

Université de Montréal

Tendances environnementales en Afrique de l'Est au Plio-Pléistocène

Étude des isotopes stables de carbone et d'oxygène de l'émail des herbivores

Par

Jessica Paquette

Département d'Anthropologie

Faculté des Arts et des Sciences

Mémoire présenté à la Faculté des études supérieures
en vue de l'obtention du grade de M.Sc. en Anthropologie

Août, 2018

© Jessica Paquette, 2018

Résumé

La vallée de l'Awash, le bassin Turkana et la basse vallée de l'Omo sont trois régions de l'Afrique de l'Est étant importantes en paléanthropologie, car elles sont riches en hominines et documentent notre histoire évolutive. Cette étude a pour but de mieux comprendre le contexte environnemental dans lequel les hominines ont vécu en comparant ces trois régions de 7.4 Ma à 10 Ka à l'aide d'isotopes stables de carbone et d'oxygène provenant de l'émail dentaire des herbivores. Cette méthode permet de comparer les tendances en termes d'aridité aux changements de proportions de plantes ligneuses (C_3) et d'herbes tropicales (C_4). Vers 4.4 Ma, les données signalent un environnement ouvert à Aramis, avec de la végétation C_3 dans des conditions mésiques. Il est donc possible qu'*Ardipithecus ramidus* ait préféré occuper un biome boisé dans un environnement généralement plus ouvert comme le signalent les valeurs de carbone de l'écosystème présenté dans ce travail. Vers 4 Ma, les résultats signalent un pic d'alimentation de plantes C_3 dans la vallée de l'Awash et le bassin Turkana qui coïncide avec une aridité accrue vers 4 Ma, suggérant l'augmentation de plantes C_3 adaptées aux conditions xériques. Ce signal coïncide avec l'apparition des premiers australopithèques et concilie les interprétations précédentes d'une alimentation C_3 mais abrasive pour *Australopithecus anamensis*. Les résultats démontrent également que la basse vallée de l'Omo se distingue des deux autres bassins en étant particulièrement humide et évoquent la présence d'herbes tropicales dans des conditions environnementales mésiques après 3 Ma. Ainsi, les données suggèrent que les précipitations n'ont pas nécessairement les effets attendus en termes de proportions de plantes C_3/C_4 .

Mots-clés : Vallée de l'Awash, Bassin Omo-Turkana, Environnement, Isotopes, Herbivores, Hominines, Alimentation, Aridité

Abstract

The Awash Valley, the Turkana Basin and the lower Omo Valley of East Africa, rich in hominins, are three regions that have been particularly important in paleoanthropology for documenting our evolutionary history. The aim of this study is to better document the environmental context of hominins by analyzing herbivores' enamel stable carbon and oxygen isotopic values of the fossil fauna of the lower Omo Valley, the Turkana Basins and the Awash Valley from 7.4 Ma to 10 Ka. Based on a compilation of published isotopic data, this approach allows us to compare aridity as well as changes in the proportion of woody plants (C_3) and tropical grasses (C_4). At 4.4 Ma, results show open settings at Aramis with presence of C_3 vegetation in relatively mesic conditions. Thus, it is possible that *Ardipithecus ramidus* preferred a wooded biome in a somewhat open environment according to the carbon value of the ecosystem presented in this study. Also, results indicate a peak of a C_3 diet toward 4 Ma in the Awash Valley and the Turkana Basin that is coincident with a peak of aridity in both regions, suggesting the expansion of xeric C_3 bushes. This signal of an increase of C_3 biomass in xeric conditions, that coincide with the appearance of the firsts australopiths, reconcile previous interpretations of a diet dominated by C_3 plants while showing signs of an abrasive diet in *Australopithecus anamensis*. Moreover, data show that the lower Omo Valley is different from the other two regions in being particularly humid and indicate the presence of mesic C_4 grasses after 3 Ma. In conclusion, results of this study suggest that precipitations do not always have the expected effect on changes in C_3/C_4 plants proportions.

Keywords : Awash Valley, Omo-Turkana Basin, Environment, Isotopes, Herbivores, Hominins, Diet, Aridity

Table des matières

Résumé	i
Abstract	ii
Table des matières	iii
Liste des tableaux	v
Liste des figures	vi
Remerciements	vii
1. Introduction	1
2. Cadre théorique et hypothèses de recherche	4
2.1. Reconstructions paléalimentaires et paléoenvironnementales <i>via</i> les isotopes stables .	4
2.1.1. Bases théoriques.....	4
2.1.2. Isotopes stables de carbone	5
2.1.3. Isotopes stables d'oxygène	17
2.2. Revue de littérature des reconstructions environnementales en Afrique de l'Est	26
2.2.1. Assemblages fauniques	26
2.2.2. Pollens.....	30
2.2.3. Isotopes des carbonates des paléosols.....	32
2.2.4. Isotopes de carbone de l'émail dentaire	35
2.2.4. Isotopes d'oxygène de l'émail dentaire	38
2.2.5. Synthèse	42
2.3. Problématique et hypothèses de recherche	45
2.3.1. Problématique	45
2.3.2. Hypothèses et prédictions	46

3. Matériels et méthodes	48
3.1. Matériels	48
3.2 Méthodes.....	51
3.2.1. Collecte des données.....	51
3.2.2. Traitement des données.....	53
3.2.3. Analyse des données	56
4. Résultats.....	57
4.1. Article en préparation	57
5. Discussion et conclusion	93
5.1. Comparaison de la vallée de l'Awash au bassin Turkana.....	93
5.2. Paléoécologie d'Aramis	95
5.3. Conditions environnementales de la basse vallée de l'Omo.....	96
5.4. Interprétation de l'environnement des hominines.....	97
5.5. Limites de l'étude	102
5.6. Conclusion et perspectives de recherche	104
Bibliographie	108
Annexe 1 : Base de données et fichiers de calcul.....	i
Annexe 2 : Liste des membres géologiques inclus dans la base de données	ii
Annexe 3 : Liste d'articles inclus dans la base de données	iii

Liste des tableaux

Tableau I. Échantillon des valeurs de carbone inclus dans cette étude.....	50
Tableau II. Échantillon des valeurs d'oxygène inclus dans cette étude	50

Liste des figures

Figure 1.	Comparaison de l'anatomie d'une feuille de plante C ₃ et C ₄	8
Figure 2.	Molécule de 3-phosphoglycérate.....	9
Figure 3.	Molécules de malate et d'aspartate.....	9
Figure 4.	Comparaison des types photosynthétiques CAM et C ₄	10
Figure 5.	Comparaison de la distribution du $\delta^{13}\text{C}$ des plantes C ₄ et C ₃	13
Figure 6.	Régions principales incluses dans cette étude	48
Figure 7.	Carte topographique de l'Éthiopie.....	49

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier chaleureusement ma directrice de recherche, Dre. Michelle Drapeau, pour m'avoir permis de réaliser ce mémoire. Merci pour votre aide précieuse, votre disponibilité, votre écoute et votre soutien tout au long de ce travail.

Je remercie également les membres de mon jury, Dr. Julien Riel-Salvatore et Dre. Isabelle Ribot, pour vos conseils et commentaires sur ce mémoire, et de m'avoir donné l'opportunité de participer à de beaux projets avec vous.

Aussi, je souhaite témoigner ma gratitude à Dre. Ariane Burke pour le financement de ce mémoire par le Groupe de Recherche sur la Dispersion des Hominines.

Un immense merci à ma famille pour m'avoir soutenue tout au long de mon parcours scolaire malgré la distance. Merci à ma mère de toujours être disponible pour moi et de m'encourager à faire ce que j'aime, et à Luc pour son aide et ses encouragements. Merci à mon frère Ian et à ma sœur Émilie de m'appuyer dans tous mes projets. Je souhaite remercier également Chantale et Pierre pour m'avoir soutenue tout au long de ce travail.

Merci à mes ami.e.s Isabelle, Anne-Marie, Alexandre, Nicolas, Mélodie, Marie-Pascale et Karyne de m'avoir supporté, écouté et encouragé le long de ces cinq années. Merci à mes amis du bureau Emeline, Sarah, Yohan, Cécile, Eléa et Malwine pour votre aide et votre humour.

Enfin, un merci spécial à Dominic de m'avoir accompagné dans cette aventure. Il n'y a pas assez de mots pour souligner ta présence, ton support et ta bonne humeur. Merci pour tout.

1. Introduction

Considéré comme le berceau de l'humanité, l'Afrique de l'Est est une région importante en anthropologie, car elle documente une partie de notre l'histoire évolutive. En effet, on retrouve dans cette région une grande richesse d'hominines qui sont localisés principalement dans deux régions : la vallée de l'Awash et le bassin Omo-Turkana. Ces bassins contiennent un grand nombre de fossiles d'hominines et une faune qui documentent plusieurs millions d'années. Analyser les compositions chimiques de ces fossiles s'avère utile dans la compréhension des contextes environnementaux dans lesquels les hominines ont vécu au travers du temps. Bon nombre d'échantillons isotopiques provenant de l'émail des herbivores et des hominines sont disponibles dans la littérature. Cette abondance de données permet de répondre à la question principale de cette étude, à savoir quelles étaient les grandes tendances environnementales dans la vallée de l'Awash et dans le bassin Omo-Turkana de la fin du Miocène à la fin du Pléistocène.

Plusieurs méthodes sont utilisées afin d'effectuer des reconstructions paléoécologiques, telles que l'analyse des assemblages fauniques, du pollen, de la taille et de la morphologie dentaire, de la structure de l'émail et des microtraces. À celles-ci s'ajoute l'analyse des isotopes stables, approche utilisée depuis le début des années 90 (Klein 2013) qui permet de reconstruire le régime alimentaire des mammifères. Ce projet de recherche repose sur ce dernier type de données.

Les isotopes stables de carbone et d'oxygène provenant de l'émail dentaire des herbivores constituent un proxy pour mieux comprendre le type de couvert végétal ainsi que les conditions d'aridité du passé au travers du régime alimentaire de ces herbivores (voir chapitre 2.1). En

effet, puisque les valeurs isotopiques de carbone dans l'émail sont positivement corrélées à celle des plantes consommées par un herbivore (Schoeninger 1995), il est possible, à travers l'alimentation, d'identifier les milieux fermés (valeurs de plantes C₃), les milieux mixtes (valeurs entre celles des plantes C₃ et C₄), et les milieux ouverts (valeurs de plantes C₄). Les herbivores ayant un régime alimentaire mixte, consommant les deux types de plantes selon la disponibilité ambiante, sont les meilleurs proxys pour analyser le type de couvert végétal les entourant (Ambrose et DeNiro 1986; Koch 1998; Kingston 2007; Sponheimer et al. 2013). En tenant compte de l'abondance faunique et de la quantité de végétation consommée par chaque taxon, il est également possible de connaître la valeur de carbone moyen de l'écosystème, qui nous informe à son tour sur le type de biome possible dans les environnements passés. Quant à elles, les valeurs isotopiques d'oxygène, couplées aux connaissances sur la physiologie et les habitudes alimentaires des herbivores, permettent de distinguer si la source d'eau d'un herbivore provient directement d'un point d'eau ou d'une plante, dont les différentes composantes (racines, tiges, feuilles) contiennent de l'eau. Les plantes étant affectées par l'aridité, les herbivores dont l'eau consommée provient d'une source végétale enregistrent ce niveau d'aridité comparativement à ceux buvant directement de l'eau qui ont les valeurs d'oxygène de l'eau météorique (Levin et al. 2006). Ainsi, les isotopes d'oxygène provenant de l'émail permettent de mieux comprendre les conditions environnementales en termes d'aridité. En étant couplés aux données de carbone de l'émail et des écosystèmes, ils donnent un portrait plus complet des contextes environnementaux dans lesquels ont vécu les hominines.

Puisque l'environnement est un élément clé dans l'évolution humaine, un bon nombre d'études se sont penchées sur les reconstructions environnementales en Afrique de l'Est (voir chapitre 2.2). Pourtant, les conditions environnementales de la vallée de l'Awash et du bassin Omo-

Turkana reconstruites à partir des isotopes stables ont été peu comparées sur de longues périodes de temps. De plus, elles ont rarement été confrontées à d'autres types de données, telles que les indices d'aridité et les valeurs des écosystèmes et elles ne sont presque jamais calibrées aux proportions fauniques. Effectivement, l'abondance relative des taxa échantillonnés pour les compositions chimiques ne reflète pas nécessairement l'abondance relative retrouvée sur un site (Robinson et al. 2017). Ainsi, certains types de régimes alimentaires peuvent être surestimés, créant un biais par la sélection d'échantillonnage isotopique.

Ce projet de recherche consiste donc à la création d'une base de données regroupant toutes les données isotopiques de carbone et d'oxygène publiées de l'émail dentaire de mammifères issus des deux régions (voir chapitre 3). Il propose cinq objectifs:

1. comparer le régime alimentaire des herbivores des deux bassins sur une période de 7.4 à 0.01 Ma;
2. calibrer les données de carbone selon l'abondance faunique lorsque pertinent;
3. créer des indices d'aridité à partir des données d'oxygène pour chacune des régions;
4. calculer les valeurs de carbone moyen de l'écosystème des deux bassins à travers le temps; et
5. comparer les différentes données afin de voir si des tendances environnementales émergent

Les résultats de ce travail de maîtrise sont présentés sous forme d'un article scientifique dans le chapitre 4. Ma participation à cet article se résume à la collecte, au traitement et à l'analyse des données, ainsi qu'à la rédaction du document.

2. Cadre théorique et hypothèses de recherche

2.1. Reconstructions paléalimentaires et paléoenvironnementales *via* les isotopes stables

2.1.1. Bases théoriques

Les isotopes sont différentes formes d'un même élément chimique qui diffèrent par leur masse, plus spécifiquement par leur nombre de neutrons au sein de leur noyau atomique (Urey 1947; Schoeninger 1995, 2010; Piel 2002). Les isotopes légers réagissent plus vite que les isotopes lourds, c'est-à-dire que leurs liens chimiques se forment et se brisent plus rapidement (O'Leary 1988; Schoeninger 1995; Gat 1996). Cette différence de réaction crée des proportions isotopiques différentes entre la forme naturelle et la forme transformée, processus appelé fractionnement isotopique (O'Leary 1988; Schoeninger 1995, 2010; Koch 1998; Piel 2002).

Les isotopes peuvent être stables ou instables. Les isotopes stables restent intacts à travers le temps (Farquhar, Ehleringer, et Hubick 1989), contrairement aux isotopes instables qui se désintègrent dans le temps en émettant de la radiation (Schoeninger 1995, 2010). Puisque les isotopes stables subissent très peu de modifications dans le temps, ils peuvent être utilisés à des fins de reconstructions paléoécologiques.

Les principaux éléments utilisés dans ces reconstructions paléoécologiques à partir de l'émail dentaire sont le carbone (C) et l'oxygène (O). Le carbone 12 (^{12}C) et le carbone 13 (^{13}C) sont les deux isotopes stables d'origine naturelle (Farquhar, Ehleringer, et Hubick 1989). Le ^{12}C est la forme la plus abondante dans la nature (98.9%), où seulement 1.1% correspond au ^{13}C

(O'Leary 1981, 1988; Farquhar, Ehleringer, et Hubick 1989). L'oxygène 16, 17 et 18 (^{16}O , ^{17}O , ^{18}O) sont les trois isotopes stables d'oxygène d'origine naturelle connus (Gat 1981). La forme la plus abondante est le ^{16}O (99.759%), suivi du ^{18}O (0.204%) et du ^{17}O (0.037%; Nier 1950; Gat 1981).

2.1.2. Isotopes stables de carbone

Le carbone a souvent été utilisé dans les reconstructions paléoalimentaires des herbivores en Afrique de l'Est (eg. (Boisserie et al. 2005; Souron 2012; Rowan et al. 2016), ou encore pour calculer le degré du couvert boisé dans un environnement passé (eg. Kingston, Hill, et Marino 1994; Lloyd et al. 2008; Cerling et al. 2011). Avant de voir comment le carbone est utilisé à des fins de reconstructions paléoécologiques, il est important de comprendre la provenance du carbone, ainsi que le fractionnement différentiel créé par les différents types de photosynthèse.

2.1.2.1. Types photosynthétiques

La photosynthèse est un processus qui permet aux plantes de synthétiser du dioxygène ainsi qu'une molécule organique, le glucose, à partir de composés inorganiques tels l'énergie du soleil, le dioxyde de carbone (CO_2) et l'eau. Bien que toutes les plantes soient sujettes à la photosynthèse, il existe des variantes au niveau du processus photosynthétique, divisant les plantes terrestres en trois groupes : les plantes utilisant un processus photosynthétique de type C_3 , C_4 et CAM (*crassulacean acid metabolism*). Le climat aurait un impact profond sur la performance de chaque type de photosynthèse, résultant ainsi en une distribution écologique différentielle de ces trois types photosynthétiques (Ehleringer et Monson 1993). Ces groupes se

différencient entre eux non seulement par leur niche écologique, mais également par leur mode de fixation du carbone lors de la synthèse de glucose.

Description et habitat

La photosynthèse de type C_3 est la forme la plus primitive (Ehleringer et Monson 1993; Ehleringer et Cerling 2002; Peters et Vogel 2005) et la plus commune, regroupant la grande majorité des plantes, comme les arbres, les arbustes, les buissons et quelques types d'herbes (Ambrose et DeNiro 1986; Koch 1998; Schoeninger 1995; Wynn 2000; Klein 2013; Sponheimer et al. 2013). Dans des latitudes plus méridionales, elles représentent des milieux plus ombragés, humides et fermés avec des températures tempérées (Ambrose et DeNiro 1986; Hatté et Schwartz 2003). Les herbes C_3 sont rares en basse altitude, mais elles sont exclusives à une élévation de plus de 4000 mètres (Livingstone et Clayton 1980).

Les plantes de types C_4 , devenues plus abondantes il y a 7-8 Ma, représentent un petit pourcentage de la totalité des plantes terrestres (Kohn 2010). Ces plantes sont adaptées à des environnements chauds et arides, et sont longuement et fortement exposées à l'énergie du soleil (Ambrose et DeNiro 1986; Ehleringer et Monson 1993; Koch 1998; Hatté et Schwartz 2003), quoiqu'elles puissent également être présentes dans des milieux assez humides, avec des précipitations annuelles allant jusqu'à 650 mm/année (Sankaran et al. 2005; Faith 2018a). Ces plantes comprennent les herbes tropicales et subtropicales et les graminées dans les environnements ouverts (Ambrose et DeNiro 1986; Schoeninger 1995; Koch 1998; Wynn 2000; Ehleringer et Cerling 2002; Kohn 2010; Klein 2013; Sponheimer et al. 2013). Représentant la grande majorité des herbes à moins de 1300 mètres d'altitude, les plantes C_4 sont cependant absentes de la flore à de hautes altitudes (Livingstone et Clayton 1980).

Les plantes de type CAM sont présentes dans des environnements similaires aux plantes C₄, et incluent les plantes grasses (Ambrose et DeNiro 1986; Ehleringer et Monson 1993; Koch 1998), représentant donc des milieux désertiques (Wynn 2000; Klein 2013).

Fixation du carbone

Le type de photosynthèse C₃ est la façon la plus simple de synthétiser le glucose à partir d'atomes de carbone contenu dans les molécules de CO₂ absorbées par les plantes, grâce au cycle de Calvin (Ehleringer et Cerling 2002; Lee-Thorp et Sponheimer 2006). La fixation du carbone est la première étape de ce cycle qui se déroule dans la cellule du mésophylle (**Figure 1**; Ambrose et DeNiro 1986; Ehleringer et Monson 1993; Wynn 2000; Ehleringer et Cerling 2002; Piel 2002). Lors de cette première étape, la réaction chimique qui fixe le carbone est la carboxylation de la ribulose 1,5-diphosphate (RuDP; Park et Epstein 1960; Pearcy et Ehleringer 1984; Ehleringer et Monson 1993; Koch 1998; Ehleringer et Cerling 2002; Piel 2002). Cette fixation du CO₂ par la RuDP crée deux molécules de 3-phosphoglycérate (Ehleringer et Monson 1993; Ehleringer et Cerling 2002). Ce processus nécessite beaucoup d'énergie et doit donc être catalysé par la ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase/oxygénase (RuBisCO), un enzyme qui est abondant dans le chloroplaste (Ehleringer et Monson 1993; Ehleringer et Cerling 2002; Piel 2002). La molécule 3-phosphoglycérate contient 3 atomes de carbone (**Figure 2**), et, pour cette raison, ce type photosynthétique est appelé C₃ (Ambrose et DeNiro 1986; Ehleringer et Monson 1993; Koch 1998; Ehleringer et Cerling 2002; Peters et Vogel 2005).

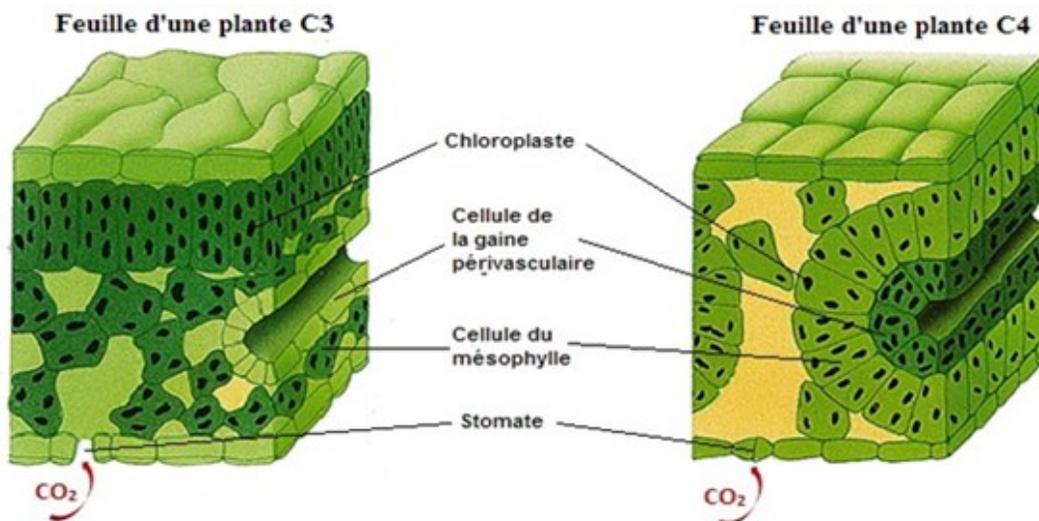


Figure 1. Comparaison de l'anatomie d'une feuille de plante C₃ et C₄. Modifiée à partir d'une image de la page «Photosynthèse» du dictionnaire en ligne Larousse.

Le type photosynthétique C₄ utilise une séquence du cycle de Hatch-Slack, suivi celui de Calvin pour synthétiser le glucose à partir du CO₂ (O'Leary 1988; Ehleringer et Monson 1993; Wynn 2000). Ces deux processus s'opèrent dans deux types de cellules différentes, soit les cellules du mésophylle et les cellules des gaines périvasculaires (**Figure 1**), parce que les enzymes nécessaires à la fixation du carbone sont séparés par ces deux types de cellules (Kanai et Edwards 1999). Le cycle de Hatch-Slack agit dans la cellule du mésophylle, où le carbone est fixé par la carboxylation de la phosphoénolpyruvate (PEP; O'Leary 1981; Pearcy et Ehleringer 1984; O'Leary 1988; Ehleringer et Monson 1993; Koch 1998; Kanai et Edwards 1999; Ehleringer et Cerling 2002). Cette réaction chimique crée l'oxaloacétate (OAA), qui est ensuite converti en malate ou en aspartate (**Figure 3**), molécules étant ensuite transférées dans les

cellules des gaines périvasculaires (Percy et Ehleringer 1984; O'Leary 1988; Ehleringer et Monson 1993; Kanai et Edwards 1999; Ehleringer et Cerling 2002). C'est dans ces cellules qu'agit le cycle de Calvin et où se déroule la décarboxylation du malate ou de l'aspartate, libérant du CO₂ qui sera refixé selon le cycle de Calvin avec la RuDP et la RuBisCO (O'Leary 1981, 1988; Ehleringer et Monson 1993; Kanai et Edwards 1999; Ehleringer et Cerling 2002). Les molécules de malate et d'aspartate contiennent quatre atomes de carbone, raison pour laquelle ce type photosynthétique est appelé C₄ (Ambrose et DeNiro 1986; Ehleringer et Monson 1993; Ehleringer et Cerling 2002; P. L. Koch 1998; Peters et Vogel 2005).

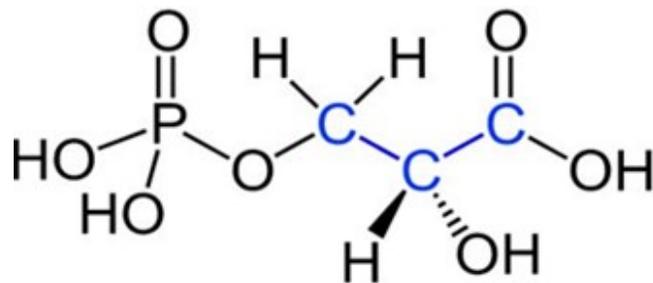


Figure 2. Molécule de 3-phosphoglycérate créée dans le processus de la photosynthèse de type C₃. Repéré sur la page «Photosynthèse» du site Wikipedia.

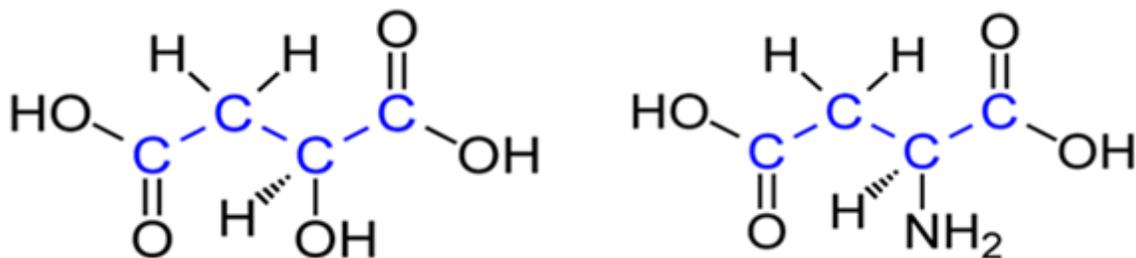


Figure 3. Molécules de malate (gauche) et d'aspartate (droite) créées dans le processus de la photosynthèse de type C₄. Repéré sur la page «Photosynthèse» du site Wikipedia.

Le type photosynthétique CAM est très similaire au type C₄, car les deux sont soumis au cycle de Hatch-Slack, produisant des molécules contenant quatre atomes de carbone, suivi du cycle de Calvin servant à synthétiser le glucose (**Figure 4**; O’Leary 1988; Ehleringer et Monson 1993; West-Eberhard, Smith, et Winter 2011). Cependant, alors que la séparation de ces procédés est d’ordre spatial chez les plantes C₄ (divisé par deux types de cellules distinctes), la séparation du cycle de Hatch-Slack et celui de Calvin est temporelle pour les plantes CAM (Ehleringer et Monson 1993; West-Eberhard, Smith, et Winter 2011). Les stomates s’ouvrent la nuit pour absorber le CO₂ et fixer le carbone selon le cycle Hatch-Slack, qui crée des molécules de malate, qui vont s’entreposer dans les vacuoles (Ehleringer et Monson 1993; West-Eberhard, Smith, et Winter 2011). Le jour suivant, les stomates se referment et libèrent les molécules de malate, qui subissent une décarboxylation produisant du CO₂, étant ensuite fixé par la RuBisCO (Ehleringer et Monson 1993; West-Eberhard, Smith, et Winter 2011).

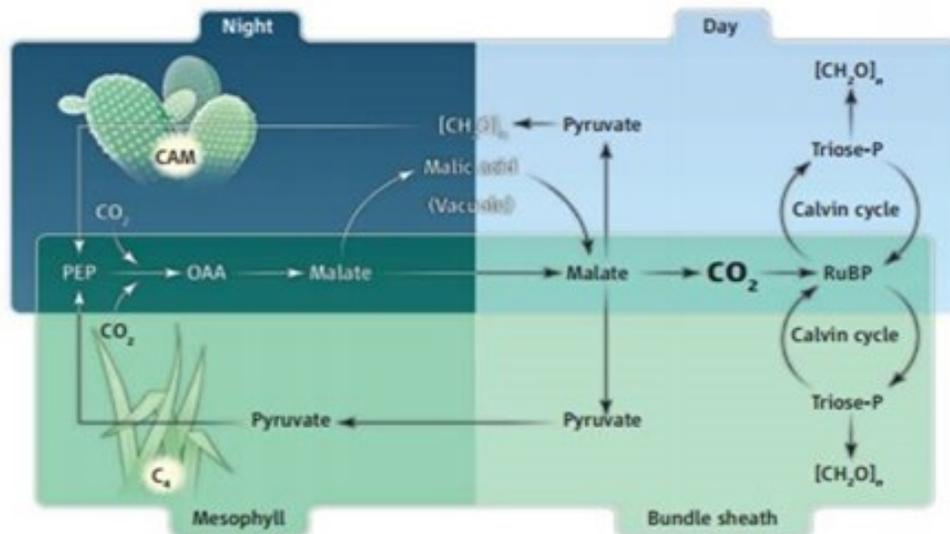


Figure 4. Comparaison des types photosynthétiques CAM (haut) et C₄ (bas). Repéré dans West-Eberhard et al. 2011

2.1.2.2. Fractionnement différentiel et distinction isotopique

Les différences dans le processus de fixation de carbone chez les plantes créent des différences au niveau du fractionnement isotopique de carbone, c'est-à-dire des différences dans les proportions isotopiques entre la forme naturelle et la forme transformée. Ainsi, les différents types photosynthétiques créent des valeurs isotopiques qui leur sont propres.

Les plantes absorbent en grande majorité des molécules de CO₂ avec des atomes de ¹²C, car c'est la forme la plus abondante, mais également une petite portion de CO₂ avec du ¹³C. En fait, durant la photosynthèse, tous les types de plantes discriminent le ¹³C, car sa plus grande masse fait en sorte que les liens chimiques sont plus difficiles à briser et à se reformer que le ¹²C (O'Leary 1981, 1988; Schoeninger 1995, 2010; Koch 1998). Les types photosynthétiques discriminent le ¹³C à différents niveaux, créant ainsi des différences au niveau des proportions ¹³C/¹²C au sein de ceux-ci, les plantes de type C₃ discriminant davantage le ¹³C que les plantes de type C₄ et CAM (O'Leary 1981; Ambrose et DeNiro 1986; Koch 1998; Peters et Vogel 2005; Lee-Thorp et Sponheimer 2006; Codron et al. 2013; Klein 2013; Sponheimer et al. 2013). L'enzyme présent dans le type photosynthétique C₃, la RuBisCO, est responsable de cette discrimination envers le ¹³C (O'Leary 1981; Ambrose et DeNiro 1986; Codron et al. 2013). En conséquence, les plantes C₄ et CAM ont une plus grande proportion de ¹³C qui est absorbée. Cependant, cette différence de fractionnement isotopique est si petite que d'effectuer le simple ratio de ¹³C/¹²C n'est pas efficace pour distinguer les différents types photosynthétiques (Farquhar, Ehleringer, et Hubick 1989; Schoeninger 2010). C'est la raison pour laquelle le fractionnement isotopique est calculé de la manière suivante :

$$\delta^{13}\text{C} = \left[\frac{R(\text{sample})}{R(\text{standard})} - 1 \right] \times 1000$$

où $R = {}^{13}\text{CO}_2/{}^{12}\text{CO}_2$ (Park et Epstein 1960, 1961; O'Leary 1981, 1988; Ambrose et DeNiro 1986; Farquhar, Ehleringer, et Hubick 1989; Schoeninger 1995; Koch 1998). Pour connaître la teneur isotopique de carbone d'un échantillon, il faut le comparer à une référence standard de carbone (R_{standard}), soit le Pee Dee Belemnite (PDB; Park et Epstein 1961; Park et Epstein 1960; O'Leary 1981, 1988; Ambrose et DeNiro 1986; Farquhar, Ehleringer, et Hubick 1989; Schoeninger 1995, 2010). Cette nouvelle valeur est ensuite multipliée par mille, résultant à une notation pour mille (‰; O'Leary 1981, 1988; Schoeninger 2010). De cette façon, les valeurs isotopiques calculées en PDB peuvent être comparées. Puisque le standard PDB a plus de ${}^{13}\text{C}$ que la grande majorité des plantes et des êtres vivants, les échantillons analysés sont, en comparaison au standard, appauvris en ${}^{13}\text{C}$ et produisent systématiquement des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ dans le négatif (O'Leary 1981, 1988; Schoeninger 1995; Koch 1998). Ainsi, un $\delta^{13}\text{C}$ davantage dans le négatif indique plus de ${}^{12}\text{C}$ et très peu de ${}^{13}\text{C}$, étant donc plus léger en masse atomique, alors qu'un $\delta^{13}\text{C}$ plus près du positif indique une plus grande proportion de ${}^{13}\text{C}$ et une plus grande masse atomique (O'Leary 1981, 1988).

Puisque les plantes de type C_3 discriminent davantage le ${}^{13}\text{C}$, les valeurs isotopiques se situent plus dans le négatif que les plantes C_4 (Lee-Thorp et Sponheimer 2006). Effectivement, les valeurs moyennes de $\delta^{13}\text{C}$ pour les plantes C_3 sont entre -26 et -28‰, versus des valeurs moyennes entre -12 et -14‰ pour les plantes C_4 (O'Leary 1981, 1988; Schoeninger 1995, 2010; Koch 1998; Cerling, Harris, et Leakey 1999). Les plantes de type CAM ont des valeurs près de celles des plantes C_4 , allant en moyenne de -10 à -20‰, mais peuvent également se rapprocher

des valeurs des plantes C₃ lorsque débute le cycle de Calvin durant le jour, où les valeurs $\delta^{13}\text{C}$ sont d'environ 28‰ (O'Leary 1988; Schoeninger 1995, 2010; Wynn 2000; Klein 2013; Sponheimer et al. 2013). Il y a donc une distinction claire entre les valeurs isotopiques des plantes C₃ et C₄, sans que ces deux groupes se superposent (**Figure 5**; O'Leary 1988; Sponheimer et al. 2013). Cette distinction isotopique est à la base des reconstructions paléalimentaires et paléoécologiques.

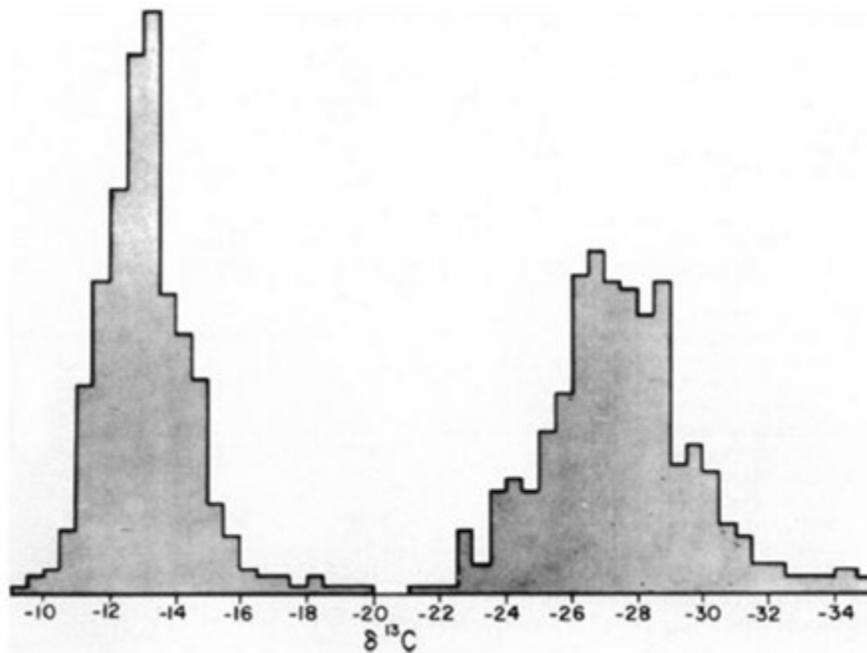


Figure 5. Comparaison de la distribution du $\delta^{13}\text{C}$ des plantes C₄ (gauche) et C₃ (droite). Repéré dans O'Leary 1988. À noter que les valeurs négatives (plantes C₃) sont situées à gauche dans les publications plus récentes.

2.1.2.3. Reconstructions paléalimentaires et paléoécologiques

Parce que les teneurs des isotopes stables restent inchangées dans le temps, le signal isotopique de carbone met en relief les conditions environnementales du passé (Kingston 2007). Ainsi, analyser le type de plantes consommées peut servir à indiquer les grandes tendances

alimentaires des mammifères, incluant les hominines, et ainsi reconstruire le couvert végétal de leur habitat. Puisque les plantes CAM représentent une proportion très limitée de la totalité des plantes terrestres et sont davantage attribuées aux écosystèmes désertiques, elles ne sont pas considérées comme une partie intégrante de l'écosystème habité par les premiers hominines (Ehleringer et Cerling 2002; Lee-Thorp et Sponheimer 2006; Klein 2013). Quoiqu'un possible apport de plantes CAM dans l'alimentation des hominines ait été mentionné dans la littérature (Peters et Vogel 2005; Sponheimer et al. 2013), elles sont généralement regroupées avec les plantes C₄ (leurs valeurs $\delta^{13}\text{C}$ moyennes étant similaires) et opposées aux plantes C₃ dans les reconstructions alimentaires.

Reconstruction alimentaire

Plusieurs méthodes permettent de reconstruire le régime alimentaire des animaux, comme l'analyse de la taille et de la morphologie dentaire, de la structure de l'émail et des microtraces (Klein 2013). Si les autres méthodes donnent des évidences indirectes sur l'alimentation des animaux, l'analyse des isotopes stables de carbone en fait un lien direct, car la composition isotopique dans l'émail des dents des mammifères est positivement corrélée à celle présente dans leur alimentation (Schoeninger 1995; Cerling et Harris 1999; Peters et Vogel 2005; Lee-Thorp et Sponheimer 2006; Kingston 2007). L'émail est le meilleur matériel pour enregistrer les compositions isotopiques du passé, car il est hautement minéralisé, n'étant donc pas susceptible à la fossilisation (Cerling et Harris 1999; Klein 2013; Sponheimer et al. 2013). De plus, la forte densité de l'émail augmente les chances de sa survie à travers le temps, et a la capacité de résister aux altérations chimiques, gardant intact le signal $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ *antemortem* (Lee-Thorp et Sponheimer 2006; Klein 2013; Sponheimer et al. 2013). Un signal enrichi en ^{13}C , donc

représentant les valeurs des plantes C₄, indiquent une alimentation basée sur des herbes, versus un signal pauvre en ¹³C implique un régime alimentaire qui inclut des noix, des fruits, des feuilles, ou autres aliments issus d'arbres ou d'arbustes (Klein 2013), permettant donc de distinguer les animaux de pâturage et les animaux de broutage (Ambrose et DeNiro 1986; Ehleringer et Monson 1993; Peters et Vogel 2005; Lee-Thorp et Sponheimer 2006; Kingston 2007; Sponheimer et al. 2013). Par contre, ce signal isotopique peut autant refléter une alimentation directe de plantes qu'une alimentation indirecte par la consommation de viande, où les valeurs isotopiques d'un carnivore indiquent la proportion d'animaux de pâturage dans son alimentation (Schoeninger 1995; Peters et Vogel 2005; Matt Sponheimer et al. 2013). En effet, bien que la signature isotopique soit fractionnée tout au long de la chaîne alimentaire (Lee-Thorp, Sealy, et van der Merwe 1989), un individu qui consomme un herbivore brouteur (*browser*) aura un signal C₃ similaire.

Il est important de considérer le fait que les données isotopiques de carbone révèlent ce que l'animal en question a choisi de consommer parmi la végétation environnante, et ne rend pas compte de toute la diversité végétale l'entourant (Klein 2013). Quoique les plantes CAM représentent une fraction de la totalité des plantes terrestres et qu'elles ne sont pas présentes dans les écosystèmes de forêts et de savane, elles représentent tout de même un obstacle dans les reconstructions paléoalimentaires, puisque les valeurs isotopiques chevauchent celles des plantes C₃ et C₄ (Sponheimer et al. 2013). Également, ces signaux isotopiques peuvent représenter une grande superficie dans le cas où ces animaux peuvent s'alimenter sur plusieurs dizaines, voire même centaines de kilomètres carrés (Kingston 2007). Malgré ces limites, l'analyse des isotopes stables de carbone reste tout de même utile pour mettre en relief les préférences alimentaires des mammifères, incluant celles des hominines (Peters et Vogel 2005;

Klein 2013). Aussi, puisque le type d'environnement est étroitement lié au type de ressources disponibles pour les animaux, l'étude de l'alimentation des herbivores, particulièrement ceux ayant une alimentation mixte, est pertinente pour étudier le couvert végétal dans son ensemble.

Reconstruction du type de couvert végétal

Une approche pour étudier le couvert végétal du passé est d'obtenir les isotopes des carbonates des paléosols, qui reflètent le degré de couvert boisé (eg. Cerling et al. 1989, 2011; Schoeninger 1995; Koch 1998; Wynn 2000; Wang et al. 2008). Cette méthode se base sur la conservation du signal isotopique des plantes après leur enfouissement et le processus de décomposition, servant également de proxy pour analyser les conditions environnementales du passé (Koch 1998; Hatté et Schwartz 2003). Ainsi, des variations au niveau isotopique dans les paléosols témoignent des changements dans le couvert végétal, ainsi que la proportion de la biomasse C₄ (Koch 1998; Wynn 2000). De cette façon, il est possible de distinguer des environnements fermés et ombragés, qui sont déterminés par un appauvrissement en ¹³C (plantes C₃), des environnements ouverts, qui sont déterminés par un enrichissement de ¹³C (plantes C₄). Il est important de prendre en considération que la décomposition de la matière végétale dans le sol provoque un certain enrichissement de ¹³C (Koch 1998; Wang et al. 2008). En effet, la différence isotopique entre la plante et la matière organique dans le sol est calculée entre 1.8 et 2.8‰, provoquant ultimement une surestimation de la végétation de type C₄ si ce fractionnement n'est pas considéré (Koch 1998; Wang et al. 2008).

Les tendances alimentaires sont aussi reliées aux environnements en termes de disponibilité de ressources. Il est donc possible de reconstruire les grandes tendances environnementales à l'aide de l'étude des régimes alimentaires. En effet, les animaux ayant une alimentation mixte, et donc

à même de consommer n'importe quel type végétal disponible dans l'environnement, peuvent servir de proxy pour analyser le type de couvert végétal les entourant (Ambrose et DeNiro 1986; Koch 1998; Kingston 2007; Sponheimer et al. 2013). Cependant, plusieurs facteurs environnementaux peuvent modifier la teneur isotopique des plantes C₃ (Hatté et Schwartz 2003; Wang et al. 2008; Codron et al. 2013). En effet, les plantes C₃ peuvent être affectées par une multitude de variables environnementales, comme la lumière, la température, l'accessibilité à l'eau, la concentration atmosphérique du CO₂, alors que les signaux isotopiques associés aux changements environnementaux pour les plantes C₄ sont rares (Koch 1998; Hatté et Schwartz 2003). Il est aussi important de considérer que les changements alimentaires observés par les isotopes peuvent refléter de courtes périodes de temps, et donc des changements environnementaux mineurs, et non pas la tendance environnementale globale (Sponheimer et al. 2013). Effectivement, la grande variation de régimes que l'on peut retrouver dans ce type de données est généralement traduite en environnements en mosaïques dans toutes les périodes étudiées (Wynn 2000; Kingston 2007). Finalement, la relation entre les valeurs isotopiques de carbone et le degré d'ouverture de la végétation n'est pas toujours directe, car les écosystèmes semi-arides avec la présence d'arbustes sont des environnements assez ouverts en dépit de l'importance de la végétation de type C₃ (Wynn 2000). Quoique cette méthode comporte quelques limites, l'utiliser en la combinant avec d'autres types de méthodes permet de compléter les reconstructions environnementales (Kingston 2007).

2.1.3. Isotopes stables d'oxygène

Bien que le carbone soit utile aux reconstructions paléoalimentaires et paléoécologiques, l'utilisation unique du carbone donne un portrait incomplet d'un habitat (Sponheimer et Lee-

Thorp 1999). En effet, le carbone ne permet pas différencier si les plantes se trouvent dans un environnement mésique (relativement humide) ou xérique (sec), ce qui est problématique, car les plantes C₄ ne se trouvent pas exclusivement dans les milieux arides (Sankaran et al. 2005; Faith 2018a), et les plantes C₃ dans les milieux humides (Kohn 2010). Les isotopes stables d'oxygène complètent le carbone à cet égard en prenant en compte la variable d'aridité, qui permet de mieux contextualiser les environnements du passé, car le degré de couvert boisé est en relation avec le niveau de précipitation annuelle (Sankaran et al. 2005). Tout comme le carbone, le ratio d'isotopes d'oxygène d'un herbivore homéotherme provient de l'alimentation, et plus précisément de l'eau de surface ou des plantes consommées. Les facteurs qui influencent les teneurs d'oxygène de ces deux sources sont complexes. C'est pourquoi il est pertinent de comprendre la provenance de l'oxygène dans un organisme et la façon dont le comportement de consommation de l'eau d'un animal est primordial dans la création d'indices d'aridité, concepts qui seront détaillés dans les sections subséquentes.

2.1.3.1. Processus d'évaporation et de précipitation

Le fractionnement de l'oxygène survient tout au long du cycle hydrologique, qui débute avec les océans. Étant relativement homogène, la proportion ¹⁸O/¹⁶O des océans est utilisée comme référence, appelée SMOW (Standard Mean Ocean Water; (Craig 1961). Le fractionnement isotopique est calculé de la même manière que le carbone qui résulte à une notation pour mille (‰) et qui est relatif au standard : les valeurs $\delta^{18}\text{O}$ positives signifient un enrichissement d'isotopes lourds par rapport au standard, alors que les valeurs négatives indiquent un appauvrissement (Gat 1996).

Les changements majeurs dans la composition isotopique de l'eau au niveau de l'oxygène surviennent principalement dans l'eau de surface lors de l'évaporation ainsi que dans l'atmosphère lors de précipitations (Yurtsever et Gat 1981; Gat 1996). Lors de l'évaporation, l'eau de surface devient enrichie en isotopes lourds, créant des valeurs $\delta^{18}\text{O}$ plus positives. En contrepartie, l'eau de précipitation, appelée eau météorique, en est appauvrie, résultat de l'extraction de l'humidité ambiante par condensation (Dansgaard 1964; Yurtsever et Gat 1981; Gat 1996). Ces changements dans la composition isotopique de l'eau de surface et de l'eau météorique sont étroitement liés à la température moyenne annuelle et à la quantité de précipitation (Dansgaard 1964; Yurtsever et Gat 1981; Kohn, Schoeninger, et Valley 1996; Sponheimer et Lee-Thorp 1999), ainsi qu'à l'altitude, la longitude et la distance du littoral (Dansgaard 1964; Gat 1996).

2.1.3.2. Assimilation de l'oxygène dans l'organisme

Parce que les grands mammifères ont une température corporelle maintenue à 37°C, la teneur isotopique moyenne d'oxygène de l'eau corporelle (δ_{bw}) dépend des flux (entrants ou sortants) en lien avec un organisme, et non de la température ambiante (Longinelli 1984; Luz, Kolodny, et Horowitz 1984; Tatner 1988; Bryant et Froelich 1995). La proportion des composantes des flux entrants et sortants dans un organisme dépend de la source (eau de surface ou plantes), de la quantité d'eau ingérée ainsi que des dépenses énergétiques qui sont propres à chaque espèce (Luz, Cormie, et Schwarcz 1990). Ainsi, les différentes espèces ont différentes relations entre δ_{bw} versus l'eau bue, alors que les individus d'une même espèce auront des valeurs semblables s'ils occupent un même territoire (Luz, Cormie, et Schwarcz 1990).

L'oxygène qui entre dans un organisme provient de l'air, de l'eau liquide et de l'eau contenue dans la nourriture (Luz, Kolodny, et Horowitz 1984; Kohn, Schoeninger, et Valley 1996; Sponheimer et Lee-Thorp 1999). Puisque les valeurs $\delta^{18}\text{O}$ de l'atmosphère sont relativement constantes (Dole et al. 1954), l'eau bue et l'eau contenue dans les aliments sont les principaux éléments affectant les valeurs δ_{bw} (Tatner 1988; Bryant et Froelich 1995; Sponheimer et Lee-Thorp 1999). La teneur isotopique moyenne de l'eau de surface est donc corrélée à celle de l'eau corporelle d'un animal (Longinelli 1984; Luz, Kolodny, et Horowitz 1984). Conséquemment, les individus d'une espèce occupant le même territoire et buvant l'eau de surface d'une même source auront une composition isotopique δ_{bw} similaire (Longinelli 1984).

Les herbivores obtiennent également une part ou la totalité d'eau provenant des plantes. Également soumis au processus de fractionnement isotopique par l'évaporation (ou transpiration; Gonfiantini, Gratziu, et Tongiorgi 1965), les plantes ont différentes valeurs $\delta^{18}\text{O}$ selon leurs composantes. En effet, les racines et la tige ont des valeurs similaires à l'eau de surface (Kohn 1996; Kohn, Schoeninger, et Valley 1996) ou l'eau du sol (Koch, Fisher, et Dettman 1989; Gat 1996), alors que les feuilles, par l'évaporation, sont enrichies en ^{18}O (Gonfiantini, Gratziu, et Tongiorgi 1965; Dongmann et al. 1974; Epstein, Thompson, et Yapp 1977; Gat 1996). Ce fractionnement est aussi présent dans les herbes, mais le ratio $\delta^{18}\text{O}$ ne dépend pas de l'eau du sol, mais bien de l'humidité ambiante, où une période ou région aride constituera des valeurs isotopiques d'oxygène plus positives, car enrichies en isotopes lourds (Koch, Fisher, et Dettman 1989).

Le ratio $\delta^{18}\text{O}$ des plantes est aussi influencé par les effets du climat sur la transpiration des feuilles (Sternberg, Deniro, et Johnson 1984). Les feuilles des plantes poussant dans des endroits

secs ont des plus hautes valeurs $\delta^{18}\text{O}$ plus élevées relativement à l'eau météorique versus les feuilles des plantes poussant dans des endroits humides (Sternberg, Deniro, et Johnson 1984). Il est donc attendu des herbivores consommant des plantes C_4 d'avoir des teneurs en oxygène plus élevées que ceux s'alimentant de plantes C_3 , ces derniers se trouvant davantage dans des milieux humides (Kohn, Schoeninger, et Valley 1996). Bocherens et collègues (1996) ont effectivement remarqué que les brouteurs, s'alimentant de plantes C_3 , et les *mixed-feeders*, consommant les deux types de plantes, sont appauvris en ^{18}O comparativement aux pâtureurs (*grazers*) qui consomme des plantes C_4 . À l'inverse, d'autres études ont repéré des valeurs appauvries en ^{18}O chez les pâtureurs, comparativement aux brouteurs et *mixed-feeders* qui avaient des valeurs enrichies (Kohn, Schoeninger, et Valley 1996; Sponheimer et Lee-Thorp 1999). Ce résultat a été attribué aux différences physiologiques entre les animaux : le flux sortant d'oxygène en vapeur (le souffle lors de l'halètement ou *panting* pour réguler la température corporelle) chez certains brouteurs et *mixed-feeders* contient des teneurs en oxygène appauvries, enrichissant ultimement le $\delta^{18}\text{O}_{\text{bw}}$ (Kohn, Schoeninger, et Valley 1996).

En somme, les différences de $\delta^{18}\text{O}$ entre les types photosynthétiques entrent parfois en contradiction dans la littérature. De plus, la variation est due à un certain nombre de facteurs dont les effets sont souvent difficiles à dissocier. Il est donc nécessaire d'être prudents sur les interprétations tirées des isotopes d'oxygène au niveau du type de couvert végétal ou du niveau d'ouverture de l'environnement. Les isotopes d'oxygène peuvent cependant fournir des informations fiables sur la source d'eau d'un animal, provenant soit d'un point d'eau ou des feuilles des plantes grâce à leur signal isotopique distinct. Cette différence alimentaire au sein des herbivores, utilisée comme proxy d'aridité, s'avère utile aux reconstructions paléocéologiques.

2.1.3.3. Création d'indices d'aridité

Directement reliée au δ_{bw} , les valeurs $\delta^{18}O$ de l'émail dentaire sont un proxy de l'alimentation des herbivores et jusqu'à un certain degré du climat de leur environnement passé (Kingston 2007). Or, puisque la teneur isotopique de l'émail est déterminée par une multitude de facteurs, il est difficile de déterminer si le ratio $\delta^{18}O$ provient d'un signal environnemental (température, processus d'évaporation, etc.) ou comportemental (flux entrants et sortants) chez un animal. La création d'un indice d'aridité par Levin et collègues (2006) a permis de ne pas prendre en considération les entrées et sorties d'oxygène d'un organisme, mais plutôt de distinguer les animaux sensibles ou insensibles aux changements d'humidité par leurs habitudes alimentaires.

Si le δ_{bw} n'est pas affecté par la température ambiante chez les homéothermes, une forte corrélation a été démontrée entre le $\delta^{18}O$ du phosphate des os (et donc du $\delta^{18}O_{\text{émail}}$), l'humidité et les précipitations relatives locales chez les animaux se nourrissant de feuilles (Ayliffe et Chivas 1990; Luz, Cormie, et Schwarcz 1990). Ceci est causé par la forte dépendance des plantes à l'humidité (Kohn, Schoeninger, et Valley 1996). À l'inverse, les mammifères dont la source d'eau principale ne provient pas des feuilles, mais plutôt de l'eau bue, sont moins sensibles aux changements d'humidité ambiante (Luz, Cormie, et Schwarcz 1990), mais le sont davantage aux compositions isotopiques de l'eau de surface (Kohn, Schoeninger, et Valley 1996; Koch 1998). Les différents ratios $\delta^{18}O_{\text{émail}}$ des animaux dépendants et non dépendants de l'eau de surface peuvent donc relever les changements dans la composition isotopique de l'eau causés par l'humidité ambiante (Kohn, Schoeninger, et Valley 1996; Koch 1998).

Ainsi, selon Levin et al. (2006), les animaux se nourrissant de feuilles sont sensibles à l'humidité (*evaporation sensitives* ou ES) et ont des valeurs $\delta^{18}\text{O}_{\text{émail}}$ plus hautes, car ils suivent l'enrichissement de l'eau par l'évaporation dans les feuilles. Inversement, les buveurs obligés d'eau de surface sont insensibles à l'humidité (*evaporation insensitives* ou EI) et ont généralement des valeurs $\delta^{18}\text{O}_{\text{émail}}$ plus basses puisqu'ils suivent la composition isotopique de l'eau météorique. Il est important de mentionner que la sensibilité à l'évaporation ne se limiterait pas qu'à l'obtention d'eau par les feuilles d'une plante, mais serait plutôt due aux conditions d'aridité entraînant une plus grande consommation de plantes et une plus petite quantité d'eau bue de la part des herbivores (Blumenthal et al. 2017, 2018). La différence isotopique au niveau de l'oxygène entre les animaux ES et EI à une localité représente l'enrichissement isotopique entre l'eau météorique et l'eau des feuilles qui augmente avec l'aridité. Cet enrichissement isotopique entre les deux groupes, $\epsilon_{\text{ES-EI}}$, permet de comparer différents sites même si le ratio ^{18}O de l'eau météorique est différent. Donc, par l'utilisation des animaux ES et EI ensemble, le calcul d'enrichissement crée un indice d'aridité pour différents environnements terrestres. L'aridité est souvent caractérisée en déficit d'eau (*water deficit* ou WD). WD est en relation avec l'évapotranspiration potentielle (*potential evapotranspiration* ou PET) et les précipitations moyennes annuelles (*mean annual precipitation* ou MAP), où $\text{WD} = \text{PET} - \text{MAP}$. PET est calculé selon la température moyenne annuelle et la latitude. Les indices d'aridité sont basés sur des régressions entre le WD et l'enrichissement isotopique entre l'émail dentaire et l'eau météorique locale ($\epsilon_{\text{enamel-mw}}$). Puisque le $\epsilon_{\text{enamel-mw}}$ des herbivores ES augmente avec le WD contrairement aux herbivores EI, les valeurs $\epsilon_{\text{ES-EI}}$ sont converties en WD annuel, suivant donc les changements d'aridité. Un WD supérieur à 0 indiquerait des conditions xériques, alors qu'un WD inférieur à 0 dénote des conditions mésiques (Blumenthal et al. 2017).

Si le degré de couvert boisé est contraint par les précipitations annuelles (Sankaran et al. 2005), la végétation ne répond pas directement aux changements annuels de précipitations (Staver, Archibald, et Levin 2011; Blumenthal et al. 2017). En effet, les différents biomes sont viables dans un large écart de précipitations, où les savanes peuvent être présentes avec des précipitations annuelles allant jusqu'à 2000 mm/année, et où les forêts peuvent être présentes dans des milieux plus arides avec des précipitations entre 800 et 1000 mm/année (Staver, Archibald, et Levin 2011). Ainsi, les plantes C₄ ne sont pas exclusives aux conditions xériques, et les plantes C₃ aux conditions mésiques. Selon Blumenthal et collègues (2017), il semble néanmoins avoir une corrélation entre le WD et la proportion de brouteurs et de pâtureurs modernes dans les environnements forestiers, où la proportion de pâtureurs augmente et celle des brouteurs décroît avec le WD. Cependant, en excluant les environnements forestiers, il n'y aurait aucune association claire entre les préférences alimentaires d'un herbivore et le WD. Ceci peut être expliqué par le fait que différentes préférences alimentaires peuvent être présents dans les groupes ES et EI, rendant ainsi le critère de l'alimentation comme insuffisant pour déterminer si un taxon est sensible ou insensible à l'évaporation (Blumenthal et al. 2018). À l'inverse, Faith (2018a, b) démontre une corrélation significative entre les valeurs $\delta^{13}\text{C}$ des *Tragelaphini*, le $\epsilon_{\text{ES-EI}}$ et le WD, ce qui implique que le régime alimentaire est au premier plan dans l'estimation de l'aridité. Or, ceci pourrait indiquer que les changements environnementaux ont un effet sur la variabilité alimentaire (Blumenthal et al. 2018) où les *Tragelaphini* consommeraient davantage d'herbes dans conditions plus humides (Faith 2018a), résultant en cette même corrélation entre le régime alimentaire et le WD. En bref, bien que le lien entre le type de plante consommé et les indices d'aridité soit questionné, ces indices restent pertinents en termes de disponibilité des ressources dans l'interprétation de l'écologie des hominines et fournissent

des informations supplémentaires à l'alimentation des herbivores décrite par les isotopes de carbone.

Plusieurs auteurs ont calculé des indices d'aridité à des fins de reconstructions paléoenvironnementales en Afrique de l'Est (Bedaso et al. 2010; Bedaso 2011; Bedaso et al. 2013; Braun et al. 2010; Kingston 2011; Garrett et al. 2015; Leslie, McBrearty, et Hartman 2016; Robinson et al. 2016; Blumenthal et al. 2017; Faith 2018a), mais en incluant différentes espèces dans les groupes ES et EI. Les girafes, ayant les valeurs $\delta^{18}\text{O}_{\text{email}}$ plus hautes que les autres espèces dans un écosystème (Cerling et al. 1997), sont presque toujours présentes dans le groupe ES. Les autres taxa ES incluent les deinotheres et les tribus de bovidés *Tragelaphini*, *Antilopini*, *Alcelpahini*, *Bovini*, *Hippotragini* et *Neotragini*. Les taxons présents dans le groupe EI incluent les hippopotames, éléphants, rhinocéros, équidés, le genre de cercopithécinés *Papio*, les genres de suidés *Potamochoerus*, *Notochoerus*, *Kolpochoerus* et *Phacochoerus* et les tribus *Reduncini*, *Aepycerotini* et *Alcelaphini* de bovidés, cette dernière se retrouvant, selon l'étude, à la fois dans le groupe des ES (Bedaso et al. 2010) et des EI (Leslie, McBrearty, et Hartman 2016). Il est donc préférable d'utiliser des taxa ayant été soumis à des tests statistiques, étant les meilleurs candidats pour représenter les groupes ES et EI, et qui ainsi ne présentent aucune ambiguïté. Bien qu'il semble que les *Tragelaphini* donnent un signal plus humide que les autres taxa ES (Faith 2018a), ils représentent statistiquement les meilleurs taxa ES (selon les régressions WD- ϵ ES-EI de différentes paires incluant les *Tragelaphini*, la p-value est entre 0.0001 et 0.0005 et le r^2 entre 0.88 et 0.92, étant de meilleurs résultats que les autres taxa ES (Blumenthal et al. 2017). Les régressions WD- ϵ ES-EI étant significatives, les *Tragelaphini* peuvent être couplés avec les rhinocéros et les éléphants, mais ce sont surtout les hippopotames qui sont considérés comme le meilleur taxon EI. En effet, ils traquent mieux le $\delta^{18}\text{O}$ des

carbonates de paléosols, qui sont un proxy indépendant de l'eau météorique, comparativement aux autres taxa ES (Blumenthal et al. 2017; Faith 2018a).

2.2. Revue de littérature des reconstructions environnementales en Afrique de l'Est

Cette revue de littérature vise à mettre en place les connaissances déjà établies sur les changements environnementaux en Afrique de l'Est en exposant les résultats des reconstructions environnementales à l'aide de plusieurs méthodes : les assemblages fauniques, les analyses polliniques, les isotopes stables de carbone provenant des paléosols et de l'émail dentaire et les isotopes stables d'oxygène servant à créer des indices d'aridité. Les résultats de chaque méthode sont d'abord présentés sous forme globale, reconstruisant donc l'environnement en Afrique de l'Est, sont ensuite détaillés respectivement pour la vallée de l'Awash et le bassin Omo-Turkana, et expriment enfin le type d'habitat dans lequel les hominines auraient vécu selon les interprétations de différentes publications.

2.2.1. Assemblages fauniques

Afrique de l'Est

Lors de la transition du Mio-Pliocène, les animaux de pâturage semblent remplacer les brouteurs, ce qui indique un changement environnemental de forêts à prairies boisées (Leakey et al. 1996; Cerling et al. 1997). Par la suite, selon les assemblages fauniques, l'Afrique de l'Est aurait été caractérisée par la coexistence de divers types d'habitats, appelé environnement en mosaïque, qui aurait été stable à travers le temps jusqu'à environ 2 Ma (Gibernau et Montuire

1996b). Après cette période, la faune des différentes régions devient homogène, avec une forte proportion d'animaux de pâturage, témoignant de l'aridification de l'environnement (Gibernau et Montuire 1996b; deMenocal 2004; Reed et Russak 2009).

Vallée de l'Awash

Vers 4.4 Ma, à Aramis, la faune retrouvée pointe vers un habitat boisé et fermé. Ces conclusions sont tirées, entre autres, par la prépondérance de koudous et de colobes ainsi que de la rareté des taxa provenant de prairies arides comme les antilopes (WoldeGabriel et al. 1994; White, Ambrose, et al. 2009). La présence d'espèces aquatiques dans certaines strates indique des inondations périodiques, ce qui implique la présence d'un point d'eau à proximité (WoldeGabriel et al. 2009). Entre 3.5 et 2 Ma, selon la faune d'Hadar et de Ledi-Geraru, l'environnement serait à la fois plus ouvert et plus humide que les membres plus anciens de cette formation (Gibernau et Montuire 1996b; Bibi, Rowan, et Reed 2017), mais une variété d'environnement y serait toujours disponible incluant des forêts fermées ou clairsemées, des forêts riveraines et des prairies boisées (Dupont-Nivet et al. 2008). Ce changement environnemental qui devient plus aride s'est produit, selon les changements observés dans les assemblages fauniques, entre 3.4 et 2.6 Ma (Gibernau et Montuire 1996b; Dupont-Nivet et al. 2008). Selon cette même formation, après 2 Ma, quelques espèces de larges herbivores indiquent un environnement ouvert (Gibernau et Montuire 1996b). Entre 0.8 et 0.6 Ma, la faune d'Asbole indique la présence d'un environnement boisé riverain (Bedaso 2011).

Bassin Omo-Turkana

Dans la basse vallée de l'Omo, l'environnement aurait été boisé et humide avant 2.8 Ma selon les suidés, les cercopithécidés et les bovidés retrouvés, comprenant surtout des impalas et des koudous (Bobe et Eck 2001; Alemseged 2003; deMenocal 2004; Bobe et al. 2007; Bobe 2011). Il y a ensuite un changement de faune, soit plus d'antilopes et un déclin des suidés, qui indique un environnement plus ouvert (Alemseged 2003; Bobe et Behrensmeyer 2004; deMenocal 2004; Bobe 2011). Cependant, les espèces vivant dans les prairies arides restent tout de même une partie mineure de la faune en termes d'abondance, et le type d'habitat dominant dans la vallée de l'Omo serait des forêts riveraines et des prairies plus humides selon la saisonnalité (Bobe, Behrensmeyer, et Chapman 2002; Bobe et Behrensmeyer 2004; Bobe et Leakey 2009; Bobe 2011). Entre 0.2 et 0.01 Ma, les proportions fauniques dénotent un environnement généralement ouvert et herbeux dans la basse vallée de l'Omo (Assefa, Yirga, et Reed 2008). Dans le bassin Turkana, l'expansion des prairies aurait débuté à la fin du Miocène et serait devenue plus prononcée après 2 Ma selon l'augmentation significative de bovidés hypsodontes à cette période (Gibernau et Montuire 1996; Behrensmeyer et al. 1997; Zazzo et al. 2000; Bobe 2006, 2011; Bobe et Behrensmeyer 2004; Behrensmeyer, Bobe, et Alemseged 2007; Bobe et Leakey 2009; Reed et Russak 2009; Cerling et al. 2015). Au contraire, une étude sur les proportions de bovidés indique une plus grande aridité avant 2 Ma et un environnement plus humide et boisé par après (Brugal, Roche, et Kibunjia 2003). Les assemblages fauniques du bassin Turkana indiquent que certains mammifères adaptés aux habitats boisés ont continué de vivre dans des corridors de forêts lors de cette aridification de l'environnement (Bobe 2006). Donc, similairement à la basse vallée de l'Omo, il semble y avoir présence de forêts riveraines dans le bassin Turkana, se traduisant en une mixité d'habitats entre 3.5 et 2 Ma avec des

proportions différentes de forêts, buissons et prairies (Gibernau et Montuire 1996; Bobe et Leakey 2009). Par contre, la basse vallée de l'Omo serait généralement plus boisée et se serait aridifiée plus tardivement que le bassin Turkana (Bobe 2006, 2007, 2011; Bobe et Leakey 2009; Behrensmeyer, Bobe, et Alemseged 2007).

Habitats des hominines

Le site d'Aramis, où a été découvert *Ardipithecus ramidus*, a été reconstruit comme étant un milieu boisé suite à la présence de colobes et de koudous (WoldeGabriel et al. 1994; White, Ambrose, et al. 2009), alors que le site de Gona, où l'on retrouve d'autres spécimens du genre *Ardipithecus*, semble être plus ouvert qu'Aramis (Alemseged et Bobe 2009) avec un environnement en mosaïque contenant des forêts herbeuses (Semaw et al. 2005). Ainsi, les reconstructions environnementales basées sur les assemblages fauniques laissent croire que les ardirithèques préféraient un habitat de forêts riveraines étant à proximité d'environnements plus ouverts, ce qui expliquerait l'ouverture à Gona en comparaison à Aramis (White, Ambrose, et al. 2009). Les spécimens d'*Australopithecus anamensis* retrouvés dans le bassin Omo-Turkana sont associés à un assemblage faunique diversifié, pointant vers un environnement mixte, allant de forêts à prairies, mais avec une prédominance des habitats boisés (Bobe 2011). Les spécimens retrouvés dans la vallée de l'Awash semblent également avoir habité un environnement boisé, possiblement dans une forêt riveraine herbeuse ou fermée (Bobe et Behrensmeyer 2004; White et al. 2006; Alemseged et Bobe 2009; Haile-Selassie et al. 2010). Les localités d'Hadar et de Dikika dans la vallée de l'Awash où ont été retrouvés les spécimens d'*Australopithecus afarensis* ont été reconstruites, selon la faune retrouvée, comme étant boisées et humides (deMenocal 2004; Alemseged et Bobe 2009). Les paranthropes contemporains aux

australopithèques, entre 2.8 et 2.4 Ma, auraient préféré un environnement un peu plus ouvert que ces derniers, et cette tendance semble s'être accentuée après 2.4 Ma (Alemseged 2003; Bobe et Behrensmeyer 2004). D'autres interprétations basées sur la faune indiquent plutôt que les paranthropes occupaient un environnement mixte, à la fois boisé et ouvert, et humide (deMenocal 2004). Selon les différentes reconstructions basées sur les assemblages fauniques, les premiers du genre *Homo* auraient habité un environnement un peu plus aride et ouvert (deMenocal 2004), mais tout de même plus varié que celui des hominines plus anciens (Bobe et Behrensmeyer 2004; Bobe 2011; Reed et Russak 2009). Il y a au début du Pléistocène un changement faunique, où une plus grande abondance d'espèces adaptées aux milieux ouverts est observée entre 2 et 1.8 Ma, correspondant à la période dans laquelle vivait *H. erectus* (Bobe et Behrensmeyer 2004; deMenocal 2004).

2.2.2. Pollens

Afrique de l'Est

Les études réalisées sur les pollens pour reconstruire les paléoenvironnements en Afrique de l'Est sont plus rares que celles portant sur les assemblages fauniques. De ce fait, les localités où l'on retrouve des hominines n'ont pas été autant étudiées, mais les données polliniques procurent tout de même des informations pertinentes sur les types de végétations disponibles et les conditions environnementales dans des plus grandes régions.

Tout d'abord, les analyses polliniques de Bonnefille (1995) indiquent qu'il y avait une grande variété d'écosystèmes floraux, d'habitats et de ressources alimentaires disponibles en Afrique de l'Est entre 4 et 1 Ma. Les échantillons témoignent également d'un milieu plus humide et

fermé avant 3.2 Ma. Contrairement aux analyses fauniques, les échantillons polliniques ne montrent pas clairement l'aridification de l'environnement, alors que d'autres analyses sur les pollens témoignent d'un environnement plus sec et frais après 2.5 Ma (deMenocal 2004). Les pollens indiquent également que les herbes C₄ étaient présentes il y a 5 Ma et qu'elles ont connu une baisse vers 4 Ma, pour ensuite subir une petite augmentation en termes de proportions (Levin et al. 2015). Les plantes C₃ étaient aussi présentes pendant toute la période du Pliocène et au début du Pléistocène (Levin et al. 2015). Il semble donc que le climat soit devenu plus aride à travers le temps, mais la période à laquelle s'est effectué ce changement diffère selon les échantillons recueillis. Néanmoins, les plantes C₃ auraient été présentes malgré cette aridification, indiquant un environnement en mosaïque selon les analyses polliniques.

Vallée de l'Awash

À Dikika, avant 3.4 Ma, les pollens signalent une végétation herbeuse dans des conditions humides (Bonnefille 2010). À Hadar, les analyses polliniques indiquent un climat frais et humide entre 3.4 Ma, et 3.2 Ma, et un couvert boisé plus important à ~3.4 Ma et à ~3 Ma (Bonnefille et al. 2004). Entre 2.7 et 2.5 Ma, il semble que l'environnement soit plus ouvert, incluant plus d'herbes (Bonnefille 2010).

Bassin Omo-Turkana

Selon Bonnefille (1995), les données polliniques semblent indiquer une forêt claire avant 4 Ma, et une coexistence de forêts fermées et de forêts claires après 4 Ma, selon un spectre de pollen retrouvé dans le lit Usno de la formation Shungura. Les résultats signalent également une prairie boisée dans la basse vallée de l'Omo et au bassin Turkana vers 3.4 Ma. Entre 2.5 et 2.3

Ma, les échantillons démontrent une forte baisse de couvert boisé dans les formations Shungura et Koobi Fora.

2.2.3. Isotopes des carbonates des paléosols

Afrique de l'Est

Les carbonates des paléosols mettent en relief la présence des plantes C₄ en Afrique de l'Est dès le Miocène tardif, mais témoignent de leur prééminence seulement au début du Pléistocène (Cerling, Wang, et Quade 1993; Zazzo et al. 2000; Bobe 2006; Bobe et Leakey 2009; Bobe 2011; Maslin et Trauth 2009; Cerling et al. 2011; Maslin et al. 2014). En effet, il y aurait eu une mosaïque de plantes C₃ et C₄, en permanence sans évidence de domination de plantes C₄ jusqu'au début du Pléistocène (Cerling 1992; Kingston, Hill, et Marino 1994). Quelques auteurs précisent que l'expansion des plantes C₄ s'est accentuée après 4.3 – 3.5 Ma en Afrique de l'Est (Levin et al. 2004, 2011; Wynn 2004; Robinson et al. 2016). En revanche, selon Cerling et collègues (2011), l'environnement est considéré comme étant ouvert lors de la transition du Miocène au Pliocène, et devient fermé après 3.6 Ma jusqu'à la transition du Plio-Pléistocène, où il semble y avoir un retour d'environnements ouverts. Lors du Pléistocène, les plantes C₄ seraient devenues plus abondantes et les prairies arides auraient remplacé les habitats fermés (Behrensmeyer, Bobe, et Alemseged 2007).

Vallée de l'Awash

Entre 5.7 et 4.4 Ma, l'environnement dans la vallée de l'Awash serait relativement ouvert, avec un couvert boisé clairsemé, et deviendrait plus boisé jusqu'à la transition du Plio-Pléistocène qui marque le retour vers un environnement ouvert, ressemblant à des prairies

(Cerling et al. 2011). Par contre, les échantillons des carbonates à Gona témoignent d'un habitat dominé par les plantes C₃ de 5.2 à 3.9 Ma (Levin et al. 2008), où il y aurait un changement graduel d'une forêt clairsemée au début du Pliocène à un environnement de plus en plus ouvert, mais toujours mixte à la fin du Pliocène (Levin et al. 2004; Dupont-Nivet et al. 2008), ne démontrant pas le même *pattern* ouvert-fermé-ouvert de Cerling et al. (2011). Le type d'environnement au Pliocène moyen varie donc selon les échantillons analysés, mais démontre toujours l'ouverture de l'environnement qui débute à la fin du Pliocène. Cette transition est notamment observée dans les formations Hadar et Busidima entre 2.9 et 2.7 Ma où la végétation devient plus C₄ (Levin et al. 2011; Robinson et al. 2016). Lors de cette période, la vallée de l'Awash supporterait plus de plantes C₄ que le bassin Omo-Turkana, ce qui signifie que le nord de l'Éthiopie se serait aridifié plus rapidement que la région du sud (Levin et al. 2011).

Bassin Omo-Turkana

À la fin du Miocène, les échantillons des paléosols signalent un environnement ouvert qui serait devenu plus boisé au Pliocène moyen, phénomène paraissant se produire plus tôt dans le bassin Omo-Turkana que dans la vallée de l'Awash (Cerling et al. 2011). Après 4.3 Ma, la biomasse C₄ semble augmenter dans le bassin Turkana, créant des environnements en mosaïque (Wynn 2004). Entre 4 et 3 Ma, l'environnement serait ouvert, alors que les rivières auraient été bordées par des forêts humides (Cerling et al. 2013a). Selon Passey et al. (2010), l'environnement serait plus boisé dans le bassin Omo-Turkana lors de la transition de Plio-Pléistocène qu'aujourd'hui, mais dans des conditions plus chaudes. Ensuite, jusqu'à environ 1 Ma, le degré de couvert boisé diminue et la proportion de plantes C₄ augmente (deMenocal 2004; Cerling et al. 2013a; Reed et Russak 2009), mais aucun échantillon provenant des

paléosols n'indique un habitat herbeux totalement ouvert (Cerling et al. 2015). Jusqu'à 1.8 Ma, les plantes C₃ étaient assez abondantes dans l'environnement, mais cette interprétation peut être biaisée par un habitat forestier qui se limite aux rives de la rivière Omo d'où viennent les échantillons (Levin et al. 2011). Après 1.8 Ma, l'environnement aurait connu une augmentation prononcée de plantes C₄ (Zazzo et al. 2000; deMenocal 2004; Bobe 2006; Reed et Russak 2009; Levin et al. 2011; Potts 2007), phénomène qui se serait produit plus tardivement que dans la vallée de l'Awash (Rowan et al. 2016). Les prairies arides auraient dominé l'environnement seulement après 1.2 Ma (deMenocal 2004).

Il semble également que la basse vallée de l'Omo ait été plus boisée, en général, que le bassin Turkana. En effet, les plantes C₃ sont plus abondantes dans la formation Shungura, située le long de la rivière Omo, que dans les formations Nachukui et Koobi Fora (Levin et al. 2011).

Habitats des hominines

Les analyses isotopiques des paléosols indiquent que l'habitat d'*Ar. ramidus* était constitué soit de prairie herbeuse ou de prairie boisée au site d'Aramis, et un habitat un peu plus boisé à Gona (Cerling et al. 2011). D'autres analyses ont, similairement, interprété l'environnement de ce taxon comme étant boisé et humide, avec 30 à 70% de la biomasse de plantes C₄, représentant donc une forêt herbeuse avec des bouts de forêts plus denses (WoldeGabriel et al. 2009). D'autres analyses des paléosols ont révélé un habitat mixte (Levin et al. 2008). L'habitat des australopithèques a parfois été reconstruit comme étant plus boisé que les ardiopithèques (Cerling et al. 2011), et parfois comme un habitat ouvert, comme ce serait le cas pour *A. anamensis* au bassin Turkana où l'environnement a été reconstruit comme étant semi-aride (Wynn 2000).

2.2.4. Isotopes de carbone de l'émail dentaire

Afrique de l'Est

Les plantes C₄ sont présentes dans l'alimentation des mammifères à partir de la fin du Miocène, et semblent devenir plus importante dans les derniers 3 Ma, avec une dominance plus marquée après 2 Ma (Bedaso 2011). En effet, selon les analyses des régimes alimentaires des suidés, les plantes C₄ représentaient une partie importante de la biomasse à partir de 7 Ma (Behrensmeyer, Bobe, et Alemseged 2007). Les analyses effectuées sur les éléphants et les primates, dont le genre *Theropithecus*, ont démontré que les plantes C₄ dominaient leur régime alimentaire tout au long du Pliocène jusqu'au Pléistocène, vers 1 Ma (Cerling, Harris, et Leakey 1999; Cerling et al. 2013b; Levin et al. 2015). Ceci indique que ces taxa occupaient une niche écologique qui était relativement ouverte et aride, et que les plantes C₄ étaient toujours disponibles de 4 à 1 Ma (Cerling et al. 2013b). Les suidés montrent également une domination de plantes C₄ dans leur alimentation, surtout après 2.4 Ma (Souron 2012). En fait, la plupart des herbivores auraient eu un régime alimentaire plutôt mixte avant 2.4 Ma, qui serait devenu plus C₄ après cette période (Cerling et al. 2015).

Vallée de l'Awash

Selon les analyses isotopiques de l'émail des dents des mammifères à Gona, il n'y avait pas de forêt fermée lors de la transition du Mio-Pliocène dans la vallée de l'Awash (Levin et al. 2008). Selon ces mêmes données, l'environnement serait mixte, entre une forêt clairsemée ou une prairie boisée avec des arbustes. Au début du Pliocène, les données isotopiques de l'émail des dents mettent en relief une proportion significative de plantes C₄ (Levin et al. 2008) qui couvre jusqu'à 80% de la biomasse (Bedaso 2011, 2013), créant un environnement ouvert.

L'analyse alimentaire des herbivores indique qu'il y avait une grande variété de stratégies alimentaires durant le Pliocène, allant de pur C₃ à C₄, dans un contexte environnemental reconstruit comme étant en mosaïque (Bedaso 2011, 2013). Entre 4.4 et 3.2 Ma, les plantes C₃ semblent être dominantes dans l'alimentation des différents taxa, indiquant un habitat plus boisé et humide qu'au début du Pliocène (White et al. 2009a; Bedaso 2011, 2013). Au début du Pléistocène, l'alimentation des girafes dans la formation Hadar démontre l'ouverture de l'environnement, car leur alimentation est restée C₃ à travers le temps jusqu'à la fin du Pliocène où ils se mirent à consommer davantage de plantes C₄ (Rowan et al. 2016). En comparaison avec les périodes précédentes, la vallée de l'Awash est donc considérée comme aride et ouverte au Pléistocène moyen, l'environnement étant reconstruit comme étant dominé par les plantes C₄ (Bedaso et al. 2010, 2011).

Bassin Omo-Turkana

Dans le bassin Omo-Turkana, les herbivores semblent avoir intégré les plantes C₄ dans leur alimentation à partir de 7 Ma (Morgan, Kingston, et Marino 1994; Cerling et al. 2013a, 2015). Ainsi, il y a une grande variabilité de signaux alimentaires au début de Pliocène indiquant un environnement en mosaïque (Morgan, Kingston, et Marino 1994). Au milieu de Pliocène, les herbivores de formations Kanapoi, Nachukui et Koobi Fora dans le bassin Turkana présentent une alimentation mixte (Cerling et al. 2015), alors que les suidés de la formation Shungura, dans la basse vallée de l'Omo, mettent en relief un habitat plus humide et fermé entre 3.4 et 2 Ma que le bassin Turkana et, également, de la vallée de l'Awash (Souron 2012). L'aridification de l'environnement au bassin Omo-Turkana au Pléistocène est perceptible chez quelques taxa, comme chez les babouins qui, bien qu'ils aient déjà une alimentation majoritairement C₄ à 4

Ma, augmentent davantage l'apport de ressources C₄ dans leur alimentation jusqu'à 1 Ma (Cerling, Chritz, et al. 2013). Similairement, les valeurs de carbone des herbivores de la vallée de l'Omo montrent une augmentation marquée de plante C₄ vers 2.8 Ma pour les bovidés et les suidés (Souron 2012; Bibi et al. 2012), et les hippopotames démontrent une tendance de plus en plus C₄ depuis le Miocène, jusqu'à 2 Ma où les plantes C₄ dominent leur alimentation (Harris et al. 2008). Cette période correspond également à celle où le taxon *Sivatherium* a connu un changement d'un régime alimentaire C₃ à C₄, soit à 1.8 Ma dans le bassin Omo-Turkana (Rowan et al. 2016).

Régime alimentaire des hominines

En général, l'alimentation des hominines se diversifie dans le temps, incluant de plus en plus de plantes C₄ (Sponheimer et al. 2013; Uno et al. 2016). Au départ, l'alimentation des hominines paraît strictement basée sur des plantes C₃, jusqu'à environ 3.7 Ma où il y a une transition vers une alimentation mixte qui inclut plus de plantes C₄, démontrant ainsi un environnement plus herbeux ou un élargissement de la niche écologique occupée (Cerling, Manthi, et al. 2013; Sponheimer et al. 2013; Levin et al. 2015). Selon les isotopes de l'émail des dents d'*Ar. ramidus* et d'*A. anamensis*, leur régime alimentaire était dominé par des plantes C₃ (White et al. 2009b; Cerling et al. 2013a; Sponheimer et al. 2013; Uno et al. 2016), représentant donc un environnement plus fermé. Celui d'*Ar. ramidus* inclurait entre 10 et 25% de plantes C₄, ce qui est davantage que les chimpanzés, mais moins que les australopithèques (White et al. 2009b). À Gona, dans la vallée de l'Awash, la faune cohabitait avec *Ar. ramidus* avait une alimentation qui était dominée par des plantes C₄ (Levin et al. 2008). L'habitat d'*A. anamensis*, selon les régimes alimentaires de la faune environnante, serait plus fermé (Bedaso 2011, 2013).

L'alimentation de *Kenyanthropus platyops* entre ~3.6 et 3 Ma semble être très variable et englobe les deux types alimentaires, allant de pur C₃ à majoritairement C₄ (Cerling, Manthi, et al. 2013; Sponheimer et al. 2013; Uno et al. 2016). Les résultats des analyses isotopiques pour *A. afarensis* pointent également vers une alimentation mixte et variée (Sponheimer et al. 2013). Selon la faune environnante, il y avait une grande variété de stratégies alimentaires dans un environnement qui semble être mixte, allant de prairie boisée à prairie aride (Bedaso 2011, 2013). Vers 2.5 Ma, il y a une séparation au niveau alimentaire, où les paranthropes ont une alimentation spécialisée en plantes C₄, alors que le genre *Homo* conserve un régime mixte (Sponheimer et al. 2013). En effet, le régime alimentaire des paranthropes devient plus dépendant de plantes C₄, pouvant atteindre 80% dans l'alimentation de *P. boisei* (Sponheimer et al. 2013; Cerling, Manthi, et al. 2013), alors que cette tendance n'est pas suivie par le genre *Homo* qui reste variable et généralisée, indiquant une flexibilité alimentaire lors de l'aridification de l'environnement (Uno et al. 2016). Par contre, il semble tout de même y avoir une augmentation de plantes C₄ dans leur alimentation à partir de 1.5 Ma (Cerling et al. 2013a).

2.2.4. Isotopes d'oxygène de l'émail dentaire

Afrique de l'Est

Les indices d'aridité créés à partir des isotopes stables d'oxygène de l'émail dentaire des herbivores signalent un environnement aride vers 4.4 Ma et des conditions de plus en plus humides jusqu'à 1.82 Ma (Faith 2018a). Plus précisément, selon Blumenthal et collègues (2017), l'environnement serait aride à 4.4 Ma et tend vers des conditions mésiques vers 4.0 Ma. Au Pliocène moyen et tardif, entre 3.5 et 2.8 Ma, le climat semble variable avec des conditions xériques ou mésiques selon les localités, mais semble devenir, somme toute, plus humide. Entre

2.5 et 1.5 Ma, au début de Pléistocène, les indices d'aridité montrent à la fois des conditions arides, mixtes et humides en Afrique de l'Est (Blumenthal et al. 2017; Faith 2018a). Ensuite, les conditions climatiques semblent redevenir plus arides à 0.2 Ma (Faith 2018a).

Vallée de l'Awash

Entre 5.29 et 4.38 Ma, les conditions sont arides avec un WD de 1028 mm par année, surtout à Galili vers 4.38 Ma (WD= 1530 mm/année; Bedaso 2011). Similairement, à 4.4 Ma, les indices d'aridité indiquent des conditions arides à Aramis (White et al. 2009a; Blumenthal et al. 2017; Faith 2018a). Quoique le WD varie selon les taxa choisis (White et al. 2009a : 1500 mm/année; Blumenthal et al. 2017 : 702 mm/année; Faith 2018a : 190 mm/année), l'interprétation de conditions plus xériques à Aramis en comparaison à d'autres localités reste la même d'après les différentes publications. En effet, le WD estimé semble moins élevé lorsque *Tragelaphini* est impliqué dans le calcul d'indices d'aridité. Faith (2018a) n'utilise que la paire hippopotame-*Tragelaphini*, qui cause la plus petite valeur de WD. Blumenthal et collègues (2017) utilise également ce taxon dans les calculs, qui résultent en des valeurs similaires à celle de Faith (2018a), mais la moyenne de WD est augmentée par le WD calculé à partir d'autres paires. Finalement, White et collègues (2009) utilisent uniquement la paire hippopotame-girafe, qui crée ultimement des valeurs plus élevées. Entre 4.38 et 3.92 Ma, les indices d'aridité montre des conditions plus mésiques avec un WD de 890 mm/année, suivi et d'un climat qui redevient un peu plus aride entre 3.92 et 3.6 Ma (WD= 1042 mm/année; Bedaso 2011). Entre 3.42 et 3.24 Ma, les données signalent un environnement aride avec un WD de 1217 mm/année, mais qui est plus humide qu'Aramis (Bedaso 2011, 2013). Entre 3.24 Ma et 0.8 Ma, aucune information sur l'aridité à partir des isotopes d'oxygène pour la vallée de l'Awash ne semble avoir été publiée.

Entre 0.8 et 0.64 à Asbole, l'environnement est interprété comme xérique avec un WD de 1470 mm/année, ce qui est plus aride que les membres plus anciens à l'exception de Galili et d'Aramis vers 4.4 Ma (Bedaso et al. 2010, 2011).

Ainsi, à partir de 5.29 Ma, l'environnement semble assez xérique, mais s'aridifie davantage jusqu'à 4.38 Ma. S'ensuit une période relativement humide jusqu'à 3.92 Ma, et des conditions qui redeviennent de plus en plus arides jusqu'à 0.64 Ma (sans oublier qu'aucune donnée n'a été publiée pour les localités dans la vallée de l'Awash entre 3.24 et 0.8 Ma).

Bassin Omo-Turkana

Dans le bassin Turkana, vers 4.16 Ma, les indices d'aridité signalent des conditions arides avec un WD moyen de 1315 mm/année (Blumenthal et al. 2017), alors que vers 4.0 Ma, l'environnement semble être devenu mésique avec un WD entre -255 et -368 mm/année (Faith 2018a). Entre 3.4 et 3.36 Ma, l'environnement s'aridifie légèrement avec un WD de 28 mm/année, mais présente tout de même des conditions humides (Blumenthal et al. 2017). Entre 3.07 et 2.53 Ma, le climat devient très aride avec un WD de 1693 mm/année (Blumenthal et al. 2017). Entre 2.5 et 1.5 Ma, il y a présence de conditions arides, mixtes, et humides avec un WD variant de -307 à 1311 mm/année dépendant des localités (Braun et al. 2010; Blumenthal et al. 2017; Faith 2018a). Par la suite, aucune donnée n'est répertoriée jusqu'à 0.2 Ma dans la basse vallée de l'Omo dans le bassin Turkana, où les conditions semblent mixte/aride avec un WD entre 268 et 328 mm/année et devient davantage aride vers 0.01 Ma avec un WD de 876 mm/année (Blumenthal et al. 2017; Faith 2018a). À l'inverse, Robinson et collègues (2016) remarquent des conditions légèrement plus arides vers 0.2 Ma (WD entre 753 et 821 mm/année) qu'à ~0.01 Ma (WD = 624 mm/année). Ces divergences peuvent être expliquées par le choix de

taxa utilisés pour calculer les indices d'aridité, ainsi que la façon de présenter les données (WD minimum-maximum versus WD moyen \pm écart-type).

Le signal isotopique d'oxygène ne semble pas donner une tendance d'aridité clair à travers le temps, car les différentes localités peuvent être regroupées dans une large période de temps, indiquant à la fois des milieux xériques et mésiques. En général, il est possible de remarquer que les WD dans le bassin Omo-Turkana sont plus bas que ceux dans la vallée de l'Awash, ce qui indique, en comparaison, des conditions plus arides dans cette dernière région, à l'exception de la période entre 3.07 et 2.53 Ma dans le bassin Turkana où le WD est plus élevé que toutes autres localités dans la vallée de l'Awash. Cependant, aucune localité étudiée pour les indices d'aridité dans la vallée de l'Awash ne correspond à cette période de temps, rendant donc impossible la comparaison d'aridité entre les deux grandes régions à cette période précise.

Habitat des hominines

Les indices d'aridité indiquent qu'à Aramis, *Ar. ramidus* vivaient dans un milieu aride (Bedaso 2011; Blumenthal et al. 2017; Faith 2018a). En comparaison, *A. anamensis* aurait occupé un large éventail d'habitat. En effet, le WD estimé à Kanapoi indique des conditions étant plus arides en comparaison à Aramis, mais des conditions très humides à Allia Bay (Blumenthal et al. 2017). Entre 3.41 et 3.36 Ma, l'environnement de *K. platyops* dans le bassin Turkana semble mésique, suggérant la possibilité d'une plus grande présence de couvert boisé (Blumenthal et al. 2017). À l'inverse, pour la même période dans la vallée de l'Awash, l'environnement d'*A. afarensis* a été reconstruit comme étant aride, mais moins qu'Aramis (Bedaso 2011, 2013), suggérant un habitat mixte. Vers 2.53 Ma, les conditions d'humidité dans l'habitat de *P. aethiopicus* sont considérées comme mixtes (Blumenthal et al. 2017). Vers 2 Ma

à Koobi Fora, les hominines ayant fabriqué des outils Oldowayen auraient vécu dans des conditions arides. Entre 1.87 et 1.76 Ma, l'habitat de *P. boisei* ainsi que du genre *Homo* est reconstruit comme étant aride ou humide selon les localités (Blumenthal et al. 2017), suggérant une variété d'habitats. Entre 0.8 et 0.64 Ma, l'environnement des *Homo sapiens* du paléolithique moyen est considéré comme aride avec une végétation majoritairement C₄ (Bedaso et al. 2010, 2011). Finalement, vers 0.2 Ma dans la basse vallée de l'Omo, le WD signale des conditions à la fois arides et mésiques pour *H. sapiens* (Robinson et al. 2016; Blumenthal et al. 2017) pouvant indiquer une variété d'environnements.

2.2.5. Synthèse

Les différentes méthodes s'accordent sur le fait que les plantes C₄ étaient présentes en Afrique de l'Est à la fin du Miocène, vers 7-6 Ma. L'environnement lors de la transition du Miocène au Pliocène a été reconstruit comme étant relativement ouvert et offrant une mixité d'habitats. Les plantes C₄ auraient connu une expansion jusqu'au Pléistocène. Malgré cette expansion graduelle des prairies, toutes les méthodes insistent sur la présence d'environnement en mosaïque, où les plantes C₃ étaient toujours présentes et procuraient un degré de couvert boisé assez important lors du Pliocène moyen qui semble être marqué par une période plus boisée et humide.

En effet, les assemblages fauniques montrent un habitat boisé et humide avant 2.8 Ma, surtout dans la basse vallée de l'Omo. Les pollens relèvent une baisse de plantes C₄ vers 4 Ma et mettent en relief un habitat humide et fermé vers 3.4 Ma dans les deux régions jusqu'à environ 2.5 Ma. Les échantillons de paléosols indiquent un environnement boisé dans la vallée de l'Awash après

4.4 Ma, et d'un environnement de plus en plus boisé depuis le Miocène jusqu'à 3 Ma dans le bassin Omo-Turkana. Les valeurs de carbone évoquent également un habitat boisé entre 4.3 et 3.9 Ma dans la vallée de l'Awash, et de 3.4 à 2 Ma dans le bassin Omo-Turkana. Similairement, les valeurs d'oxygène indiquent une période plus humide entre 4.4 et 4 Ma dans la vallée de l'Awash, et entre 4 et 3.3 Ma dans le bassin Omo-Turkana. Il semble donc que l'environnement ait commencé à devenir plus fermé et humide un peu avant 4 Ma, et que les deux régions étaient boisées à 3.4 Ma jusqu'à 2.5 - 2 Ma, particulièrement dans le bassin Omo-Turkana. Effectivement, la vallée de l'Awash semble être généralement plus aride que le bassin Omo-Turkana, car les assemblages fauniques ont relevé une période d'aridification entre 3.4 et 2.6 Ma, les analyses polliniques une période plus sèche également vers 3.4 Ma, couplée d'une augmentation de graminées. Les données d'oxygène indiquent également une période aride entre 3.4 et 3.2 Ma, quoi que moins xérique qu'à 4.4 Ma. Ainsi, en dépit de cette aridification, la vallée de l'Awash semble être plus boisée à cette période qu'au début du Pliocène et du Pléistocène où les conditions xériques deviennent importantes. Malgré des périodes qui offrent des habitats relativement boisés, toutes les méthodes relèvent la présence de plantes C₄ et mettent l'accent sur une mixité de types d'habitats disponibles à travers le Pliocène.

À la suite du Pliocène moyen, il est possible de retrouver dans la littérature deux phases où se produit l'expansion des prairies. Effectivement, toutes les méthodes ont repéré une première phase d'aridification à la fin du Pliocène, se produisant surtout dans la vallée de l'Awash. Plus précisément, l'environnement semble devenir plus aride entre 3.4 et 2.6-2.5 Ma selon les assemblages fauniques et les données d'oxygène, entre 2.9 et 2.7 selon les échantillons des paléosols et vers 2.4-2.5 Ma selon les pollens et les échantillons de carbone. Malgré cette expansion de prairies, la faune présente et les analyses isotopiques de l'émail indiquent qu'il y

avait tout de même présence de forêts riveraines dans les deux régions et de couvert boisé, surtout dans la basse vallée de l'Omo. À partir des différentes méthodes, à l'exception des analyses polliniques, il est clair qu'une deuxième phase d'aridité plus prononcée survient au Pléistocène, entre 2 et 1.8 Ma. En effet, on retrouve davantage d'animaux de pâturage, qui sont retrouvés dans les environnements ouverts et souvent arides. De plus, les analyses isotopiques des paléosols et de l'émail indiquent une domination de plantes C₄ et de prairies arides, et une alimentation C₄ qui était auparavant mixte. Les échantillons provenant de l'émail mettent en relief que cette vague d'aridification s'est encore une fois produite plus tardivement dans le bassin Omo-Turkana, qui n'aurait connu des prairies arides qu'après 1.2 Ma.

L'habitat dans lequel vivait *Ar. ramidus* varie selon la méthode utilisée. Selon les assemblages fauniques, le site d'Aramis aurait été boisé et le site de Gona aurait été plus ouvert, alors que selon les échantillons de paléosols et les données d'oxygène, le site d'Aramis a été reconstruit comme une prairie boisée étant aride, alors que Gona aurait été plus boisé. Les échantillons provenant de l'émail indiquent un régime alimentaire C₃ dans un environnement mixte à Aramis, alors qu'à Gona, les ardiptèques auraient toujours une alimentation C₃, mais la faune aurait un régime C₄. Ceci impliquerait que Gona serait peut-être plus ouvert qu'Aramis, mais incluait une forêt riveraine, habitat qu'aurait peut-être préféré le taxon *Ar. ramidus*. Ces données concordent avec les interprétations des assemblages fauniques, des carbonates des paléosols ainsi que de l'alimentation des herbivores, où la vallée de l'Awash commençait, à cette période, à devenir plus boisée. Pour *A. anamensis* et *A. afarensis*, la majorité des auteurs reconnaissent leur environnement comme étant boisé, pouvant inclure d'autres types d'habitats. Cet environnement en mosaïque aurait surtout profité à *A. afarensis* qui a une alimentation plutôt mixte, versus *A. anamensis* qui a un régime C₃. Ceci correspond aux reconstructions

environnementales provenant de la faune, des pollens, des carbonates des paléosols, et de l'alimentation des herbivores, où le Pliocène moyen était plus fermé, surtout dans le bassin Omo-Turkana, mais qui incluait également des plantes C₄. Les paranthropes ont un régime alimentaire mixte ou majoritairement C₄ dans un environnement mixte devenant de plus en plus ouvert, surtout après 2.4 Ma. Ceci correspond à la première vague d'aridification en Afrique de l'Est, expliquant donc une alimentation plus C₄. Enfin, le régime alimentaire des individus du genre *Homo* est considérée comme mixte, mais leur habitat semble rester ouvert comparativement aux habitats des périodes précédentes. En fait, toutes les méthodes relèvent particulièrement une augmentation de plantes C₄ dans l'environnement vers 1.8-1.5 Ma, ce qui correspond à la deuxième vague d'aridification plus intense. Malgré cette expansion de prairie aride, les spécimens du genre *Homo* auraient donc continué à consommer des aliments issus de plantes C₃, conservant ainsi une alimentation mixte.

2.3. Problématique et hypothèses de recherche

2.3.1. Problématique

Compte tenu de l'importance des deux bassins dans la compréhension de notre histoire évolutive, le contexte environnemental des hominines a souvent été l'objet d'études spécifiques. Cependant, la plupart des études reposent principalement sur une formation lithostratigraphique ou un taxon spécifique, ou ne comparent pas les deux bassins à travers le temps. Cette étude propose donc de comparer la vallée de l'Awash et le bassin Omo-Turkana de 7.4 Ma à 0.01 Ma en étudiant le régime alimentaire des principaux herbivores, soit les bovidés, suidés, hippopotamidés, rhinocerotidés et girafidés.

L'utilisation des isotopes stables dans les reconstructions environnementales est une méthode déjà bien établie dans la littérature. Bien que plusieurs bases de données d'isotopes stables provenant de l'émail des herbivores existent (eg. : Cerling et al. 2015; Levin et al. 2015); Turkana Public Database), elles ne sont pas exhaustives, prenant en compte qu'une région limitée. Cette étude s'appuie sur une base de données exhaustive qui prend en compte toutes les localités paléanthropologiques d'Afrique de l'Est, incluant non seulement l'Éthiopie et le Kenya pour la vallée de l'Awash et le bassin Omo-Turkana, mais aussi le Djibouti, la Tanzanie et l'Ouganda.

D'autre part, les isotopes d'oxygène étant utilisés depuis peu dans la création d'indices d'aridité pour les localités associées aux fossiles (Levin 2006), cette étude vise à comparer les tendances environnementales dépeintes par les indices d'aridité (isotopes stables d'oxygène) avec celles décrites par le type de couvert végétal (isotopes stables de carbone) dans les deux principaux bassins de l'Afrique de l'Est.

Ce mémoire tente donc de répondre aux questions suivantes :

1. Les signaux alimentaires sont-ils différents dans la vallée de l'Awash et dans le bassin Omo-Turkana entre 7.4 et 0.01 Ma?
2. Est-ce que les tendances alimentaires des herbivores concordent avec le signal d'aridité?

2.3.2. Hypothèses et prédictions

Question 1 :

Hypothèse H0: Les deux bassins ont des signaux environnementaux similaires. Il est attendu que les deux bassins présentent de valeurs de carbone et des valeurs ϵ_{ES-EI}

similaires, et que les changements alimentaires et d'aridité, individuellement, s'accomplissent au même moment.

Hypothèse H1A : Les tendances alimentaires et/ou les indices d'aridité sont différents dans les deux bassins : les deux bassins n'ont pas les mêmes signaux environnementaux (C_3 ou C_4 , mésique ou xérique). Il est donc attendu que (1) les valeurs de carbone et/ou (2) les valeurs ϵ ES-EI entre les régions soient différentes.

Hypothèse H1B : Les tendances alimentaires et/ou les indices d'aridité sont différents dans les deux bassins : les changements environnementaux se déroulent lors de périodes différentes dans les deux bassins.

Question 2 :

Hypothèse H0: Les tendances alimentaires des herbivores suivent le signal d'aridité. Il est attendu que les pics d'aridité coïncident avec l'augmentation de plantes C_4 dans l'alimentation, et que les changements alimentaires et d'aridité s'accomplissent ensemble au même moment.

Hypothèse H1A : Les tendances alimentaires des herbivores ne suivent pas le signal d'aridité : l'apport de plantes C_4 dans l'alimentation ne coïncide pas avec les pics d'aridité. Il est donc attendu que les plantes C_4 puissent être présentes dans des conditions mésiques, et les plantes C_3 dans des conditions xériques.

Hypothèse H1B : Les tendances alimentaires des herbivores ne coïncident pas avec le signal d'aridité dans le temps : les changements se passent à des périodes différentes.

3. Matériels et méthodes

3.1. Matériels

Le matériel collecté provient de publications portant sur la paléalimentation des herbivores et des hominines. La base de données créée pour ce projet de recherche comprend 4291 entrées au total. Ces données sont des échantillons isotopiques de carbone et d'oxygène qui proviennent de l'émail de dents des mammifères de différents pays africains. 3380 spécimens proviennent de la vallée de l'Awash (nord de l'Éthiopie), de la basse vallée de l'Omo (sud de l'Éthiopie) ainsi que du bassin Turkana (frontière de l'Éthiopie et du Kenya; **Figure 6**). Ces trois régions ont été sélectionnées parce qu'un grand nombre de fossiles s'étalonnant sur plusieurs millions d'années y ont été retrouvés, résultant en une quantité suffisante de données publiées. Bien que l'altitude ait un effet sur la répartition des herbes C_3/C_4 ainsi que sur l'appauvrissement isotopique d'oxygène, les trois régions à l'étude se trouvent à une altitude similaire, soit en dessous de ~1000 mètres (**Figure 7**). Ainsi, les effets de l'altitude n'ont pas été pris en compte dans cette étude.

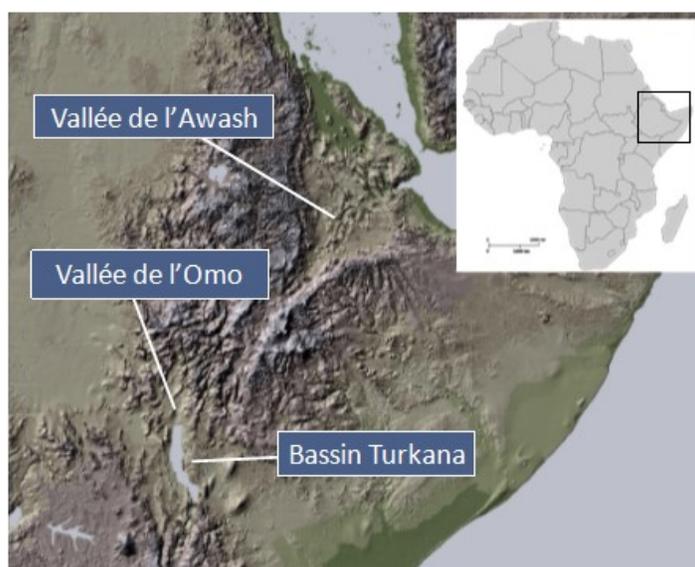


Figure 6. Régions principales incluses dans cette étude

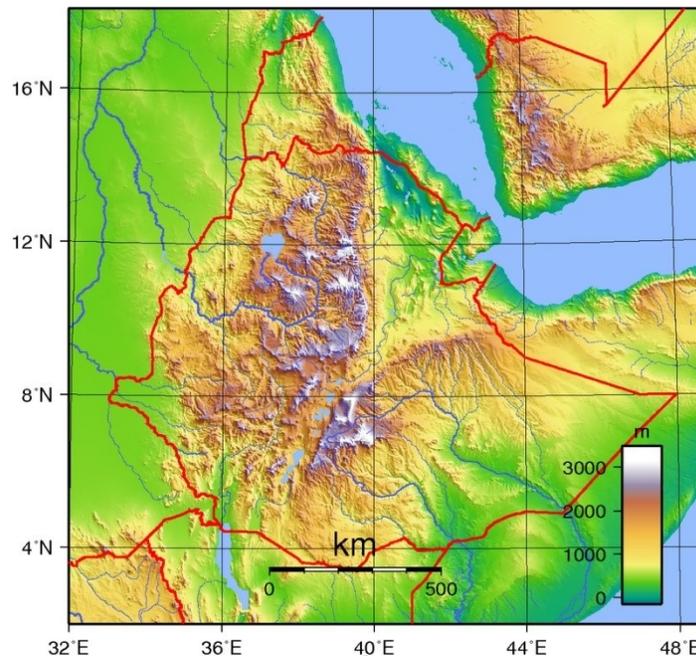


Figure 7. Carte topographique de l'Éthiopie. Repéré sur la page «Ethiopian Mapping Agency» du site Wikipedia

Le matériel utilisé dans ce projet de recherche provient de 63 membres ou niveaux lithostratigraphiques de la vallée de l'Awash et du bassin Omo-Turkana entre 7.4 Ma et 0.01 Ma (voir **Annexe 2**), comprenant au total 2263 données carbone provenant des bovidés, suidés, hippopotamidés et éléphantidés (**Tableau 1**) et 837 données d'oxygène provenant des tribus de bovidés *Tragelaphini* et *Hippotragini*, des girafes, hippopotames, éléphants et rhinocéros (**Tableau 2**). Pour les données de carbone, ces familles ont été sélectionnées, car ils sont considérés comme des herbivores ayant un régime alimentaire mixte, étant donc des meilleurs proxys pour connaître le type de végétation présent dans l'environnement. Seules les données des bovidés ont été calibrées par l'abondance faunique, puisque les tribus peuvent avoir des préférences alimentaires différentes, et que peu de données sur l'abondance faunique étaient disponibles par genre de suidés. Pour les données d'oxygène, ces taxa ont été sélectionnés, car

ils sont les meilleurs taxa ES et EI à utiliser pour créer les indices d'aridité (Blumenthal et al. 2017).

Tableau I. Échantillon des valeurs de carbone inclus dans cette étude

	Vallée de l'Awash	Vallée de l'Omo	Bassin Turkana	Total
Bovidés	513	241	439	1193
Éléphants	86	18	114	218
Hippopotames	104	14	182	300
Suidés	247	112	193	552
Total	950	385	928	2263

Tableau II. Échantillon des valeurs d'oxygène inclus dans cette étude

		Vallée de l'Awash	Vallée de l'Omo	Bassin Turkana	Total
Taxa ES	<i>Aepycerotini</i>	120	28	6	154
	<i>Hippotragini</i>	15	4	19	38
	Girafes	83	3	19	105
Taxa EI	Hippopotames	104	14	154	272
	Éléphants	86	18	84	188
	Rhinoceros	35	1	44	80
	Total	443	68	326	837

3.2 Méthodes

3.2.1. Collecte des données

Les données isotopiques ont été collectées à partir de 48 articles scientifiques datant de 1981 à 2017 (voir **Annexe 3** pour les sources des données). La revue de littérature s'est effectuée à partir du mois d'octobre 2016 au mois d'août 2017. Les données utilisées provenaient de mammifères de l'Afrique de l'Est datés entre 7.4 et 0.01 Ma. Avant d'être soumis au spectromètre de masse, les échantillons ont, dans la forte majorité des cas, été traités au peroxyde d'hydrogène (H₂O₂) ou à l'hypochlorite de sodium (NaClO) et à l'acide acétique afin d'enlever la matière organique présente dans l'émail. Quelques échantillons avaient une quantité insuffisante pour être traités, mais les valeurs de carbone ont été corrigées par Cerling et collègues (2015) avec la formule suivante :

$$\delta^{13}\text{C}_{\text{corrected}} = 1.13 \delta^{13}\text{C}_{\text{untreated}} + 0.64$$

où la différence moyenne entre les échantillons traités et non traités est de 0.4‰. Lorsque la méthode n'est pas précisée dans la publication originale, ils ont été considérés comme équivalents aux échantillons traités, car ces données sont souvent reprises par d'autres auteurs qui les utilisent sans faire de corrections. Dans le cas où un même échantillon avait des valeurs isotopiques différentes, une moyenne de ces valeurs a été calculée.

L'abondance faunique relative est un second type de données collecté (voir **Annexe 3** pour les sources), ayant pour but de calibrer les valeurs isotopiques. En effet, l'abondance relative des taxa échantillonnés pour les compositions chimiques ne reflète pas nécessairement l'abondance relative retrouvée à un site (Robinson et al. 2017). Puisque la plupart des recherches effectuées

sur la paléalimentation des herbivores ne calibrent pas les données isotopiques de carbone selon l'abondance relative faunique à une localité (sauf quelques exceptions, eg.: Bedaso 2011; Robinson et al. 2017), certains types de régimes alimentaires peuvent être surestimés. Puisque différents taxa peuvent avoir des régimes différents au sein d'une même famille de mammifère, les proportions fauniques des bovidés ont été séparées par tribus, celles des suidés par genre, et celles des proboscidés par famille. L'abondance relative des hominines a aussi été notée lorsque disponible. La revue de littérature pour recenser les proportions fauniques s'est déroulée du mois d'août 2017 au mois de janvier 2018. Les proportions fauniques devaient correspondre aux membres lithostratigraphiques pour lesquels des données isotopiques ont déjà été recueillies. Elles devaient également, le plus possible, prendre en compte tous les groupes de mammifères et représenter la faune en totalité. Les données proviennent de 20 articles, du *Turkana Public Database*, ainsi que de communications personnelles de paléanthropologues ou de géochimistes ayant travaillé sur la faune d'une localité à l'étude.

Les informations ayant été répertoriées dans la base de données sont les suivantes : localité, formation, membre, niveau, région, âge du membre, catégorie d'âge, présence hominine, proportion hominine, proportion de la faune, famille, tribus, genre, espèce, numéro de spécimen, donnée isotopique de carbone, donnée isotopique de carbone calibrée, traitement, notes, source(s) des proportions, source(s) de l'âge, source(s) des données isotopiques. Les données sont triées selon les formations et les membres lithostratigraphiques, puis par famille de mammifère et tribus de bovidés, si applicable. Les catégories d'âge ont été créées en rassemblant les membres ayant une datation similaire.

3.2.2. Traitement des données

3.2.2.1. Variables utilisées

Les valeurs brutes et calibrées sont les deux types de variables utilisées dans ce projet de recherche.

Valeur brute : ratio isotopique généré par le spectromètre de masse (Schoeninger 1995). Cette variable représente le signal isotopique du type de plante (C_3 , C_4) qui a été consommé par l'animal.

Valeur calibrée : ensemble de valeurs brutes ayant été rééchantillonné 1000 fois selon la proportion faunique d'un groupe. Dans ce cas-ci, un groupe représente un membre lithostratigraphique où les valeurs brutes de carbone ont été séparées par tribu pour les bovidés. De cette façon, les valeurs calibrées reflètent l'alimentation générale des bovidés en donnant un poids proportionnel à chaque tribu ayant des régimes alimentaires distincts.

3.2.2.2. Calcul des indices d'aridité

Les indices d'aridité ont été calculés à partir des données d'oxygène brutes (voir **Annexe 1** pour les feuilles de calculs). Seules les données des taxa ES (girafes, *Tragelaphini* et *Hippotragini*) et EI (hippopotames, éléphants et rhinocéros) des deux bassins à l'étude ont été sélectionnées. Le calcul repose sur cinq paires ES-EI ayant une relation statistiquement significative entre le WD et l'enrichissement (ϵ_{ES-EI} ; Blumenthal et al. 2017) : girafe-hippopotame, *Tragelaphini*-hippopotame, *Hippotragini*-hippopotame, *Tragelaphini*-éléphant et *Tragelaphini*-rhinocéros. Il est suggéré d'utiliser un minimum de quatre spécimens pour chaque

groupe ES ou EI pour atteindre une relation WD-εES-EI significative (Blumenthal et al. 2017). Cependant, considérant la rareté des spécimens dans un contexte paléanthropologique, tous les membres comportant au moins un spécimen ES et EI ont été utilisés, afin de donner une tendance générale des conditions d'aridité à travers le temps.

Les indices d'aridité ont été calculés à partir de chaque paire possible entre un spécimen ES et EI pour chacun des membres. L'enrichissement entre les spécimens ES et EI se calcul de la manière suivante :

$$\varepsilon^*_{A-B} = (\alpha_{A-B} - 1) * 1000$$

où le facteur de fractionnement, soit α_{A-B} (α_{ES-EI}), correspond à :

$$\alpha_{A-B} = \frac{R_A}{R_B} = \frac{1000 + \delta_A}{1000 + \delta_B}$$

et où δ_A correspond à la valeur $\delta^{13}C$ d'un taxon ES et δ_B à celle du taxon EI.

Les indices d'aridité n'ont pas été convertis en WD, car les régressions pour chacune des paires ES-EI sont différentes, impliquant de séparer les données, ce qui donne des tendances incomplètes à travers le temps. En gardant les valeurs uniques d'enrichissement, il est possible de garder les cinq paires pour maximiser l'effectif, et ainsi obtenir un portrait plus complet des conditions d'aridité en un seul graphique. Par contre, avec cette méthode, nous n'avons pas les valeurs brutes d'aridité permettant de déterminer si l'environnement était en effet mésique ou xérique, mais il est tout de même possible de voir les tendances et d'interpréter les résultats comme devenant plus ou moins aride dans le temps en comparant avec les périodes précédentes et subséquentes.

3.2.2.3. Calcul du $\delta^{13}\text{C}$ moyen de l'écosystème

Le $\delta^{13}\text{C}$ moyen de l'écosystème ($\delta^{13}\text{C}_{\text{ecosystem}}$) est une donnée utilisée par Bedaso (2010, 2011, 2013) afin de rendre compte des changements de proportions des plantes C_3 et C_4 d'un habitat. Le calcul du $\delta^{13}\text{C}_{\text{ecosystem}}$ utilise les données de carbone brutes qui sont calibrées par l'abondance faunique ainsi que par la quantité de végétation consommée de chaque taxon, suivant la formule suivante :

$$\delta^{13}\text{C}_{\text{Ecosystem}} = \frac{\sum (X_{\text{taxa}} Q) \delta^{13}\text{C}_{\text{enamel, taxa}}}{\sum (X_{\text{taxa}} Q)} + \Delta_{\text{enamel-diet}}$$

où X_{taxa} est la proportion faunique exprimée en fraction (divisé par 100), Q est l'apport de nourriture en kg/jour, $\delta^{13}\text{C}_{\text{enamel, taxa}}$ est la valeur isotopique moyenne de carbone de chaque taxa (en ‰), et $\Delta_{\text{enamel-diet}}$ est égal à -14, qui est la différence du fractionnement isotopique entre les plantes (alimentation) et le $\delta^{13}\text{C}_{\text{émail}}$. Le résultat indique donc la valeur isotopique moyenne de carbone de l'habitat dans lequel vivaient les herbivores.

Les taxa utilisés pour le calcul du $\delta^{13}\text{C}_{\text{ecosystem}}$ incluent les hippopotames, éléphants, suidés et bovidés, ces derniers étant séparés par tribus. Le calcul a été effectué pour tous les membres dont les proportions fauniques pour ces familles et pour chaque tribu étaient disponibles (voir **Annexe 1** pour les feuilles de calculs).

3.2.3. Analyse des données

Les graphiques ont été réalisés avec le logiciel IBM SPSS Statistics (version 24.0) et modifiés avec Adobe Illustrator CC. Les graphiques ont été réalisés pour visualiser et comparer :

1. les tendances alimentaires des herbivores à partir des données de carbone provenant l'émail dentaire;
2. les indices d'aridité à partir des valeurs d'oxygène provenant de l'émail dentaire, avec une version séparant le signal des différents taxa ES;
3. les types d'écosystèmes présents dans le temps à partir des données de carbone provenant de l'émail dentaire calibrées par l'abondance faunique, puis modifié pour donner la valeur de carbone de la végétation (voir 3.2.2.3.).

Les points dans les graphiques correspondent aux moyennes des valeurs de carbone $\delta^{13}\text{C}$ ou d'oxygène $\delta^{18}\text{O}$. Les barres correspondent à ± 1 erreur standard. L'analyse de ces tendances reste d'ordre descriptif considérant que les deux bassins ont des catégories d'âge inégales.

Des catégories d'âge propres aux trois régions ont été créées à partir des datations des membres lithostratigraphiques, et les membres ayant des dates comparables ont été regroupés. Les membres dont la fourchette d'âge couvre une trop grande période pour être placé dans une catégorie ont été exclus de l'étude, comme l'ont été les membres LAM (5.29-4.38 Ma), GWM10/11 et GWM45/46 (5.2-3.9 Ma) dans la vallée de l'Awash et Tulu Bor dans le bassin Turkana (3.4-2.5 Ma).

4. Résultats

Les résultats de ce projet de recherche sont présentés sous forme d'article scientifique en anglais, dans le but de le soumettre à la revue *Palaeogeography*, *Palaeoclimatology*, *Palaeoecology*. Mon implication réside dans l'analyse des données, la conception des graphiques et la rédaction principale de l'article.

4.1. Article en préparation

Environmental comparisons of the Omo-Turkana Basin and Awash Valley as assessed from enamel stable carbon and oxygen isotopes

Abstract

Documenting the environmental context in which hominins lived is a crucial step to a comprehensive understanding of our evolutionary history. The Omo-Turkana Basin and the Awash Valley of East Africa are two regions that have been particularly important for documenting environmental shifts. However, they also have different hominin presences, with the *Paranthropus* genus never been found in the Awash Valley. In this context, it is interesting to compare these two basins to determine whether they were different and if environmental fluctuations occurred at different periods. With this goal in mind, we compare here mammalian enamel stable carbon and oxygen isotopes from the lower Omo Valley, Turkana Basins and Awash Valley between 7.4 Ma and 10 Ka. This method allows us to compare aridity as well as changes in the proportion of woody plants and tropical

grasses. Our sample consists of a compilation of more than 2000 published mammalian stable isotopic values for East Africa. We present carbon isotopic data for taxa with mixed diets: hippos, elephants, suids and bovids. Since bovid taxa have very variable diets, we calibrated their carbon values relative the different taxon's proportions. Our results indicate that the lower Omo Valley is generally more mesic than the other two basins and that the mammalian diet tends to be more C₃ before 3 Ma, while it is comparable to that of the other basins from 3 to 2.5 Ma. The combination of a mesic aridity index with a relatively high C₄ diet suggests the presence of mesic C₄ grasses after 3 Ma in the lower Omo Valley. Our results also show that, both in the Turkana Basin and the Awash Valley, the diet of mammals becomes more C₃ around 4 Ma when there appears to be an increase in aridity, while the opposite trends are seen between 4 and 3 Ma, suggesting that the proportions in C₃/C₄ diets do not necessarily reflect the precipitation trends. Overall, the Turkana Basin and Awash Valley have similar environments, suggesting that differences in the occurrence of hominin taxa are not due to major environmental differences.

Keyword

Awash Valley, Carbon, Enamel, Environment, Herbivores, Isotopes, Omo-Turkana Basin, Oxygen

1. Introduction

The Omo-Turkana Basin and the Awash Valley are two regions of East Africa that have been particularly important for understanding the habitat and environmental changes in which hominins lived and evolved in East Africa, and which type of plants and their proportion were likely present in their environment at different time periods. The type of plants can be distinguished by stable carbon isotopes and the climatic conditions, in terms of relative aridity, can be reconstructed through stable oxygen isotopes. This study proposes to better document the environmental context of hominin evolution by analyzing enamel stable carbon and oxygen isotopic values of the fossil herbivores of the lower Omo Valley, the Turkana Basins and the Awash Valley (Figure 1) from 7.4 Ma to 10 Ka.

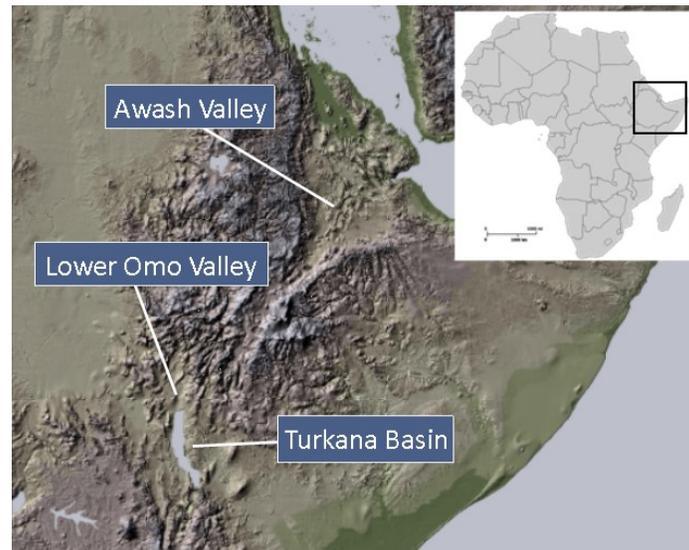


Figure 1. Map of the Awash Valley, lower Omo Valley and Turkana Basin in East Africa.

Carbon stable isotopic values differentiate the two principal photosynthetic pathways: the C₃ pathway includes most trees, shrubs and bushes, as well as few grasses that are mostly found in meridional latitudes, temperate climates, humid and closed settings, while the C₄ pathway includes tropical grasses and sedges, thus creating open spaces that are often found in hot and arid conditions (Ambrose and DeNiro 1986; Ehleringer and Monson 1993; Koch 1998; Schoeninger 1995; Wynn 2000; Ehleringer and Cerling 2002; Hatté and Schwartz 2003; Klein 2013). The distinction between C₃ and C₄ plants lies in the discrimination of ¹³CO₂ during their photosynthesis process (O’Leary 1981; Ambrose and DeNiro 1986; Koch 1998; Peters and Vogel 2005; Lee-Thorp and Sponheimer 2006; Codron et al. 2013; Klein 2013; Sponheimer et al. 2013). Because the isotopic composition in tooth enamel is positively correlated with that of the plants consumed by animals (Schoeninger 1995; Cerling and Harris 1999; Peters and Vogel 2005; Lee-Thorp and Sponheimer 2006; Kingston 2007), enamel stable carbon isotopes have been used extensively to estimate the proportion of woody plants and tropical grasses in the diet (e.g.: Ericson, Sullivan, and Boaz 1981; Cerling 1992; Levin 2008; Bedaso 2011). Herbivores that have a generalist diet (also called mixed-feeders), eating the C₃ (closed environment) and C₄ (open environments) plants depending on ambient availability, can be used to assess relative presence of these different types of plants in the past (Ambrose and DeNiro 1986; Koch 1998; Kingston 2007; Sponheimer et al. 2013). Enamel stable carbon isotopes can also be used to calculate the average carbon value in an ecosystem by calibrating data with faunal abundance and the daily food intake of each large herbivore (Bedaso et al. 2010, 2013).

Enamel stable oxygen isotopes is metabolized differently in herbivores taxa depending on the source of their water intake. Evaporation-sensitive (ES) taxa track aridity because their water intake comes from leaves, in which the oxygen value changes according to evaporation (Gonfiantini, Gratziu, and Tongiorgi 1965; Dongmann et al. 1974; Epstein, Thompson, and Yapp 1977; Ayliffe and Chivas 1990; Luz, Cormie, and Schwarcz 1990; Gat 1996). Evaporation-insensitive (EI) taxa track meteoric rainfall as their water intake comes from surface water (Longinelli 1984; Luz, Kolodny, and Horowitz 1984; Luz, Cormie, and Schwarcz 1990; Kohn, Schoeninger, and Valley 1996; Koch 1998). Blumenthal et al. (2018) argue that the sensitivity to evaporation does not simply rely on the source of water intake, such as leaves, but also on the adaptations of herbivores to arid conditions, leading to an increased consumption of water contained in food and a decrease in drinking water. The enrichment of enamel stable oxygen isotopic values between ES and EI taxa indicates the enrichment between evaporated water and source water, which increases with aridity (Kohn, Schoeninger, et Valley 1996; Koch 1998). Thus, the value of the ES-EI enrichment creates an aridity index as developed by Levin et al. (2006), that can be translated in water deficit (WD), distinguishing mesic ($WD < 0$) and xeric ($WD > 0$) environments. Though aridity affects the abundance and distribution of vegetation (Blumenthal et al. 2017), C_4 plants are not exclusive to arid environments and can be found in mesic settings, creating both an open and relatively humid environment (Sankaran et al. 2005), while C_3 plants can be found in relatively arid environments (Kohn 2010). Consequently, the C_3/C_4 signal and the aridity signal are not equivalent.

1.1 Previous work

Previous studies based on paleosols and enamel isotopes have shown that C₄ tropical grasses were already present in East Africa in the Late Miocene (~ 7 Ma; e.g.: Cerling 1992; Morgan, Kingston, and Marino 1994; Ségalen, Lee-Thorp, and Cerling 2007; Cerling et al. 2011). In the Miocene-Pliocene transition (~ 5.3 Ma), the environment was reconstructed as open in the Awash Valley and the Turkana Basin, with ‘relatively sparse woody cover’ based on the paleo-shade proxy from Cerling et al. (2011: 53). Similarly, in the early Pliocene, enamel isotopic data from herbivores show C₄ vegetation covering up to 80% the landscape at Galili (Bedaso 2011) and a C₄ grass-dominated diet in the *Ardipithecus*-bearing locality at Gona (Levin et al. 2008).

At Aramis, the 4.4 Ma locality where *Ardipithecus* was also found, an analysis of paleosols by WoldeGabriel et al. (2009) reconstructed the habitat as a woodland or grassy woodland, with 30 to 70% of C₄ biomass, while Cerling et al. (2011) analysis suggested more open settings such as a grassland or woody grassland. However, faunal abundance at Aramis suggests a habitat that was wooded and relatively closed, principally because of the preponderance of kudus and colobs (WoldeGabriel et al. 1994; White et al. 2006, 2009). Paleobotanical analyses in the same locality suggested a vegetation thriving in wooded habitat with groundwater, resulting in an interpretation of a rather humid habitat (WoldeGabriel et al. 2001), while the estimated water deficit based on oxygen isotopes suggests dry conditions (White et al. 2009a; Blumenthal et al. 2017; Faith 2018a).

Soil carbonates indicate that C₄ grasses expanded after ~4.3 Ma in East Africa even if C₃ plants remained dominant, thus creating a mosaic environment throughout the Pliocene (Cerling 1992; Kingston, Hill, and Marino 1994; Levin et al. 2004, 2011; Wynn 2004). Similarly, between 4.3 and 2.5 Ma in the Turkana Basin and 3.8 – 3.2 Ma in the Awash Valley, herbivores diets clearly show presence of both C₃ and C₄ vegetation with no significant shift over the Middle Pliocene (Bedaso et al. 2013; Cerling et al. 2015). The ecosystem carbon value in the Awash Valley between 3.8 and 3.4 Ma corresponds to a habitat ranging from grasslands to wooded grasslands, and from open grasslands to forests between 3.4 and 3.2 Ma (Bedaso et al. 2013). Interestingly, despite the carbonates isotopic signal of C₄ vegetation expansion after 4.3 Ma, aridity indices indicate more mesic conditions after 4.4 Ma until 1.82 Ma (Faith 2018a).

Likewise, at 4.0 Ma in the Turkana Basin, the period associated with *Australopithecus anamensis*, the aridity index indicates mesic conditions (Faith 2018a; Blumenthal et al. 2017), although this interpretation has been criticized as being ‘highly uncertain’ due to the different ES-EI pairs giving very different signals (Blumenthal et al. 2017: 7333). These humid conditions seem to be present in the Awash Valley as well between 3.5 and 2.8 Ma, but certain localities seem to also present xeric conditions during that period (Bedaso et al. 2013; Blumenthal et al. 2017). In addition, Cerling et al.'s (2011) paleo-shade proxy indicates a closed environment in both the Awash Valley and the Omo-Turkana Basin after 3.6 Ma until the Pleistocene transition. Partly in concordance, faunal abundance analysis suggests a wooded environment between 3.4 and 3.2 Ma in the Awash Valley, but humid

grasslands after 3.2 Ma as well as arid and open environment after 3.1 Ma (Bobe et al. 2007). Generally, these results signal more wooded and mesic conditions in the Middle Pliocene compared to the Miocene-Pliocene boundary.

It is well known that the Pliocene-Pleistocene transition is characterized by an opening of the environment. Indeed, tooth enamel stable carbon isotopes have signalled a mixed diet in herbivores before 2.4 Ma, but an increase of C₄ resources in diet after 2 Ma in the Turkana Basin (e.g.: Harris et al. 2008; Cerling et al. 2013a, b, 2015), suggesting an increased proportion of tropical grasses and a decrease of woody plants. Isotopic analyses of pedogenic carbonates show that open ecosystem became more prevalent in the Pleistocene (Ségalen, Lee-Thorp, and Cerling 2007; Cerling et al. 2011), with an increase of C₄ grasses after 1.7 Ma in the Turkana Basin (Cerling 1992) and at ~1.5 Ma in the Awash Valley (Levin et al. 2004). After 2 Ma, the Awash Valley and the Omo-Turkana Basin present a large proportion of grazers (Gibernau and Montuire 1996; Reed 1997; Reed and Russak 2009), agreeing with enamel and pedogenic isotopic data. However, aridity indices based on oxygen isotopes indicate both xeric and humid settings between 2.5 and 1.5 Ma depending on localities studied (Braun et al. 2010; Blumenthal et al. 2017; Faith 2018a), suggesting that the aridification of the environment may not be uniform among all localities in East Africa in the early Pleistocene. Between 0.8 and 0.6 Ma, the environment in the Awash Valley seems particularly xeric (Bedaso et al. 2013), which the ecosystem carbon values indicate a near absolute dominance of C₄ vegetation (Bedaso et al. 2010). Afterwards, published aridity indices give conflicting results, signaling either mixed/arid

conditions at 0.2 Ma and more arid conditions at 0.01 Ma (Blumenthal et al. 2017) or more xeric conditions at 0.2 Ma than at 0.01 Ma (Robinson et al. 2016).

Isotopic studies on paleosols and enamel as well as analysis of faunal abundance have shown that the Awash Valley and the Turkana Basin were largely similar through time, but that environmental change towards more wooded conditions in the Middle Pliocene (Cerling et al. 2011) and towards more arid and open conditions in the Late Pliocene were not synchronous (Bobe et al. 2007; Robinson et al. 2017). Indeed, according to isotopic analysis of pedogenic carbonates, there would have been a change of vegetation toward more closed settings in the Middle Pliocene in both regions, but the peak of wooded vegetation in the Awash Valley would have occurred later than in the Turkana Basin (Cerling et al. 2011). In the Late Pliocene, paleosols isotopes and faunal proportions show a more extreme shift toward open environments in the lower Awash Valley compared to the Turkana Basin, which maintained more mixed C₃/C₄ vegetation (Robinson et al. 2017). Similarly, between 3 and 2.5 Ma, Robinson et al. (2017) signal a higher proportion of browsers in the Turkana Basin than in the Awash Valley (9 vs 1%), suggesting more open settings in the latter. Furthermore, the lower Omo Valley would have been distinct from the Turkana basin between 4 and 2 Ma with more wooded and humid conditions, based on faunal abundance and pedogenic carbonates (Bobe et al. 2007; 2011; Levin et al. 2011). In addition, suid diets (Souron 2012) and community analysis (Robinson et al. 2017) indicate a more closed habitat in the lower Omo Valley around 3 Ma than in later periods.

In summary, at Aramis, different interpretations depending on the authors or the methods used impede a clear reconstruction of the habitat occupied by *Ardipithecus*. However, despite some conflicting results in the literature, the overall environmental trend in East Africa indicates a mixed but rather open habitat in the Miocene-Pliocene transition followed by more wooded and maybe humid conditions in the Middle Pliocene. In the Pleistocene, it is now well accepted that the broad environmental trend is toward more open and arid condition. Overall, the environmental trend in the Awash Valley and the Turkana Basin seems to be similar in the Late Pliocene (Robinson et al. 2017), except that the Awash Valley seems to have an earlier shift toward open conditions and the lower Omo Valley gives a more wooded signal than the Turkana Basin.

These studies have mostly focused on specific lithostratigraphic formations or taxa, and those that compare the Awash Valley with the Omo-Turkana Basin focused only on limited time spans from the Miocene-Pliocene transition while looking at enamel, aridity and ecosystems trends simultaneously. It is still unclear whether the two regions were similar at a larger scale and if the changes in vegetation resulted from changes in aridity. The purpose of this study is to investigate whether the dietary signals differed in the Awash Valley and the Omo-Turkana basin and whether herbivore dietary patterns follow general environmental signals. With this goal in mind, we compare aridity indices, ecosystem carbon values and dietary trends of mixed-feeders of all three regions to determine if they were different and if environmental fluctuations occurred at different periods. We elaborate

our interpretations on the lower Omo Valley, Aramis, and major events in hominin evolution.

2. Materials and methods

Isotopic data were collected from 48 scientific articles from 1981 to 2017. Faunal abundance data were collected from 20 publications, the Public Turkana Database, and personal communications from August 2017 to January 2018. Our database consists of 2263 stable carbon isotopic values of mixed-feeders from the Awash Valley, the lower Omo Valley and the Turkana Basin (Table 1), mostly gathered from publications. The time span is between 7.4 Ma to 10 Ka. Age categories were defined according to the age of each lithostratigraphic members included in this study, yet they can include several members with similar dates. Aramis, despite falling within other members' time span, was plotted separately due to its debated environment (e.g. White et al. 2009a; WoldeGabriel et al. 2009; Cerling et al. 2011). Similarly, the fairly wide 4.6-3.9 Ma period in the Awash Valley was separated in two overlapping categories, 4.6–4.2 and 4.4-3.9 Ma, in order to gain a better temporal resolution. For this research, we included enamel stable carbon isotopic data for elephants, hippopotamuses, suids and bovids. Bovid, as a family, can be considered mixed-feeders but the different tribes can have very different dietary preferences. In order for stable carbon isotopic values to reflect accurately the overall diet of bovids, we calibrated the isotopic values by resampling data from each member 1000 times according to the relative abundance of each tribe. We present both sets of data (calibrated and non-calibrated). Isotopic data collected were reported according to the

Vienna Pee Dee Belemnite (VPDB) isotopic standard and presented as δ -values per mil (‰), following:

$$\delta^{13}\text{C or } \delta^{18}\text{O} = \left(\frac{R_{\text{sample}}}{R_{\text{standard}}} - 1 \right) * 1000$$

Where R_{sample} and R_{standard} correspond to the $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios in carbon and to the $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ ratios in oxygen.

Following the recommendations of Blumenthal et al. (2017), we used oxygen isotopic data from giraffes, tragelaphins, and hippotragins as ES taxa, whereas we used hippopotamuses, elephants, and rhinoceros as EI taxa (Table 2). $\epsilon_{\text{ES-EI}}$ was calculated using only the five pairs demonstrated to have a significant relationship with WD ($\epsilon_{\text{Giraffidae-Hippopotamidae}}$, $\epsilon_{\text{Tragelaphini-Hippopotamidae}}$, $\epsilon_{\text{Hippotragini-Hippopotamidae}}$, $\epsilon_{\text{Tragelaphini-Elephantidae}}$ and $\epsilon_{\text{Tragelaphini-Rhinocerotidae}}$). The enrichment factor is:

$$\epsilon_{\text{A-B}}^* = (\alpha_{\text{A-B}} - 1) * 1000$$

where the fractionation factor, $\alpha_{\text{A-B}}$, corresponds to:

$$\alpha_{\text{A-B}} = \frac{R_{\text{A}}}{R_{\text{B}}} = \frac{1000 + \delta_{\text{A}}}{1000 + \delta_{\text{B}}}$$

and where δ_{A} is the ES taxon $\delta^{13}\text{C}$ value and δ_{B} that of an EI taxon. Here, the aridity index is the average value of all those ES-EI pairs for each member included in an age category.

It is suggested to use at least four, and in the best circumstances ten specimens each of ES and EI taxa (Levin et al. 2006; Blumenthal et al. 2017). Each age category usually contains at least ten ES-EI pairs, but considering the relative scarcity of fossils for which oxygen isotope chemical compositions has been determined, those with <10 pairs were also included and were labelled as such in the graph. Our aridity results should be interpreted cautiously since they do not give direct information on aridity conditions as does the estimated WD, but rather reflect the general environmental changes through time.

Following Bedaso's (2011) method, we calculated the ecosystem carbon isotope composition ($\delta^{13}\text{C}_{\text{ecosystem}}$), where gross carbon values are calibrated by faunal abundance and the estimated daily biomass consumption, following:

$$\delta^{13}\text{C}_{\text{Ecosystem}} = \frac{\sum (X_{\text{taxa}} Q) \delta^{13}\text{C}_{\text{enamel,taxa}}}{\sum (X_{\text{taxa}} Q)} + \Delta_{\text{enamel-diet}}$$

Where X_{taxa} is the faunal proportion in fraction, Q is the daily food intake in kg, $\delta^{13}\text{C}_{\text{enamel, taxa}}$ is the mean carbon value of each taxon in ‰, and $\Delta_{\text{enamel-diet}}$ is equal to - 14, which represents the difference in fractionation between plants (diet) and $\delta^{13}\text{C}_{\text{enamel}}$. Taxa used to calculate $\delta^{13}\text{C}_{\text{ecosystem}}$ include hippopotamids, elephantids, suids and bovids separated by tribe. The information on daily biomass consumption in kg/day per taxa are from Bedaso 2011, except for *Aepyrcerotini*. We estimated the daily food intake of *Aepyrcerotini* to ~1.4 kg/day, which is the mean food consumption of dry winter and moist summer range (Delany and Happold 1979).

Descriptive statistics and graphics were realized with IBM SPSS Statistics (version 24.0). We give a descriptive interpretation of the data (Figure 2) because the conditions for statistical trend analyses were not satisfied due to the different age categories for each basin and uneven sample sizes.

Table 1. Sample size of carbon values included in this study

	Awash Valley	Lower Omo Valley	Turkana Basin	Total
Bovids	513	241	439	1193
Elephants	86	18	114	218
Hippopotamuses	104	14	182	300
Suids	247	112	193	552
Total	950	385	928	2263

Table 2. Sample size of oxygen values included in this study

		Awash Valley	Lower Omo Valley	Turkana Basin	Total
Taxa ES	<i>Aepycerotini</i>	120	28	6	154
	<i>Hippotragini</i>	15	4	19	38
	Giraffes	83	3	19	105
Taxa EI	Hippopotamus	104	14	154	272
	Elephants	86	18	84	188
	Rhinoceros	35	1	44	80
Total		443	68	326	837

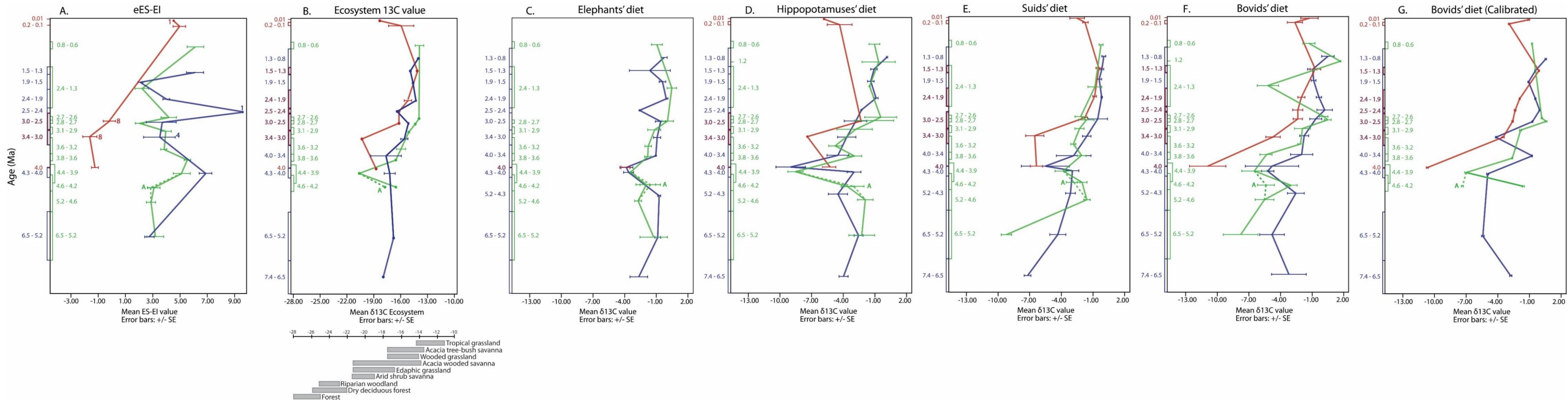


Figure 2. Isotopic enrichment (ϵ ES-EI), enamel carbon isotope values of herbivores and carbon values of the ecosystem in the Awash Valley (green), the Turkana Basin (blue) and the lower Omo Valley (red). Mean ϵ ES-EI and carbon value were plotted for each age category with error bars representing standard error. In the aridity index diagram (A), positive values indicate a more arid environment, whilst negative values indicate mesic settings. In the mixed-feeders' diet diagrams, values of more than 1.00 indicate C_4 plant-based diet, values under -8.00 indicate a C_3 plant-based diet, and values in between suggest a mixed diet. Values for Aramis are noted with an "A" and connected to the previous and following periods with dotted lines. Small numbers next to error bars indicate sample size when fewer than 10 ES-EI pairs could be used.

3. Results

3.1. Aridity indices

The aridity index (Fig. 1A) suggests a relatively mesic environment at 4.6 – 4.2 Ma in the Awash Valley. Because there are no data for that time period in the Turkana Basin, we cannot directly compare it to the Awash Valley. At 4.4 Ma, the environmental conditions at Aramis are similar to that of the other localities in the Awash Valley. Between 4 and 2.5 Ma, the lower Omo Valley is clearly more mesic than the other two basins, but there are too few time periods sampled to detect subtle patterns except for an aridification between 0.2-0.1 Ma. The other two regions, however, follow a broadly similar pattern with an increase in aridity around 4.0-3.6 Ma followed by a decrease until 2.8 Ma and another mesic peak in the early Pleistocene and another increase toward more xeric conditions after 1.5 Ma. Generally, the aridity patterns are similar across regions, except that the Turkana Basin tends to be more arid, while the lower Omo Valley appears much more humid than the other two regions, particularly before 2.5 Ma. Against expectations, the aridity index does not indicate a general, long-term trend toward more arid conditions in the Awash Valley and in the Turkana Basin.

Because the different ES-EI pairs have different relationships to aridity, we separated ES-EI pairs by ES taxa in Figure 2 to see how signals vary. In the Turkana Basin (Fig. 2C), the giraffes tend to have higher ϵ ES-EI values than other ES taxa, particularly at the 3-2.5 Ma period where hippotragins and particularly tragelaphins show lower ϵ ES-EI values than previous and subsequent period. However, in the Awash Valley (Fig. 2A), this difference between giraffes and other ES taxa is only observed for Aramis between 4.6-4.2 Ma, and less strongly during the 2.7-2.6 and 0.8-0.6 Ma intervals. Because there are more data for the tragelaphins in the Awash

Valley for all time periods, the general pattern of aridity in figure 2A best matches the trend of tragelaphins. There is not enough data available from the lower Omo Valley to assess differences between ES taxa, but for the 0.2-0.1 Ma period, all ES taxa provide similar ϵ ES-EI values.

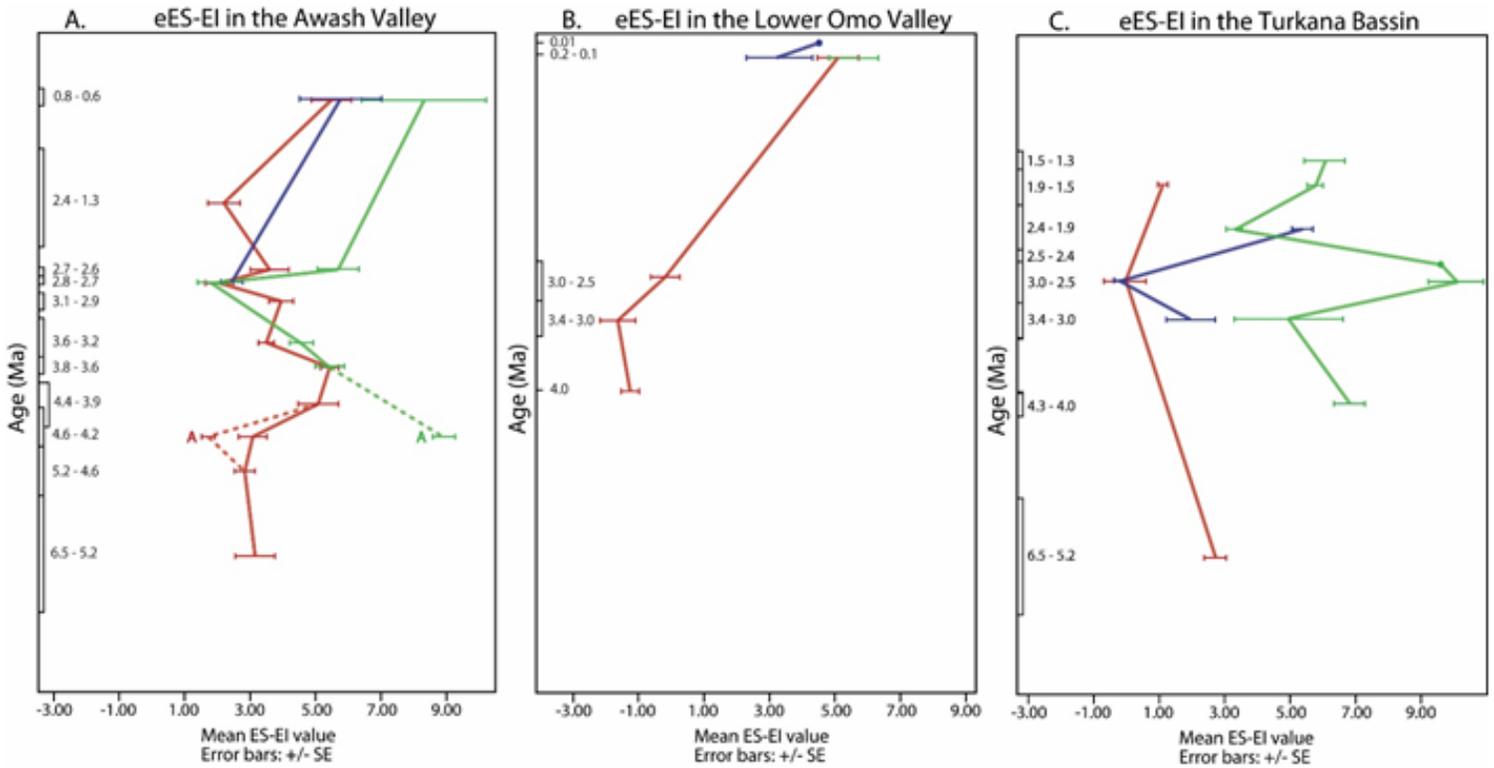


Figure 2. Oxygen isotopic enrichment (ϵ ES-EI) separated by ES taxa (red: *Tragelaphini*; green: giraffes; blue: *Hippotragini*) in the Awash Valley (A), the lower Omo Valley (B) and the Turkana Basin (C). Mean ES-EI and carbon value were plotted for each age category with error bars representing standard error.

3.2. Ecosystem $\delta^{13}\text{C}$ values

In figure 2B, our data show that the lower Omo Valley was a closed environment between 3.4 and 3.0 Ma, which coincides with mesic settings as illustrated by the aridity index. Aramis seems slightly more wooded, although not much more so, than penecontemporaneous localities in the Awash Valley. The data show increasingly more open conditions starting at 3.9 Ma in the Awash Valley and at 3 Ma in the lower Omo Valley. In the Turkana Basin, there is a similar, but milder trend starting after 3.4 Ma. There is a peak of more wooded settings between 2.5 and 2.4 Ma, whereas the aridity index shows an intense xeric peak for the same period. For the most recent periods, data are available only for the lower Omo Valley where we can observe an increase at 0.01 Ma of wooded environment relative to the preceding (0.2-0.1 Ma) period.

3.3. Diet

The mixed-feeders' diet generally shows the same pattern in all regions, except in the lower Omo Valley where they tend to have a more C_3 -rich diet than in the other two regions, especially at 3.4-3.0 Ma (Fig. 1C-G). Aramis is not different from other localities and its herbivores' diet resembles that seen in the Awash Valley and the Turkana Basin, except for the calibrated bovid data, where the diet is clearly more C_3 at Aramis than penecontemporaneous localities.

In the Turkana Basin, the ecosystem carbon values and the dietary signals are more C_3 at 7.4 Ma and become more C_4 at 6.5-5.2 Ma, except for bovids which show the opposite trend. Only the 6.5-5.2 Ma period is available in the aridity index diagram, demonstrating somewhat mesic conditions, which agree with bovid diets. In the Turkana Basin, the lower Omo Valley and the

Awash Valley, herbivore diet is very C₃ at ~4.2-4.0 Ma and all taxa show a general increase in C₄ diet afterward. There is, however, another peak of C₃ in calibrated values of bovids mostly in the Turkana Basin at 3.4-3.0 Ma. This trend is not observable in other herbivores' diet, while in the Awash Valley there is a modest C₃ peak between 3.6 and 3.2 Ma in the hippopotamus and suid diets and a gradual increase of C₄ plants afterward, while the diet of elephants is more stable through time and that of bovids fluctuates.

Elephant diet in the Turkana Basin clearly shows three peaks of C₃ plants intake at ~4, 2.5 and 1.5 Ma (Fig. 1C) that correspond to both peaks of xeric conditions (Fig. 1A) and modest peaks of relatively more wooded habitat during the same periods (Fig. 1B). The Turkana Basin bovids and hippopotamuses also indicate an increase in C₃ plants in their diet toward 1.5 Ma. The bovid diet shows a slight increase in C₄ plants at around 2.5-2.4 Ma that corresponds to the aridity peak at that period. The calibrated bovid values in the Turkana Basin (Fig. 1G) appear to best track the aridity indices, while the other taxa tend to present an opposite signal with the diet of suids, hippos and particularly elephants tending to be more C₄ in the more mesic periods.

In the Awash Valley, except for the peak in C₃ diet at around 4.0 Ma and a general increase in C₄ plants in the diet after that, there are no clear trans-taxa patterns. The aridity index shows mesic conditions at Aramis and penecontemporaneous localities, and carbon values of the ecosystem indicate that Aramis was slightly more wooded than other localities in the Awash Valley.

In the lower Omo Valley, herbivore diet is similar to those in the Turkana Basin and the Awash Valley at 4 Ma, except for bovids that clearly have a more C₃ diet than the two other regions.

This corresponds to particularly humid conditions in that region as shown by the aridity index. The ecosystem carbon value does not indicate a particularly wooded environment in the lower Omo Valley as compared to the Awash Valley, which appears more closed. At 3.4-3.0 Ma, the bovid diet is dramatically more C₄ than at 4.0 Ma, while the diet of the other taxa and the aridity index remains similar or becomes more C₃. Starting at 3.0-2.5 Ma, the values for the lower Omo Valley are increasingly more similar to the other regions with no differences at 1.5-1.3 Ma.

4. Discussion

4.1. Comparison of the Awash and Turkana

The Turkana and Awash basins seem to generally follow the same trend in diet through time, as shown by previous diachronic studies on environmental trends in East Africa based on relative faunal abundance and isotopic analysis of enamel and paleosol carbonates (Bobe et al. 2007; Robinson et al. 2017). Since the age categories are different for each basin, it is difficult to determine if the changes toward a more open and arid environment occurred synchronously, but our data does not suggest obvious differences in the timing of dietary shifts. This observation contrasts with Cerling and colleagues' (2011) paleo-shade proxy that suggested a peak of C₃ woody cover at 3.9-3.6 Ma in the Turkana Basin but at 3.4-3.2 Ma in the Awash Valley. In the Late Pliocene (2.8 – 2.7 Ma), hippopotamuses, bovids, and to a lesser degree elephants and suids diets demonstrate a greater C₄ intake in the Awash Valley than in the Turkana Basin. This agrees with Robinson and colleagues' (2017) previous results from paleosols isotopes and faunal proportions of a more marked shift toward open environments in the Awash Valley than in other regions.

In terms of aridity trends, our results show that the Turkana Basin and Awash Valley were similar, but that the Turkana Basin tends to be more xeric than the Awash Valley, particularly between 2.5 and 2.4 Ma, and less strongly so at 4.3-4 and at 1.5-1.3 Ma. The aridity index peaks indicating particularly xeric conditions at 4.3-4.0 Ma, 2.5-2.4 Ma and 1.5-1.3 Ma in the Turkana Basin are likely explained by the use of giraffes as ES taxa in these three age categories, thus giving a more arid signal than if other ES taxa had been included in the calculations.

The mixed-feeders' diet can be described as broadly similar and following similar trends in both basins. There is a peak in C₃ plants for all taxa at around between 4.4-3.9 Ma and the $\delta^{13}\text{C}$ of the ecosystem values in the Awash Valley suggest a more wooded environment. Unexpectedly, our $\epsilon\text{ES-EI}$ values suggest greater aridity during that period. Our aridity index is inconsistent with previous findings on aridity, that found mesic conditions toward 4.0 Ma in the Turkana Basin (Blumenthal et al. 2017; Faith 2018a), but these conditions were considered as 'highly uncertain' (Blumenthal et al. 2017:7333). Given that the C₃ signal is found across all taxa and in two different basins, it is very likely that it is a real phenomenon that affected East Africa as a whole. Since it is coupled with a possibly more xeric signal than at other periods, it suggests the development of an environment in which xeric C₃ bushes become prevalent over C₄ grasses.

Similarly, the increased mesic signal in the Turkana and Awash basins after ~3.5 Ma while the mixed-feeders' diet becomes more C₄ is intriguing. One interpretation of these data would be that the basins increased the quantity of mesic C₄ grasses. This observation is not supported by Cerling and colleagues' (2011) observation of an increase of woody cover during that period. However, this interpretation is concordant with the carbonates isotopic signal of C₄ vegetation

expansion after ~4.3 Ma (Cerling 1992; Kingston, Hill and Marino 1994; Levin et al. 2004, 2011; Wynn 2004), and with the aridity index that show more mesic conditions in the Middle Pliocene (Bedaso et al. 2013; Faith 2018a). Moreover, our interpretation of mesic C₄ grasses is supported by faunal abundance analysis that signal significant environmental changes from 3.4 to 3.0 Ma in the Awash Valley, where closed environments became humid grasslands in the Awash Valley, before becoming more open and arid (Bobe et al. 2007).

However, it is important to note that our aridity index is based on a small sample in some age categories and thus might not be a completely accurate measure of humidity; this could account for some of the conflicting signals with the dietary data. In addition, some peaks in aridity index in the Turkana Basin could be an effect of ES pairs where giraffid pairs seem to give a more xeric signal with higher ϵ ES-EI values than other ES taxa (Fig. 2), while inversely the tragelaphins pairs tend to have lower ϵ ES-EI values giving more mesic signals. It is also possible that the taxa used to calculate the aridity index have shifted their diet through time, changing their predominant water source intake, thus changing their evaporation sensitivity (Faith 2018a, b), which, if true, would preclude a clear observation of trends across large time periods. However, Blumenthal and colleagues (2018) argued that dietary changes over time do not necessarily result in water dependence, but instead physiological and behavioral changes occur in response to arid conditions, leading to a change in water dependence (p. 250). Therefore, they conclude that it is not necessarily the herbivores' diet driving the aridity estimates, but rather the environmental changes (Blumenthal et al. 2018). Thus, despite some differences in aridity signals between ES pairs and possible ecological changes in the taxa included, the overall interpretation of the aridity signal appears sound.

4.2. Aramis

As summarized above, the environment at Aramis has previously been described alternatively as a “humid cool woodland” (WoldeGabriel et al. 2009, p. 65e1), while aridity index suggested xeric conditions (Blumenthal et a. 2017; Faith 2018a) in an environment described as a “dry woodland” (White et al. 2009a, p.91). In our study, we found that Aramis does not appear to be different in terms of aridity from other localities in the Awash Valley at the same period. The ecosystem carbon value falls within the range of an acacia wooded savanna and an edaphic grassland and Aramis is similar to penecontemporaneous localities in the Awash Valley, the Turkana Basin, and the lower Omo Valley. These results suggest a little woody cover as previously assessed by Cerling et al. (2011) based on pedogenic carbonate isotopes. Similarly, the diet of the Aramis mixed-feeders does not signal a more closed habitat than other penecontemporaneous localities, except in bovid diets. The suid, elephant and hippopotamus diets are similar to those of other localities at a similar period, while bovid calibrated (and to a lesser degree the non-calibrated) values suggest a more closed environment at Aramis. The bovid result is most likely due to the high frequency of tragelaphins at Aramis. Given that none of the other mixed-feeder taxa support the more closed habitat interpretation, that the aridity index does not suggest more mesic settings and that the ecosystem is also not particularly different, the reconstruction based on the bovid frequency (based on a likely carnivore accumulated assemblage) and diets may not provide the most accurate picture of the environment at Aramis.

4.3. Lower Omo Valley

In accordance with previous studies based on faunal abundance, pedogenic carbonates, suid diets and community analysis (Bobe et al. 2007, 2011; Levin et al. 2011; Souron 2012; Robinson et al. 2017), our results show that the lower Omo Valley is more humid and seems to include more C₃ plants than the Turkana Basin and the Awash Valley, particularly before 3 Ma. The diet of the mixed-feeders is generally more C₃ in the lower Omo Valley, but the difference with the Awash and Turkana basins is not as marked as with the aridity index. This marked mesic signal could come from the sample available for analysis, with only tragelaphins and no giraffid pairs available for the 4 – 2.5 Ma period, which could accentuate the mesic signal in the lower Omo Valley. Another possibility is that the mesic signal is real but the increase of C₄ plants in the diet reflects the increased presence of mesic C₄ grasses in the lower Omo Valley, particularly from 3 Ma on. This hypothesis of an increase of mesic C₄ grasses is congruent to Cerling and colleagues' (2011) observation of a decrease in woody cover between 4.3 and 2.3 Ma. More aridity measurements for the 3 Ma to 0.2 Ma interval are needed in the lower Omo Valley to better understand its environmental conditions and transformations.

Our data show that bovids have a more C₃ diet at 0.2 than at 0.01 Ma (see also Blumenthal et al. 2017), while hippopotamuses and suids show the contrary trend. Ecosystem carbon values and the aridity index indicate a more open and arid environment at 0.2 Ma (see also Robinson et al. 2016), congruent with the hippopotamus and suid diets. Since both Blumenthal et al. (2017) and Robinson et al. (2016) use stable oxygen isotopes to calculate the aridity index for the 0.2-0.1 Ma timespan and have contrary interpretations, the difference in their results may be due to the different ES and EI taxa selected. Indeed, Robinson et al. included the suids' genus

Phacochoerus as their EI taxon, while Blumenthal et al. only considered hippopotamids, elephantids and rhinocerotids to be reliable as EI taxa to be used in aridity index calculations. Despite following Blumenthal et al.'s (2017) recommendation in this study, using the same selection of ES and EI taxa, our measured trends in aridity are contrary to theirs for the younger period. This may be due to differences in the ES-EI pairs available for analysis, since hippotragins give a more mesic signal than giraffes and tragelaphins (Fig. 2B). Also, the results of Blumenthal and colleagues (2017) did suggest a small difference in terms of aridity between those two periods, but the less arid signal at 0.2 Ma had a large standard deviation. Thus, according to their own results, the lower Omo Valley may not actually have been that different in terms of aridity between 0.2 and 0.01 Ma. Nonetheless, it is intriguing that only bovids show the trend of increasing aridity between 0.2-0.1 and 0.01 Ma. We hypothesize that this unique dietary trend might be a consequence of the tribes used in our analyses. Indeed, different bovid tribes can have very different diets (see Cerling, Harris and Passey 2003). At 0.01 Ma, there is mainly reduncines and bovines in the sample, which may accentuate a C₄ signal compared to the 0.2 Ma period where there are more tribes with variable diets. Thus, because the analyses of bovids include multiple taxa that each have very different diets, it may not be a reliable group to use to track environmental changes through the diets since tribe proportions are highly dependent on field collections that are strongly biased by numerous taphonomic processes (Behrensmeyer and Kidwell 1985).

4.4. Interpretations for hominin habitats

Except for the bovid diet, our data do not suggest a habitat at Aramis that was significantly different from that of other penecontemporaneous localities nor from the previous period (5.2-4.2 Ma) in the Awash Valley. There is no clear indication that climate triggered to that speciation event, but the scarcity of data from the periods before 4.4 Ma impede definitive conclusions.

Between 4.3 and 4 Ma, when *Australopithecus anamensis* appears, there is a C₃ peak in all herbivore diets in both the Awash Valley and the Turkana Basin. This, as well as the fact that *A. anamensis* is characterized by a C₃-dominated diet (Cerling et al. 2013a; Sponheimer et al. 2013; Uno et al. 2016), underscores the importance of C₃ biomass in both basins at that period. The peak of aridity in both the Turkana and Awash at that period suggests that xeric bushes or shrubs, like those that can be found in arid settings with precipitations of less than 500 mm/yr (Kohn 2010), may have become an important part of the landscape and an important dietary source for the fauna. This interpretation is also concordant with previous results from dental microwear and morphology of *A. anamensis* that concluded that it consumed an abrasive diet (Grine, Ungar and Teaford 2006), often a consequence of increased aridity. In general, our results support that *Australopithecus* arose in relatively xeric conditions, possibly shifting its diet towards components of bushes and shrubs, thus preserving its C₃ signal in a context of a shifting habitat and diet type.

In the Middle Pliocene, when *Australopithecus afarensis* and *Kenyanthropus platyops* are present, our results suggest more humid conditions than during the previous periods that only

become more open with more C₄ vegetation towards the end of the Pliocene. Indeed, in the early Pleistocene, our data suggest that the habitat occupied by *Paranthropus* and the first specimen of *Homo* is interpreted as more open than during previous periods, with an increase of C₄ vegetation in herbivore diets.

5. Conclusion

The goal of this research was to examine if the dietary signals of herbivores are different in the Awash Valley, lower Omo Valley and the Turkana Basin between 7.4 and 0.01 Ma and if herbivore dietary patterns followed the environmental signals of aridity and ecosystem. Our data show a similar pattern in dietary trends in the Awash Valley and Turkana Basin, where there is a peak of C₃ diets at 4-4.2 Ma followed by a general increase in C₄ plants. Trends in aridity are also similar between the Awash Valley and the Turkana Basin, where there is a peak of xeric conditions at ~4, 2.5 and after 1.5 Ma, and peaks of mesic settings toward 3 and at ~2 Ma. However, the lower Omo Valley is clearly more mesic, and herbivores have a more C₃ diet than those in the Awash Valley and the Turkana Basin, particularly in older periods.

Our results suggest that the dietary trends of herbivores do not strictly follow aridity signals, with peaks of aridity not coinciding with an increased intake of C₄ plants. Indeed, the C₃ peak in herbivore diets at ~4 Ma coincides with a peak of arid conditions in both the Awash Valley and the Turkana Basin, while in the Awash Valley, herbivores show to different degrees an increased presence of C₄ vegetation at 2.7 Ma that coincides with more mesic conditions. Moreover, the lower Omo Valley has dramatically more mesic conditions when compared to the Awash and Turkana basins but shows little differences in herbivore diets. Thus, our results

suggest a more complex relationship between aridity and changes in vegetation with both presence of mesic C₄ grasses, particularly starting at 3 Ma in the lower Omo Valley and at 2.7 Ma in the Awash Valley, as well as C₃ vegetation in xeric settings, particularly at ~4 Ma.

Another goal was to better evaluate the habitat of hominins in East Africa in the Plio-Pleistocene. Our results about both diet and ecosystem reconstruction indicate settings at Aramis that were not particularly different from those of penecontemporaneous localities or from previous periods in the Awash Valley. The habitat conditions of *Ardipithecus* have previously been debated, but our results support the interpretation of little woody cover at Aramis, which is in line with that of Cerling and colleagues' (2011) paleo-shade proxy, rather than it being a wooded environment as it was previously assessed by faunal assemblage and paleobotanical analysis. Our data also show a peak of C₃ resources in all herbivore diets at 4.3-4 Ma in East Africa as a whole. This, combined with the C₃ dominated diet of *A. anamensis*, suggests an important proportion of C₃ biomass in the environment. The arid conditions at that same period suggest the presence of xeric C₃ plants. Their consumption by *A. anamensis* is congruent with previous interpretations of an abrasive diet for that taxon based on microwear and morphological analyses.

Acknowledgements

We would like to particularly thank Drs. R. Bobe, Y. Haile-Selassie, R. Potts, D. Geraads and B. Viola for kindly providing unpublished relative faunal abundance. We also thank Drs. M. Pickford, T. Luedecke, J. Fleagle, J. Harris, L. Bishop, T. Harrison, E. Fara, R. Gallotti, C. Egeland, C. Gilbert and M. Shoening for their assistance.

Funding

This work was supported in part by the Hominin Dispersals Research Group (HDRG) with a grant from the Fonds de la recherche en santé humaine – Société et culture (#179537).

Reference

- Ambrose, Stanley H., et Michael J. DeNiro. 1986. « The Isotopic Ecology of East African Mammals ». *Oecologia* 69 (3): 395-406.
- Ayliffe, Linda K., et Allan R. Chivas. 1990. « Oxygen Isotope Composition of the Bone Phosphate of Australian Kangaroos: Potential as a Palaeoenvironmental Recorder ». *Geochimica et Cosmochimica Acta* 54 (9): 2603-9. [https://doi.org/10.1016/0016-7037\(90\)90246-H](https://doi.org/10.1016/0016-7037(90)90246-H).
- Bedaso, Zelalem K. 2011. « Stable Isotope Studies of Paleoenvironment and Paleoclimate from Afar, Ethiopia ». Thèse de doctorat. University of South Florida.
- Bedaso, Zelalem K., Jonathan G. Wynn, Zeresenay Alemseged, et Denis Geraads. 2013. « Dietary and Paleoenvironmental Reconstruction Using Stable Isotopes of Herbivore Tooth Enamel from Middle Pliocene Dikika, Ethiopia: Implication for *Australopithecus afarensis* Habitat and Food Resources ». *Journal of Human Evolution* 64 (1): 21-38. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2012.05.015>.
- Bedaso, Zelalem, Jonathan G. Wynn, Zeresenay Alemseged, et Denis Geraads. 2010. « Paleoenvironmental Reconstruction of the Asbole Fauna (Busidima Formation, Afar, Ethiopia) Using Stable Isotopes ». *Geobios* 43 (2): 165-77. <https://doi.org/10.1016/j.geobios.2009.09.008>.
- Behrensmeyer, Anna K., et Susan M. Kidwell. 1985. « Taphonomy's Contributions to Paleobiology ». *Paleobiology* 11 (1): 105-19.
- Blumenthal, Scott A., Naomi E. Levin, Francis H. Brown, Jean-Philip Brugal, Kendra L. Chritz, et Thure E. Cerling. 2018. « Diet and Evaporation Sensitivity in African Ungulates: A

- Comment on Faith (2018) ». *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 506: 250-51. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2018.02.022>.
- Blumenthal, Scott A., Naomi E. Levin, Francis H. Brown, Jean-Philip Brugal, Kendra L. Chritz, John M. Harris, Glynis E. Jehle, et Thure E. Cerling. 2017. « Aridity and Hominin Environments ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114 (28): 7331-36. <https://doi.org/10.1073/pnas.1700597114>.
- Bobe, René. 2011. « Fossil Mammals and Paleoenvironments in the Omo-Turkana Basin ». *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews* 20 (6): 254-63. <https://doi.org/10.1002/evan.20330>.
- Bobe, René, Anna K. Behrensmeyer, Gerald G. Eck, et John M. Harris. 2007. « Patterns of Abundance and Diversity in Late Cenozoic Bovids from the Turkana and Hadar Basins, Kenya and Ethiopia ». In *Hominin Environments in the East African Pliocene: An Assessment of the Faunal Evidence*, édité par René Bobe, Zeresenay Alemseged, et Anna K. Behrensmeyer, 129-58. Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology. Springer Netherlands. //www.springer.com/gp/book/9781402030970.
- Braun, D. R., J. W. K. Harris, N. E. Levin, J. T. McCoy, A. I. R. Herries, M. K. Bamford, L. C. Bishop, B. G. Richmond, et M. Kibunjia. 2010. « Early Hominin Diet Included Diverse Terrestrial and Aquatic Animals 1.95 Ma in East Turkana, Kenya ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107 (22): 10002-7. <https://doi.org/10.1073/pnas.1002181107>.
- Cerling, T. E. 1992. « Development of grasslands and savannas in East Africa during the Neogene ». *Global and Planetary Change* 5 (3): 241-47. [https://doi.org/10.1016/0921-8181\(92\)90013-Z](https://doi.org/10.1016/0921-8181(92)90013-Z).
- Cerling, Thure E., Samuel A. Andanje, Scott A. Blumenthal, Francis H. Brown, Kendra L. Chritz, John M. Harris, John A. Hart, et al. 2015. « Dietary Changes of Large Herbivores in the Turkana Basin, Kenya from 4 to 1 Ma ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112 (37): 11467-72. <https://doi.org/10.1073/pnas.1513075112>.
- Cerling, Thure E., Fredrick Kyalo Manthi, Emma N. Mbua, Louise N. Leakey, Meave G. Leakey, Richard E. Leakey, Francis H. Brown, et al. 2013a. « Stable Isotope-Based Diet Reconstructions of Turkana Basin Hominins ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110 (26): 10501-6. <https://doi.org/10.1073/pnas.1222568110>.

- Cerling, Thure E., Kendra L. Chritz, Nina G. Jablonski, Meave G. Leakey, et Fredrick Kyalo Manthi. 2013b. « Diet of *Theropithecus* from 4 to 1 Ma in Kenya ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110 (26): 10507-12. <https://doi.org/10.1073/pnas.1222571110>.
- Cerling, Thure E., et John M. Harris. 1999. « Carbon Isotope Fractionation Between Diet and Bioapatite in Ungulate Mammals and Implications for Ecological and Paleoecological Studies ». *Oecologia* 120 (3): 347-63. <https://doi.org/10.1007/s004420050868>.
- Cerling, Thure E., John M. Harris, et Benjamin H. Passey. 2003. « Diets of East African Bovidae Based on Stable Isotope Analysis ». *Journal of Mammalogy* 84 (2): 456-70. [https://doi.org/10.1644/1545-1542\(2003\)084<0456:DOEABB>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1644/1545-1542(2003)084<0456:DOEABB>2.0.CO;2).
- Cerling, Thure E., Jonathan G. Wynn, Samuel A. Andanje, Michael I. Bird, David Kimutai Korir, Naomi E. Levin, William Mace, Anthony N. Macharia, Jay Quade, et Christopher H. Remien. 2011. « Woody Cover and Hominin Environments in the Past 6 Million Years ». *Nature* 476 (7358): nature10306. <https://doi.org/10.1038/nature10306>.
- Codron, Jacqueline, Julia A. Lee-Thorp, Matt Sponheimer, et Daryl Codron. 2013. « Plant Stable Isotope Composition Across Habitat Gradients in a Semi-Arid Savanna: Implications for Environmental Reconstruction ». *Journal of Quaternary Science* 28 (3): 301-10. <https://doi.org/10.1002/jqs.2614>.
- Delany, M. J., et D. C. D. Happold. 1979. « Ecophysiology and Energetics ». In *Ecology of African Mammals*, 274- 319. London ; New York: Longman Group Ltd.
- Dongmann, G., H. W. Nürnberg, H. Förstel, et K. Wagener. 1974. « On the Enrichment of H²18O in the Leaves of Transpiring Plants ». *Radiation and Environmental Biophysics* 11 (1): 41-52. <https://doi.org/10.1007/BF01323099>.
- Ehleringer, James R., et Thure E. Cerling. 2002. « C₃ and C₄ Photosynthesis ». In *Encyclopedia of Global Environmental Change*, édité par R. E. Munn, Volume 2: The Earth system: biological and ecological dimensions of global environmental change:186-90. Chichester ; New York: Wiley.
- Ehleringer, James R., et Russell K. Monson. 1993. « Evolutionary and Ecological Aspects of Photosynthetic Pathway Variation ». *Annual Review of Ecology and Systematics* 24 (1): 411-39. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.24.110193.002211>.

- Epstein, Samuel, Peter Thompson, et Crayton J. Yapp. 1977. « Oxygen and Hydrogen Isotopic Ratios in Plant Cellulose ». *Science, New Series* 198 (4323): 1209-15.
- Ericson, Jonathan E., Charles H. Sullivan, et N. T. Boaz. 1981. « Diets of Pliocene Mammals from Omo, Ethiopia, Deduced from Carbon Isotopic Ratios in Tooth Apatite ». *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 36 (1): 69-73. [https://doi.org/10.1016/0031-0182\(81\)90049-3](https://doi.org/10.1016/0031-0182(81)90049-3).
- Faith, J. Tyler. 2018a. « Paleodietary Change and Its Implications for Aridity Indices Derived from $\Delta^{18}\text{O}$ of Herbivore Tooth Enamel ». *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 490 (15): 571-78. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2017.11.045>.
- Faith, J. Tyler. 2018b. « We Need to Critically Evaluate Our Assumptions: Reply To Blumenthal et al. (2018) ». *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 506: 252-53. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2018.02.023>.
- Gat, J. R. 1996. « Oxygen and Hydrogen Isotopes in the Hydrologic Cycle ». *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 24 (1): 225-62. <https://doi.org/10.1146/annurev.earth.24.1.225>.
- Gibernau, M., et S. Montuire. 1996. « Mammal Diversity and Environment Evolution During the Plio-Pleistocene in East Africa ». *Human Evolution* 11 (3-4): 193-204. <https://doi.org/10.1007/BF02436623>.
- Gonfiantini, R., S. Gratziu, et E. Tongiorgi. 1965. « Oxygen Isotopic Composition of Water in Leaves ». In *Isotopes and Radiation in Soil Plant Nutrition Studies*, p. 405-10. Proceedings series, International Atomic Energy Agency. Vienna: Symposium on the Use of Isotopes and Radiation in Soil-Plant Nutrition Studies.
- Grine, Frederick E., Peter S. Ungar, et Mark F. Teaford. 2006. « Was the Early Pliocene Hominin '*Australopithecus*' *anamensis* a Hard Object Feeder? ». *South African Journal of Science* 102 (7-8): 301-10.
- Harris, J. M., T. E. Cerling, M. G. Leakey, et B. H. Passey. 2008. « Stable Isotope Ecology of Fossil Hippopotamids from the Lake Turkana Basin of East Africa ». *Journal of Zoology* 275 (3): 323-31. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2008.00444.x>.
- Hatté, Christine, et Dominique Schwartz. 2003. « Reconstruction of Paleoclimates by Isotopic Analysis: What Can the Fossil Isotopic Record Tell Us About the Plant Life of Past

- Environments? » *Phytochemistry Reviews* 2 (1-2): 163-77.
<https://doi.org/10.1023/B:PHYT.0000004260.40656.c0>.
- Kingston, John D. 2007. « Shifting Adaptive Landscapes: Progress and Challenges in Reconstructing Early Hominid Environments ». *American Journal of Physical Anthropology* 134 (S45): 20-58. <https://doi.org/10.1002/ajpa.20733>.
- Kingston, John D., Andrew Hill, et Bruno D. Marino. 1994. « Isotopic Evidence for Neogene Hominid Paleoenvironments in the Kenya Rift Valley ». *Science* 264 (5161): 955-59. <https://doi.org/10.1126/science.264.5161.955>.
- Klein, R. G. 2013. « Stable Carbon Isotopes and Human Evolution ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110 (26): 10470-72. <https://doi.org/10.1073/pnas.1307308110>.
- Koch, P. L. 1998. « Isotopic Reconstruction of Past Continental Environments ». *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 26: 573-613. <https://doi.org/10.1146/annurev.earth.26.1.573>.
- Kohn, M. J. 2010. « Carbon Isotope Compositions of Terrestrial C3 Plants as Indicators of (Paleo)Ecology and (Paleo)Climate ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107 (46): 19691-95. <https://doi.org/10.1073/pnas.1004933107>.
- Kohn, M. J., M. J. Schoeninger, et J. W. Valley. 1996. « Herbivore Tooth Oxygen Isotope Compositions: Effects of Diet and Physiology ». *Geochimica Et Cosmochimica Acta* 60 (20): 3889-96. [https://doi.org/10.1016/0016-7037\(96\)00248-7](https://doi.org/10.1016/0016-7037(96)00248-7).
- Lee-Thorp, Julia, et Matt Sponheimer. 2006. « Contributions of Biogeochemistry to Understanding Hominin Dietary Ecology ». In *Yearbook of Physical Anthropology, Vol. 49 2006*, edited by S. Stinson, 49:131-48. New York: Wiley-Liss, Inc.
- Levin, N. E., T. E. Cerling, B. H. Passey, J. M. Harris, et J. R. Ehleringer. 2006. « A Stable Isotope Aridity Index for Terrestrial Environments ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103 (30): 11201-5. <https://doi.org/10.1073/pnas.0604719103>.
- Levin, Naomi E., Francis H. Brown, Anna K. Behrensmeier, René Bobe, et Thure E. Cerling. 2011. « Paleosol Carbonates from the Omo Group: Isotopic Records of Local and Regional Environmental Change in East Africa ». *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 307 (1): 75-89. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2011.04.026>.

- Levin, Naomi E., Jay Quade, Scott W. Simpson, Sileshi Semaw, et Michael Rogers. 2004. « Isotopic Evidence for Plio–Pleistocene Environmental Change at Gona, Ethiopia ». *Earth and Planetary Science Letters* 219 (1-2): 93-110. [https://doi.org/10.1016/S0012-821X\(03\)00707-6](https://doi.org/10.1016/S0012-821X(03)00707-6).
- Levin, Naomi E., Scott W. Simpson, Jay Quade, Thure E. Cerling, et Stephen R. Frost. 2008. « Herbivore Enamel Carbon Isotopic Composition and the Environmental Context of *Ardipithecus* at Gona, Ethiopia ». In *The Geology of Early Humans in the Horn of Africa*, edited by Jay Quade et Jonathan Guy Wynn, 215-34. Boulder, CO: Geological Society of America. <http://resolver.caltech.edu/CaltechAUTHORS:20150205-132905002>.
- Levin, Naomi Elizabeth. 2008. « Isotopic Records of Plio-Pleistocene Climate and Environments in Eastern Africa ». Ph.D. thesis. University of Utah.
- Longinelli, Antonio. 1984. « Oxygen Isotopes in Mammal Bone Phosphate: A New Tool for Paleohydrological and Paleoclimatological Research? » *Geochimica et Cosmochimica Acta* 48: 385-90. [https://doi.org/10.1016/0016-7037\(84\)90259-X](https://doi.org/10.1016/0016-7037(84)90259-X).
- Luz, Boaz, Allison B. Cormie, et Henry P. Schwarcz. 1990. « Oxygen Isotope Variations in Phosphate of Deer Bones ». *Geochimica et Cosmochimica Acta* 54 (6): 1723-28. [https://doi.org/10.1016/0016-7037\(90\)90403-8](https://doi.org/10.1016/0016-7037(90)90403-8).
- Luz, Boaz, Yehoshua Kolodny, et Michal Horowitz. 1984. « Fractionation of Oxygen Isotopes Between Mammalian Bone-Phosphate and Environmental Drinking Water ». *Geochimica et Cosmochimica Acta* 48 (8): 1689-93. [https://doi.org/10.1016/0016-7037\(84\)90338-7](https://doi.org/10.1016/0016-7037(84)90338-7).
- Morgan, Michèle E., John D. Kingston, et Bruno D. Marino. 1994. « Carbon Isotopic Evidence for the Emergence of C4 Plants in the Neogene from Pakistan and Kenya ». *Nature* 367 (6459): 162. <https://doi.org/10.1038/367162a0>.
- O’Leary, Marion H. 1981. « Carbon Isotope Fractionation in Plants ». *Phytochemistry* 20 (4): 553-67. [https://doi.org/10.1016/0031-9422\(81\)85134-5](https://doi.org/10.1016/0031-9422(81)85134-5).
- Peters, Charles R., et John C. Vogel. 2005. « Africa’s Wild C4 Plant Foods and Possible Early Hominid Diets ». *Journal of Human Evolution* 48 (3): 219-36. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2004.11.003>.
- Reed, K. E. 1997. « Early Hominid Evolution and Ecological Change Through the African Plio-Pleistocene ». *Journal of Human Evolution* 32 (2-3): 289-322. <https://doi.org/10.1006/jhevol.1996.0106>.

- Reed, K. E., et S. M. Russak. 2009. « Tracking Ecological Change in Relation to the Emergence of *Homo* Near the Plio-Pleistocene Boundary ». In *The First Humans: Origin and Early Evolution of the Genus Homo*, edited by Frederick E. Grine, John G. Fleagle, et Richard E. Leakey. Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology Series. Dordrecht: Springer.
- Robinson, Joshua R., John Rowan, Christopher J. Campisano, Jonathan G. Wynn, et Kaye E. Reed. 2017. « Late Pliocene Environmental Change During the Transition from *Australopithecus* to *Homo* ». *Nature Ecology & Evolution* 1 (6): 0159. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0159>.
- Robinson, Joshua R., John Rowan, J. Tyler Faith, et John G. Fleagle. 2016. « Paleoenvironmental Change in the Late Middle Pleistocene–Holocene Kibish Formation, Southern Ethiopia: Evidence from Ungulate Isotopic Ecology ». *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 450 (Supplement C): 50-59. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2016.02.049>.
- Sankaran, Mahesh, Niall P. Hanan, Robert J. Scholes, Jayashree Ratnam, David J. Augustine, Brian S. Cade, Jacques Gignoux, et al. 2005. « Determinants of Woody Cover in African Savannas ». *Nature* 438 (7069): 846-49. <https://doi.org/10.1038/nature04070>.
- Schoeninger, Margaret J. 1995. « Stable Isotope Studies in Human Evolution ». *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews* 4 (3): 83-98. <https://doi.org/10.1002/evan.1360040305>.
- Ségalen, Loïc, Julia A. Lee-Thorp, et Thure Cerling. 2007. « Timing of C4 Grass Expansion Across Sub-Saharan Africa ». *Journal of Human Evolution* 53 (5): 549-59. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2006.12.010>.
- Souron, Antoine. 2012. « Histoire évolutive du genre *Kolpochoerus* (Cetartiodactyla: Suidae) au Plio-Pléistocène en Afrique orientale ». Ph.D. thesis. Université de Poitiers.
- Sponheimer, Matt, Zeresenay Alemseged, Thure E. Cerling, Frederick E. Grine, William H. Kimbel, Meave G. Leakey, Julia A. Lee-Thorp, et al. 2013. « Isotopic Evidence of Early Hominin Diets ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110 (26): 10513-18. <https://doi.org/10.1073/pnas.1222579110>.
- Uno, Kevin T., Pratigya J. Polissar, Kevin E. Jackson, et Peter B. deMenocal. 2016. « Neogene Biomarker Record of Vegetation Change in Eastern Africa ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113 (23): 6355-63. <https://doi.org/10.1073/pnas.1521267113>.

- White, Tim D., Stanley H. Ambrose, Gen Suwa, Denise F. Su, David DeGusta, Raymond L. Bernor, Jean-Renaud Boisserie, et al. 2009. « Macrovertebrate Paleontology and the Pliocene Habitat of *Ardipithecus ramidus* ». *Science* 326 (5949): 67-93. <https://doi.org/10.1126/science.1175822>.
- White, Tim D., Giday WoldeGabriel, Berhane Asfaw, Stan Ambrose, Yonas Beyene, Raymond L. Bernor, Jean-Renaud Boisserie, et al. 2006. « Asa Issie, Aramis and the Origin of *Australopithecus* ». *Nature* 440 (7086): 883. <https://doi.org/10.1038/nature04629>.
- WoldeGabriel, Giday, Stanley H. Ambrose, Doris Barboni, Raymonde Bonnefille, Laurent Bremond, Brian Currie, David DeGusta, et al. 2009. « The Geological, Isotopic, Botanical, Invertebrate, and Lower Vertebrate Surroundings of *Ardipithecus ramidus* ». *Science* 326 (5949): 65-65e5. <https://doi.org/10.1126/science.1175817>.
- WoldeGabriel, Giday, Yohannes Haile-Selassie, Paul R. Renne, William K. Hart, Stanley H. Ambrose, Berhane Asfaw, Grant Heiken, et Tim White. 2001. « Geology and Palaeontology of the Late Miocene Middle Awash Valley, Afar Rift, Ethiopia ». *Nature* 412 (6843): 175. <https://doi.org/10.1038/35084058>.
- WoldeGabriel, Giday, Tim D. White, Gen Suwa, Paul Renne, Jean de Heinzelin, William K. Hart, et Grant Heiken. 1994. « Ecological and Temporal Placement of Early Pliocene Hominids at Aramis, Ethiopia ». *Nature* 371 (6495): 330. <https://doi.org/10.1038/371330a0>.
- Wynn, Jonathan G. 2000. « Paleosols, Stable Carbon Isotopes, and Paleoenvironmental Interpretation of Kanapoi, Northern Kenya ». *Journal of Human Evolution* 39 (4): 411-32. <https://doi.org/10.1006/jhev.2000.0431>.
- Wynn, Jonathan Guy. 2004. « Influence of Plio-Pleistocene Aridification on Human Evolution: Evidence from Paleosols of the Turkana Basin, Kenya ». *American Journal of Physical Anthropology* 123 (2): 106-18. <https://doi.org/10.1002/ajpa.10317>.

5. Discussion et conclusion

L'objectif de ce projet de recherche est de comparer les signaux paléalimentaires de la faune herbivore de la vallée de l'Awash à ceux du bassin Omo-Turkana, et de vérifier si ces tendances suivent les signaux paléoenvironnementaux d'aridité et d'écosystèmes. L'article scientifique présenté dans le chapitre 4 expose et discute les résultats et les interprétations de ces questions. Pour cette raison, ce présent chapitre ne rapporte que sommairement cette discussion, et tente d'élaborer les implications des résultats de ce mémoire dans la compréhension du type d'habitat dans lequel ont pu vivre les hominines, ainsi que les limites de l'étude.

5.1. Comparaison de la vallée de l'Awash au bassin Turkana

En ce qui a trait aux régimes alimentaires des herbivores des deux bassins, les résultats présentés dans ce travail concluent que la vallée de l'Awash et le bassin Turkana suivent globalement les mêmes tendances. En effet, il y a un pic d'une alimentation C_3 entre 4.4 et 3.9 Ma qui est présent chez tous les herbivores, et ce, dans les deux régions. Les résultats indiquent ensuite une augmentation graduelle, après cette période, de végétation C_4 dans l'alimentation des herbivores.

Les résultats ne démontrent pas de différences manifestes au niveau de la synchronisation des changements alimentaires. En effet, le pic de végétation C_3 dans l'alimentation vers 4 Ma est présent globalement aux mêmes périodes dans les deux régions. Cette similarité des deux

bassins ne concorde pas avec les interprétations précédentes des analyses isotopiques des paléosols qui démontraient un changement vers un habitat plus C₃ à une période antérieure dans le bassin Turkana à celui dans la vallée de l'Awash (Cerling et al. 2011). Par contre, les résultats de la présente étude montrent une légère différence dans le signal alimentaire des deux bassins entre 3.1 et 2.7 Ma, où les suidés et les éléphants signalent un changement vers une alimentation C₄ plus marquée dans la vallée de l'Awash que chez les herbivores du bassin Turkana aux mêmes périodes. Ce résultat est en accord avec l'analyse de Robinson et collègues (2017) de l'abondance faunique et des isotopes de carbonates des paléosols qui dénote un changement plus rapide vers un environnement ouvert dans la vallée de l'Awash.

En ce qui a trait aux conditions environnementales, les résultats démontrent que les tendances en termes d'aridité sont généralement similaires dans la vallée de l'Awash et le bassin Turkana. Par contre, le bassin Turkana donne un signal qui tend à être plus aride que la vallée de l'Awash, particulièrement entre 2.5 et 2.4 Ma. Il est possible que les pics de conditions arides soient dus à l'effet des paires ES-EI, où les girafes ont tendance à donner un signal plus aride, surtout dans le bassin Turkana. En effet, les trois périodes qui ont un signal plus aride (4.3-4, 2.5-2.4 et 1.5-1.3 Ma) contiennent seulement les paires avec les girafes comme taxon ES, alors que les indices d'aridité des autres périodes sont déterminés par d'autres taxa ES, ramenant possiblement la tendance d'aridité vers un signal plus mésique.

Le pic d'une alimentation C₃ entre 4.4 et 3.9 Ma pour tous les taxa et pour les deux régions correspond à des valeurs $\delta^{13}\text{C}$ de l'écosystème plus petites dans la vallée de l'Awash, suggérant un environnement plus boisé dans cette région. Contrairement à ce qui est attendu, les valeurs $\epsilon_{\text{ES-EI}}$ dénotent une plus grande aridité à cette période dans les deux régions. Ces résultats

suggèrent le développement d'un environnement où les buissons C₃ deviennent prédominants en Afrique de l'Est.

De même, les conditions mésiques dans les deux régions après ~3.5 Ma correspondent à une alimentation qui devient davantage C₄ chez les herbivores, suggérant une expansion des herbes C₄ dans des conditions humides.

5.2. Paléoécologie d'Aramis

Les conditions environnementales à Aramis ont précédemment été décrites comme étant une région boisée, humide et fraîche (WoldeGabriel et al. 2009, p. 65e1) selon les isotopes des carbonates de paléosols, alors que les indices d'aridité avaient déjà démontré un environnement aride (White et al. 2009a, p. 91; Blumenthal et al. 2017; Faith 2018a). En termes d'aridité, les résultats de ce projet de recherche suggèrent qu'Aramis n'est pas différent des localités pénécontemporaines de la vallée de l'Awash. La valeur de carbone de l'écosystème, qui dénote soit une savane boisée d'acacia ou une prairie, est similaire à celles des autres localités de la vallée de l'Awash à la même période ainsi qu'au bassin Turkana et à la basse vallée de l'Omo vers 4 Ma. Les résultats suggèrent donc peu de couvert boisé, tel que précédemment évalué par les isotopes de paléosols (Cerling et al. 2011). Similairement, le régime alimentaire des suidés, des éléphants et des hippopotames à Aramis est similaire à celui des autres localités et à différentes périodes et elle présente une alimentation plutôt mixte (entre 1 et 8‰). Au contraire, les données calibrées des bovidés indiquent une alimentation C₃, probablement due à la haute fréquence des *Tragelaphini* à Aramis (White et al. 2009a, b; Woldegabriel et al. 2009).

5.3. Conditions environnementales de la basse vallée de l'Omo

Les résultats de cette étude démontrent que, comparativement à la vallée de l'Awash et le bassin Turkana, la basse vallée de l'Omo est plus humide et inclut davantage de plantes C₃, particulièrement avant 3 Ma. Ceci concorde avec les résultats précédents basés sur l'analyse de l'abondance faunique, des isotopes des carbonates des paléosols et de l'alimentation des herbivores (Bobe et al. 2007, 2011; Levin et al. 2011; Souron 2012; Robinson et al. 2017).

Cette distinction au niveau alimentaire n'est pas aussi marquée que celle avec les indices d'aridité. Effectivement, la basse vallée de l'Omo signale des conditions mésiques prononcées relativement à la vallée de l'Awash et au bassin Turkana. Une possibilité est que ce signal peut être par l'effet des paires ES-EI, avec seulement les *Tragelaphini* étant utilisés dans le calcul de l'indice d'aridité entre 4 et 2.5 Ma, qui ont tendance à donner un signal plus mésique comparativement aux autres taxa ES. Autrement, il est probable que ces résultats mettent en relief la présence de plantes C₄ dans des conditions mésiques. Par exemple, entre 3 et 2.5 Ma, l'alimentation des herbivores devient davantage C₄, alors que l'indice d'aridité montre toujours des conditions beaucoup plus mésiques comparativement aux autres régions. Cette hypothèse est supportée par les estimations d'une réduction de couvert boisé dans la basse vallée de l'Omo entre 4.3 et 2.3 Ma (Cerling et al. 2011).

Les résultats démontrent une alimentation qui devient plus C₄ chez les bovidés entre 0.2 et 0.01 Ma, alors que les hippopotames et les suidés montrent la tendance contraire. Les valeurs de carbone de l'écosystème et les indices d'aridité démontrent un environnement plus ouvert et aride à 0.2 Ma qu'à 0.01 Ma, résultats qui correspondent à l'alimentation des hippopotames et

des suidés. Le signal d'aridité de cette étude est contraire à celui trouvé par Blumenthal et collègues (2017). Il est possible que ce résultat soit dû à l'effet des paires ES-EI, où le signal des *Hippotragini* est plus mésique que celui des *Tragelaphini* et des girafes. Aussi, le signal d'aridité de Blumenthal et al. (2017) à 0.2 Ma avait un grand écart-type, rejoignant les valeurs de la période de 0.01, suggérant que les deux périodes ne sont pas si différentes en termes d'aridité. Toutefois, il est intrigant que seuls les bovidés montrent une tendance contraire, soit une alimentation devenant davantage C₄. Ces résultats pourraient être une conséquence des différentes tribus échantillonnées qui peuvent avoir un régime alimentaire très différent (Cerling, Harris, et Passey 2003). En effet, à 0.01 Ma, il y a principalement des *Reduncini* et des *Bovini* dans l'échantillon, qui peuvent accentuer le signal d'une alimentation C₄ comparativement à la période de 0.2 Ma.

5.4. Interprétation de l'environnement des hominines

L'environnement d'*Ardipithecus kadabba*, un hominine ayant vécu dans la vallée de l'Awash entre 5.8 et 5.2 Ma, a précédemment été décrit selon les analyses fauniques comme avec une végétation dense dans des conditions humides, ressemblant à une prairie boisée inondable (Su et al. 2009). Les analyses isotopiques des carbonates de paléosols suggèrent un habitat boisé avec un substrat herbeux (Su et al. 2009) et, similairement, l'alimentation des herbivores évoque la présence d'herbes C₄ dans un habitat légèrement boisé (Levin et al. 2008). Les résultats de l'alimentation des suidés et des bovidés (valeurs non calibrées) de ce projet de recherche appuient l'interprétation d'un environnement avec de la végétation C₃, alors que ceux

des éléphants et des hippopotames indiquent plutôt une alimentation mixte (entre 1 et -8‰). L'indice d'aridité pour la vallée de l'Awash entre 6.5 et 5.2 Ma indique un environnement ni particulièrement humide, ni aride comparativement aux périodes subséquentes.

Les reconstructions environnementales d'Aramis, lieu occupé par *Ar. ramidus* vers 4.4 Ma, sont en discordance selon les méthodes utilisées. Effectivement, les analyses des carbonates des paléosols, des proportions fauniques, de la paléobotanique ainsi que de l'alimentation d'*Ar. ramidus* indiquent un milieu plutôt boisé et humide (WoldeGabriel et al. 1994, 2001, 2009; White et al. 2006; White et al. 2009), alors que l'indice de couvert boisé à partir des paléosols et les indices d'aridité démontrent un habitat davantage ouvert et aride (White et al. 2009a; Cerling et al. 2011; Blumenthal et al. 2017; Faith 2018a). Les résultats concernant l'alimentation des herbivores et les conditions de l'écosystème de cette étude suggèrent qu'Aramis était relativement ouvert, ressemblant possiblement à une savane boisée d'acacia ou une prairie, appuyant l'interprétation d'un faible couvert végétal de Cerling et collègues (2011). Excepté pour le régime alimentaire des bovidés, les résultats indiquent qu'Aramis n'était pas différent des localités pénécontemporaines ou des périodes précédentes (5.2-4.2 Ma). L'alimentation C₃ d'*Ar. ramidus* couplée aux interprétations d'un milieu ouvert comme le témoigne les valeurs de carbone présentées dans cette étude suggèrent possiblement une préférence d'occupation d'un biome boisé dans un environnement généralement plus ouvert.

Australopithecus anamensis a occupé le bassin Turkana entre 4.2 et 3.9 Ma. Selon les études précédentes sur l'abondance faunique, les carbonates de paléosols et le régime alimentaire des herbivores, son environnement serait plus ouvert qu'Aramis mais aurait des parties boisées,

surtout le long des points d'eau, créant un environnement en mosaïque dans des conditions pouvant être semi-arides (Coffing et al. 1994; Leakey et al. 1998; Ward, Leakey, et Walker 1999; Wynn 2000; Schoeninger, Reeser, et Hallin 2003; Alemseged et Bobe 2009). Les résultats présentés dans ce mémoire appuient ces observations, en signalant une alimentation plus C₃ entre 4.3 et 4.0 Ma dans le bassin Turkana, ce qui indique une partie importante d'arbres et/ou d'arbustes dans l'environnement d'*A. anamensis*. Les valeurs de carbone d'écosystème ne dénotent pas un environnement particulièrement fermé, mais tombent dans les valeurs de quatre types d'écosystèmes, suggérant la variété d'habitats possibles dans le bassin Turkana à cette période. L'indice d'aridité montre des conditions arides en comparaison avec les autres périodes et régions, pouvant possiblement appuyer des conditions semi-arides. Les résultats réconcilient en partie les interprétations précédentes d'une alimentation dominée par les plantes C₃ chez *A. anamensis*, qui auparavant suggérait un habitat boisé, avec les analyses des microtraces et de la morphologie dentaire qui pointaient vers une nourriture abrasive souvent rencontrée dans des conditions arides (Grine, Ungar, et Teaford 2006).

Présent dans les deux régions entre 3.9 et 3 Ma, *A. afarensis* aurait occupé un environnement mixte, avec des prairies ouvertes inondables, des prairies boisées et des forêts riveraines dans des conditions qui semblent particulièrement humides selon des analyses fauniques et les indices d'aridité de précédentes publications (Reed 1997; Alemseged et al. 2005; Wynn et al. 2006; Bedaso et al. 2013). Contemporain à *A. afarensis*, *Kenyanthropus platyops* occupait le bassin Turkana entre ~3.6 et 3 Ma. Par l'analyse faunique, son environnement a été décrit comme étant similaire à celui d'*A. afarensis*, soit un habitat en mosaïque, avec des espaces ouverts, mais avec une prépondérance de parcelles boisées dans des conditions humides, peut-être plus que dans la

vallée de l'Awash (Leakey et al. 2001). Les résultats de ce projet de recherche montrent que l'alimentation des herbivores a tendance à devenir C₄ lors de cette période, particulièrement dans la vallée de l'Awash entre 3.8 et 3.6 Ma. De plus, l'indice d'aridité signale des conditions xériques dans la vallée de l'Awash ainsi qu'une ouverture de l'environnement selon les données de carbone moyennes de l'écosystème. Ces changements environnementaux vers un habitat plus aride et moins boisé, ainsi que les changements alimentaires des herbivores vers une alimentation C₄ correspondent à la période de transition d'*A. anamensis* à *A. afarensis*. Ce changement alimentaire observé chez les herbivores correspond également à celui retrouvé chez les hominines, où *A. anamensis* avait une alimentation basée sur les plantes C₃ et où *A. afarensis* avait un régime alimentaire mixte, incluant donc davantage de plantes C₄ (Cerling et al. 2013a; Sponheimer et al. 2013). Vers ~3.4 Ma, les deux bassins démontrent un signal plus mésique comparé aux autres périodes, alors que les données sur l'écosystème dénotent un environnement devenant plus ouvert entre 4 et 3 Ma. Ces données sont donc en accord avec les observations précédentes d'un environnement humide et boisé, surtout vers 3.4 Ma, mais les résultats de cette étude suggèrent également la présence de plus en plus importante de végétation C₄.

L'environnement des paranthropes, incluant *P. aethiopicus* et *P. boisei* retrouvés dans la basse vallée de l'Omo et dans le bassin Turkana entre ~2.7 et 1.4 Ma, a été reconstruit selon les proportions fauniques et les indices d'aridité comme étant plus ouvert que celui des australopithèques et de *K. platyops*, surtout après 2.4 Ma, qui ressemblerait à une prairie ouverte parsemée d'arbustes dans des conditions climatiques variables, mais généralement humides (Reed 1997; Bobe et Behrensmeyer 2004; deMenocal 2004; Blumenthal et al. 2017). L'habitat occupé par *P. boisei* dans le bassin Turkana est considéré comme étant plus ouvert que l'habitat

de *P. aethiopicus* dans la vallée de l'Omo, mais n'était pas plus aride (Reed 1997). Les données de couvert boisé dans le bassin Omo-Turkana indiquent un environnement de plus en plus ouvert (Cerling et al. 2011). Les résultats présentés dans ce mémoire indiquent en général un pic de végétation C₄ dans l'alimentation des bovidés vers 2.4 Ma dans le bassin Turkana. Dans la vallée de l'Omo, les valeurs de carbone de l'écosystème rejoignent celles des autres bassins à cette période, indiquant une plus grande proportion de plantes C₄ disponible dans l'environnement des herbivores. Seules les valeurs calibrées des bovidés montrent le maintien d'une alimentation plus C₃ dans la vallée de l'Omo contrairement aux deux autres régions, appuyant possiblement les interprétations précédentes d'un signal plus boisé dans la vallée de l'Omo versus le bassin Turkana. Le signal d'aridité dans le bassin Turkana montre des conditions particulièrement arides entre 2.5 et 2.4 Ma comparées aux autres périodes et régions, mais ceci peut être dû à l'effet des paires et au faible effectif. Ce pic d'aridité vers 2.4 Ma coïncide avec le pic d'une alimentation C₄ des bovidés et l'ouverture de l'environnement dans la basse vallée de l'Omo, suggérant l'aridification et de l'ouverture de l'environnement au début du Pléistocène. Ainsi, les résultats de ce mémoire appuient les interprétations d'un environnement plus ouvert occupé par les paranthropes, avec une plus grande proportion de plantes C₄, particulièrement après 2.4 Ma.

Les premiers spécimens du genre *Homo*, vers 2.4 Ma, occupaient un habitat similaire aux paranthropes, c'est-à-dire globalement ouvert, mais pouvant être tout aussi varié avec la présence de parcelles plus boisés. Après ~1.8 Ma, période dans laquelle vivait *Homo erectus*, les analyses fauniques dénotent une plus grande proportion de pâtureurs, indiquant l'expansion des prairies (Reed 1997; Bobe et Behrensmeyer 2004; deMenocal 2004; Reed et Russak 2009;

Bobe 2011). À cette période, les indices d'aridité témoignent d'un environnement aride à mésique dépendant des localités (Blumenthal et al. 2017), une alimentation avec un plus grand apport en plantes C₄ (Cerling, et al. 2013) et les carbonates de paléosols indiquent la presque disparition de biomes avec un couvert végétal de plus 50%, alors que plusieurs localités importantes dans les deux régions ont un couvert boisé de moins de 10% (Cerling et al. 2011). Les données de ce projet de recherche démontrent que l'alimentation est devenue plus C₄ comparée aux périodes précédentes, mais ne semble pas plus C₄ qu'à 2.4 Ma. Aussi, contrairement aux observations des études précédentes, les indices d'aridité dans les deux régions indiquent des conditions plutôt mésiques comparativement aux autres périodes, mais une aridification seulement après 1.5 Ma, tout comme le démontre les données sur l'écosystème dans le bassin Turkana. La présence de plantes C₄ mésiques pourraient expliquer ces résultats dénotant une ouverture de l'environnement et une augmentation de la biomasse C₄ dans l'alimentation des herbivores couplé à des conditions peu arides.

5.5. Limites de l'étude

Tout d'abord, considérant la rareté relative des fossiles en contexte paléanthropologiques ainsi que le biais de l'échantillonnage de ces fossiles pour les compositions chimiques, certains membres contiennent très peu de données, pouvant dépeindre les paléoenvironnements d'une manière incomplète ou biaisée. Également, ce travail se basant sur une revue de la littérature pour la collecte les données, l'information concernant les proportions fauniques est difficilement accessible, n'étant souvent pas publiée. Ceci implique une perte d'information au niveau de la

calibration des valeurs de carbone des bovidés et du calcul des valeurs de carbone de l'écosystème qui dépendent de l'abondance faunique relative.

De plus, seules les données de carbone des bovidés ont été calibrées selon l'abondance faunique de chaque tribu, car les bovidés peuvent avoir des régimes alimentaires très différents, et la proportion relative de ces tribus peut changer le signal alimentaire général des bovidés d'un membre. Les suidés, n'ayant pas une alimentation aussi variable que celles des différentes tribus de bovidés, n'ont pas été calibrés. Aussi, la distinction des genres de suidés dans les proportions fauniques est moins commune dans la littérature que celle des différentes tribus de bovidés. Ainsi, calibrer les valeurs de carbone des suidés par genre aurait impliqué une perte considérable de données. Tout de même, il aurait été intéressant de calibrer les données des suidés, pouvant aussi avoir des préférences alimentaires spécifiques selon le genre (Harris et Cerling 2002).

De surcroît, les catégories d'âge créées pour chacune des régions reposent sur la datation des membres lithostratigraphique, mais restent tout de même arbitraires : elles recouvrent souvent une grande période afin d'accommoder les membres ayant une large fourchette de temps ou ayant des datations qui se chevauchent. Si un membre couvre une trop grande période et ne peut être placé dans une catégorie d'âge, il a dû être exclu de l'étude, comme l'ont été les membres LAM, GWM10/11 et GWM45/46 dans la vallée de l'Awash ainsi que Tulu Bor dans le bassin Turkana.

Les résultats de ce projet de recherche restent d'ordre descriptif et permettent d'observer uniquement les grandes tendances, car, comme mentionné plus haut, il est parfois difficile d'avoir une bonne définition temporelle, car les catégories d'âge recouvrent parfois une large

période. Ainsi, les résultats de cette étude ne sont pas d'une grande précision, rendant la comparaison plus fine des différentes grandes régions assez difficile. De plus, il n'existe pas de tests statistiques non-paramétrique pour comparer des données non réparties équitablement, dans des catégories d'âge différentes entre les régions. Puisque les données ne remplissaient pas les conditions des tests statistiques connus, il n'a pas été possible que quantifier les différences et les similitudes entre la vallée de l'Awash, le bassin Turkana et la basse vallée de l'Omo à travers le temps.

Enfin, ce travail repose d'une certaine façon sur le principe d'uniformitarisme pour la classification des taxa fossiles comme étant ES et EI, car on se base sur la sensibilité à l'évaporation des taxa actuels comme modèle pour les taxa du passé. Aussi, le calcul d'indices d'aridité implique une grande perte de données étant donné qu'un petit nombre de taxa est utilisé, résultant en un faible nombre de paires ES-EI inclus dans chaque membre. Par ailleurs, les indices d'aridité tels qu'ils sont calculés (ϵ ES-EI) ne sont qu'une indication de la tendance relativement aux périodes précédentes et subséquentes, et ne donnent pas d'information si l'habitat était véritablement xérique ou mésique, car le WD n'a pas été calculé dans cette étude.

5.6. Conclusion et perspectives de recherche

L'objectif de ce mémoire était de comparer les grandes tendances environnementales de la vallée de l'Awash, du bassin Turkana et de la basse vallée de l'Omo à partir des isotopes stables de carbone et d'oxygène provenant de l'émail dentaire des herbivores. La première question de cette étude portait sur la différence ou similitude des signaux environnementaux de ces trois

régions. Les résultats permettent de rejeter l'hypothèse nulle, où ces trois régions ont des signaux environnementaux similaires, car les signaux de la basse vallée de l'Omo sont différents des deux autres régions, autant au niveau de l'alimentation des herbivores que de l'aridité. De plus, les trois régions présentent des tendances différentes au niveau du type d'écosystème à travers le temps. Ainsi, l'hypothèse alternative H1A est acceptée, car les valeurs de carbone de l'écosystème et les valeurs ϵ_{ES-EI} sont différentes entre les bassins, particulièrement pour la basse vallée de l'Omo. Au niveau de la synchronicité, l'hypothèse alternative H1B est écartée, car dans la vallée de l'Awash et le bassin Turkana, les changements environnementaux semblent se passer généralement aux mêmes périodes. Le seul indice qui témoigne d'une différence en synchronicité est vers 2.7 Ma où les hippopotames et les bovidés de la vallée de l'Awash présentent un changement marqué vers une alimentation C₄ contrairement au bassin Turkana, mais cette tendance n'est pas apparente chez tous les herbivores de la vallée de l'Awash. Il est donc toujours incertain si ces différences en termes de synchronicité révèlent des différences climatiques réelles entre les deux bassins.

En ce qui a trait à la deuxième question de recherche, à savoir si les tendances alimentaires des herbivores suivent le signal d'aridité, les résultats ne suggèrent pas une concordance entre les pics d'aridité et d'alimentation C₄ chez les herbivores, amenant ainsi le rejet de l'hypothèse nulle. En effet, la tendance contraire est observée, où le pic d'alimentation C₃ présent chez chacun des herbivores vers 4 Ma coïncide avec une période d'aridité dans les deux bassins. De plus, le signal mésique dans la basse vallée de l'Omo est considérablement plus marqué que le signal C₃ dans l'alimentation. Ces deux observations suggèrent la présence d'herbe C₄ mésiques, ainsi que de plantes C₃ dans des conditions xériques, menant à l'acceptation de l'hypothèse

alternative H1A. Finalement, l'hypothèse alternative H1B est également acceptée, car les changements alimentaires ne sont pas toujours synchronisés aux changements en termes d'aridité, et les correspondances entre les tendances ne sont pas présentes chez l'ensemble des herbivores, ce qui implique une fois de plus que les tendances alimentaires des herbivores ne se synchronisent pas sur le signal d'aridité.

Un deuxième objectif était de mieux comprendre quels habitats les hominines ont occupés en Afrique de l'Est au Plio-Pléistocène. Les résultats de ce travail signalent un environnement ouvert pour *Ardipithecus ramidus* et indiquent qu'Aramis était similaire aux autres localités de l'Afrique de l'Est. Entre 4.3 et 4 Ma, les données évoquent une forte végétation C₃ présente dans des conditions xériques relativement aux autres périodes. Il est donc possible qu'*Australopithecus anamensis* ait consommé des plantes C₃ adaptées aux conditions arides. Cette interprétation concilierait celles d'un régime alimentaire à base de plantes C₃ tout en ayant une dentition qui suggère une alimentation abrasive. Au Pliocène moyen, les résultats démontrent une période humide et un habitat généralement boisé qui devient de plus en plus ouvert pour *Australopithecus afarensis* et *Kenyanthropus platyops*. Au début du Pléistocène, l'environnement des paranthropes et des premiers du genre *Homo* est interprété, selon les résultats de cette étude, comme étant plus ouvert que les périodes précédentes avec une augmentation de la biomasse C₄ et l'ouverture de l'environnement dans une variété de conditions climatiques. Après 1.5 Ma, les données mettent en lumière l'aridification et l'ouverture de l'environnement en Afrique de l'Est.

En somme, les résultats de cette étude mettent en relief que les tendances alimentaires et d'aridité sont globalement similaires entre la vallée de l'Awash et le bassin Turkana. Cependant, la basse vallée de l'Omo se distingue au niveau des conditions d'aridité et de l'alimentation des mammifères, suggérant, somme toute, un environnement plus boisé et humide, particulièrement avant 3 Ma. Ce projet de recherche a aussi permis de porter un doute sur la complémentarité de l'aridité avec l'ouverture de l'environnement, car les données évoquent la présence de biomasse C₄ dans des conditions mésiques, et de végétations C₃ dans des habitats arides. Pour tester cette hypothèse, il serait pertinent de calculer et comparer le déficit d'eau à la proportion de végétation C₃/C₄ dans l'environnement. Aussi, il serait intéressant d'approfondir les recherches sur la relation entre l'aridité et le changement de biomasse, qui semble beaucoup plus complexe que précédemment évaluée. Une analyse de plusieurs variables telles que la topographie, les précipitations et la température dans un système d'information géographique (SIG ou GIS) permettrait de contextualiser plus largement les changements climatiques et de couvert végétal en Afrique de l'Est. De plus, pour éviter une grande perte de données liée à la calibration des valeurs isotopiques, il serait important de rendre davantage accessible l'information sur l'abondance faunique, qui est un type d'information crucial dans les reconstructions paléoécologiques. En conclusion, malgré les diverses limites reliées à ce projet de recherche, cette étude a permis de mieux définir la nature des tendances environnementales en Afrique de l'Est, et d'avoir une compréhension plus globale de deux régions clé pour notre histoire évolutive.

Bibliographie

- Alemseged, Z. 2003. « An Integrated Approach to Taphonomy and Faunal Change in the Shungura Formation (Ethiopia) and Its Implication for Hominid Evolution ». *Journal of Human Evolution* 44 (4): 451-78. [https://doi.org/10.1016/S0047-2484\(03\)00012-5](https://doi.org/10.1016/S0047-2484(03)00012-5).
- Alemseged, Z., et R. Bobe. 2009. « Diet in Early Hominin Species: A Paleoenvironmental Perspective ». In *The Evolution of Hominin Diets: Integrating Approaches to the Study of Palaeolithic Subsistence*, édité par Jean-Jacques Hublin et Michael P. Richards. Vertebrate paleobiology and paleoanthropology series. Dordrecht: Springer.
- Alemseged, Zeresenay, Jonathan G. Wynn, William H. Kimbel, Denné Reed, Denis Geraads, et René Bobe. 2005. « A New Hominin from the Basal Member of the Hadar Formation, Dikika, Ethiopia, and Its Geological Context ». *Journal of Human Evolution* 49 (4): 499-514. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2005.06.001>.
- Ambrose, Stanley H., et Michael J. DeNiro. 1986. « The Isotopic Ecology of East African Mammals ». *Oecologia* 69 (3): 395-406.
- Assefa, Zelalem, Solomon Yirga, et Kaye E. Reed. 2008. « The Large-Mammal Fauna from the Kibish Formation ». *Journal of Human Evolution* 55 (3): 501-12. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2008.05.015>.
- Ayliffe, Linda K., et Allan R. Chivas. 1990. « Oxygen Isotope Composition of the Bone Phosphate of Australian Kangaroos: Potential as a Palaeoenvironmental Recorder ». *Geochimica et Cosmochimica Acta* 54 (9): 2603-9. [https://doi.org/10.1016/0016-7037\(90\)90246-H](https://doi.org/10.1016/0016-7037(90)90246-H).
- Bedaso, Zelalem K. 2011. « Stable Isotope Studies of Paleoenvironment and Paleoclimate from Afar, Ethiopia ». Thèse de doctorat. University of South Florida.
- Bedaso, Zelalem K., Jonathan G. Wynn, Zeresenay Alemseged, et Denis Geraads. 2013. « Dietary and Paleoenvironmental Reconstruction Using Stable Isotopes of Herbivore Tooth Enamel from Middle Pliocene Dikika, Ethiopia: Implication for *Australopithecus afarensis* Habitat and Food Resources ». *Journal of Human Evolution* 64 (1): 21-38. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2012.05.015>.

- Bedaso, Zelalem, Jonathan G. Wynn, Zeresenay Alemseged, et Denis Geraads. 2010. « Paleoenvironmental Reconstruction of the Asbole Fauna (Busidima Formation, Afar, Ethiopia) Using Stable Isotopes ». *Geobios* 43 (2): 165-77. <https://doi.org/10.1016/j.geobios.2009.09.008>.
- Behrensmeyer, Anna K., R. Bobe, et Z. Alemseged. 2007. « Approaches to the Analysis of Faunal Change During the East African Pliocene ». In *Hominin Environments in the East African Pliocene: An Assessment of the Faunal Evidence*, édité par René Bobe, Zeresenay Alemseged, et Anna K. Behrensmeyer, 129-58. Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology. Springer Netherlands. [//www.springer.com/gp/book/9781402030970](http://www.springer.com/gp/book/9781402030970).
- Behrensmeyer, Anna K., Nancy E. Todd, Richard Potts, et Geraldine E. McBrinn. 1997. « Late Pliocene Faunal Turnover in the Turkana Basin, Kenya and Ethiopia ». *Science* 278 (5343): 1589-94. <https://doi.org/10.1126/science.278.5343.1589>.
- Bibi, F., A. Souron, H. Bocherens, K. Uno, et J.-R. Boisserie. 2012. « Ecological Change in the Lower Omo Valley Around 2.8 Ma ». *Biology Letters* 9 (1): 20120890-20120890. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2012.0890>.
- Bibi, Faysal, John Rowan, et Kaye Reed. 2017. « Late Pliocene Bovidae from Ledi-Geraru (Lower Awash Valley, Ethiopia) and Their Implications for Afar Paleoecology ». *Journal of Vertebrate Paleontology* 37 (4): e1337639. <https://doi.org/10.1080/02724634.2017.1337639>.
- Blumenthal, Scott A., Naomi E. Levin, Francis H. Brown, Jean-Philip Brugal, Kendra L. Chritz, et Thure E. Cerling. 2018. « Diet and Evaporation Sensitivity in African Ungulates: A Comment on Faith (2018) ». *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 506 (octobre): 250-51. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2018.02.022>.
- Blumenthal, Scott A., Naomi E. Levin, Francis H. Brown, Jean-Philip Brugal, Kendra L. Chritz, John M. Harris, Glynis E. Jehle, et Thure E. Cerling. 2017. « Aridity and Hominin Environments ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114 (28): 7331-36. <https://doi.org/10.1073/pnas.1700597114>.
- Bobe, R. 2006. « The Evolution of Arid Ecosystems in Eastern Africa ». *Journal of Arid Environments* 66 (3): 564-84. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2006.01.010>.
- Bobe, R., et A. K. Behrensmeyer. 2004. « The Expansion of Grassland Ecosystems in Africa in Relation to Mammalian Evolution and the Origin of the Genus *Homo* ».

- Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 207 (3-4): 399-420. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2003.09.033>.
- Bobe, René. 2011. « Fossil Mammals and Paleoenvironments in the Omo-Turkana Basin ». *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews* 20 (6): 254-63. <https://doi.org/10.1002/evan.20330>.
- Bobe, René, Anna K. Behrensmeyer, et Ralph E. Chapman. 2002. « Faunal Change, Environmental Variability and Late Pliocene Hominin Evolution ». *Journal of Human Evolution* 42 (4): 475-97. <https://doi.org/10.1006/jhev.2001.0535>.
- Bobe, René, Anna K. Behrensmeyer, Gerald G. Eck, et John M. Harris. 2007. « Patterns of Abundance and Diversity in Late Cenozoic Bovids from the Turkana and Hadar Basins, Kenya and Ethiopia ». In *Hominin Environments in the East African Pliocene: An Assessment of the Faunal Evidence*, édité par René Bobe, Zeresenay Alemseged, et Anna K. Behrensmeyer, 129-58. Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology. Springer Netherlands. //www.springer.com/gp/book/9781402030970.
- Bobe, René, et Gerald G. Eck. 2001. « Responses of African Bovids to Pliocene Climatic Change ». *Paleobiology* 27 (2): 1-47. [https://doi.org/10.1666/0094-8373\(2001\)027<0001:ROABTP>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1666/0094-8373(2001)027<0001:ROABTP>2.0.CO;2).
- Bobe, René, et Meave G. Leakey. 2009. « Ecology of Plio-Pleistocene Mammals in the Omo—Turkana Basin and the Emergence of *Homo* ». In *The First Humans – Origin and Early Evolution of the Genus Homo*, 173-84. Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology. Springer, Dordrecht. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9980-9_15.
- Bocherens, Herve, Paul L. Koch, Andre Mariotti, Denis Geraads, et Jean-Jacques Jaeger. 1996. « Isotopic Biogeochemistry (13C, 18O) of Mammalian Enamel from African Pleistocene Hominid Sites ». *PALAIOS* 11 (4): 306. <https://doi.org/10.2307/3515241>.
- Boisserie, Jean-Renaud, Antoine Zazzo, Gildas Merceron, Cécile Blondel, Patrick Vignaud, Andossa Likius, Hassane Taïssou Mackaye, et Michel Brunet. 2005. « Diets of Modern and Late Miocene Hippopotamids: Evidence from Carbon Isotope Composition and Micro-Wear of Tooth Enamel ». *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 221 (1-2): 153-74. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2005.02.010>.
- Bonnefille, R., R. Potts, F. Chalieu, D. Jolly, et O. Peyron. 2004. « High-Resolution Vegetation and Climate Change Associated with Pliocene *Australopithecus afarensis* ».

- Proceedings of the National Academy of Sciences* 101 (33): 12125-29.
<https://doi.org/10.1073/pnas.0401709101>.
- Bonnefille, Raymonde. 1995. « A Reassessment of the Plio-Pleistocene Pollen Record of East Africa ». In *Paleoclimate and Evolution with Emphasis on Human Origins*, 299-310. New Haven: Yale University Press.
- Bonnefille, Raymonde. 2010. « Cenozoic Vegetation, Climate Changes and Hominid Evolution in Tropical Africa ». *Global and Planetary Change* 72 (4): 390-411.
<https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2010.01.015>.
- Braun, D. R., J. W. K. Harris, N. E. Levin, J. T. McCoy, A. I. R. Herries, M. K. Bamford, L. C. Bishop, B. G. Richmond, et M. Kibunjia. 2010. « Early Hominin Diet Included Diverse Terrestrial and Aquatic Animals 1.95 Ma in East Turkana, Kenya ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107 (22): 10002-7.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1002181107>.
- Brugal, Jean-Philip, Hélène Roche, et Mzalendo Kibunjia. 2003. « Faunes et paléoenvironnements des principaux sites archéologiques plio-pléistocènes de la formation de nachukui (ouest-turkana, kenya) ». *Comptes Rendus Palevol* 2 (8): 675-84.
<https://doi.org/10.1016/j.crpv.2003.09.028>.
- Bryant, Daniel J., et Philip N. Froelich. 1995. « A Model of Oxygen Isotope Fractionation in Body Water of Large Mammals ». *Geochimica et Cosmochimica Acta* 59 (21): 4523-37.
[https://doi.org/10.1016/0016-7037\(95\)00250-4](https://doi.org/10.1016/0016-7037(95)00250-4).
- Cerling, T. E. 1992. « Development of Grasslands and Savannas in East Africa During the Neogene ». *Global and Planetary Change* 5 (3): 241-47. [https://doi.org/10.1016/0921-8181\(92\)90013-Z](https://doi.org/10.1016/0921-8181(92)90013-Z).
- Cerling, T. E., J. Quade, Y. Wang, et J. R. Bowman. 1989. « Carbon Isotopes in Soils and Palaeosols as Ecology and Palaeoecology Indicators ». *Nature* 341 (6238): 138-39.
<https://doi.org/10.1038/341138a0>.
- Cerling, Thure E., Samuel A. Andanje, Scott A. Blumenthal, Francis H. Brown, Kendra L. Chritz, John M. Harris, John A. Hart, et al. 2015. « Dietary Changes of Large Herbivores in the Turkana Basin, Kenya from 4 to 1 Ma ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112 (37): 11467-72. <https://doi.org/10.1073/pnas.1513075112>.

- Cerling, Thure E., Fredrick Kyalo Manthi, Emma N. Mbua, Louise N. Leakey, Meave G. Leakey, Richard E. Leakey, Francis H. Brown, et al. 2013a. « Stable Isotope-Based Diet Reconstructions of Turkana Basin Hominins ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110 (26): 10501-6. <https://doi.org/10.1073/pnas.1222568110>.
- Cerling, Thure E., Kendra L. Chritz, Nina G. Jablonski, Meave G. Leakey, et Fredrick Kyalo Manthi. 2013b. « Diet of *Theropithecus* from 4 to 1 Ma in Kenya ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110 (26): 10507-12. <https://doi.org/10.1073/pnas.1222571110>.
- Cerling, Thure E., et John M. Harris. 1999. « Carbon Isotope Fractionation Between Diet and Bioapatite in Ungulate Mammals and Implications for Ecological and Paleoecological Studies ». *Oecologia* 120 (3): 347-63. <https://doi.org/10.1007/s004420050868>.
- Cerling, Thure E., John M. Harris, et Meave G. Leakey. 1999. « Browsing and Grazing in Elephants: The Isotope Record of Modern and Fossil Proboscideans ». *Oecologia* 120 (3): 364-74.
- Cerling, Thure E., John M. Harris, Bruce J. MacFadden, Meave G. Leakey, Jay Quade, Vera Eisenmann, et James R. Ehleringer. 1997. « Global Vegetation Change Through the Miocene/Pliocene Boundary ». *Nature* 389 (6647): 38229. <https://doi.org/10.1038/38229>.
- Cerling, Thure E., John M. Harris, et Benjamin H. Passey. 2003. « Diets of East African Bovidae Based on Stable Isotope Analysis ». *Journal of Mammalogy* 84 (2): 456-70. [https://doi.org/10.1644/1545-1542\(2003\)084<0456:DOEABB>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1644/1545-1542(2003)084<0456:DOEABB>2.0.CO;2).
- Cerling, Thure E., Yang Wang, et Jay Quade. 1993. « Expansion of C4 Ecosystems as an Indicator of Global Ecological Change in the Late Miocene ». *Nature* 361 (6410): 361344a0. <https://doi.org/10.1038/361344a0>.
- Cerling, Thure E., Jonathan G. Wynn, Samuel A. Andanje, Michael I. Bird, David Kimutai Korir, Naomi E. Levin, William Mace, Anthony N. Macharia, Jay Quade, et Christopher H. Remien. 2011. « Woody Cover and Hominin Environments in the Past 6 Million Years ». *Nature* 476 (7358): nature10306. <https://doi.org/10.1038/nature10306>.
- Codron, Jacqueline, Julia A. Lee-Thorp, Matt Sponheimer, et Daryl Codron. 2013. « Plant Stable Isotope Composition Across Habitat Gradients in a Semi-Arid Savanna: Implications for Environmental Reconstruction ». *Journal of Quaternary Science* 28 (3): 301-10. <https://doi.org/10.1002/jqs.2614>.

- Coffing, Katherine, Craig Feibel, Meave Leakey, et Alan Walker. 1994. « Four-Million-Year-Old Hominids from East Lake Turkana, Kenya ». *American Journal of Physical Anthropology* 93 (1): 55-65. <https://doi.org/10.1002/ajpa.1330930104>.
- Craig, Harmon. 1961. « Standard for Reporting Concentrations of Deuterium and Oxygen-18 in Natural Waters ». *Science* 133 (3467): 1833-34.
- Dansgaard, W. 1964. « Stable Isotopes in Precipitation ». *Tellus* 16 (4): 436-68. <https://doi.org/10.1111/j.2153-3490.1964.tb00181.x>.
- deMenocal, Peter B. 2004. « African Climate Change and Faunal Evolution During the Pliocene–Pleistocene ». *Earth and Planetary Science Letters* 220 (1): 3-24. [https://doi.org/10.1016/S0012-821X\(04\)00003-2](https://doi.org/10.1016/S0012-821X(04)00003-2).
- Dole, Malcolm, G.A. Lane, D.P. Rudd, et D.A. Zaukelies. 1954. « Isotopic Composition of Atmospheric Oxygen and Nitrogen ». *Geochimica et Cosmochimica Acta* 6 (2-3): 65-78. [https://doi.org/10.1016/0016-7037\(54\)90016-2](https://doi.org/10.1016/0016-7037(54)90016-2).
- Dongmann, G., H. W. Nürnberg, H. Förstel, et K. Wagener. 1974. « On the Enrichment of H₂¹⁸O in the Leaves of Transpiring Plants ». *Radiation and Environmental Biophysics* 11 (1): 41-52. <https://doi.org/10.1007/BF01323099>.
- Dupont-Nivet, Guillaume, Mark Sier, Christopher J. Campisano, J. Ramón Arrowsmith, Erin N. DiMaggio, Kaye E. Reed, Charles Lockwood, Christine Franke, et Silja Hüsing. 2008. « Magnetostratigraphy of the Eastern Hadar Basin (Ledi-Geraru Research Area, Ethiopia) and Implications for Hominin Paleoenvironments ». In *The Geology of Early Humans in the Horn of Africa*, édité par Jay Quade et Jonathan Guy Wynn, 67-85. Geological Society of America.
- Ehleringer, James R., et Thure E. Cerling. 2002. « C₃ and C₄ Photosynthesis ». In *Encyclopedia of Global Environmental Change*, édité par R. E. Munn, Volume 2: The Earth system: biological and ecological dimensions of global environmental change:186-90. Chichester ; New York: Wiley.
- Ehleringer, James R., et Russell K. Monson. 1993. « Evolutionary and Ecological Aspects of Photosynthetic Pathway Variation ». *Annual Review of Ecology and Systematics* 24 (1): 411-39. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.24.110193.002211>.
- Epstein, Samuel, Peter Thompson, et Crayton J. Yapp. 1977. « Oxygen and Hydrogen Isotopic Ratios in Plant Cellulose ». *Science, New Series* 198 (4323): 1209-15.

- Faith, J. Tyler. 2018a. « Paleodietary Change and Its Implications for Aridity Indices Derived from $\Delta 18\text{O}$ of Herbivore Tooth Enamel ». *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 490 (15): 571-78. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2017.11.045>.
- Faith, J. Tyler. 2018b. « Paleodietary Change and Its Implications for Aridity Indices Derived from $\Delta 18\text{O}$ of Herbivore Tooth Enamel ». *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 490 (15): 571-78. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2017.11.045>.
- Farquhar, G D, J R Ehleringer, et K T Hubick. 1989. « Carbon Isotope Discrimination and Photosynthesis ». *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 40 (1): 503-37. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.40.060189.002443>.
- Garrett, Nicole D., David L. Fox, Kieran P. McNulty, J. Tyler Faith, Daniel J. Peppe, Alex Van Plantinga, et Christian A. Tryon. 2015. « Stable Isotope Paleoecology of Late Pleistocene Middle Stone Age Humans from the Lake Victoria Basin, Kenya ». *Journal of Human Evolution* 82 (mai): 1-14. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2014.10.005>.
- Gat, J. R. 1981. « Historical Introduction ». In *Stable Isotope Hydrology: Deuterium and Oxygen-18 in the Water Cycle*, édité par Joel Gat et R Gonfiantini, 1-6. Technical Reports Series No. 210. Vienna: International Atomic Energy Agency.
- Gat, J. R. 1996. « Oxygen and Hydrogen Isotopes in the Hydrologic Cycle ». *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 24 (1): 225-62. <https://doi.org/10.1146/annurev.earth.24.1.225>.
- Gibernau, M., et S. Montuire. 1996a. « Mammal Diversity and Environment Evolution During the Plio-Pleistocene in East Africa ». *Human Evolution* 11 (3-4): 193-204. <https://doi.org/10.1007/BF02436623>.
- Gibernau, M., et S. Montuire. 1996b. « Mammal Diversity and Environment Evolution During the Plio-Pleistocene in East Africa ». *Human Evolution* 11 (3-4): 193-204. <https://doi.org/10.1007/BF02436623>.
- Gonfiantini, R., S. Gratzu, et E. Tongiorgi. 1965. « Oxygen Isotopic Composition of Water in Leaves ». In *Isotopes and Radiation in Soil Plant Nutrition Studies.*, 405-10. Proceedings series, International Atomic Energy Agency. Vienna: Symposium on the Use of Isotopes and Radiation in Soil-Plant Nutrition Studies.
- Haile-Selassie, Yohannes, Beverly Z. Saylor, Alan Deino, Mulugeta Alene, et Bruce M. Latimer. 2010. « New Hominid Fossils from Woranso-Mille (Central Afar, Ethiopia)

- and Taxonomy of Early *Australopithecus* ». *American Journal of Physical Anthropology* 141 (3): 406-17. <https://doi.org/10.1002/ajpa.21159>.
- Harris, J. M., et T. E. Cerling. 2002. « Dietary Adaptations of Extant and Neogene African Suids ». *Journal of Zoology* 256 (1): 45-54. <https://doi.org/10.1017/S0952836902000067>.
- Harris, J. M., T. E. Cerling, M. G. Leakey, et B. H. Passey. 2008. « Stable Isotope Ecology of Fossil Hippopotamids from the Lake Turkana Basin of East Africa ». *Journal of Zoology* 275 (3): 323-31. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2008.00444.x>.
- Hatté, Christine, et Dominique Schwartz. 2003. « Reconstruction of Paleoclimates by Isotopic Analysis: What Can the Fossil Isotopic Record Tell Us About the Plant Life of Past Environments? » *Phytochemistry Reviews* 2 (1-2): 163-77. <https://doi.org/10.1023/B:PHYT.0000004260.40656.c0>.
- Kanai, Ryuzi, et Gerald E. Edwards. 1999. « The Biochemistry of C4 Photosynthesis ». In *C4 Plant Biology*, édité par Rowan F. Sage et Russell K. Monson, 49-87. Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-012614440-6/50004-5>.
- Kingston, John D. 2007. « Shifting Adaptive Landscapes: Progress and Challenges in Reconstructing Early Hominid Environments ». *American Journal of Physical Anthropology* 134 (S45): 20-58. <https://doi.org/10.1002/ajpa.20733>.
- Kingston, John D. 2011. « Stable Isotopic Analyses of Laetoli Fossil Herbivores ». In *Paleontology and Geology of Laetoli: Human Evolution in Context*, 293-328. Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology Series. Springer, Dordrecht. https://doi.org/10.1007/978-90-481-9956-3_15.
- Kingston, John D., Andrew Hill, et Bruno D. Marino. 1994. « Isotopic Evidence for Neogene Hominid Paleoenvironments in the Kenya Rift Valley ». *Science* 264 (5161): 955-59. <https://doi.org/10.1126/science.264.5161.955>.
- Klein, R. G. 2013. « Stable Carbon Isotopes and Human Evolution ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110 (26): 10470-72. <https://doi.org/10.1073/pnas.1307308110>.
- Koch, P. L. 1998. « Isotopic Reconstruction of Past Continental Environments ». *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 26: 573-613. <https://doi.org/10.1146/annurev.earth.26.1.573>.

- Koch, Paul L., Daniel C. Fisher, et David Dettman. 1989. « Oxygen Isotope Variation in the Tusks of Extinct Proboscideans: A Measure of Season of Death and Seasonality ». *Geology* 17 (6): 515. [https://doi.org/10.1130/0091-7613\(1989\)017<0515:OIVITT>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1130/0091-7613(1989)017<0515:OIVITT>2.3.CO;2).
- Kohn, M. J. 2010. « Carbon Isotope Compositions of Terrestrial C3 Plants as Indicators of (Paleo)Ecology and (Paleo)Climate ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107 (46): 19691-95. <https://doi.org/10.1073/pnas.1004933107>.
- Kohn, M. J., M. J. Schoeninger, et J. W. Valley. 1996. « Herbivore Tooth Oxygen Isotope Compositions: Effects of Diet and Physiology ». *Geochimica Et Cosmochimica Acta* 60 (20): 3889-96. [https://doi.org/10.1016/0016-7037\(96\)00248-7](https://doi.org/10.1016/0016-7037(96)00248-7).
- Kohn, Matthew J. 1996. « Predicting Animal $\Delta^{18}\text{O}$: Accounting for Diet and Physiological Adaptation ». *Geochimica et Cosmochimica Acta* 60 (23): 4811-29. [https://doi.org/10.1016/S0016-7037\(96\)00240-2](https://doi.org/10.1016/S0016-7037(96)00240-2).
- Leakey, Meave G., Craig S. Feibel, Raymond L. Bernor, John M. Harris, Thure E. Cerling, Kathlyn M. Stewart, Glenn W. Storr, Alan Walker, Lars Werdelin, et Alisa J. Winkler. 1996. « Lothagam: A Record of Faunal Change in the Late Miocene of East Africa ». *Journal of Vertebrate Paleontology* 16 (3): 556-70.
- Leakey, Meave G., Craig S. Feibel, Ian McDougall, Carol Ward, et Alan Walker. 1998. « New Specimens and Confirmation of an Early Age for *Australopithecus anamensis* ». *Nature* 393 (6680): 62-66. <https://doi.org/10.1038/29972>.
- Leakey, Meave G., Fred Spoor, Frank H. Brown, Patrick N. Gathogo, Christopher Kiarie, Louise N. Leakey, et Ian McDougall. 2001. « New Hominin Genus from Eastern Africa Shows Diverse Middle Pliocene Lineages ». *Nature* 410 (6827): 433. <https://doi.org/10.1038/35068500>.
- Lee-Thorp, Julia A., Judith C. Sealy, et Nikolaas J. van der Merwe. 1989. « Stable Carbon Isotope Ratio Differences Between Bone Collagen and Bone Apatite, and Their Relationship to Diet ». *Journal of Archaeological Science* 16 (6): 585-99. [https://doi.org/10.1016/0305-4403\(89\)90024-1](https://doi.org/10.1016/0305-4403(89)90024-1).
- Lee-Thorp, Julia, et Matt Sponheimer. 2006. « Contributions of Biogeochemistry to Understanding Hominin Dietary Ecology ». In *Yearbook of Physical Anthropology, Vol. 49 2006*, édité par S. Stinson, 49:131-48. New York: Wiley-Liss, Inc.

- Leslie, David E., Sally McBrearty, et Gideon Hartman. 2016. « A Middle Pleistocene Intense Monsoonal Episode from the Kapthurin Formation, Kenya: Stable Isotopic Evidence from Bovid Teeth and Pedogenic Carbonates ». *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 449 (mai): 27-40. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2016.02.010>.
- Levin, N. E., T. E. Cerling, B. H. Passey, J. M. Harris, et J. R. Ehleringer. 2006. « A Stable Isotope Aridity Index for Terrestrial Environments ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103 (30): 11201-5. <https://doi.org/10.1073/pnas.0604719103>.
- Levin, Naomi E., Francis H. Brown, Anna K. Behrensmeyer, René Bobe, et Thure E. Cerling. 2011. « Paleosol Carbonates from the Omo Group: Isotopic Records of Local and Regional Environmental Change in East Africa ». *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 307 (1): 75-89. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2011.04.026>.
- Levin, Naomi E., Yohannes Haile-Selassie, Stephen R. Frost, et Beverly Z. Saylor. 2015. « Dietary Change Among Hominins and Cercopithecids in Ethiopia During the Early Pliocene ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112 (40): 12304-9. <https://doi.org/10.1073/pnas.1424982112>.
- Levin, Naomi E., Jay Quade, Scott W. Simpson, Sileshi Semaw, et Michael Rogers. 2004. « Isotopic Evidence for Plio–Pleistocene Environmental Change at Gona, Ethiopia ». *Earth and Planetary Science Letters* 219 (1-2): 93-110. [https://doi.org/10.1016/S0012-821X\(03\)00707-6](https://doi.org/10.1016/S0012-821X(03)00707-6).
- Levin, Naomi E., Scott W. Simpson, Jay Quade, Thure E. Cerling, et Stephen R. Frost. 2008. « Herbivore Enamel Carbon Isotopic Composition and the Environmental Context of *Ardipithecus* at Gona, Ethiopia ». In *The Geology of Early Humans in the Horn of Africa*, édité par Jay Quade et Jonathan Guy Wynn, 215-34. Boulder, CO: Geological Society of America. <http://resolver.caltech.edu/CaltechAUTHORS:20150205-132905002>.
- Livingstone, D. A., et W. D. Clayton. 1980. « An Altitudinal Cline in Tropical African Grass Floras and Its Paleoecological Significance ». *Quaternary Research* 13 (3): 392-402. [https://doi.org/10.1016/0033-5894\(80\)90065-4](https://doi.org/10.1016/0033-5894(80)90065-4).
- Lloyd, J., M. I. Bird, L. Vellen, A. C. Miranda, E. M. Veenendaal, G. Djangbletey, H. S. Miranda, G. Cook, et G. D. Farquhar. 2008. « Contributions of Woody and Herbaceous Vegetation to Tropical Savanna Ecosystem Productivity: A Quasi-Global Estimate ». *Tree Physiology* 28 (3): 451-68. <https://doi.org/10.1093/treephys/28.3.451>.

- Longinelli, Antonio. 1984. « Oxygen Isotopes in Mammal Bone Phosphate: A New Tool for Paleohydrological and Paleoclimatological Research? » *Geochimica et Cosmochimica Acta* 48 (février): 385-90. [https://doi.org/10.1016/0016-7037\(84\)90259-X](https://doi.org/10.1016/0016-7037(84)90259-X).
- Luz, Boaz, Allison B. Cormie, et Henry P. Schwarcz. 1990. « Oxygen Isotope Variations in Phosphate of Deer Bones ». *Geochimica et Cosmochimica Acta* 54 (6): 1723-28. [https://doi.org/10.1016/0016-7037\(90\)90403-8](https://doi.org/10.1016/0016-7037(90)90403-8).
- Luz, Boaz, Yehoshua Kolodny, et Michal Horowitz. 1984. « Fractionation of Oxygen Isotopes Between Mammalian Bone-Phosphate and Environmental Drinking Water ». *Geochimica et Cosmochimica Acta* 48 (8): 1689-93. [https://doi.org/10.1016/0016-7037\(84\)90338-7](https://doi.org/10.1016/0016-7037(84)90338-7).
- Maslin, Mark A., Chris M. Brierley, Alice M. Milner, Susanne Shultz, Martin H. Trauth, et Katy E. Wilson. 2014. « East African Climate Pulses and Early Human Evolution ». *Quaternary Science Reviews* 101 (Supplement C): 1-17. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2014.06.012>.
- Maslin, Mark A., et Martin H. Trauth. 2009. « Plio-Pleistocene East African Pulsed Climate Variability and Its Influence on Early Human Evolution ». In *The First Humans – Origin and Early Evolution of the Genus Homo*, édité par Frederick E. Grine, John G. Fleagle, et Richard E. Leakey, 173-84. Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology. Springer, Dordrecht. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9980-9_15.
- Morgan, Michèle E., John D. Kingston, et Bruno D. Marino. 1994. « Carbon Isotopic Evidence for the Emergence of C4 Plants in the Neogene from Pakistan and Kenya ». *Nature* 367 (6459): 162. <https://doi.org/10.1038/367162a0>.
- Nier, Alfred O. 1950. « A Redetermination of the Relative Abundances of the Isotopes of Carbon, Nitrogen, Oxygen, Argon, and Potassium ». *Physical Review* 77 (6): 789-93. <https://doi.org/10.1103/PhysRev.77.789>.
- O’Leary, Marion H. 1981. « Carbon Isotope Fractionation in Plants ». *Phytochemistry* 20 (4): 553-67. [https://doi.org/10.1016/0031-9422\(81\)85134-5](https://doi.org/10.1016/0031-9422(81)85134-5).
- O’Leary, Marion H. 1988. « Carbon Isotopes in Photosynthesis ». *BioScience* 38 (5): 328-36. <https://doi.org/10.2307/1310735>.

- Park, R., et S. Epstein. 1960. « Carbon Isotope Fractionation During Photosynthesis ». *Geochimica et Cosmochimica Acta* 21 (1): 110-26. [https://doi.org/10.1016/S0016-7037\(60\)80006-3](https://doi.org/10.1016/S0016-7037(60)80006-3).
- Park, Roderic, et Samuel Epstein. 1961. « Metabolic Fractionation of C13 & C12 in Plants ». *Plant Physiology* 36 (2): 133-38. <https://doi.org/10.1104/pp.36.2.133>.
- Passey, B. H., N. E. Levin, T. E. Cerling, F. H. Brown, et J. M. Eiler. 2010. « High-Temperature Environments of Human Evolution in East Africa Based on Bond Ordering in Paleosol Carbonates ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107 (25): 11245-49. <https://doi.org/10.1073/pnas.1001824107>.
- Pearcy, R. W., et J. Ehleringer. 1984. « Comparative Ecophysiology of C3 and C4 Plants ». *Plant, Cell & Environment* 7 (1): 1-13. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1984.tb01194.x>.
- Peters, Charles R., et John C. Vogel. 2005. « Africa's Wild C4 Plant Foods and Possible Early Hominid Diets ». *Journal of Human Evolution* 48 (3): 219-36. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2004.11.003>.
- Piel, Clément. 2002. « Diffusion du CO2 dans le mésophylle des plantes à métabolisme C3 ». Université de Paris XI Orsay.
- Potts, R. 2007. « Environmental Hypotheses of Pliocene Human Evolution ». In *Hominin Environments in the East African Pliocene: An Assessment of the Faunal Evidence*, 25-49. Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology Series. Springer, Dordrecht. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-3098-7_2.
- Reed, K. E. 1997. « Early Hominid Evolution and Ecological Change Through the African Plio-Pleistocene ». *Journal of Human Evolution* 32 (2-3): 289-322. <https://doi.org/10.1006/jhev.1996.0106>.
- Reed, K. E., et S. M. Russak. 2009. « Tracking Ecological Change in Relation to the Emergence of *Homo* Near the Plio-Pleistocene Boundary ». In *The First Humans: Origin and Early Evolution of the Genus Homo*, édité par Frederick E. Grine, John G. Fleagle, et Richard E. Leakey. Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology Series. Dordrecht: Springer.
- Robinson, Joshua R., John Rowan, Christopher J. Campisano, Jonathan G. Wynn, et Kaye E. Reed. 2017. « Late Pliocene Environmental Change During the Transition from

- Australopithecus to *Homo* ». *Nature Ecology & Evolution* 1 (6): 0159. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0159>.
- Robinson, Joshua R., John Rowan, J. Tyler Faith, et John G. Fleagle. 2016. « Paleoenvironmental Change in the Late Middle Pleistocene–Holocene Kibish Formation, Southern Ethiopia: Evidence from Ungulate Isotopic Ecology ». *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 450 (Supplement C): 50-59. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2016.02.049>.
- Rowan, John, Ellis M. Locke, Joshua R. Robinson, Christopher J. Campisano, Jonathan G. Wynn, et Kaye E. Reed. 2016. « Fossil Giraffidae (Mammalia, Artiodactyla) from Lee Adoyta, Ledi-Geraru, and Late Pliocene Dietary Evolution in Giraffids from the Lower Awash Valley, Ethiopia ». *Journal of Mammalian Evolution* 24 (3): 359-71. <https://doi.org/10.1007/s10914-016-9343-z>.
- Sankaran, Mahesh, Niall P. Hanan, Robert J. Scholes, Jayashree Ratnam, David J. Augustine, Brian S. Cade, Jacques Gignoux, et al. 2005. « Determinants of Woody Cover in African Savannas ». *Nature* 438 (7069): 846-49. <https://doi.org/10.1038/nature04070>.
- Schoeninger, Margaret J. 1995. « Stable Isotope Studies in Human Evolution ». *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews* 4 (3): 83-98. <https://doi.org/10.1002/evan.1360040305>.
- Schoeninger, Margaret J. 2010. « Diet Reconstruction and Ecology Using Stable Isotope Ratios ». In *A Companion to Biological Anthropology*, édité par Clark Spencer Larsen, 445-64. Oxford, UK: Wiley-Blackwell. <https://doi.org/10.1002/9781444320039.ch25>.
- Schoeninger, Margaret J., Holly Reeser, et Kris Hallin. 2003. « Paleoenvironment of *Australopithecus anamensis* at Allia Bay, East Turkana, Kenya: Evidence from Mammalian Herbivore Enamel Stable Isotopes ». *Journal of Anthropological Archaeology, Bone Chemistry and Bioarchaeology*, 22 (3): 200-207. [https://doi.org/10.1016/S0278-4165\(03\)00034-5](https://doi.org/10.1016/S0278-4165(03)00034-5).
- Semaw, Sileshi, Scott W. Simpson, Jay Quade, Paul R. Renne, Robert F. Butler, William C. McIntosh, Naomi Levin, Manuel Dominguez-Rodrigo, et Michael J. Rogers. 2005. « Early Pliocene Hominids from Gona, Ethiopia ». *Nature* 433 (7023): 301-5. <https://doi.org/10.1038/nature03177>.
- Souron, Antoine. 2012. « Histoire évolutive du genre *Kolpochoerus* (Cetartiodactyla: Suidae) au Plio-Pléistocène en Afrique orientale ». Thèse de doctorat. Université de Poitiers.

- Sponheimer, M., et J. A. Lee-Thorp. 1999. « Oxygen Isotopes in Enamel Carbonate and Their Ecological Significance ». *Journal of Archaeological Science* 26 (6): 723-28. <https://doi.org/10.1006/jasc.1998.0388>.
- Sponheimer, Matt, Zeresenay Alemseged, Thure E. Cerling, Frederick E. Grine, William H. Kimbel, Meave G. Leakey, Julia A. Lee-Thorp, et al. 2013. « Isotopic Evidence of Early Hominin Diets ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110 (26): 10513-18. <https://doi.org/10.1073/pnas.1222579110>.
- Staver, A. Carla, Sally Archibald, et Simon Levin. 2011. « Tree Cover in Sub-Saharan Africa: Rainfall and Fire Constrain Forest and Savanna as Alternative Stable States ». *Ecology* 92 (5): 1063-72. <https://doi.org/10.1890/10-1684.1>.
- Sternberg, L. O., M. J. Deniro, et H. B. Johnson. 1984. « Isotope Ratios of Cellulose from Plants Having Different Photosynthetic Pathways ». *PLANT PHYSIOLOGY* 74 (3): 557-61. <https://doi.org/10.1104/pp.74.3.557>.
- Su, Denise F., Stanley H. Ambrose, David DeGusta, et Yohannes Haile-Selassie. 2009. « Paleoenvironment ». In *Ardipithecus Kadabba: Late Miocene Evidence from the Middle Awash, Ethiopia*, édité par Yohannes Haile-Selassie et Giday WoldeGabriel, University of California Press, 521-48. Berkeley and Los Angeles, California: University of California Press.
- Tatner, Paul. 1988. « A Model of the Natural Abundance of Oxygen-18 and Deuterium in the Body Water of Animals ». *Journal of Theoretical Biology* 133 (3): 267-80. [https://doi.org/10.1016/S0022-5193\(88\)80321-7](https://doi.org/10.1016/S0022-5193(88)80321-7).
- Uno, Kevin T., Pratigya J. Polissar, Kevin E. Jackson, et Peter B. deMenocal. 2016. « Neogene Biomarker Record of Vegetation Change in Eastern Africa ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113 (23): 6355-63. <https://doi.org/10.1073/pnas.1521267113>.
- Urey, Harold C. 1947. « The Thermodynamic Properties of Isotopic Substances ». *Journal of the Chemical Society (Resumed)* 0 (0): 562-81. <https://doi.org/10.1039/JR9470000562>.
- Wang, G, X Feng, J Han, L Zhou, W Tan, et F Su. 2008. « Paleovegetation Reconstruction Using $\Delta^{13}C$ of Soil Organic Matter ». *Biogeosciences* 5: 1325-37.
- Ward, Carol, Meave Leakey, et Alan Walker. 1999. « The New Hominid Species *Australopithecus anamensis* ». *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*

7 (6): 197-205. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1520-6505\(1999\)7:6<197::AID-EVAN4>3.0.CO;2-T](https://doi.org/10.1002/(SICI)1520-6505(1999)7:6<197::AID-EVAN4>3.0.CO;2-T).

West-Eberhard, Mary Jane, J. Andrew C. Smith, et Klaus Winter. 2011. « Photosynthesis, Reorganized ». *Science* 332 (6027): 311-12. <https://doi.org/10.1126/science.1205336>.

White, Tim D., Stanley H. Ambrose, Gen Suwa, Denise F. Su, David DeGusta, Raymond L. Bernor, Jean-Renaud Boisserie, et al. 2009a. « Macrovertebrate Paleontology and the Pliocene Habitat of *Ardipithecus ramidus* ». *Science* 326 (5949): 67-93. <https://doi.org/10.1126/science.1175822>.

White, Tim D., Berhane Asfaw, Yonas Beyene, Yohannes Haile-Selassie, C. Owen Lovejoy, Gen Suwa, et Giday WoldeGabriel. 2009b. « *Ardipithecus ramidus* and the Paleobiology of Early Hominids ». *Science* 326 (5949): 64-86. <https://doi.org/10.1126/science.1175802>.

White, Tim D., Giday WoldeGabriel, Berhane Asfaw, Stan Ambrose, Yonas Beyene, Raymond L. Bernor, Jean-Renaud Boisserie, et al. 2006. « Asa Issie, Aramis and the Origin of *Australopithecus* ». *Nature* 440 (7086): 883. <https://doi.org/10.1038/nature04629>.

WoldeGabriel, Giday, Stanley H. Ambrose, Doris Barboni, Raymonde Bonnefille, Laurent Bremond, Brian Currie, David DeGusta, et al. 2009. « The Geological, Isotopic, Botanical, Invertebrate, and Lower Vertebrate Surroundings of *Ardipithecus ramidus* ». *Science* 326 (5949): 65-65e5. <https://doi.org/10.1126/science.1175817>.

WoldeGabriel, Giday, Yohannes Haile-Selassie, Paul R. Renne, William K. Hart, Stanley H. Ambrose, Berhane Asfaw, Grant Heiken, et Tim White. 2001. « Geology and Palaeontology of the Late Miocene Middle Awash Valley, Afar Rift, Ethiopia ». *Nature* 412 (6843): 175. <https://doi.org/10.1038/35084058>.

WoldeGabriel, Giday, Tim D. White, Gen Suwa, Paul Renne, Jean de Heinzelin, William K. Hart, et Grant Heiken. 1994. « Ecological and Temporal Placement of Early Pliocene Hominids at Aramis, Ethiopia ». *Nature* 371 (6495): 330. <https://doi.org/10.1038/371330a0>.

Wynn, Jonathan G. 2000. « Paleosols, Stable Carbon Isotopes, and Paleoenvironmental Interpretation of Kanapoi, Northern Kenya ». *Journal of Human Evolution* 39 (4): 411-32. <https://doi.org/10.1006/jhev.2000.0431>.

- Wynn, Jonathan G., Zeresenay Alemseged, René Bobe, Denis Geraads, Denné Reed, et Diana C. Roman. 2006. « Geological and Palaeontological Context of a Pliocene Juvenile Hominin at Dikika, Ethiopia ». *Nature* 443 (7109): 332-36. <https://doi.org/10.1038/nature05048>.
- Wynn, Jonathan Guy. 2004. « Influence of Plio-Pleistocene Aridification on Human Evolution: Evidence from Paleosols of the Turkana Basin, Kenya ». *American Journal of Physical Anthropology* 123 (2): 106-18. <https://doi.org/10.1002/ajpa.10317>.
- Yurtsever, Y., et J. R. Gat. 1981. « Atmospheric Waters ». In *Stable Isotope Hydrology: Deuterium and Oxygen-18 in the Water Cycle*, édité par Joel Gat et R Gonfiantini, 1-6. Technical Reports Series No. 210. Vienna: International Atomic Energy Agency.
- Zazzo, Antoine, Hervé Bocherens, Michel Brunet, Alain Beuvilain, Daniel Billiou, Hassane Taisso Mackaye, Patrick Vignaud, et André Mariotti. 2000. « Herbivore Paleodiet and Paleoenvironmental Changes in Chad during the Pliocene Using Stable Isotope Ratios of Tooth Enamel Carbonate ». *Paleobiology* 26 (2): 294-309.

Annexe 1 : Base de données et fichiers de calcul

1. Base de données des valeurs ^{13}C et ^{18}O de l'émail dentaires des herbivores de la vallée de l'Awash et du bassin Omo-Turkana



Database_Awash
valley and Omo-Turk

2. Fichier de calcul des indices d'aridité pour la vallée de l'Awash et le bassin Omo-Turkana



Aridity
index_Enrichment E5

3. Fichier de calcul des valeurs de carbone de l'écosystème pour la vallée de l'Awash et le bassin Omo-Turkana



Ecosystem carbon
values.xlsx

Annexe 2 : Liste des membres géologiques inclus dans la base de données

Vallée de l'Awash	Catégorie d'âge
Kobo'o Tuff, Sifi Tuff (Adu-Asa), Sifi Tuff (Sangatole)	6.5 – 5.2
As Duma	5.2 – 4.6
GWMS, Segala Noumou, SKWB, Aramis	4.6 – 4.2
DHIM	4.4 – 3.9
BBM, Lower Woranso-Mille	3.8 – 3.6
BM, DD (Hadar), DDM (Dikika), Middle Woranso-Mille, Upper Woranso-Mille, SHM (Hadar), SHM (Dikika), SHT, SLM, UBM	3.6 – 3.2
KH-2	3.1 – 2.9
Gurumaha	2.8 – 2.7
Lee Adoyta	2.7 - 2.6
Gomboré I, Busidima (Hadar)	2.4 - 1.3
Garba IV	1.2
Gomboré II, Busidima (Asbole)	0.8-0.6
Basse vallée de l'Omo	Catégorie d'âge
Mursi	4.0
Shungura - B	3.4 – 3.0
Shungura – C	3.0 – 2.5
Shungura – D	2.5 – 2.4
Shungura – E, F, G	2.4 – 1.9
Shungura – L	1.4
Kibish 1, Kibish 3	0.2 – 0.1
Kibish 4	0.01
Bassin Turkana	Catégorie d'âge
Lower Nawata	7.4 - 6.5
Upper Nawata	6.5 – 5.2
Apak	5.2 – 4.3
Lonyumun (Koobi Fora), Kanapoi	4.3 – 4.0
Kataboi, Lokochot, Moiti	4.0 – 3.4
Allia Bay	4.0
Kaiyumung, Lower Lomekwi, Lower Tulu Bor	3.4 – 3.0
Middle Lomekwi, Upper Lomekwi, Upper Tulu Bor	3.0 – 2.5
Lokalalei	2.5 – 2.4
Kalochoro, Upper Burgi	2.4 – 1.9
Kaitio, KBS	1.9 – 1.5
Natoo, Okote	1.5 – 1.3
Nariokotome	1.3 – 0.8
Galana Boi	0.01

Annexe 3 : Liste d'articles inclus dans la base de données

Sources des données isotopiques de carbone et d'oxygène :

- Bedaso, Z.K. et al. 2010. «Paleoenvironmental reconstruction of the Asbole fauna (Busidima Formation, Afar, Ethiopia) using stable isotopes». *Geobios* vol. 43: 165-177. doi: 10.1016/j.geobios.2009.09.008
- Bedaso, Z.K. 2011. *Stable Isotope Studies of Paleoenvironment and Paleoclimate from Afar, Ethiopia*. Thèse de Doctorat (University of South Florida).
- Bedaso, Z.K. et al. 2013. «Dietary and paleoenvironmental reconstruction using stable isotopes of herbivore tooth enamel from middle Pliocene Dikika, Ethiopia: Implication for *Australopithecus afarensis* habitat and food resources». *Journal of Human Evolution* vol. 64: 21-38. doi: 10.1016/j.jhevol.2012.05.015
- Bibi, F. et al. 2013. « Ecological change in the lower Omo Valley around 2.8 Ma». *Biology letters* vol.9 (1): 20120890. doi: 10.1098/rsbl.2012.0890
- Bishop, L.C., A. Hill et J.D. Kingston. 1999. «Palaeoecology of Suidae from the Tugen Hills, Baringo, Kenya». Dans *Late Cenozoic Environments and Hominid Evolution: a tribute to Bill Bishop*. P. Andrews & P. Banham (Eds.). Geological Society, London, pp. 99-111. Repéré à : https://books.google.ca/books?id=yVF8EzWfX2EC&printsec=frontcover&source=gbs_ge_summary_r&cad=0#v=onepage&q&f=false
- Blumenthal, S.A. et al. 2017. «Aridity and hominin environments». ». *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* vol.114(28): 7331–7336. doi: 10.1073/pnas.1700597114
- Bocherens, H. et al. 1996. «Isotopic Biogeochemistry (13C, 18O) of Mammalian Enamel from African Pleistocene Hominid Sites». *PALAIOS* vol.11 (4):306-318. doi: 10.2307/3515241
- Boisserie, J.R. et al. 2005. «Diets of modern and late Miocene hippopotamids: Evidence from carbon isotope composition and micro-wear of tooth enamel». *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* vol. 221: 153-174. doi: 10.1016/j.palaeo.2005.02.010
- Boisserie, J.R. et al. 2014. «A New Species of *Nyanzachoerus* (Cetartiodactyla: Suidae) from the Late Miocene Toros-Ménalla, Chad, Central Africa». *PLoS ONE* vol.9(8): e103221. doi:10.1371/journal.pone.0103221
- Brachert, T.C. et al. 2010. «Stable isotope variation in tooth enamel from Neogene hippopotamids: monitor of meso and global climate and rift dynamics on the Albertine Rift,

- Uganda». *International Journal of Earth Sciences* vol. 99 (7): 1663-1675. doi: 10.1007/s00531-010-0518-1
- Braun, D.R. et al. 2010. «Early hominin diet included diverse terrestrial and aquatic animals 1.95 Ma in East Turkana, Kenya». *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* vol.107 (22): 10002-10007. doi: 10.1073/pnas.1002181107
- Cerling, T.E., J.M. Harris et M.G. Leakey. 1999. « Browsing and Grazing in Elephants: The Isotope Record of Modern and Fossil Proboscideans». *Oecologia* vol.120 (3):364-374. doi: 10.1007/s004420050869
- Cerling, T.E., J.M. Harris, M.G. Leakey et N. Mudida. 2003. «Stable isotope ecology of northern Kenya, with emphasis on the Turkana Basin». Dans *Lothagam: The Dawn of Humanity in Eastern Africa*. Leakey, M.G., Harris, J.M. (Eds.), Columbia University Press, New York, pp. 583-603.
- Cerling T.E. et al. 2011. «Diet of *Paranthropus boisei* in the early Pleistocene of East Africa». *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* vol.108 (23):9337-9341. doi: 10.1073/pnas.1104627108
- Cerling T.E. et al. 2013. «Diet of *Theropithecus* from 4 to 1 Ma in Kenya». *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* vol.110 (26):10507-10512. doi: 10.1073/pnas.1222571110
- Cerling T.E. et al. 2013. «Stable isotope-based diet reconstructions of Turkana Basin hominins». *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* vol.110 (26):10501-10506. doi: 10.1073/pnas.1222568110
- Cerling T.E. et al. 2015. «Dietary changes of large herbivores in the Turkana Basin, Kenya from 4 to 1 Ma». *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* vol.112 (37): 11467-11472. doi: 10.1073/pnas.1513075112
- Drapeau, M.S.M., et al. 2014. «The Omo Mursi Formation: A window into the East African Pliocene». *Journal of Human Evolution* vol.75: 64-79. doi: 10.1016/j.jhevol.2014.07.001
- Ericson, J.E., C.H. Sullivam et N.T. Boaz. 1981. «Diets of Pliocene mammals from Omo, Ethiopia, deduced from carbon isotopic ratios in tooth apatite». *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* vol.36 (1-2): 69-73. doi: 10.1016/0031-0182(81)90049-3
- Harris J.M. et T.E. Cerling. 2002. «Dietary adaptations of extant and Neogene African suids». *Journal of Zoology* vol.256 (1): 45–54.
- Harris, J.M., M.G. Leakey et T.E. Cerling. 2003. «Early Pliocene tetrapod remains from Kanapoi, Lake Turkana Basin, Kenya». Dans *Geology and Vertebrate Paleontology of the*

- Early Pliocene Site of Kanapoi, Northern Kenya (Contributions in Science 498)*. Harris, J.M., Leakey, M.G. (Eds.), Natural History Museum of Los Angeles County, Los Angeles, pp. 39-113.
- Harris, J.M. et al. 2008. «Stable isotope ecology of fossil hippopotamids from the Lake Turkana Basin of East Africa». *Journal of Zoology* vol.275: 323-331. doi: 10.1111/j.1469-7998.2008.00444.x
- Kingston, J.D. et T. Harrison. 2007. «Isotopic dietary reconstructions of Pliocene herbivores at Laetoli: Implications for early hominin paleoecology». *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* vol.243 (3-4):272-306. doi: 10.1016/j.palaeo.2006.08.002
- Kingston, J.D. 2011. «Stable isotopic analyses of Laetoli fossil herbivores». Dans: *Paleontology and Geology of Laetoli: Human Evolution in Context Volume 1: Geology, Geochronology, Paleocology and Paleoenvironment*. Harrison, T. (Ed.), Springer, New York, pp. 293-328.
- Lee-Thorp J. et al. 2012. «Isotopic evidence for an early shift to C4 resources by Pliocene hominins in Chad». *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* vol.109 (50):20369-20372. doi: 10.1073/pnas.1204209109
- Levin, N.E. 2008. *Isotopic Records of Plio-Pleistocene Climate and Environments in Eastern Africa*. Thèse de doctorat (University of Utah).
- Levin N.E. et al. 2008. «Herbivore enamel carbon isotopic composition and the environmental context of *Ardipithecus* at Gona, Ethiopia». *The Geology of Early Humans in the Horn of Africa*, Quade J & Wynn JG (éditeurs), Geological Society of America, Boulder, vol. 446, pp. 215-234.
- Levin, N.E. et al. 2015. «Dietary change among hominins and cercopithecids in Ethiopia during the early Pliocene». *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* vol. 112 (40): 12304–12309. doi: 10.1073/pnas.1424982112
- Lister, A.M. 2013. «The role of behaviour in adaptive morphological evolution of African proboscideans». *Nature* vol.500: 331-334. doi: 10.1038/nature12275
- Negash, E.W. et al. 2015. «Paleodietary reconstruction using stable isotopes and abundance analysis of bovids from the Shungura Formation of South Omo, Ethiopia». *Journal of Human Evolution* vol.88: 127-136. doi: 10.1016/j.jhevol.2015.07.009
- Plummer, T.W. et al. 2009. «Oldest Evidence of Toolmaking Hominins in a Grassland-Dominated Ecosystem». *PLoS One* vol.4 (9): e7199. doi: 10.1371/journal.pone.0007199
- Robinson, J.R. et al. 2016. «Paleoenvironmental change in the late Middle Pleistocene-Holocene Kibish Formation, southern Ethiopia: Evidence from Ungulate isotopic

- ecology». *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* vol.450: 50-59. doi: 10.1016/j.palaeo.2016.02.049
- Robinson, J.R. et al. 2017. «Late Pliocene environmental change during the transition from *Australopithecus* to *Homo*». *Nature Ecology and Evolution* vol.1(0159). doi: 10.1038/s41559-017-0159
- Roche, D. et al. 2013. «Stable isotope analyses of tooth enamel carbonate of large herbivores from the Tugen Hills deposits: Palaeoenvironmental context of the earliest Kenyan hominids». *Earth and Planetary Science Letters* vol.381: 39-51. doi: 10.1016/j.epsl.2013.08.021
- Rowan, J. et al. 2016. «Fossil Giraffidae (Mammalia, Artiodactyla) from Lee Adoyta, Ledi-Geraru, and Late Pliocene Dietary Evolution in Giraffids from the Lower Awash Valley, Ethiopia». *Journal of Mammalian Evolution*. doi: 10.1007/s10914-016-9343-z
- Schoeninger, M.J., J.W. Valley et J. Fournelle. 2003. «Isotopic alteration of mammalian tooth enamel». *International Journal of Osteoarchaeology* vol.13 (1-2): 11-19. doi: 10.1002/oa.653
- Semaw, S. et al. 2005. « Early Pliocene hominids from Gona, Ethiopia». *Nature* vol.433: 301-305. doi: 10.1038/nature03177
- Souron, A. 2012. *Histoire évolutive du genre Kolpochoerus (Cetartiodactyla : Suidae) au Pliocène en Afrique orientale*. Thèse de doctorat. (Université de Poitiers).
- Souron, A., M. Balasse, et J-R. Boisserie. 2012. «Intra-tooth isotopic profiles of canines from extant *Hippopotamus amphibius* and late Pliocene hippopotamids (Shungura Formation, Ethiopia): Insights into the seasonality of diet and climate». *Palaeogeography, Palaeoclimatology and Palaeoecology* 342-343: 97-110. doi: 10.1016/j.palaeo.2012.05.00
- Sponheimer, M. et al. 2013. «Isotopic evidence of early hominin diets». *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* vol.110 (26):10513-10518. doi: 10.1073/pnas.1222579110
- Uno, K.T. et al. 2011. «Late Miocene to Pliocene carbon isotope record of differential diet change among East African herbivores». *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* vol. 108 (16):6509-6514. doi: 10.1073/pnas.1018435108
- Uno, K.T. et al. 2016. «Neogene biomarker record of vegetation change in eastern Africa». *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* vol.113 (23):6355-6363. doi: 10.1073/pnas.1521267113

- Van der Merwe, N.J., F.T. Masao et M.K. Bamford. 2008. «Isotopic evidence for contrasting diets of early hominins *Homo habilis* and *Australopithecus boisei* of Tanzania». *South African Journal of Science* vol.104 (3-4): 153-155. ISSN: 1996-7489
- Van der Merwe, N.J. 2013. «Isotopic ecology of fossil fauna from Olduvai Gorge at ca 1.8 Ma, compared with modern fauna». *South African Journal of Science* vol.109(11/12): 1-14. doi: 10.1590/sajs.2013/20130105
- White, T.D. et al. 2009. «Macrovertebrate paleontology and the Pliocene habitat of *Ardipithecus ramidus*». *Science* 326(5949):67. doi: 10.1126/science.1175822
- Wynn J.G. et al. 2013. «Diet of *Australopithecus afarensis* from the Pliocene Hadar Formation, Ethiopia». *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* vol.110 (26):10495-10500. doi: 10.1073/pnas.1222559110
- Wynn, J.G. et al. 2016. «Dietary flexibility of *Australopithecus afarensis* in the face of paleoecological change during the middle Pliocene: Faunal evidence from Hadar, Ethiopia». *Journal of Human Evolution* vol.99: 93-106. doi: 10.1016/j.jhevol.2016.08.002
- Zazzo, A. et al. 2000. «Herbivore Paleodiet and Paleoenvironmental Changes in Chad during the Pliocene Using Stable Isotope Ratios of Tooth Enamel Carbonate». *Paleobiology* vol.26 (2): 294-309. doi: 10.1666/0094-8373(2000)026<0294:HPAPCI>2.0.CO;2

Sources des proportions fauniques :

- Alemseged, Z., R. Bobe et D. Geraads. 2007. «Comparability of fossil data and its significance for the interpretation of hominin environments: A case study in the lower Omo Valley, Ethiopia». Dans *Hominin Environments in the East African Pliocene: An Assessment of the Faunal Evidence*. Bobe, R., Alemseged, Z. et Behrensmeyer, A.K. (Editeurs), Springer, pp.354.
- Bedaso, Z.K. 2011. *Stable Isotope Studies of Paleoenvironment and Paleoclimate from Afar, Ethiopia*. Thèse de Doctorat (University of South Florida).
- Bedaso, Z.K. et al. 2013. «Dietary and paleoenvironmental reconstruction using stable isotopes of herbivore tooth enamel from middle Pliocene Dikika, Ethiopia: Implication for *Australopithecus afarensis* habitat and food resources». *Journal of Human Evolution* vol. 64: 21-38. doi: 10.1016/j.jhevol.2012.05.015

- Bishop, L. 2011. «Suidae». Dans *Paleontology and Geology of Laetoli: Human Evolution in Context. Volume 2: Fossil Hominins and the Associated Fauna*. T. Harrison (Editeur), Springer, p 327-337.
- Bobé, R. et A.K. Behrensmeyer. 2004. «The expansion of grassland ecosystems in Africa in relation to mammalian evolution and the origin of the genus *Homo*». *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* vol.207(3-4): 399– 420. doi : 10.1016/j.palaeo.2003.09.033
- Campisano, C.J. 2007. *Tephrostratigraphy and Hominin Paleoenvironments of the Hadar Formation, Afar Depression, Ethiopia*. Thèse de Doctorat (State University of New Jersey).
- Dominguez-Rodrigo, M. et E. Organista. 2007. «Natural background bone assemblages and their ravaging stages in Olduvai Bed I». Dans *Dans Deconstructing Olduvai: A Taphonomic Study of the Bed I Sites*. Dominguez-Rodrigo, M., Egido, R.B. et Egeland, C.P. (Editeurs). Springer, p. 201-215.
- Drapeau, M.S.M., et al. 2014. «The Omo Mursi Formation: A window into the East African Pliocene». *Journal of Human Evolution* vol.75: 64-79. doi: 10.1016/j.jhevol.2014.07.001
- Egeland, C.P. 2007. *Zooarchaeological and Taphonomic Perspectives on Hominid and Carnivore Interactions at Olduvai Gorge, Tanzania*. Thèse de Doctorat (Indiana University).
- Egeland, C.P. 2007. «Zooarchaeology and taphonomy of the DK Site». *Dans Deconstructing Olduvai: A Taphonomic Study of the Bed I Sites*. Dominguez-Rodrigo, M., Egido, R.B. et Egeland, C.P. (Editeurs). Springer, p. 253-268.
- Fara, E. et al. 2005. «Pliocene large-mammal assemblages from northern Chad: sampling and ecological structure». *Naturwissenschaften* vol.92(11): 537-541. doi: 10.1007/s00114-005-0041-6
- Fernandez, M.H. et E.S. Vrba. 2006. «Plio-Pleistocene climatic change in the Turkana Basin (East Africa): Evidence from large mammal faunas». *Journal of Human Evolution* vol.50(6): 595-626. doi:10.1016/j.jhevol.2005.11.004
- Gallotti, R. et al. 2010. « The Early Middle Pleistocene Site of Gombore II (Melka Kunture, Upper Awash, Ethiopia) and the Issue of Acheulean Bifacial Shaping Strategies». *African Archaeological Review* vol.27(4): 291-322. doi: 10.1007/s10437-010-9083-z
- Gentry, A.W. 2011. «Bovidae». Dans *Paleontology and Geology of Laetoli: Human Evolution in Context. Volume 2: Fossil Hominins and the Associated Fauna*. T. Harrison (Editeur), Springer, p 363-465.

- Hagemann, S.I. 2010. *Paleoecology and Taphonomy of a Hominid-Bearing Site: Locality 261-1, Allia Bay, Kenya*. Mémoire de maîtrise (Rutgers University).
- Haile-Selassie, Y. et al. 2009. «New Hominid Fossils From Woranso-Mille (Central Afar, Ethiopia) and Taxonomy of Early Australopithecus». *American Journal of Physical Anthropology* vol.141(3): 406-417. doi: 10.1002/ajpa.21159
- Hakala, S.E. 2009. *Distribution of Mammalian Fauna during the Early Pliocene of the Koobi For a Formation, East Turkana, Kenya*. Mémoire de maîtrise (Georgia College).
- Harris, J.M., F.H. Brown et M.G. Leakey. 1998. «Paleoenvironmental Implications». Dans *Stratigraphy and Paleontology of Pliocene and Pleistocene Localities West of Lake Turkana, Kenya (Contribution in Science 399)*. Natural History Museum of Los Angeles County, Los Angeles, pp.128
- Harris, J.M., M.G. Leakey et T.E. Cerling. 2003. «Early Pliocene tetrapod remains from Kanapoi, Lake Turkana Basin, Kenya». Dans *Geology and Vertebrate Paleontology of the Early Pliocene Site of Kanapoi, Northern Kenya (Contributions in Science 498)*. Harris, J.M., Leakey, M.G. (Editeurs), Natural History Museum of Los Angeles County, Los Angeles, pp. 39-113.
- Harrison, T. 2011. «Introduction: The Laetoli Hominins and Associated Fauna». Dans *Paleontology and Geology of Laetoli: Human Evolution in Context. Volume 2: Fossil Hominins and the Associated Fauna*. T. Harrison (Editeur), Springer, pp. 600.
- Leakey, Mary D. 1971. *Olduvai Gorge. Vol. 3, Excavations in Beds I and II, 1960-63*. Cambridge University Press, 1971.
- Pickford, M., B. Senut & D. Hadoto. 1993. *Geology and Palaeobiology of the Albertine Rift Valley, Uganda-Zaire*. Vol. I: Geology. CIFEG Publ. occas. 24: 1-190.
- Potts, R. 1988. «Paleocommunities and Environments of Olduvai». Dans *Early Hominid Activities at Olduvai*. R. Potts (Editeur), Aldine de Gruyter, New York, pp. 153-202.
- Robinson, J.R. et al. 2016. «Paleoenvironmental change in the late Middle Pleistocene–Holocene Kibish Formation, southern Ethiopia: Evidence from ungulate isotopic ecology». *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* vol.450: 50–59. doi: 10.1016/j.palaeo.2016.02.049
- Robinson, J.R. et al. 2017. «Late Pliocene environmental change during the transition from Australopithecus to Homo». *Nature Ecology and Evolution* vol.1(0159). doi: 10.1038/s41559-017-0159

- Su, D.F. et al. 2009. «Paleoenvironment». Dans *Ardipithecus Kadabba : Late Miocene Evidence from the Middle Awash, Ethiopia*. Haile-Selassie, Y. et WoldeGabriel, G. (Editeurs), University of California Press, California, p.521-548.
- Su, D.F. 2011. «Large Mammal Evidence for the Paleoenvironment of the Upper Laetolil and Upper Ndolanya Beds of Laetoli, Tanzania». Dans *Paleontology and Geology of Laetoli: Human Evolution in Context. Volume 1: Fossil Hominins and the Associated Fauna*. T. Harrison (Editeur), Springer, pp. 401.
- Urbanek, C. et al. 2004. «Faunal Description of the Mount Galili Formation, Southern Afar Depression, Ethiopia – A Preliminary Report». *Reports of the Institute of Geology and Paleontology of the Karl Franzens University* vol. 9: 414-416.