



Available online at www.sciencedirect.com



C. R. Palevol 2 (2003) 675–684



Paléontologie humaine et préhistoire

Faunes et paléoenvironnements des principaux sites archéologiques plio-pléistocènes de la formation de Nachukui (Ouest-Turkana, Kenya)^s

Jean-Philip Brugal ^a, Hélène Roche ^b, Mzalendo Kibunjia ^c

^a CNRS, UMR 6636, Maison méditerranéenne des sciences de l'Homme, BP 647, 13094, Aix-en-Provence, France

^b CNRS, UMR 7055, Maison de l'archéologie et de l'ethnologie (03), 21 allée de l'Université, 92023, Nanterre, France

^c National Museums of Kenya, P.O. Box 40658, Nairobi, Kenya

Reçu le 5 mai 2003 ; accepté après révision le 23 septembre 2003

Présenté par Yves Coppens

Résumé

La formation de Nachukui fait actuellement l'objet de recherches archéologiques, en particulier dans les membres Kalochoro (2,35–1.9 Ma) et Kaitio (1,9–1,65 Ma). Six sites archéologiques majeurs ont été fouillés, qui ont livré de nombreux restes de vertébrés découverts in situ ou à la périphérie immédiate des sites. La diversité spécifique propre à chaque site est précisée, et la découverte de nouvelles espèces augmente notre documentation pour chacun des membres. Les paléoenvironnements sont décrits et une évolution des communautés animales est proposée, qui met l'accent sur la diversité des biotopes exploités par les Hominidés et montre une tendance vers une plus grande humidité entre les deux membres. *Pour citer cet article : J.-P. Brugal et al., C.R. Palevol 2 (2003).*

© 2003 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Abstract

Faunas and paleoenvironments from main archaeological Plio-Pleistocene sites of the Nachukui Formation (West Turkana, Kenya). The Nachukui Formation is currently under archaeological investigation, especially within the Kalochoro (2.35 – 1.9 Myr) and Kaitio (1.9 – 1.65 Myr) Members. Six main archaeological sites have been excavated from this time period, which yield rich vertebrate faunas collected in situ or in close vicinity to the site. Paleontological studies help to precise the specific diversity for each site and increase our documentation for each Member with the discovery of new taxa. They allow to provide new informations about the biotope diversities exploited by Hominids and show a climatic tendency towards more humid environment between the Members. *To cite this article: J.-P. Brugal et al., C.R. Palevol 2 (2003).*

© 2003 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Mots clés : vertébrés ; Plio-Pléistocène ; Ouest-Turkana ; Kenya ; paléoenvironnements

Keywords: vertebrates; Plio-Pleistocene; West Turkana; Kenya; paleoenvironments

Adresse e-mail : brugal@msh.univ-aix.fr (J.-P. Brugal).

© 2003 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.

doi:10.1016/j.crpv.2003.09.028

Abridged English version

1. Introduction

The Plio-Pleistocene Formation of Nachukui (West Turkana, Kenya) is well known through several recent important palaeontological, palaeanthropological and archaeological discoveries (see [15,17] and references therein). This formation is part of the sequences developed in the geologic basin of Turkana, known as Omo Group. Its thickness is around 730 m, divided into eight members, covering a chronologic range from > 4 Myr to 0.7 Myr, dated mainly by tephrochronology [3,9]. The sedimentary history is punctuated with lacustrine, fluvial and continental deposits [4]. A main paper provides insights into the stratigraphy and palaeontology of this formation, with nearly 90 mammals species described, coming from combined localities for each member [11].

A research program (*West Turkana Archaeological Project*), directed by H. Roche and M. Kibunjia, aims to excavate Plio-Pleistocene prehistoric sites through the stratigraphic sequence, in order to get a better understanding of technical and subsistence behavioral capabilities of ancient hominids through an evolutive approach, as well as to reconstruct paleoenvironments [2].

2. Sites and materials

So far, six prehistoric sites have been extensively excavated from the Kalocho Member dated between 2.35–1.90 Myr (Lokalalei – LA – 1 and LA2C) and from the Kaitio Member dated between 1.9–1.65 Myr (Kokiselei – KS – 1 and 5, Naiyena Engol – NY – 1 and 2). This time period, covering 700 Kyr, is preceded by a first global cooling around 2.5–2.4 Myr, and goes with a major faunal turnover-pulse and the development of savannah [2,19,20]. Other important climatic shifts seem to occur between 1.8–1.6 Myr [14]. Around 2 Myr, the Turkana Basin also shows a major hydrogeographic change, shifting from a dominant fluvial system (paleo-Omo) to a lacustrine one [4]. For the time period considered, Hominidae specific diversity is high: end of ‘gracile’ australopithecines (e.g., *A. gahri* in Ethiopia), development of robust australopithecines, first representatives of the genus *Homo* (*rudolfensis*, *habilis*), and ultimately first appearance of the *H. erectus-ergaster* clade. This period is obviously a complex one, with major climatic and paleoenvironmental events, combined with spectacular evolutive processes.

The Pre-Oldowan sites from Lokalalei, dated at 2.34 ± 0.05 Ma [16] (approximately 0.1 Myr younger for LA2C, according to an estimate proposed by Brown and Gathogo [6]), found in alluvial deposits, are among the oldest testimonies of stone knapping by hominids, and already imply high cognitive abilities for LA2C site [16,17]. The Oldowan Kokiselei and Naiyena Engol sites, dated 1.7 ± 0.1 Myr, are located in different lacustrine (deltaic, dunes) environments [17]. The large vertebrate specimens come from the excavated areas and/or from the same stratigraphic horizon close to the archeological sites. All bone and teeth fragments have been collected, in order to access a complete fossil record allowing both, paleoenvironment interpretations and taphonomic studies; zooarchaeologic analyses are only based on the bone assemblages coming from the archaeological sites. The fossil materials are represented by cranial and dental pieces, which are the most suitable elements for taxonomic determination (generic and/or specific). Post-cranial elements have more limited identification potential, at family or tribe (Bovids) level; nevertheless, they can be sorted into size classes. Except for the Naiyena Engol sites, skull or horn-cores are infrequent, while the isolated teeth and fragmented long bones are common.

3. The faunal assemblages

Fossil vertebrate lists are given for the six sites, respectively for the Herbivores (Proboscidiens, Artiodactyles, Perissodactyles) and Rodents, Leporids, Carnivores and Primates (Tables 1 et 2); a third one for Pisces, Amphibians, Reptiles and Aves (Table 3). Moreover, we have added the global species list for each Member [1 : Table 4], which represents material coming from three localities in Kalocho and from seven localities in Kaitio. Comparative analysis allows to suggest a total of 43 species in the Kalocho Member, of which 10 are new, and 65 species in Kaitio, of which 17 are new. KS5 and LA2C sites have the least species diversity (respectively 9 and 15 taxa) when the other sites yield more than 20 species each.

The new species mainly concern fishes (*Polypterus*), Geochelonid and *Trionyx* sp., *Struthio* sp. (egg fragments), cf. *Lepus* sp., Murids and *Hystrix* sp. of large size. Isolated hominid teeth are reported from KS1 (*A. boisei*) and from NY1 with one tooth attributed to *H. aff. ergaster* [6,15]. The genus *Thero-*

pithecus is found at LA1 (closed to *T. brumpti*) and KS1 (*T. oswaldi*). Small monkeys are found at LA1 (Colobinae) and a mandible of a new species of *Cercopithecus* comes from NY2. Among the carnivores, we reported the genus *Panthera*, *Megantereon whitei*, *Herpestes ichneumon* and *Canis* aff. *africanus*. Among herbivores, we found *Ceratotherium praecox* (LA2C) and *Giraffa* sp., larger than *G. jumae* from NY2. A skull specimen of a male *Aepyceros* has a slender horn-core (aff. *A. shunguruae*), associated with other larger horn-cores closer to the recent species (NY1). The genus *Connochaetes* (LA1) and Hippotragini (LA2C) are first reported in the Kalochoro Member.

4. Paleoenvironmental reconstruction

The faunal associations yield informations on the nature of the deposits and taphonomy, and on the biotope variabilities. The frequency of species or taxonomic groups has been estimated (preliminary quantification) and is confronted with the global faunal list by Member. The eco-ethologic features of fossil species are largely based on modern studies [8,12,13], and also combine four environmental factors, such as importance of water, open zone, closed and ecoton habitats.

Species diversity is higher in Kaitio than in Kalochoro with more representative of Hippopotamid, Suid and Alcelaphini in Kaitio. This could be related to sedimentary environments. Lacustrine deposits (deltaic, lagunar, littoral border) would favor fossilisation and preservation of vertebrates remains, better than would fluvial deposits (floodplain, secondary channel). Bovids are the most abundant in number of taxa and number of remains. Overall bone assemblages from Kaitio present a higher biomass, which suggests wetter environments. That this member is the thickest and also the shortest in duration of the Nachukui Formation, implying a higher rate of sedimentation (e. 0.7 mm/yr against 0.2 mm/yr for Kalochoro) should be pointed out.

There are no large differences between LA1 and LA2C faunal assemblages. The presence of Antilopini, Aepycerotini, Alcelaphini and Cercopithecidae seems to correspond to more diverse habitats at LA1, probably located in a floodplain, when LA2C could be situated in a secondary less wooded channel. The Kaitio sites are more diverse faunally, although they are all located in lacustrine deposits. This wet compo-

nent is less expressed for KS5, which corresponds to a restricted biotope. By contrast, NY1 could represent the most diversified habitats, located on a lake margin with the existence of wooded patches; this last point is even evidenced at NY2 with species such as elephant and giraffe (absent in other sites), two species of Reduncini and the presence of *Cercopithecus*. The Kokiselei sites have less aquatic elements (fish, chelonian, crocodile and hippopotam), associated with relatively more open area species, in agreement with their peripheric position to the proto-lake Turkana. Overall, the Tragelaphini and Reduncini are the most abundant and suggest the systematic presence of wooded zones, probably denser than what is recorded for the Lokalalei sites. According to this different faunal associations, the relative dryness for ante-1.9-Myr sites is confirmed, as it has been previously noted with wet grassland in Kalochoro and predominance of woodland in Kaitio [11]. These observations also confirm the importance of depositional factors in the faunal compositions, as well as the importance of hydrography due to local tectonic activity.

5. Conclusions

The study of fossil vertebrates associations of new Plio-Pleistocene archaeological sites from the Nachukui formation (Kalochoro and Kaitio Mb.) renew our documentation with the presence of unreported species (ex. *Megantereon* (KS1), Viverridae (KS5), *Cercopithecus* (NY2), etc.) and add precisions about paleoenvironmental variability for a given time period within a limited area. They also inform us about the habitat ranges exploited by ancient hominids. For instance, the sites from Kaitio are relatively different, from larger wooded biotopes close to water (NY) to more open environment (KS). Indeed, site-analysis approach brings to light more complex paleoecological realms over a shorter time period. Questions about the relationship between lithic assemblages and several hominid species are also raised. Two preliminary hypotheses can be suggested: (1) the same group of tool-makers/species were exploiting several different ecological habitats, proving a high adaptive capability or, (2) several groups (species?) of tool-makers would be living in more restricted habitats, with reduced mobility. A common feature concerns however the preference for wooden habitat, not very far from water,

which offers sheltered areas (trees) and less inter-specific carnivore competition [1]. These potential explanations bring up very different evolutive, social and economic implications which need to be tested through complete integrated studies.

1. Introduction

La formation sédimentaire de Nachukui est localisée dans la région ouest du lac Turkana, dans le rift Est-Africain, au nord du Kenya. Cette formation d'âge Plio-Pléistocène fait partie d'un ensemble de séries qui se complètent et se sont formées dans le grand bassin sédimentaire du Turkana depuis plus de 8 Ma (millions d'années) : formation de Koobi Fora à l'est du lac, formations de Lothagam, Ekora et Kanapoi au sud, et formations de Shungura, Usno, et Mursi dans la vallée de l'Omo au nord (Ethiopie). Ces ensembles sont bien connus pour leur riche documentation paléontologique, paléoanthropologique et archéologique voir ([15,17] et références incluses).

La formation de Nachukui présente une épaisseur cumulée de près de 730 m, couvrant une période de temps d'environ 4 Ma. Elle s'appuie sur les escarpements du Murua Rith et du Labur et se développe entre 35°50'E et 4°N, formant une longue bande de près de 800 km² dans la région nord de la rive orientale du lac. Elle est formée de dépôts lacustres, fluviaux et continentaux; elle a été divisée en huit membres, limités notamment par des horizons de cendres volcaniques bien datés et/ou caractérisés par leurs compositions géochimiques, permettant l'obtention d'une échelle géochronologique fiable [3,4,9,10]. La formation est ainsi calée depuis le membre Lonyumum, à plus de 4 Ma, jusqu'au sommet du membre Nariokotome, daté de 0,7 Ma. La description de près de 90 espèces fossiles de mammifères provenant de ces affleurements a donné lieu à une première synthèse sur l'évolution des faunes et des paléoenvironnements selon chaque membre, à partir d'échantillons cumulés, provenant de plusieurs localités fossilifères [11].

Le programme développé par le *West Turkana Archaeological Project* (responsables : H. Roche et M. Kibunjia) est centré sur la fouille de sites archéologiques, plus limités dans l'espace et mieux calés dans le temps, et livrant des informations précieuses sur le développement des activités techno-

économiques des premiers hominidés [16,17]. Ce travail permet non seulement de compléter les listes d'associations de grands mammifères, grâce à la découverte de taxons – nouveaux ou non – signalés pour une période donnée, mais aussi d'aborder de manière relativement synchrone la diversité des habitats exploités par les hominidés, démontrant alors leurs capacités adaptatives de subsistance.

2. Présentation des sites et du matériel

Les sites archéologiques concernés par cette note sont au nombre de six, répartis dans trois complexes différents. Il s'agit des sites de Lokalalei (LA) 1 et 2C inclus dans le Membre Kalochoro (épaisseur : 72 m), daté entre 2,35 et 1,90 Ma, et de Kokiselei (KS) 1 et 5, et Naiyena Engol (NY) 1 et 2, issus du membre Kaitio (épaisseur : 169 m) daté entre 1,90 et 1,65 Ma. Cette période, qui couvre 700 000 ans, est importante, tant du point de vue paléoclimatique que paléoanthropologique. Elle est précédée par le premier grand refroidissement enregistré au niveau global vers 2,5–2,4 Ma, et est synchrone de changements biotiques (*turnover-pulse*) dans les faunes d'Eurasie ou d'Afrique [19,20], qui s'accompagnent notamment d'un développement de pollens d'herbacés (savane) [2]. D'autres changements climatiques interviennent entre 1,8 Ma et 1,6 Ma, marquant une période d'instabilité [14]. De plus, dans le bassin du Turkana, nous assistons à un changement hydrogéographique autour de 2 Ma, passant d'un système fluvial (paléo-Omo) à un système à dominance lacustre [4]. Rappelons que les membres Kalochoro et Kaitio sont corrélés aux membres F à J de Shungura, aux membres Upper Burgi et à une partie de KBS à Koobi Fora [3,9].

Enfin, à cette même période correspond la diversité spécifique la plus élevée des Hominidae, avec les derniers australopithèques graciles (tel *A. gahri* en Ethiopie), le développement des australopithèques robustes, les premiers représentants du genre *Homo* (*rudolfensis*, *habilis*), ainsi que la toute première apparition du groupe *H. ergaster-erectus* [7]. Plusieurs dents appartenant à deux genres différents ont été découvertes dans les sites de Kokiselei 1 et Naiyena Engol 1 [5,15]. Il s'agit donc d'une période complexe, permettant de confronter d'importants événements climatiques et paléoenvironnementaux avec des processus évolutifs majeurs.

Les ensembles lithiques des sites pré-oldowayens de Lokalalei sont parmi les plus anciens témoignages d'une activité de taille des roches dures qui renvoient (notamment à LA2C) à des capacités techniques déjà élaborées. Ils sont proches stratigraphiquement et géographiquement, localisés à la base du membre Kalochoro, avec un âge estimé à $2,34 \pm 0,05$ Ma [16,17] (ou 0.1 Ma plus jeune pour Lokalalei 2C, selon l'estimation proposée par Brown et Gathogo [6]), et situés dans des séquences sédimentaires alluviales (argile et limons). Les complexes oldowayens de Kokiselei et Naiyena Engol se trouvent dans la même partie du membre Kaitio, et peuvent être considérés comme sub-synchrones, avec un âge estimé de $1,7 \pm 0,1$ Ma [17]. Les deux sites de Kokiselei 1 et 5 sont proches l'un de l'autre (300 m) et distants de 6,5 km des sites de Naiyena Engol (distance entre NY1 et NY2, environ 3 km). Les environnements sédimentaires correspondent à des marges lacustres (sables fins et argiles), deltaïques ou dunaires (NY) ou proches de petit cours d'eau alimentant le lac (KS) [17].

Ces sites livrent des outillages lithiques associés à des restes fossiles de petits et grands vertébrés. Les restes osseux, déterminables ou non, proviennent de la fouille ou de collectes systématiques de surface sur des zones fouillées ou dans leur proximité. Ces ensembles permettent de réaliser non seulement des études paléontologiques mais également des analyses taphonomiques et archéozoologiques. Par ailleurs, une prospection de la même séquence stratigraphique, effectuée dans un rayon d'une centaine de mètres autour des sites, a permis de recueillir des restes fossiles identifiables, qui donnent une image plus complète des associations fauniques et des paléoenvironnements au moment de la formation de chaque site archéologique. Les restes fossiles sont représentés par diverses parties du squelette, les vestiges dentaires et crâniens autorisant des déterminations relativement précises (au niveau générique et spécifique), alors que les éléments osseux des membres restent plus délicats à rapporter à un taxon précis, limitant l'identification au niveau familial ou tribal (Bovidae) ; il est cependant possible de rapporter les os des bovidés à des classes de taille. À l'exception des sites de Naiyena Engol, la présence de chevilles osseuses ou de crânes est peu documentée, alors que les dents isolées, ou fragments de mandibules, restent souvent le matériel le plus abondant autorisant des diagnoses taxonomiques.

3. Les associations fauniques

Les listes de vertébrés provenant des différents sites archéologiques et des niveaux stratigraphiques proches sont regroupées dans deux tableaux : les Herbivores (Proboscidiens, Artiodactyles, Perissodactyles, [Tableau 1](#)), et les Carnivores, Rongeurs, Lagomorphes et Primates ([Tableau 2](#)). Un troisième tableau concerne les Poissons, Amphibiens, Reptiles et Oiseaux ([Tableau 3](#)). Nous y avons adjoint la liste des espèces reconnues antérieurement dans des localités différentes [1 : tabl. 4] et désignant des associations cumulées : $n = 3$ localités pour le membre Kalochoro et $n = 7$ pour le membre Kaitio. Une comparaison raisonnée (éliminant les indéterminés et parfois les classes de taille) permet de proposer un total de 43 espèces, dont 10 nouvelles pour Kalochoro, et de 65 espèces dont 18 nouvelles pour Kaitio. Les nouveaux taxons sont mentionnés ci-après. Les sites de KS5 et LA2C sont les plus réduits en diversité spécifique (respectivement 9 et 15 taxons), alors que les autres sites livrent un peu plus d'une vingtaine d'espèces. On notera enfin que ce sont ces mêmes sites archéologiques, par ailleurs d'une faible étendue pour ce qui concerne LA2C, qui ont livré des ensembles lithiques riches en nombreux remontages lithiques [16,18].

3.1. Microfaune

Outre des restes d'amphibiens indéterminés (NY1) et de nombreux restes de poissons, dont *Polypterus* et des Claridae, fréquents dans les horizons lacustres de Kaitio (KS et NY), au moins deux espèces de chéloniens sont signalées : Géochélonidés pour Lokalalei, mais aussi *Trionyx* sp. à NY1. Des fragments de coquilles d'autruche ont été retrouvés dans les deux sites de Lokalalei, mais aussi à Naiyena Engol 1. Pour la première fois, des restes de lagomorphes sont présents dans les deux membres (cf. *Lepus* sp.). Un Muridae de petite taille (KS5 et NY1) et du porc-épic (LA2 et KS1) complètent les rongeurs ; *Hystrix* sp. indéterminé désigne une espèce de plus grande taille que l'actuelle, proche des spécimens de Koobi Fora ou d'Olduvai.

3.2. Primates

Des dents isolées d'Hominidae proviennent respectivement de KS1 (*A. boisei*) et de NY1, avec une dent

Tableau 1

Liste des Herbivores des sites archéologiques des membres Kalocho et Kaitio (Nachukui, Ouest-Turkana) ; données jusqu'en 1999 inclus. Comparaison avec l'ensemble des espèces des membres [11 (Tableau 4)].

List of the Herbivores from the archaeological sites of Kalocho and Kaitio Members (Nachukui, West Turkana; data collected up to 1999 (included). Comparison with all the species from the Members [11 (Table 4)]

Liste des Taxons			Kalocho Mb.	LA1	LA2C	Kaitio Mb.	KS 1	KS 5	NY 1	NY 2	
Proboscidiens	<i>Elephas recki</i> ssp.	–	+shungurensis	+		+ileretensis				+	
	<i>Deinotherium bozasi</i>	–	+			+	+		+		
	<i>Loxodonta</i> sp.	–				+					
Hippopotamidae	cf. <i>Hippopotamus</i>	–		+	+	+aethiopicus	+		+		
	<i>Hippopotamus gorgops</i>	–				+				+	
	<i>Hexaprotodon</i> sp.	–	+protamphibius			+karumensis					
Suidae	indét.	–		+						+	
	<i>Notochoerus scotti</i>	–	+	+	+	+				+	
	<i>Kolpochoerus</i> cf. <i>limnetes</i>	–	+limnetes	+	+limnetes	+	+		+		
	<i>Metridiochoerus andrewsi</i>	–	+			+	+cf.		+cf.		
	<i>Metridiochoerus hopwoodi</i>	–				+					
	<i>Metridiochoerus modestus</i>	–				+					
	<i>Metridiochoerus compactus</i>	–				+					
	<i>Potamochoerus porcus</i>	–				+					
Rhinocerotidae	indét.	–		+							
	<i>Ceratotherium</i> sp.	–			+praecox	+simum	+			+	
	<i>Diceros bicornis</i>	–				+					
Equidae	<i>Hipparion</i> sp.	–	+ethiopicum	+	+	+(2 sp)	+		+	+	
	<i>Equus</i> sp.	–	+			+			+		
	indét.	–	+	+	+	+					
Giraffidae	<i>Giraffa</i> sp.	–	+							+	
	<i>Sivatherium maurusium</i>	–	+								
Bovidae	Neotragini	aff. <i>Madoqua</i>					+				
	Caprini	sp.B				+					
	Antilopini	<i>Gazella</i> sp.	+	+	+	+					+
		<i>Gazella praethomsoni</i>	+								
		<i>Gazella janenschi</i>					+				
		indét.					+				
		<i>Antidorcas recki</i>	+	+		+					
	Aepycerotini	<i>Aepyceros melampus</i>	+	+		+	+			+	
		<i>A. shungurae</i>								+cf.	
	Reduncini	<i>Kobus</i> sp. <i>ellip/sigm</i>					+	+	+	+	+
		grand	+								
		moyen	+	+	+	+					+
		petit	+				+				
	Alcelaphini	moyen	+	+		+	+			+	+
		petit	+		+	+					
		<i>Menelikia lyrocera</i>	+								
		<i>Damaliscus</i> sp.					+				
		<i>Connochaetes</i> sp.			+cf.		+(nov.sp.)		+cf		
		<i>Megalotragus</i> sp.	+				+				
	Tragelaphini	<i>Tragelaphus strepsiceros</i>	+				+			+aff	+aff
		<i>Tragelaphus nakuae</i>	+								
		<i>Tragelaphus scriptus</i>					+				
		<i>Tragelaphus</i> sp. moyen						+		+	
<i>Tragelaphus</i> sp. petit									+		
Hippotragini	<i>Hippotragus gigas</i>			+sp	+						
Bovini	<i>Pelorovis</i> sp.	+				+(2 sp.)	+		+	+	
	<i>Syncerus</i> sp.	+				+					

Tableau 2

Liste des Rongeurs, Lagomorphes, Primates et Carnivores des sites archéologiques des membres Kalochoro et Kaitio (Nachukui, Ouest-Turkana) ; données jusqu'en 1999 inclus. Comparaison avec l'ensemble des espèces des membres [11 (Tableau 4)] a : voir [15].

List of the Rodents, Leporids, Primates and Carnivores from the archaeological sites of Kalochoro and Kaitio members ; (Nachukui, West Turkana) ; data collected up to 1999 (included). Comparison with all the species of the Members [11 (Table 4)]. a: see [15]

	Liste des taxons	Kalochoro Mb.	LA1	LA2C	Kaitio Mb.	KS 1	KS 5	NY 1	NY 2
Rodentia	<i>Thryonomys</i> sp.	–			+	+		+	+
	<i>Hystrix</i> sp.	–		+cf	+	+			
	Muridae	–					+	+	
	<i>Tatera</i> sp.	–			+				
Lagomorpha	cf. <i>Lepus</i> sp.	–	+				+	+	
Primates	Hominidae	<i>Australopithecus boisei</i>			+	+			
		<i>Homo</i> sp. aff. <i>ergaster</i>						+	
		<i>Homo habilis</i>	+a						
	Cercopithecidae	<i>Theropithecus oswaldi</i>	+		+	+			
		<i>Theropithecus brumpti</i>		+	+sp.				
		Cercopithecidae indét.			+				
		<i>Cercopithecus</i> sp.				+?			+nov.sp.
Carnivora	Colobinae		+					+	
	Felidae	<i>Panthera</i> sp.aff. <i>pardus</i>				+			
		<i>Homotherium problematicus</i>				+			
		<i>Megantereon whitei</i>							+
	Viverridae	indét.				+			
		<i>Herpestes ichneumon</i>					+		
	Hyaenidae	<i>Hyaena hyaena</i>	+			+	+		
		<i>Crocuta crocuta</i>	+						
	Canidae	<i>Canis</i> cf. <i>mesomelas</i>	+						
		<i>Canis</i> sp. aff. <i>africanus</i>					+		
		cf. <i>Lycaon</i> sp.	+						

Tableau 3

Liste des Vertébrés non mammifères des sites archéologiques des membres Kalochoro et Kaitio (Nachukui, Ouest-Turkana) ; données jusqu'en 1999 inclus. Comparaison avec l'ensemble des espèces des membres [11 (Tableau 4)].

List of the non-mammal Vertebrates from the archaeological sites of Kalochoro and Kaitio members (Nachukui, West Turkana); data collected up to 1999 (included). Comparison with all the species of the Members [11 (Table 4)]

	Liste des Taxons	Kalochoro Mb.	LA1	LA2C	Kaitio Mb.	KS 1	KS 5	NY 1	NY 2
Pisces	Claridae	–	+	+		+	+	+	+
	<i>Polypterus</i>	–					+	+	
Amphibiens	indét.	–						+	
Reptiles	<i>Crocodylus niloticus</i>	–			+	+	+	+	+
	<i>Crocodylus</i> sp.	+	+	+	+			+	
	<i>Euthecodon</i> sp.	–	+brumpti			+			
	Cheloniens	sp.1		+	+		+		+
Aves	sp.2 aff. <i>Trionyx</i> sp.				+			+	
	indét	–	+		+	+			
	<i>Struthio</i> sp.	–	+	+				+	

attribuée à *H. sp. aff. ergaster* [15]. Le genre *Theropithecus* est également présent à LA1 (spécimen proche en taille de *T. brumpti*) et à KS1 (*T. oswaldi*). Un

colobinae indéterminé se trouve à LA1 et une mandibule de *Cercopithecus* sp. provenant de NY2 désigne probablement une nouvelle espèce.

3.3. Carnivores

Les carnivores sont toujours des taxons peu fréquents (généralement moins d'une dizaine). Quatre nouvelles espèces ont été reconnues. Plusieurs éléments dentaires et post-crâniens désignent le genre *Panthera*, proche de l'actuel *P. pardus* (KS1), mais présentant des extrémités de membres (métapodes, phalanges) relativement courtes et plus trapues ; une panthère indéterminée est également signalée à Koobi Fora (ER-3848). Un fragment de mandibule gauche portant la M1 inférieure (NY1) représente un félin de petite taille, rapporté à *Megantereon whitei*. Plusieurs éléments d'un même individu viverrin ont été trouvés en semi-connexion à KS5 : morphologie et taille sont comparables à l'actuel *Herpestes ichneumon*. Enfin, un fragment de prémolaire (KS1) permet d'identifier le genre *Canis* qui, étant donné sa robustesse, pourrait être rapporté à *C. africanus*.

3.4. Herbivores

De nouveaux éléments concernent tout d'abord le rhinocéros *Ceratotherium praecox* dans le site de LA2C et, une girafe à NY2, *Giraffa* sp., de morphologie différente de l'actuelle et de dimensions légèrement supérieures à *G. jumae*. Les Bovinés sont les taxons les plus courants : on trouve notamment un crâne d'impala à NY1, avec des chevilles osseuses relativement grêles et des dimensions plus réduites rappelant *Aepyceros shungurae*, accompagné d'une forme portant des chevilles plus fortes, similaires à l'actuelle *A. melampus* ; quelques éléments signalent la présence d'un Neotragini (KS1) proche du genre *Madoqua*. Le genre *Connochaetes* pourrait être signalé pour la première fois dans le membre Kalochoro, à LA1, ainsi qu'un Hippotragini à LA2C.

4. Interprétation paléoenvironnementale

Les associations fauniques permettent de dégager des informations sur la taphonomie en relation avec les milieux de dépôt, mais aussi sur les biotopes immédiats ou plus lointains d'un site. Dans le cas de nos sites, et bien que les décomptes soient préliminaires, il est déjà possible d'apprécier la fréquence des différents taxons ou groupes taxinomiques, ainsi que de raison-

ner en termes de présence/absence par rapport à l'ensemble brut des listes d'espèces par membre. L'éco-éthologie des espèces fossiles s'inspire largement des travaux actuels sur les écosystèmes est africains [8,12,13] et intègre également la combinaison de quatre facteurs des milieux : importance de l'eau, zone ouverte (« plaine »), zone fermée (buisson, arbre), et milieu de lisière ou écotone.

La diversité spécifique est moindre dans le membre Kalochoro que dans celui de Kaitio. Dans ce dernier, on constate, en particulier, un plus grand nombre de représentants en Hippopotamidae, Suidae ou Alcelaphini. Ceci pourrait être mis en relation avec les environnements sédimentaires : les milieux lacustres (delta, lagune, marge littorale) favorisent davantage la fossilisation et la conservation des restes fossiles que les milieux fluviaux (plaine d'inondation, chenal secondaire). À cet égard, le site KS5 est également le moins riche, car probablement le plus éloigné de marges lacustres. Les Bovinés restent les plus abondants tant en nombre de taxons qu'en nombre de restes. Globalement, les assemblages de Kaitio indiquent l'existence d'une biomasse importante et suggèrent des environnements plus humides que ceux issus de Kalochoro. Il faut rappeler ici que Kaitio représente à la fois la séquence la plus épaisse de la formation de Nachukui, mais aussi la durée la plus courte, ce qui suppose une forte vitesse de sédimentation (estimé en moyenne à environ 0,7 mm/an contre environ 0,2 mm/an pour Kalochoro).

Les associations de LA1 et LA2C sont peu différentes, bien qu'une plus grande présence de formes telles que Antilopini, Aepycerotini, Alcelaphini et Cercopithecidae indiquerait un milieu comportant des biotopes plus divers à LA1 ; ce site serait situé dans une zone de type plaine d'inondation proche du cours majeur. LA2C correspondrait davantage à une installation dans ou près d'un cours d'eau mineur, probablement non pérenne, et moins boisé.

Bien que localisés dans des dépôts à dominance lacustre, les complexes de KS et NY présentent des différences notables. Cette dominance est certainement moins exprimée à KS5, qui pourrait correspondre à une zone humide non permanente, avec de nombreux buissons ou herbes hautes, soit un biotope typé. Cela est moins le cas pour les autres sites. NY1 représente l'environnement le plus diversifié se développant au bord d'un lac et associé à des zones arborées. Ce

couvert végétal est également bien attesté à NY2, avec des espèces comme l'éléphant ou la girafe (absent des autres sites), au moins deux espèces de Reduncini, ou encore la présence de *Cercopithecus*. Les sites de Kokiselei renferment peu de taxons aquatiques (poissons, chéloniens, crocodiles, hippopotames), accompagnés d'une proportion relativement forte d'espèces de milieu ouvert (environ un tiers), ce qui s'accorde avec leur position plus périphérique autour du paléo-lac Turkana. Les Tragelaphini et les Reduncini restent abondants dans ce groupe de sites, indiquant malgré tout des espaces avec des couverts végétaux importants, certainement plus denses que ceux des sites de Lokalei. Considérant ces différentes associations, il est intéressant de relever la relative plus grande aridité pour les sites anté-1,9 Ma, ce qui avait été noté auparavant avec la dominance de plaine humide dans le membre Kalochoro (*wet grassland*), puis la dominance de zones boisées dans celui de Kaitio [11]. Cette variation climatique semble liée à une activité tectonique locale affectant l'hydrographie du bassin du Turkana. Ces observations, fondées sur des approches plus ponctuelles au niveau de sites circonscrits, confirment en outre l'importance des facteurs de dépôt dans la composition des associations.

5. Conclusions

L'étude des associations fossiles des nouveaux sites archéologiques des membres Kalochoro et Kaitio de la formation de Nachukui complète nos informations par la présence de nouvelles espèces de carnivores, rongeurs ou primates (par exemple ; *Megantereon* (KS1), Viverridae (KS5), *Cercopithecus* (NY2), etc.) et précise la variabilité des paléoenvironnements pour une période donnée et dans un espace limité.

Ce dernier point est intéressant, car il nous renseigne sur la diversité des habitats pouvant être exploités par les anciens hominidés dans un cadre chronologique précis. Les sites de Kaitio par exemple apparaissent différents selon les associations de grands mammifères, avec l'existence de biotopes variés : les sites de Naiyena Engol montrent une dominance de zones fermées proches de milieu aquatique, alors que les sites de Kokiselei se placent dans des zones relativement plus découvertes. Ainsi, une approche moins globalisante rend compte d'une réalité paléoc-

ologique plus complexe pour des périodes de temps relativement courtes. Les relations entre la présence d'industries lithiques et l'existence de plusieurs espèces d'hominidés sympatriques sont alors posées. Deux hypothèses préliminaires peuvent être avancées : (1) une même espèce d'artisan exploite plusieurs zones écologiques, démontrant alors une capacité adaptative importante et (2) il existe plusieurs groupes (espèces ?) d'artisans, développant leurs activités de subsistance dans des niches écologiques différenciées. Dans ce cas, les mobilités respectives seraient plus réduites. Un dénominateur commun confirme la préférence pour des environnements possédant un couvert végétal (arboré) important, peu éloigné de l'eau. Ces milieux, outre d'offrir des zones de refuges (arbres), présentent également un moindre risque sur le plan de la compétition interspécifique avec d'autres prédateurs non humains [1]. Ces interprétations, fondées sur la connaissance des paléoenvironnements, ont des implications évolutives, sociales et économiques très différentes qui demandent à être testées, en réunissant l'ensemble des données (géologique, archéologique, isotopique, etc.) issues de nos recherches pluridisciplinaires.

Remerciements

Nous remercions l'Office du Président et les musées nationaux du Kenya, le ministère des Affaires étrangères (Sous-direction de la recherche en sciences sociales, humaines et en archéologie), le CNRS (programme ECLIPSE), et toute l'équipe du *West Turkana Archaeological Project*. Nous remercions également Total-Kenya et Crédit Agricole/Indosuez Bank Nairobi.

Références

- [1] R.J. Blumenshine, Early hominid scavenging opportunities. Implications of carcass availability in the Serengeti and Ngorongoro ecosystems, B.A.R. Int. Ser. 283 (1986) Oxford.
- [2] R. Bonnefille, A. Vincens, Apport de la palynologie à l'environnement des Hominidés d'Afrique orientale, Coll. int. Fond. Singer Polignac, Masson, Paris, 1985, pp. 238–277.
- [3] F.H. Brown, Development of Pliocene and Pleistocene chronology of the Turkana Basin, East Africa, and its relation to other sites, in: R.S. Corruccini, R. Ciochon (Eds.), *Integrative Paths to the Past*, Prentice Hall, Englewood Cliffs, NJ, USA, 1994, pp. 285–312.

- [4] F.H. Brown, C.S. Feibel, Stratigraphy, depositional environments, and paleogeography of the Koobi Fora Formation, in: J.M. Harris (Ed.), Koobi Fora Research Project, vol. 3, The fossil ungulates: geology, fossil artiodactyls, and palaeoenvironments, Clarendon Press, Oxford, UK, 1991, pp. 1–30.
- [5] B. Brown, F.H. Brown, A. Walker, New Hominids from the lake Turkana basin, Kenya, *J. Hum. Evol.* 41 (2001) 29–44.
- [6] F.H. Brown, P.N. Gathogo, Stratigraphic relation between Lokalalei 1A and Lokalalei 2C, Pliocene Archaeological Sites in West Turkana, Kenya, *J. Archaeol. Sci.* 29 (2002) 699–702.
- [7] F.H. Brown, J. Harris, R. Leakey, A. Walker, Early *H. erectus* skeleton from West Turkana, Kenya, *Nature* 316 (1985) 788–792.
- [8] R.D. Estes, The behavior guide to African mammals, including hoofed mammals, carnivores, primates, University of California Press, Berkeley & Los Angeles, USA, 1991.
- [9] C. Feibel, F.H. Brown, I. McDougall, Stratigraphic context of fossil hominids from the Omo group deposits: northern Turkana basin, Kenya and Ethiopia, *Am. J. Phys. Anthropol.* 78 (1989) 595–622.
- [10] C.S. Feibel, J.M. Harris, F.H. Brown, Palaeoenvironmental context for the Late Neogene of the Turkana Basin, in: J.M. Harris (Ed.), Koobi Fora Research Project, vol. 3, The fossil ungulates: geology, fossil artiodactyls, and palaeoenvironments, Clarendon Press, Oxford, UK, 1991, pp. 321–370.
- [11] J.M. Harris, F.H. Brown, M.G. Leakey, Stratigraphy and paleontology of Pliocene and Pleistocene localities west of Lake Turkana, Kenya, Natural History Museum of Los Angeles County, *Contrib. Sci.* 399 (1988) 1–128.
- [12] J.S. Kingdom, East African Mammals, Vol. 3A, Academic Press, London and New York, 1978.
- [13] J.S. Kingdom, East African Mammals, Vol. 3C & 3D, Academic Press, London and New York, 1982.
- [14] P.B. de Menocal, Plio-Pleistocene African climate, *Science* 270 (1995) 53–59.
- [15] S. Prat, J.-P. Brugal, H. Roche, P.-J. Texier, Nouvelles découvertes de dents d'hominidés dans le membre Kaitio de la formation de Nachukui (1,65–1,9 Ma), Ouest du lac Turkana (Kenya), *C. R. Palevol.* 2 (2003) 685–693.
- [16] H. Roche, A. Delagnes, J.-P. Brugal, C. Feibel, M. Kibunja, V. Mourre, P.-J. Texier, Early hominid stone tool production and technical skill 2.34 Myr ago, in West Turkana, Kenya, *Nature* 6731 (1999) 57–60.
- [17] H. Roche, J.-P. Brugal, A. Delagnes, C. Feibel, S. Harmand, M. Kibunja, S. Prat, P.-J. Texier, Les sites archéologiques plio-pléistocènes de la formation de Nachukui, Ouest-Turkana, Kenya : bilan synthétique 1997–2001, *C. R. Palevol.* 2 (2003) 663–673.
- [18] P.-J. Texier, H. Roche, S. Harmand, Kokiselei 5, formation de Nachukui, West Turkana (Kenya) : un témoignage de la variabilité ou de l'évolution des comportements techniques au Pléistocène ancien ? Actes du XIV^e congrès de l'Union internationale des sciences préhistoriques et protohistoriques, Liège, Belgique, 2000 (sous presse).
- [19] E. Vrba, African Bovidae: evolutionary events since the Miocene, *South Afr. J. Sci.* 81 (1985) 263–266.
- [20] E. Vrba, Late Pliocene climatic events and hominid evolution, in: F.E. Grine (Ed.), Evolutionary History of the 'robust' Australopithecines, Aldine de Gruyter, New York, 1988, pp. 405–426.