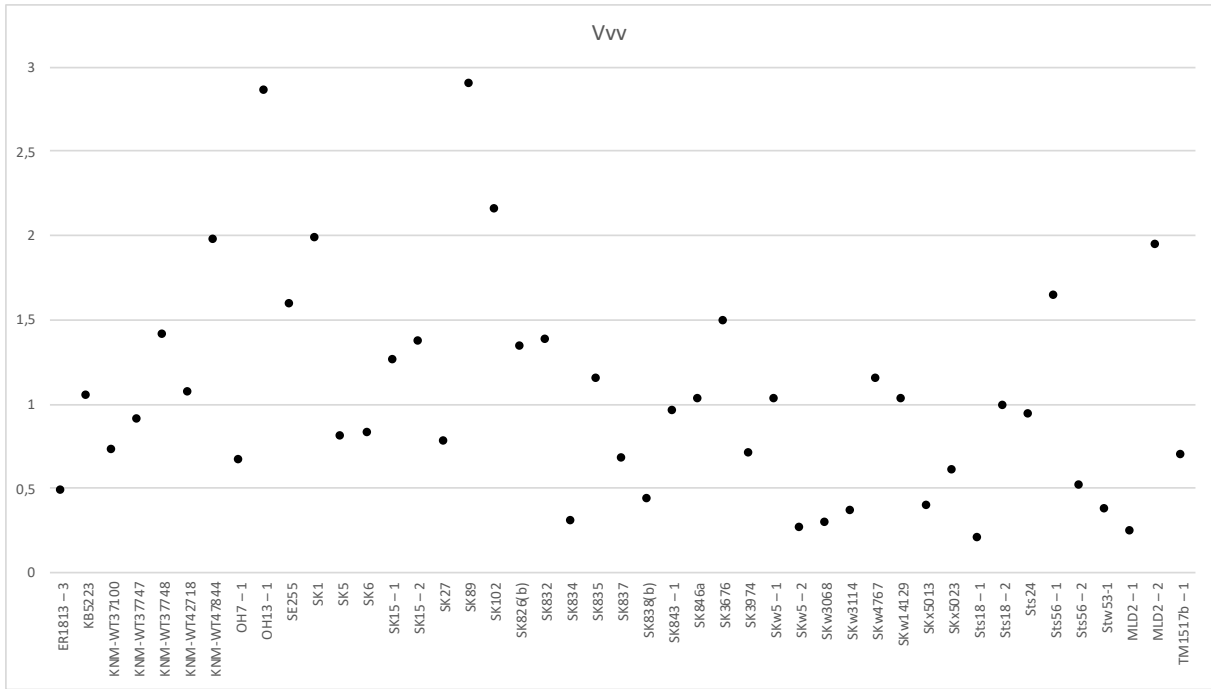


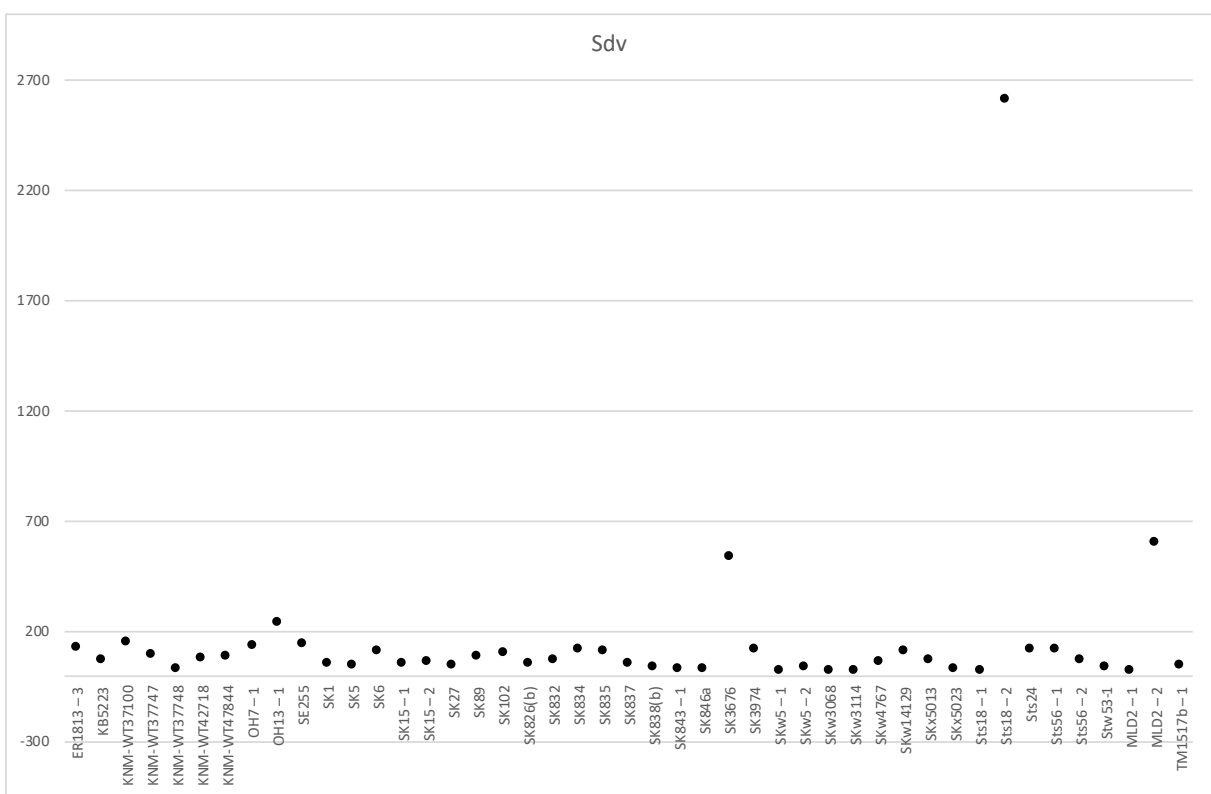
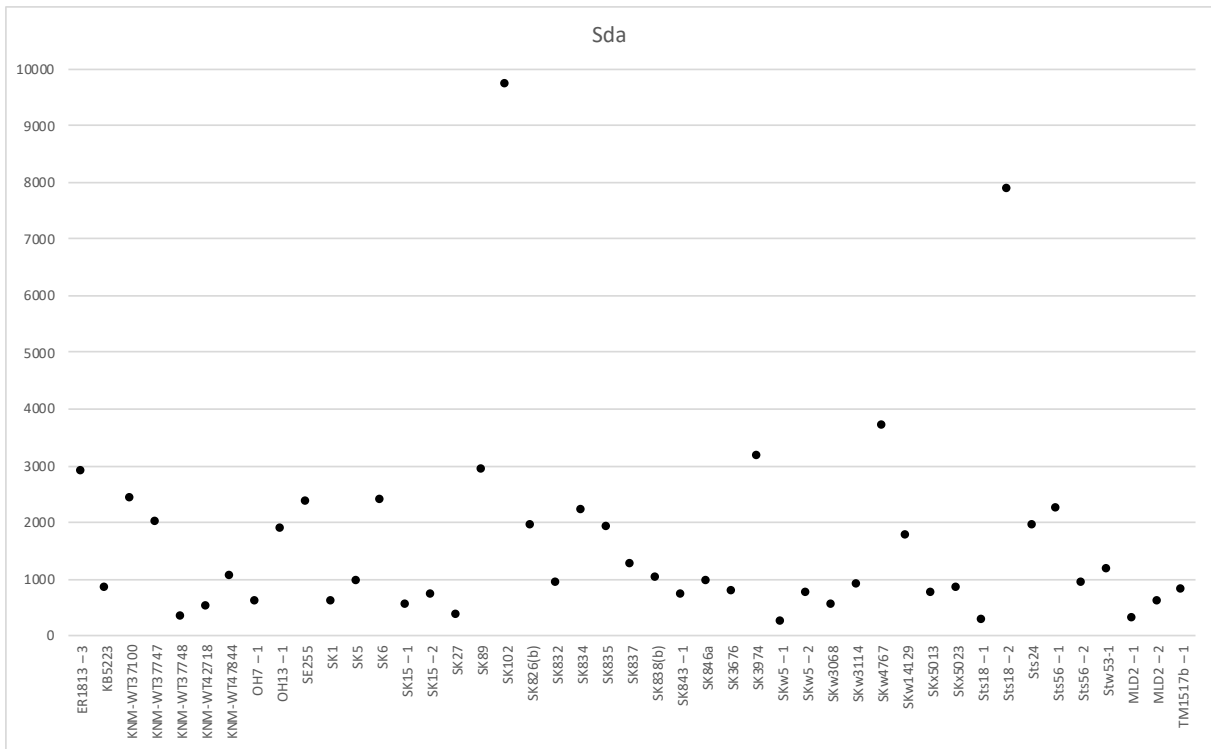








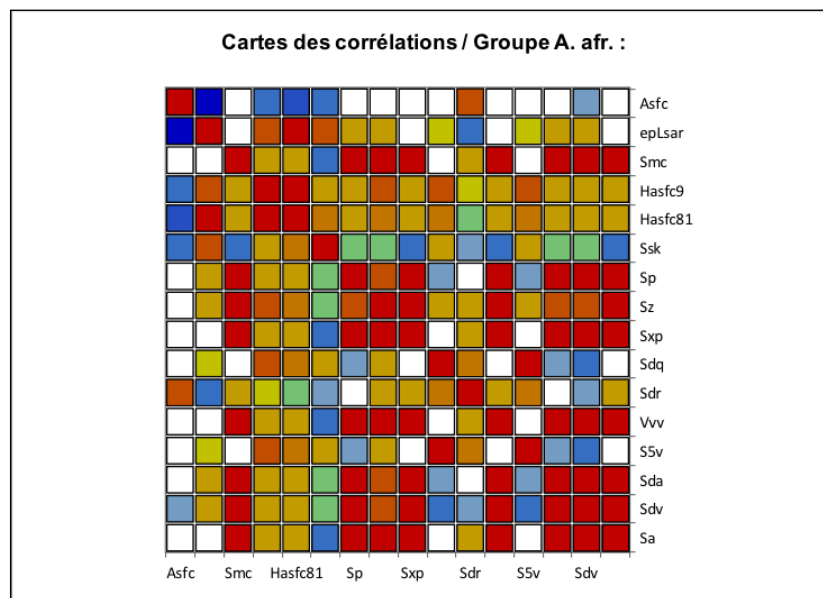




Annexe 4. Matrices de corrélation (Spearman) des variables de rugosité, en fonction des sous-échantillons. Les valeurs en gras sont différentes de 0 à un niveau de signification $\alpha=0,05$

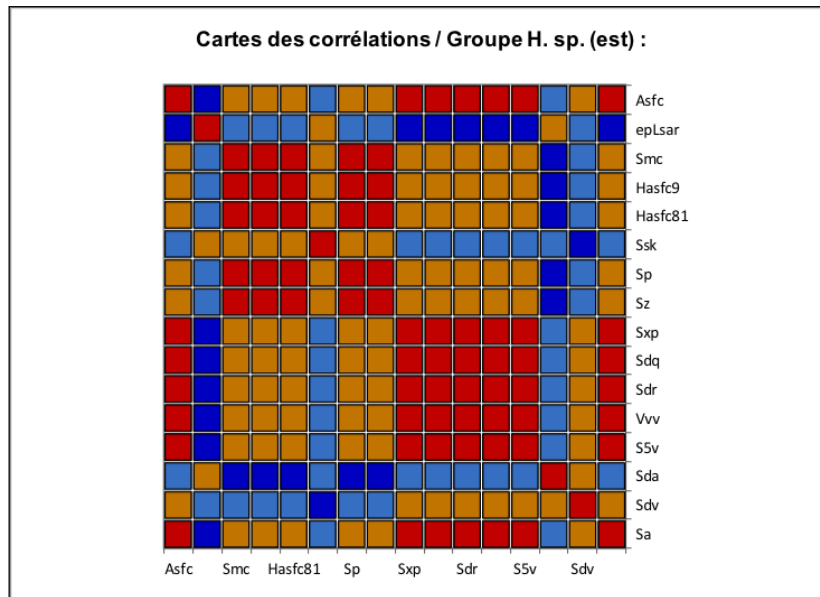
Annexe 4 a . *Australopithecus africanus*

	Asfc	epLsar	Smc	Hasfc9	Hasfc81	Ssk	Sp	Sz	Sxp	Sdq	Sdr	Vvv	S5v	Sda	Sdv	Sa
Asfc																
epLsar																
Smc									x			x				x
Hasfc9																
Hasfc81																
Ssk																
Sp															x	
Sz																
Sxp			x													
Sdq																
Sdr																
Vvv			x						x							
S5v										x						
Sda								x								
Sdv																
Sa			x						x			x				



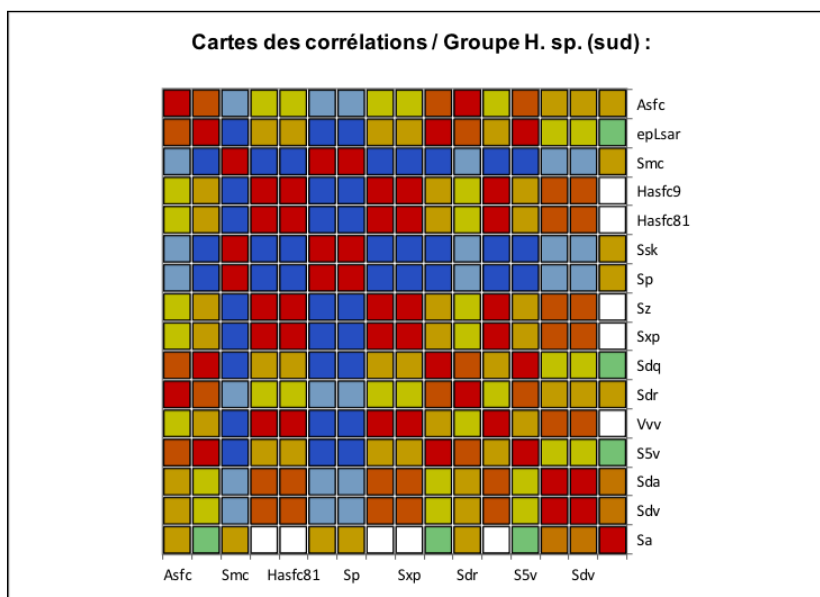
Annexe 4 b . Les premiers représentants du genre *Homo* d'Afrique de l'est

	Asfc	epLsar	Smc	Hasfc9	Hasfc81	Ssk	Sp	Sz	Sxp	Sdq	Sdr	Vvv	S5v	Sda	Sdv	Sa
Asfc																
epLsar																
Smc						x	x									
Hasfc9					x			x	x							
Hasfc81				x				x	x							
Ssk			x				x									
Sp			x			x										
Sz				x	x				x							
Sxp				x	x											
Sdq		x														
Sdr	x															
Vvv				x	x			x	x							
S5v		x								x						
Sda																
Sdv														x		
Sa																



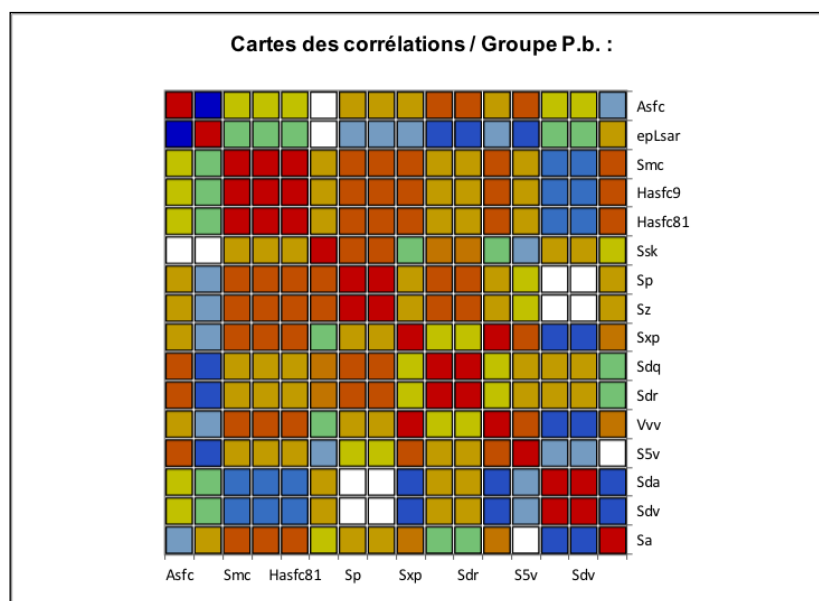
Annexe 4 c . Les premiers représentants du genre *Homo* d’Afrique du sud

	Asfc	epLsar	Smc	Hasfc9	Hasfc81	Ssk	Sp	Sz	Sxp	Sdq	Sdr	Vvv	S5v	Sda	Sdv	Sa
Asfc		x							x	x		x	x			x
epLsar	x								x	x		x	x			x
Smc				x	x		x	x						x		
Hasfc9			x		x		x	x								
Hasfc81			x	x			x	x								
Ssk																x
Sp			x		x									x		
Sz			x	x	x		x							x		
Sxp	x	x								x		x	x			x
Sdq	x	x							x			x	x			x
Sdr	x	x							x	x		x	x			x
Vvv	x	x							x	x	x		x			x
S5v	x	x							x	x	x	x				x
Sda			x	x	x		x	x								
Sdv						x										
Sa	x	x							x	x	x	x	x			



Annexe 4 d . *Paranthropus boisei*

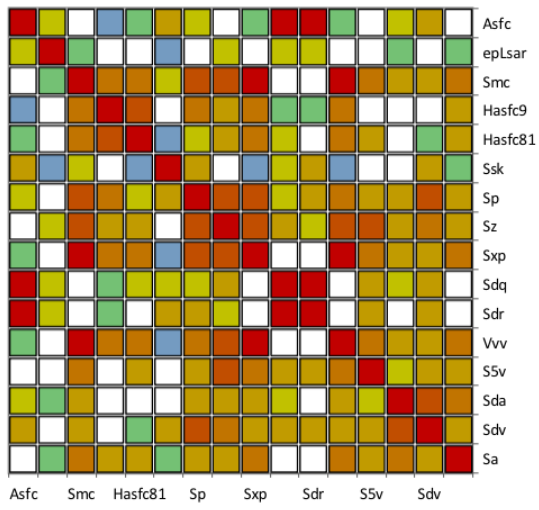
	Asfc	epLsar	Smc	Hasfc9	Hasfc81	Ssk	Sp	Sz	Sxp	Sdq	Sdr	Vvv	S5v	Sda	Sdv	Sa
Asfc		x														
epLsar	x															
Smc				x	x											
Hasfc9			x		x							x				
Hasfc81			x	x												
Ssk																
Sp								x								
Sz							x									
Sxp																
Sdq											x					
Sdr										x						
Vvv									x							
S5v																
Sda															x	
Sdv														x		
Sa																



Annexe 4 e . *Paranthropus robustus*

	Asfc	epLsar	Smc	Hasfc9	Hasfc81	Ssk	Sp	Sz	Sxp	Sdq	Sdr	Vvv	S5v	Sda	Sdv	Sa
Asfc										x	x					
epLsar																
Smc				x	x		x	x	x			x				x
Hasfc9			x		x				x			x				
Hasfc81			x	x					x			x				
Ssk																
Sp			x					x	x			x				x
Sz			x				x		x			x				x
Sxp			x	x	x		x	x				x				x
Sdq	x										x					
Sdr	x															
Vvv			x	x	x		x	x	x				x			x
S5v								x	x							
Sda															x	x
Sdv							x	x						x		
Sa			x						x					x		

Cartes des corrélations / Groupe P.r. :



RÉSUMÉ

La reconstruction des régimes alimentaires, en paléanthropologie, permet de lier l'écologie des hominines à leurs adaptations morphologiques. Parmi de nombreuses méthodes d'analyses des régimes alimentaires fossiles, les micro-usures dentaires sont des témoignages directs des aliments consommés.

Ce mémoire repose sur l'analyse d'hominines du Plio-Pléistocène africain : *Paranthropus robustus*, *Paranthropus boisei* et les premiers représentants du genre *Homo*. Il s'agit d'estimer l'efficacité du microrugosimètre Altimet-Altisurf® pour l'étude des micro-usures dentaires. Cette méthode d'analyse est appliquée pour la première fois afin de différencier les régimes alimentaires des paranthropes et des premiers représentants du genre *Homo*, ainsi que des changements dans leur régime par rapport à leur situation géographique.

Les résultats montrent qu'un bruit est ajouté aux surfaces, mais il ne semble pas impacter les mesures des variables de rugosité. Néanmoins nous sommes à même de discriminer les surfaces en fonction des taxons et nous arrivons à des conclusions similaires à celles des autres travaux (e.g. Ungar *et al.* 2008, 2012 ; Grine *et al.* 2012 ; Pérez-Pérez *et al.* 2018).

Nous discutons des différences de régimes alimentaires des paranthropes et des spécimens attribués au genre *Homo*. Alors qu'aucune différence n'est observée entre les représentants du genre *Homo* d'Afrique de l'est et du sud, les spécimens attribués à *Paranthropus boisei* ont des surfaces plus usées que celles des *Paranthropus robustus*. Alors que les deux espèces semblent généralistes, les représentants du genre *Homo* consomment des nourritures dures et friables plus régulièrement que les paranthropes, qui consommeraient quant à eux des nourritures tendres avec des aliments durs moins fréquemment.

ABSTRACT

In paleoanthropology, the link between hominin ecology and their morphological adaptations can be understood by the reconstruction of diets. Among many methods that allow us to analyze fossil diets; dental micro-wear is a direct evidence of the food consumed.

This study is based on the analysis of some african plio-pleistocene hominins: *Paranthropus robustus*, *Paranthropus boisei* and early *Homo* specimens. The aim is to identify the efficiency of the Altimet-Altisurf® microrugosimeter for the study of dental micro-wear. This method of analysis is used for the first time to differentiate the diets of *Paranthropus* and early *Homo*, and the geographical variations of the dietary signal.

The results have shown that some noise is added to the surfaces, however there is no implication on the roughness variables measurements. Nevertheless, we were able to reach similar conclusions to the ones of the previous studies (e.g. Ungar *et al.* 2008, 2012 ; Grine *et al.* 2012 ; Pérez-Pérez *et al.* 2018), and we can distinguish the taxa micro-wear surfaces.

The dietary differences of *Paranthropus* and early *Homo* are discussed. While, no difference was found between the diets of early *Homo* specimens from east and south Africa, *Paranthropus boisei* specimens are more worn than those of *Paranthropus robustus*. While we consider them both as generalist feeders ; early *Homo* often consume hard and brittle foods as opposed to an occasional input of hard foods in a soft based diet for *Paranthropus*.