



**HAL**  
open science

# Archives dentaires et habitudes alimentaires dans l'Ancien : apports des approches expérimentales

Margot Louail

► **To cite this version:**

Margot Louail. Archives dentaires et habitudes alimentaires dans l'Ancien : apports des approches expérimentales. Paléontologie. Université de Poitiers, 2022. Français. NNT : 2022POIT2294 . tel-04011991

**HAL Id: tel-04011991**

**<https://theses.hal.science/tel-04011991v1>**

Submitted on 2 Mar 2023

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

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



# THESE

Pour l'obtention du Grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE POITIERS

(Faculté des Sciences Fondamentales et Appliquées)  
(Diplôme National - Arrêté du 25 mai 2016)

Ecole Doctorale : Chimie Ecologie Géosciences Agrosociétés « *Théodore Monod* »

Secteur de Recherche : Terre solide : géodynamique des enveloppes supérieures, paléobiosphère

Présentée par :

**Margot LOUAIL**

\*\*\*\*\*

## ARCHIVES DENTAIRES ET HABITUDES ALIMENTAIRES DANS L'ANCIEN : APPORTS DES APPROCHES EXPÉRIMENTALES

\*\*\*\*\*

Directeur de Thèse :  
Gildas MERCERON, Directeur de Recherche  
Co-directeur de Thèse :  
Antoine SOURON, Maître de Conférences  
Co-encadrant de Thèse :  
Xavier MILHET, Maître de Conférences

\*\*\*\*\*

Soutenue le 28 novembre 2022  
devant la Commission d'Examen

\*\*\*\*\*

## JURY

Marie BALASSE	Directrice de Recherche, MNHN, Paris	Rapporteur
Sireen EL-ZAATARI	Enseignante-chercheuse, Université de Tübingen	Rapporteur
Allowen EVIN	Directrice de Recherche, ISEM, Montpellier	Examinatrice
Klervia JAOUEN	Chargée de Recherche, GET, Toulouse	Examinatrice
Juan José IBÁÑEZ	Directeur de Recherche, ASD-CSIC, Barcelone	Examineur
Xavier MILHET	Maître de Conférences, Institut Pprime, Poitiers	Examineur
Antoine SOURON	Maître de Conférences, PACEA, Bordeaux	Examineur
Gildas MERCERON	Directeur de Recherche, PALEVOPRIM, Poitiers	Examineur

# THESE

Pour l'obtention du Grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE POITIERS

(Faculté des Sciences Fondamentales et Appliquées)  
(Diplôme National - Arrêté du 25 mai 2016)

Ecole Doctorale : Chimie Ecologie Géosciences Agrosiences « *Théodore Monod* »

Secteur de Recherche : Terre solide : géodynamique des enveloppes supérieures, paléobiosphère

Présentée par :

**Margot LOUAIL**

\*\*\*\*\*

## **ARCHIVES DENTAIRES ET HABITUDES ALIMENTAIRES DANS L'ANCIEN : APPORTS DES APPROCHES EXPÉRIMENTALES**

\*\*\*\*\*

Directeur de Thèse :  
Gildas MERCERON, Directeur de Recherche  
Co-directeur de Thèse :  
Antoine SOURON, Maître de Conférences  
Co-encadrant de Thèse :  
Xavier MILHET, Maître de Conférences

\*\*\*\*\*

Soutenue le 28 novembre 2022  
devant la Commission d'Examen

\*\*\*\*\*

## **JURY**

Marie BALASSE	Directrice de Recherche, MNHN, Paris	Rapporteur
Sireen EL-ZAATARI	Enseignante-chercheuse, Université de Tübingen	Rapporteur
Allowen EVIN	Directrice de Recherche, ISEM, Montpellier	Examinatrice
Klervia JAOUEN	Chargée de Recherche, GET, Toulouse	Examinatrice
Juan José IBÁÑEZ	Directeur de Recherche, ASD-CSIC, Barcelone	Examinateur
Xavier MILHET	Maître de Conférences, Institut Pprime, Poitiers	Examinateur
Antoine SOURON	Maître de Conférences, PACEA, Bordeaux	Examinateur
Gildas MERCERON	Directeur de Recherche, PALEVOPRIM, Poitiers	Examinateur

## **Titre de la Thèse (en français) :**

Archives dentaires et habitudes alimentaires dans l’Ancien : apports des approches expérimentales

## **Résumé (en français) :**

Au cours du Cénozoïque, des changements de morphologie dentaire s’observent au sein de plusieurs clades de mammifères, tels que les ruminants, les suidés ou encore les hominines. Ces modifications sont souvent perçues comme reflétant des adaptations à une alimentation de plus en plus abrasive en lien avec l’aridification et l’ouverture progressive des milieux. La fin du Pliocène et le début du Pléistocène constituent une période charnière dans l’histoire évolutive des hominines. Elle est notamment caractérisée par une diversité taxinomique incluant des formes graciles et des formes robustes. Différentes stratégies développées en période de pénurie alimentaire contribueraient à expliquer cette diversité et le partitionnement de niches écologiques entre taxons contemporains. Elles apportent ainsi un éclairage sur les facteurs ayant favorisé la sélection des phénotypes crânio-mandibulaires et dentaires robustes. Les écologies des hominines plio-pléistocènes restent toutefois peu comprises. Afin d’affiner nos interprétations des variations des indicateurs écologiques crânio-mandibulaires et dentaires fréquemment utilisés dans l’Ancien, un modèle expérimental sur un mammifère omnivore bunodonte est développé. Ce travail de thèse est ainsi basé sur près de 200 porcs domestiques répartis en une trentaine d’expérimentations différentes en alimentation contrôlée. Différents indicateurs crânio-mandibulaires et dentaires ont été étudiés : la micro- et méso-usure dentaire, la biogéochimie de l’émail et la morphologie mandibulaire. Ce travail souligne la capacité de ces indicateurs à détecter la consommation, en proportions faibles à modérées, de ressources alimentaires aux propriétés physiques et mécaniques similaires à celles des aliments potentiellement ciblés par les hominines en période de pénurie alimentaire (*fallback foods*) : des graines, des plantes herbacées, des plantes C<sub>4</sub>, des matières animales et des organes souterrains. En outre, certaines ressources semblent laisser davantage de traces que d’autres sur les archives crânio-mandibulaires et dentaires, et semblent générer davantage de contraintes sur la mastication et l’abrasion dentaire. Les

résultats obtenus permettent de proposer de futurs développements pour une meilleure calibration de ces indicateurs écologiques, ainsi que pour vérifier ces observations expérimentales sur des taxons sauvages actuels. L'étude de la micro-usure dentaire de suidés actuels, à la lumière des résultats expérimentaux, met en évidence des différences relativement subtiles en termes d'habitudes alimentaires. Des inférences paléo-écologiques sont alors proposées pour les *Kolpochoerus* de la Formation de Shungura (Plio-Pléistocène, Éthiopie) à partir de leur micro-usure dentaire. Ces résultats contribuent à mieux comprendre les comportements d'indicateurs écologiques fréquemment utilisés suite à la consommation de différentes ressources, et apportent un nouvel éclairage pour affiner nos inférences paléo-écologiques.

**Mots-clés :** Hominines ; Suidés ; Expérimentations en alimentation contrôlée ; Analyse des textures de micro-usure dentaire (DMTA) ; Topographie dentaire ; Biogéochimie isotopique ; Mandibule ; Paléo-écologie

**Thesis title (in English):**

Dental archives and feeding habits in the past: contributions from experimental approaches

**Abstract (in English):**

During the Cenozoic, changes in dental morphology are observed in several mammalian clades, such as ruminants, suids and hominins. These modifications are often considered to reflect adaptations to increasingly abrasive diets associated with the progressive aridification and opening of environments. The Late Pliocene and Early Pleistocene constitute a key period in the evolutionary history of hominins. It is notably characterized by an important taxonomic diversity including gracile and robust forms. Different strategies developed during periods of food scarcity would help explain this diversity and the ecological niche partitioning among contemporaneous taxa. They thus shed light on the factors that have favored the selection of robust craniomandibular and dental phenotypes. However, the past ecologies of Plio-Pleistocene hominins remain poorly understood. In order to refine our interpretations of the variations of craniomandibular and dental ecological proxies to understand past ecosystems, an experimental model using an omnivorous bunodont mammal is developed. Hence, this thesis is based on nearly 200 domestic pigs distributed in about thirty different controlled-feeding experiments. Different craniomandibular and dental proxies are studied: micro- and meso-wear, biogeochemistry of enamel and mandibular morphology. This work highlights the potential of these proxies to detect the consumption of small to moderate proportions of food resources with physical and mechanical properties similar to those of foods potentially targeted by early hominins during period of food scarcity (fallback foods): seeds, herbaceous plants, C<sub>4</sub> plants, animal matter and underground storage organs. Moreover, some resources seem to leave more traces than others on cranio-dental archives, and seem to generate more constraints on mastication and dental abrasion. The results obtained allow us to propose future developments for a better calibration of these ecological proxies, as well as to test these experimental observations on extant wild taxa. The dental microwear analysis of extant suids, in light of the experimental results, highlights relatively subtle differences in feeding habits. Paleoecological

inferences are then proposed for *Kolpochoerus* from the Shungura Formation (Plio-Pleistocene, Ethiopia) based on their dental microwear. This thesis contributes to a better understanding of the behavior of frequently used ecological proxies following the consumption of different resources, and provides new insights to refine our paleoecological inferences.

**Keywords :** Hominins ; Suids ; Controlled-feeding experiments; Dental Microwear Texture Analysis (DMTA) ; Dental topography ; Isotopic biogeochemistry ; Mandible ; Paleoecology

## Remerciements

Avant tout, je remercie les différentes institutions qui ont permis le financement de ce travail de thèse : l'Agence Nationale de la Recherche (projet « DIET-Scratches » n°ANR-17-CE27-0002, 2018-2021 ; Coordinateurs : Gildas Merceron, laboratoire PALEVOPRIM & Stéphane Ferchaud, UE GenESI de l'INRAe Nouvelle-Aquitaine-Poitiers), la région Nouvelle-Aquitaine (projet « ALIHOM », 2019-2023 ; Coordinateur : Gildas Merceron) et le Ministère de l'enseignement supérieur et de la recherche. Je remercie également le laboratoire PALEVOPRIM, l'école doctorale Théodore Monod et l'Université de Poitiers pour m'avoir permis d'effectuer quelques missions malgré la crise sanitaire et de suivre la formation réglementaire pour l'utilisation d'animaux vivants à des fins scientifiques.

Je tiens à remercier mes directeurs et co-encadrant de thèse Gildas Merceron, Antoine Souron et Xavier Milhet pour avoir conçu ce projet de thèse passionnant ainsi que pour leur confiance et leur soutien pendant ces trois années. Leurs expertises, ainsi que leur curiosité pour explorer une multitude de méthodes et de questions scientifiques, ont été extrêmement enrichissantes. Un grand merci à Antoine pour m'avoir aussi offert l'opportunité d'étudier les données de suidés actuels et celles des *Kolpochoerus* de Shungura, et pour ses relectures minutieuses malgré des délais assez courts. Je remercie tout particulièrement mon directeur principal Gildas qui, depuis mon arrivée à Poitiers, m'a toujours aidée dans mes projets, m'a permis de participer à de nombreux autres et m'a toujours encouragée à aller plus loin dans mes recherches. Sa bonne humeur, son énergie et sa bienveillance ont énormément contribué à rendre ces trois années non seulement très enrichissantes, mais également sereines et très agréables. J'espère avoir de nombreuses occasions de travailler ensemble à l'avenir !

Je remercie également Stéphane Ferchaud, Yvon Billon, Doryan Grivault, Raphaël Marquet, et toute l'équipe de l'unité expérimentale INRAe GenESI de Lusignan, qui non seulement ont pris soin des cochons pendant plusieurs années, mais ont plus largement contribué à la réalisation de toutes les procédures expérimentales présentées dans ce projet, incluant les demandes d'autorisation de projet, les prélèvements des divers échantillons, la préparation des crânes, etc. Ce travail n'aurait pu être réalisé sans leur implication et leurs expertises. Je remercie également Jean-Luc Gourdine et l'équipe du centre INRAe Antilles-Guyane pour avoir contribué à ce projet.



Je tiens également à remercier toutes et tous les membres du jury Sireen El-Zaatari, Marie Balasse, Allowen Evin, Klervia Jaouen et Juan José *Ibáñez* qui me font l'honneur de relire mon manuscrit de thèse et d'être présents lors de ma soutenance.

Je remercie également Adeline Le Cabec et Delphine Frémondeau pour avoir participé à mes comités de thèse en novembre 2020 et décembre 2021. Leurs remarques et leurs conseils m'ont beaucoup aidé à améliorer ce travail et à prendre du recul sur mes recherches.

Ce travail est également le fruit de collaborations avec plusieurs collègues. Je remercie tout d'abord Kevin Uno, ainsi que Deming Yang, pour leur implication dans les analyses de la composition en isotopes stables du carbone, pour les discussions que nous avons eues et grâce auxquelles j'ai énormément appris. Il nous reste encore plein de choses à explorer ! Je remercie également Dimitri Neaux pour son travail approfondi sur les mandibules qui a très joliment contribué au projet, plus qu'initialement prévu ! (Et j'en profite aussi pour le remercier pour son précieux soutien lorsque j'ai candidaté à ce projet de thèse, et pour m'avoir donné plein de bons plans sur Poitiers !) Enfin, je remercie Ghislain Thierry pour son implication dans l'analyse de la topographie dentaire, ainsi qu'Axelle Walker (qui a aussi participé à l'acquisition de quelques données, présentées ici, avant le début de sa thèse), Franck Guy et Vincent Lazzari pour les discussions que nous avons eues sur ce sujet. Merci également à l'*Omo Group Research Expedition* pilotée par Jean-Renaud Boisserie qui m'a permis d'étudier les surfaces de *Kolpochoerus* de Shungura. Je souhaiterais également remercier Laurent Caner pour son aide précieuse et son implication (et sa patience !) dans l'étude de la composition du sol ingéré par les sangliers expérimentaux du projet ANR de Thomas Cucchi, et qui a mené à une publication en parallèle de ma thèse. Et donc un grand merci également à Thomas et à Dimitri pour leur implication dans ce travail. Enfin, je remercie Ignacio Lazagabaster d'avoir accepté de me transmettre les surfaces d'usure de suidés fossiles qu'il avait étudiées pour me permettre de comparer mes résultats avec les siens. J'ai beaucoup appris à échanger avec chacun d'entre eux, et ce travail n'aurait pu être réalisé sans leurs expertises et leur soutien.

Je remercie également Eva Caron et Anaïs Cornu, deux stagiaires de Licence 3 que j'ai encadrées durant ma dernière année de thèse, et qui m'ont énormément aidée pour l'acquisition et le

traitement des données de topographie dentaire. Je leur souhaite beaucoup de réussite pour la suite de leurs parcours !

J'ai eu l'opportunité en 2020 de participer à la création de la Conférence pour les Jeunes Chercheuses Archéologues et Paléontologues (VCWAP) ; je remercie énormément Julie Bachellerie, Emilie Berlioz et Ana Galán de m'avoir intégrée à ce projet ! Je remercie également toutes les autres personnes impliquées de près ou de loin dans cet événement, désormais annuel jusqu'à nouvel ordre. Je pense en particulier à Axelle Walker, Axelle Gardin, Alicia Blasi-Toccaceli et Jonathan Lafont pour leur implication dans la création de l'AWAP, le développement et la continuité de la conférence et de l'association, etc. Un grand merci également aux directions précédente (Jean-Renaud et Franck) et actuelle (Gildas et Olivier Chavasseau) de PALEVOPRIM pour leurs précieux soutiens. J'en profite pour remercier aussi la ville de Poitiers, qui nous a aidé financièrement dans ce projet, et qui m'a par ailleurs offert un super cadre de vie !

Je souhaiterais également remercier Dominique Grimaud-Hervé, Sandrine Prat et Emmanuel Gilissen, qui m'ont recommandée pour ce projet de thèse et m'ont appris de nombreuses choses lors de mes études en master et en tant qu'ingénieure d'étude, ainsi que toutes les personnes du Musée de l'Homme qui m'ont soutenue. J'en profite aussi pour remercier Alexandre Guilbaud qui m'a offert l'opportunité inoubliable, en 2012, de ne pas choisir entre étudier l'histoire de l'humanité récente et ses origines dans le temps profond. Je remercie également Michelle Drapeau pour m'avoir permis de découvrir la paléontologie humaine en dernière année de Licence. Enfin, un grand merci à Alexandra Elbakyan pour sa précieuse contribution à rendre accessible le savoir scientifique (et sans qui je n'aurais pu accéder à de nombreuses études ; mais un grand merci aussi à l'Université de Poitiers de nous permettre d'accéder à la plupart d'entre elles) !

Ce travail n'aurait pu être réalisé dans de bonnes conditions sans la bienveillance, la générosité et la joie de vivre du laboratoire PALEVOPRIM. Je pense en particulier à Laure Painault, Guylaine Reynaud et Sabine Riffault, toujours présentes pour nous aider (et je pense entre autres à nos retours de mission désordonnés, nos commandes farfelues et nos figures sophistiquées !). Merci aussi à Miléna Vérot pour son soutien dans tous les aspects liés à la communication. Un grand merci à Xavier Valentin

pour m'avoir accordé beaucoup de place dans l'atelier et pour sa réactivité dans la réalisation des moulages dentaires (et pour avoir supporté d'être rebuté par les côtes de porcs pendant quelques temps !). Un grand merci aussi à Jérôme Surault pour son aide précieuse pour de très nombreuses choses, ainsi que pour nos discussions à la cave 032 quand je peinais avec les surfaces dentaires et lui avec les impressions 3D. Je pense aussi à Franck et Guillaume Daver, avec qui nous avons partagé de nombreux déjeuners au labo et discuté de boulot, de musique, de politique, de philosophie, de la diversité taxinomique des courges, des spécialités de Franche Comté, etc. Et tout ça dans la très bonne humeur ! Je pense également à toutes les personnes avec qui nous avons réalisé des ateliers dans le cadre de la Fête de la Science, des visites insolites du CNRS, des rencontres Déclics, etc. Je pense notamment à Jean-Renaud qui a largement contribué à la plupart de ces actions (et qui a énormément soutenu les nôtres !). J'ai adoré y participer ! Je remercie également Patrick Vignaud avec qui j'ai eu le plaisir de donner quelques TP, et qui m'a aidée à répartir ma charge d'enseignement afin que je termine ma thèse dans les meilleures conditions. Je pense aussi à François Leconte, toujours jovial, qui m'a souvent aidée et notamment pour réserver une salle pour ma soutenance. Je remercie plus généralement l'ensemble des membres du laboratoire PALEVOPRIM qui ont toutes et tous contribué à rendre ces trois années extrêmement enrichissantes, dynamiques, sereines, et très agréables.

Je tiens à remercier tous mes collègues et amis du laboratoire PALEVOPRIM, certains seulement de passage. Je pense en particulier à Alicia, Axelle G, Axelle W, Axelle Z, Bisrat, Blade, Camille, Corentin, Emilie, Evi, Ghislain, Laurent, Marcos, Sophie et Tomas. Un grand merci pour votre présence et votre bonne humeur, dans et en dehors du labo, pour tous les bons moments passés ensemble. Merci en particulier à ceux avec qui j'ai partagé mon quotidien ou presque ces trois dernières années Alicia, Axelle G, Axelle W, Axelle Z, Blade, Corentin, Laurent et Tomas, et pour les excellentes soirées passées ensemble (sans oublier Toto et Laura) ! Un grand merci à tous pour leur soutien et leurs précieuses petites attentions sur la dernière ligne droite. Et je tiens à faire une mention spéciale à Axelle W, ma meilleure acolyte et complice pendant ces trois années, avec qui j'ai non seulement beaucoup appris mais aussi énormément ri !

Je tiens aussi à remercier mes amis de mon précédent laboratoire du Musée de l'Homme, avec lesquels j'ai fait mes premiers pas dans le monde de la recherche et avec lesquels j'ai passé de nombreux excellents moments. Ils m'ont toujours soutenue et encouragée, et j'ai énormément appris auprès d'eux. Je pense tout particulièrement à Camille, Delphine, Hélène, Jérémy, Léa, Lou et Wanda. Merci pour leur soutien depuis le début et pour avoir toujours une oreille attentive, malgré la distance et les parcours de chacun. Je leur souhaite le meilleur pour la suite ! Et j'attends avec impatience nos prochaines retrouvailles !

Enfin, je remercie ma famille, mes parents et ma sœur en particulier, qui m'ont toujours encouragée et poussée à faire de mon mieux. J'en profite également pour remercier ma mère pour certaines illustrations qu'elle a réalisées pour ma thèse et quelques précieuses relectures (et pour m'avoir transmis son plaisir de l'écriture). Un très grand merci également à mes amis *outsiders* de plus ou moins longue date qui m'ont toujours énormément soutenue, ont supporté et parfois adoré mes digressions paléontologiques (et autres...). Je pense en particulier à Arthur, Elise, Basile, Léo, Théo et Tiphaine.

Je termine ces remerciements par quelques lignes extraites d'un poème de mon grand-père Marc, qui aimait dénicher les trésors perdus et nous les faire aimer. J'ai trouvé qu'elles illustraient bien, aussi, le cheminement d'une thèse :

« Voir et m'étonner,  
Questionner et comprendre,  
Venir jusqu'aux absences,  
Récolter l'inutile,  
Et en faire un bouquet. »

*Soif*, Marc Queyras (1934-2021)



# Table des matières

<b>Remerciements</b> .....	1
<b>Table des matières</b> .....	6
<b>Liste des Figures</b> .....	10
<b>Liste des Tableaux</b> .....	14
<b>Liste des Annexes</b> .....	16
<b>Chapitre 1 : Introduction</b> .....	17
1.1. Cadre général du projet .....	17
1.2. Mastication, usure dentaire et alimentation chez les mammifères .....	21
1.3. Explorer les habitudes alimentaires des hominines anciens .....	25
1.4. Intérêt des approches expérimentales et du porc comme modèle d'étude.....	35
1.5. Objectifs du projet.....	37
<b>Chapitre 2 : Matériel et Méthodes</b> .....	41
2.1. Matériel .....	41
2.1.1. Les expérimentations issues du projet ANR DIET-Scratches.....	42
2.1.2. Echantillons de suidés actuels et fossiles .....	47
2.2. Méthodes .....	48
2.2.1. Morphologie dentaire, éruption et usure occlusale des porcs domestiques.....	51
2.2.2. Analyse des textures de micro-usure dentaire : généralités.....	54
2.2.3. Procédures d'acquisition et de traitement des surfaces de micro-usure .....	56
2.2.4. Procédures d'acquisition des paramètres texturaux.....	58
2.2.5. Analyse de la topographie dentaire des surfaces occlusales ou méso-usure dentaire .....	63
2.2.6. Analyses de la composition en isotopes stables du carbone dans l'émail dentaire .....	66
2.2.7. Représentations graphiques et analyses statistiques .....	66
<b>Chapitre 3 : Mandibule, usure dentaire et consommation de graines : apports de l'approche expérimentale</b> .....	68
3.1. Introduction .....	68
3.2. Propriétés physiques et composition chimique des graines consommées .....	70

3.2.1. Analyses de nano-indentation.....	71
3.2.2. Analyses chimiques (réalisées par le laboratoire extérieur LABOCEA) .....	71
3.3. Analyse des textures de micro-usure dentaire .....	74
<b>3.3.1. Les textures de micro-usure dentaire diffèrent entre porcs ayant globalement la même alimentation mais nourris avec différents types de graines (article publié, en anglais).....</b>	<b>74</b>
3.2.2. Analyses supplémentaires des textures de micro-usure dentaire.....	123
3.3. Analyse de la topographie ou méso-usure dentaire .....	127
<b>3.4. Analyse de la morphologie mandibulaire (article publié, 2<sup>ème</sup> auteur, en anglais) .....</b>	<b>138</b>
3.5. Discussion et perspectives.....	166
3.5.1. Impact de la consommation de différentes graines sur les textures de micro-usure dentaire .....	167
3.5.2. Impact de la consommation de différentes graines sur la méso-usure dentaire.....	168
3.5.3. Impact de la consommation de différentes graines sur la morphologie de la mandibule ..	170
<b>Chapitre 4 : Usure dentaire et consommation d’herbacées monocotylédones et dicotylédones : apports de l’approche expérimentale .....</b>	<b>172</b>
4.1. Introduction .....	172
4.2. Matériel et Méthodes.....	175
4.2.1. Matériel .....	175
4.2.2. Caractéristiques et propriétés physiques des aliments consommés.....	178
4.2.3. Analyse des textures de micro-usure dentaire .....	180
4.2.4. Analyse de la topographie dentaire .....	180
4.2.5. Analyses statistiques.....	181
4.3. Résultats .....	182
4.3.1. Variations de micro-usures dentaires suite à la consommation de plantes herbacées diverses .....	182
4.3.2. Variations de topographie dentaire suite à la consommation de plantes herbacées diverses .....	191
4.4. Discussion .....	199
4.4.1. Variations des textures de micro-usure dentaire suite à la consommation d’herbacées diverses.....	199

4.4.2. Variations de la méso-usure dentaire suite à la consommation d'herbacées diverses.....	202
4.5. Conclusions .....	205
<b>Chapitre 5 : Enregistrement de faibles variations d'alimentation C<sub>4</sub> dans l'émail dentaire : approche expérimentale.....</b>	<b>207</b>
5.1. Introduction .....	207
5.2. Matériel & Méthodes.....	211
5.2.1. Procédures expérimentales .....	211
5.2.2. Prélèvements d'émail, analyses des isotopes stables du carbone et traitement statistique	214
5.3. Résultats et discussion.....	216
5.3.1. Estimations du $\delta^{13}\text{C}_{\text{alimentation}}$ des différents régimes expérimentaux .....	216
5.3.2. Etat de minéralisation de l'émail des M <sub>2</sub> : observations préliminaires.....	218
5.3.3. Variations du $\delta^{13}\text{C}_{\text{émail}}$ suite à des proportions variées d'alimentation C <sub>4</sub> sur de longues durées .....	220
5.3.4. Proportions variées d'alimentation C <sub>4</sub> sur de courtes durées et variations du $\delta^{13}\text{C}_{\text{émail}}$ .....	224
5.4. Perspectives .....	228
5.4.1. Explorer les schémas de sécrétion et de maturation de l'émail chez les porcs domestiques .....	228
5.4.2. Explorer et calibrer les variations intra-dentaires du $\delta^{13}\text{C}$ .....	230
<b>Chapitre 6 : Consommation de vertébrés et d'invertébrés, usure dentaire et composition biogéochimique : approche expérimentale.....</b>	<b>233</b>
6.1. Introduction .....	233
6.2. Matériel et méthodes .....	235
6.2.1. Procédures expérimentales .....	235
6.2.2. Analyse des textures de micro-usure dentaire .....	237
6.2.3. Analyses statistiques.....	237
6.3. Résultats et discussion.....	237
6.3.1. Impact de la consommation de matières animales sur les textures de micro-usure dentaire .....	237
6.3.2. Variations du de $\delta^{44/42}\text{Ca}$ dans l'émail dentaire suite à l'ingestion de matières animales : étude préliminaire.....	245

6.4. Perspectives .....	247
<b>Chapitre 7 : Nouvelles perspectives sur les habitudes alimentaires des <i>Kolpochoerus</i> de la Formation de Shungura (basse vallée de l'Omo, Éthiopie) à travers les textures de micro-usures dentaires (article en préparation, en anglais) .....</b>	<b>250</b>
<b>Chapitre 8 : Synthèse, perspectives et conclusion générale .....</b>	<b>298</b>
8.1. Synthèse .....	298
8.1.1. Mandibule, usure dentaire et consommation de graines : apports de l'approche expérimentale .....	298
8.1.2. Usure dentaire et consommation d'herbacées monocotylédones et dicotylédones : apports de l'approche expérimentale .....	299
8.1.3. Enregistrement de faibles variations d'alimentation C <sub>4</sub> dans l'émail dentaire : approche expérimentale .....	301
8.1.4. Consommation de vertébrés et d'invertébrés, usure dentaire et composition biogéochimique : approche expérimentale .....	303
8.1.5. Apports de l'analyse de la micro-usure dentaire pour mieux comprendre l'écologie de <i>Kolpochoerus</i> plio-pléistocènes de la formation de Shungura .....	304
8.2. Perspectives .....	306
8.2.1. Compléter et affiner le modèle expérimental omnivore et bunodonte .....	307
8.2.2. Valider nos observations expérimentales sur des taxons sauvages actuels .....	313
8.3. Conclusion générale .....	318
<b>Références .....</b>	<b>320</b>
<b>ANNEXES .....</b>	<b>379</b>



## Liste des Figures

<b>Figure 1.1.</b> Aperçu du projet de recherche collaboratif « DIET-Scratches » .....	20
<b>Figure 1.2.</b> Représentation schématique du cycle masticateur (ou « power stroke ») chez les mammifères .....	22
<b>Figure 1.3.</b> Principaux indicateurs cranio-mandibulaires et dentaires utilisés pour retracer les habitudes alimentaires dans le passé .....	27
<b>Figure 1.4.</b> Cadre chronologique des hominines de la fin du Pliocène et du début du Pléistocène et inférences alimentaires .....	31
<b>Figure 1.5.</b> Représentation conceptuelle et schématique de l'impact des ressources de repli et des ressources préférées sur les adaptations morphologiques et comportementales .....	33
<b>Figure 2.1.</b> Figure synthétique des principaux modèles expérimentaux et des indicateurs cranio-mandibulaires dentaires utilisés dans le cadre de cette thèse. ....	50
<b>Figure 2.2.</b> Exemple d'un rostre (à gauche) et d'une vue occlusale d'une dernière prémolaire supérieure déciduale gauche (à droite) de porc domestique, ainsi que des principales facettes d'usure coupantes (phase I, en bleu) et écrasantes (phase II, en rouge) considérées pour l'analyse texturale... 53	53
<b>Figure 2.3.</b> Représentation schématique du mouvement (flèches bleues) des cuspidés disto-vestibulaires chez les porcs (à gauche) et chez les hominidés (à droite) menant à l'occlusion centrée ou intercuspidie maximale.....	54
<b>Figure 2.4.</b> Exemple d'une vue occlusale d'une quatrième prémolaire déciduale supérieure gauche et des facettes écrasantes (à gauche, en rouge) et coupantes (à droite, bleu) scannées .....	58
<b>Figure 2.5.</b> Représentation schématique de textures de micro-usure dentaire montrant une anisotropie, une complexité et une hétérogénéité (ici, calculée sur 9 sous-surfaces) faibles et élevées .....	60
<b>Figure 2.6.</b> Cartes topographiques d'une dernière prémolaire déciduale inférieure gauche (vues occlusales) illustrant : A) la pente (« slope »), B) l'énergie normale de Dirichlet (DNE), C) la courbure moyenne standardisée (ARC) et D) la complexité (OPCR). ....	66
<b>Figure 2.7.</b> Légende des statistiques descriptives figurées dans les boîtes à moustaches présentées dans ce travail.....	67
<b>Figure 3.1.</b> Synthèse des mesures physiques, mécaniques et de la composition chimique des graines consommées par les porcs expérimentaux .....	73
<b>Figure 3.2.</b> Analyses en composantes principales réalisées sur quatre groupes alimentaires (« Orge 30 % » : triangles vert foncé ; « 10 noisettes » : ronds rouges ; « Maïs 20 % » : + croix jaunes et « Contrôles » : carrés bleus) à partir des paramètres de micro-usure dentaire discriminants (Louail et al., 2021) sur les facettes écrasantes (A) des prémolaires déciduales supérieures, ainsi que sur les facettes coupantes et écrasantes (B) et intégration des groupes « Orge 13 % » (n = 5, triangles vert	

clair), « 3 noisettes » (n = 4, ronds roses) et « 30 noisettes » (n = 5, ronds marrons) en individus supplémentaires..... 126

**Figure 3.3.** Diagrammes en boîtes des paramètres topographiques calculés sur les dernières prémolaires déciduales supérieures (dP4, trait plein) et sur les premières molaires supérieures (M1, trait pointillé) des porcs nourris avec de la farine de céréales uniquement (Contrôles, en bleu), 70 % de farine et 30% de grains d’orge (Orge), 60 % de farine et 20 % de grains de maïs (+ 20 % de farine de maïs) (Maïs, en jaune) et 100 % de farine et 30 noisettes entières par jour (Noisettes, en rouge)..... 132

**Figure 3.4.** Diagrammes en boîtes des paramètres topographiques calculés sur les dernières prémolaires déciduales inférieures (dP4, trait plein) et sur les premières molaires inférieures (M1, trait pointillé) des porcs nourris avec de la farine de céréales uniquement (Contrôles, en bleu), 70 % de farine et 30% de grains d’orge (Orge), 60 % de farine et 20 % de grains de maïs (+ 20 % de farine de maïs) (Maïs, en jaune) et 100 % de farine et 30 noisettes entières par jour (Noisettes, en rouge). Paramètres : pente, indice de relief (RFI), tranchant (ARC), courbure (DNE), complexité (OPCR)..... 133

**Figure 4.1.** Conception expérimentale du modèle « herbacées » incluant des porcs nourris avec de la luzerne ou de la canne à sucre ..... 177

**Figure 4.2.** Proportions de silice (gris), cellulose (trait plein vert) et lignine (trait pointillé vert) dans les aliments consommés par les porcs du modèle « herbacées »..... 179

**Figure 4.3.** Distributions des valeurs des paramètres SSFA (Asfc, epLsar, Tfv, HASfc9, HASfc, HASfc81) sur les facettes écrasantes (A) et coupantes (B) des porcs de l’essai « canne à sucre » ..... 183

**Figure 4.4.** Distributions des valeurs des paramètres ISO 25178 liés à la hauteur (Sp, Sv, Sz, Sa, Ssk, Sku) sur les facettes écrasantes (A) et coupantes (B) des porcs de l’essai « canne à sucre » ..... 184

**Figure 4.5.** Distributions des valeurs des paramètres ISO 25178 liés à la complexité, l’orientation, l’aire (Sdr, Str, S5v, Sda, Sha, Sdv) sur les facettes écrasantes (A) et coupantes (B) des porcs de l’essai « canne à sucre » : Contrôles canne (100 % granulés mouillés, gris foncé) et Canne (100 % granulés mouillés + canne à sucre à volonté, vert). ..... 185

**Figure 4.6.** Distributions des valeurs des paramètres ISO 25178 liés au volume (Vmp, Vmc, Vvc, Vvv) sur les facettes écrasantes (A) et coupantes (B) des porcs de l’essai « canne à sucre » : Contrôles canne (100 % granulés mouillés, gris foncé) et Canne (100 % granulés mouillés + canne à sucre à volonté, vert). ..... 186

**Figure 4.7.** Distributions des valeurs des paramètres SSFA (Asfc, epLsar, Tfv, HASfc9, HASfc, HASfc81) sur les facettes écrasantes (A) et coupantes (B) des porcs de l’essai « luzerne ». ..... 188

**Figure 4.8.** Distributions des valeurs des paramètres ISO 25178 liés à la hauteur (Sp, Sv, Sz, Sa, Ssk, Sku) sur les facettes écrasantes (A) et coupantes (B) des porcs de l’essai « luzerne » ..... 189

**Figure 4.9.** Distributions des valeurs des paramètres ISO 25178 liés à la complexité, l’orientation, l’aire (Sdr, Str, S5v, Sda, Sha, Sdv) sur les facettes écrasantes (A) et coupantes (B) des porcs de l’essai « luzerne » ..... 190

<b>Figure 4.10.</b> Distributions des valeurs des paramètres ISO 25178 liés au volume (Vmp, Vmc, Vvc, Vvv) sur les facettes écrasantes (A) et coupantes (B) des porcs de l'essai « luzerne ».....	191
<b>Figure 4.11.</b> Diagrammes en boîte des paramètres de topographie dentaire liés au relief, à la courbure et à la complexité calculés sur la totalité de la surface des premières molaires supérieures (M1, trait pointillé) et des dernières prémolaires déciduales supérieures (dP4, trait plein) sur les groupes de l'essai « canne à sucre » .....	193
<b>Figure 4.12.</b> Diagrammes en boîte des paramètres de topographie dentaire liés au relief, à la courbure et à la complexité calculés sur la totalité de la surface des premières molaires inférieures (M1, trait pointillé) et des dernières prémolaires déciduales inférieures (dP4, trait plein) sur les groupes de l'essai « canne à sucre » .....	194
<b>Figure 4.13.</b> Diagrammes en boîte des paramètres de topographie dentaire liés au relief, à la courbure et à la complexité calculés sur la totalité de la surface des premières molaires supérieures (M1, trait pointillé) et des dernières prémolaires déciduales supérieures (dP4, trait plein) sur les groupes de l'essai « luzerne ».....	196
<b>Figure 4.14.</b> Diagrammes en boîte des paramètres de topographie dentaire liés au relief, à la courbure et à la complexité calculés sur la totalité de la surface des premières molaires inférieures (M1, trait pointillé) et des dernières prémolaires déciduales inférieures (dP4, trait plein) sur les groupes de l'essai « luzerne » .....	197
<b>Figure 5.1.</b> Procédures expérimentales des porcs nourris avec de la farine de maïs C <sub>4</sub> à hauteur de 0 à 80 % du bol alimentaire.....	213
<b>Figure 5.2.</b> Procédure d'échantillonnage de l'émail dentaire pour les analyses en isotopes stables du carbone sur un porc domestique .....	214
<b>Figure 5.3.</b> Relation entre la proportion (%) d'alimentation C <sub>4</sub> et les valeurs de $\delta^{13}\text{C}_{\text{alimentation}}$ (‰, VPDB) estimées pour chaque lot expérimental.....	217
<b>Figure 5.4.</b> Observation au microscope optique d'une coupe d'une deuxième molaire inférieure d'un porc domestique âgé de 218 jours incluse dans de la résine (réalisée à l'Institut Pprime avec Xavier Milhet et Amélie Caradec) et localisation approximative du prélèvement d'émail (rectangle blanc)	219
<b>Figure 5.5.</b> Relation entre le $\delta^{13}\text{C}_{\text{alimentation}}$ estimé et le $\delta^{13}\text{C}_{\text{émail}}$ mesuré chez six lots de porcs nourris avec 0, 10, 20, *40 (farine + grains), 60 et 80 % de C <sub>4</sub> entre l'âge de 75 jours et 200 ou 230 jours..	222
<b>Figure 5.6.</b> Relation entre le facteur d'enrichissement $\epsilon^*$ (moyenne $\pm$ écart-type ; exprimé en ‰) et le $\delta^{13}\text{C}_{\text{alimentation}}$ calculé pour chaque lot expérimental en fonction de la durée de l'alimentation C <sub>4</sub> (groupe « longues durées » en noir ; groupe « courtes durées » : 63 jours en bleu, 33 jours en violet).....	224
<b>Figure 5.7.</b> Relation entre la proportion (en %) d'aliment C <sub>4</sub> (farine de maïs) dans le bol quotidien et le signal en isotopes stables du carbone $\delta^{13}\text{C}_{\text{émail}}$ chez six groupes de porcs nourris avec 0 à 80 % de C <sub>4</sub> à partir de 75 jours d'âge et pendant 125 ou 155 jours (en noir), ainsi que trois groupes de porcs	

nourris avec 40 (n = 10), 60 (n = 6) et 80 % (n = 6) de C <sub>4</sub> à partir de 155 jours d'âge et pendant 33 (en violet) ou 63 jours (en bleu). .....	227
<b>Figure 5.8.</b> Observations microscopiques préliminaires d'une coupe d'une M <sub>2</sub> d'un porc domestique âgé de 218 jours (réalisées à l'Institut Pprime avec Xavier Milhet et Amélie Caradec). A) Microscopie optique (la dent est orientée cuspides vers le bas) et localisation approximative de la zone (B) étudiée (carré rouge). B) Zone analysée par microscopie électronique à balayage (MEB) associée à un détecteur d'électrons rétrodiffusés (BSE ; pression partielle) montrant la structure de l'émail (à gauche, globalement minéralisé) et de la dentine (à droite, avec migration des odontoblastes). .....	229
<b>Figure 5.9.</b> Variations de la composition en isotopes stables du carbone sur la première molaire (M1, en rouge ; n = 2 prélèvements en série le long de la couronne), la canine (qui n'a pas enregistré la totalité du changement de régime ; C, en bleu ; n = 19) et la deuxième molaire inférieure (M2, en vert ; n = 5) d'un porc nourri avec 40 % de maïs C <sub>4</sub> (farine + grains) à partir de l'âge de 120 jours et abattu à 290 jours. Analyses réalisées par Deming Yang. ....	231
<b>Figure 6.1.</b> Procédures expérimentales du modèle « matières animales » incluant des porcs nourris avec des invertébrés et des vertébrés. ....	236
<b>Figure 6.2.</b> Distributions des valeurs des paramètres SSFA (Asfc, epLsar, HASfc81) sur les facettes écrasantes (A) et coupantes (B) des porcs nourris avec des matières animales invertébrées et vertébrées .....	238
<b>Figure 6.3.</b> Distributions des valeurs des paramètres ISO 25178 liés à la hauteur (Sp, Sv, Sz, Sa, Ssk, Sku) sur les facettes écrasantes (A) et coupantes (B) des porcs nourris avec des matières animales invertébrées et vertébrées .....	240
<b>Figure 6.4.</b> Distributions des valeurs des paramètres ISO 25178 liés à la complexité, l'orientation, l'aire (Sdr, Str, S5v, Sda, Sha, Sdv) sur les facettes écrasantes (A) et coupantes (B) des porcs nourris avec des matières animales invertébrées et vertébrées .....	241
<b>Figure 6.5.</b> Distributions des valeurs des paramètres ISO 25178 liés au volume (Vmp, Vmc, Vvc, Vvv) sur les facettes écrasantes (A) et coupantes (B) des porcs nourris avec des matières animales invertébrées et vertébrées. ....	242
<b>Figure 6.6.</b> Représentation schématique, sous forme de profils, des états de surface différents suite à la consommation d'invertébrés en termes d'asymétrie des hauteurs (Ssk) .....	245
<b>Figure 6.7.</b> Distributions des valeurs de $\delta^{44/42}\text{Ca}$ dans l'émail dentaire des porcs nourris avec 25 % d'insectes (vert foncé, n = 5) ou 5 poussins broyés (marron, n = 5) par jour .....	246
<b>Figure 6.8.</b> Dispersions des valeurs de $\delta^{66}\text{Zn}$ dans l'émail dentaire de spécimens fossiles de carnivores (rouge), d'omnivores (noir) et d'herbivores (vert) provenant de la grotte de Tam Hay Marklot, au Laos, datée entre environ 40 et 13 000 ans. Adaptée d'après Bourgon et al. (2020). ....	248

## Liste des Tableaux

<b>Tableau 2.1.</b> Tableau récapitulatif des différents essais expérimentaux menés dans le cadre du projet ANR DIET-Scratches et analysés dans le cadre de cette thèse. ....	44
<b>Tableau 2.2.</b> Descriptions et unités des paramètres issus de la norme internationale ISO 25178-2 utilisés dans le cadre de cette thèse .....	62
<b>Tableau 3.1.</b> Statistiques descriptives (moyenne, écart-type ou SD, médiane, 1 <sup>er</sup> et 3 <sup>ème</sup> quartiles ou Q1 et Q3, étendue) des paramètres topographiques mesurés sur les dP <sup>4</sup> et les M <sup>1</sup> supérieures des groupes « Contrôles », « Orge (30 %) », « Maïs (20 %) » et « Noisettes (30 items) » .....	129
<b>Tableau 3.2.</b> Statistiques descriptives (moyenne, écart-type ou SD, médiane, 1 <sup>er</sup> et 3 <sup>ème</sup> quartiles ou Q1 et Q3, étendue) des paramètres topographiques mesurés sur les dP <sub>4</sub> et les M <sub>1</sub> inférieures des groupes « Contrôles », « Orge (30 %) », « Maïs (20 %) » et « Noisettes (30 items) » .....	130
<b>Tableau 3.3.</b> Résultats des ANOVAs sur les paramètres topographiques calculés sur les dernières prémolaires déciduales supérieures : pente, indice de relief (RFI), tranchant (ARC), courbure (DNE) et complexité (OPCR) .....	134
<b>Tableau 3.4.</b> Résultats des ANOVAs sur les paramètres topographiques calculés sur les dernières prémolaires déciduales inférieures : pente, indice de relief (RFI), tranchant (ARC), courbure (DNE) et complexité (OPCR) .....	134
<b>Tableau 3.5.</b> Résultats des ANOVAs sur les paramètres topographiques calculés sur les dernières prémolaires déciduales inférieures et supérieures combinées: pente, indice de relief (RFI), tranchant (ARC), courbure (DNE) et complexité (OPCR) .....	135
<b>Tableau 3.6.</b> Résultats des tests de comparaisons multiples suite aux ANOVAs significatives sur les paramètres topographiques calculés sur les dernières prémolaires déciduales inférieures : pente, indice de relief (RFI), tranchant (ARC), courbure (DNE) et complexité (OPCR) .....	135
<b>Tableau 4.1.</b> Teneurs (%) en silice, en cellulose et en lignine des granulés consommés par les porcs de l'essai « canne à sucre » (« Granulés Canne »), des granulés consommés par les porcs de l'essai « luzerne » (« Granulés Luzerne »), de la canne à sucre et de la luzerne .....	178
<b>Tableau 4.2.</b> Paramètres SSFA et ISO 25178 discriminants sur les facettes écrasantes (phase II) et coupantes (phase I) des porcs de l'essai « canne à sucre » suite aux tests t de Student. ....	186
<b>Tableau 4.3.</b> Paramètres SSFA et ISO 25178 discriminants sur les facettes écrasantes (phase II) des porcs de l'essai « luzerne » suite aux tests de comparaisons multiples .....	191
<b>Tableau 4.4.</b> Résultats des tests t de Student réalisés sur les prémolaires supérieures et inférieures des groupes de l'essai « canne à sucre » pour chaque paramètre topographique. ....	195
<b>Tableau 4.5.</b> Résultats des analyses de variance réalisées sur les prémolaires supérieures et inférieures des groupes de l'essai « luzerne » pour chaque paramètre topographique .....	198

<b>Tableau 4.6.</b> Résultats des tests de comparaisons multiples suite aux analyses de variance significatives sur les prémolaires supérieures des groupes de l'essai « luzerne » pour la pente, le RFI et l'ARC .....	198
<b>Tableau 5.1.</b> Détail des alimentations données à chaque lot de porcs expérimentaux des groupes « longues durées » (porcs nourris de 75 jours à 200 ou 230 jours ; 6 lots) et « courtes durées » (porcs nourris de 155 jours à 188 ou 218 jours ; 4 lots) à partir du changement de régime alimentaire.....	212
<b>Tableau 5.2.</b> Valeurs moyennes de $\delta^{13}\text{C}$ (‰, VPDB) et écarts-types mesurés sur les trois types d'aliments donnés aux porcs en différentes proportions : le mélange BOT (blé, orge et triticale) et le tourteau de soja constituant la farine de céréales C <sub>3</sub> ; le maïs C <sub>4</sub> .....	217
<b>Tableau 5.3.</b> Valeurs moyennes de $\delta^{13}\text{C}_{\text{alimentation}}$ de chaque lot expérimental (‰, VPDB) des groupes « longues durées » et « courtes durées » .....	218
<b>Tableau 5.4.</b> Compositions en isotopes stables du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) mesurées dans la bioapatite de l'émail des porcs expérimentaux du groupe « longues durées », nourris avec 0, 10, 20, 40, 60 et 80 % de maïs C <sub>4</sub> à partir de l'âge de 75 jours et jusqu'à 200 ou 230 jours. ....	221
<b>Tableau 5.5.</b> Compositions en isotopes stables du carbone mesurées dans la bioapatite de l'émail ( $\delta^{13}\text{C}_{\text{émail}}$ ) des porcs expérimentaux nourris avec 40, 60 et 80 % de maïs C <sub>4</sub> de l'âge de 155 jours à 188 ou 218 jours.....	226
<b>Tableau 6.1.</b> Résultats des tests de comparaisons multiples entre les six groupes alimentaires sur les paramètres discriminants sur les facettes écrasantes. ....	243

## Liste des Annexes

<b>Annexe 1.</b> Organes souterrains et micro-usures dentaires : approche expérimentale.....	380
<b>Annexe 2.</b> Annexes de Louail et al. (2021) publié dans <i>Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology</i> .....	393
Annexes de Neaux, Louail et al. (2022) publié dans <i>The Anatomical Record</i> .....	414
<b>Annexe 3.</b> Annexes du chapitre 4 : Usure dentaire et consommation d'herbacées monocotylédones et dicotylédones : apports de l'approche expérimentale .....	421
<b>Annexe 4.</b> Annexes du chapitre 6 : Consommation de vertébrés et d'invertébrés, usure dentaire et composition biogéochimique : approche expérimentale .....	434
<b>Annexe 5.</b> Annexes du chapitre 7 : Nouvelles perspectives sur les habitudes alimentaires des <i>Kolpochoerus</i> de la Formation de Shungura (basse vallée de l'Omo, Éthiopie) à travers les textures de micro-usures dentaires (article en préparation, en anglais) .....	443
<b>Annexe 6.</b> Louail M., Caner L., Neaux D., Ortiz K., Locatelli Y., Cucchi T. (2022) Identifying the impact of soil ingestion using a wild boar experimental model. <i>Journal of Archeological Method and Theory</i> .....	457

# **Chapitre 1 : Introduction**

## **1.1. Cadre général du projet**

L'alimentation est une fonction vitale chez les organismes hétérotrophes et peut ainsi exercer des pressions favorisant la sélection de certaines structures anatomiques, physiologiques ou comportementales (Bels & Herrel, 2019). Au Cénozoïque, plusieurs clades de mammifères ont acquis des phénotypes cranio-dentaires considérés comme reflétant des adaptations à une consommation accrue de plantes herbacées abrasives, tels que certains taxons d'herbivores ruminants qui présentent des couronnes dentaires hautes ou hypsodontes (e.g. Damuth & Janis, 2011; Madden, 2014) et certains taxons de suidés qui montrent un allongement important de leurs molaires, parfois associé à une augmentation de la hauteur des couronnes et une multiplication du nombre de cuspides (e.g. Harris & White, 1979; Souron, 2017). Ces adaptations morphologiques permettraient d'augmenter la durée de vie des dents et/ou leur résistance à l'usure face à une alimentation très abrasive, ainsi que l'efficacité de la mastication pour fragmenter les aliments. Au cours du Pliocène et du Pléistocène, plusieurs auteurs ont proposé que l'épaississement de l'émail dentaire observé chez la plupart des hominines anciens, et en particulier au sein du taxon *Paranthropus*, pourrait refléter une alimentation de plus en plus abrasive ou composée de plus en plus de ressources dures (e.g. J. T. Robinson, 1954; Jolly, 1970; Lucas et al., 2008; Rabenold & Pearson, 2011; Ungar & Sponheimer, 2011). Toutefois, leurs paléo-écologies et les facteurs ayant favorisé la sélection de tels phénotypes cranio-mandibulaires et dentaires restent peu compris.

La fin du Pliocène et le début du Pléistocène constituent une période charnière dans l'histoire évolutive des hominines, notamment caractérisée par une diversité de taxons incluant des formes graciles et des formes robustes. Cette diversité reflèterait une variété de stratégies alimentaires en lien notamment avec les fluctuations climatiques, celles-ci affectant la disponibilité spatio-temporelle des ressources exploitées (Potts, 1998; deMenocal, 2011; Faith et al., 2021). Si le débat reste ouvert sur le caractère plutôt progressif ou par étapes des changements climatiques à cette période, ainsi que sur les facteurs à l'origine de ces changements (Trauth et al., 2021), la plupart des études démontrent



globalement une aridité croissante et un refroidissement sur le continent africain, associés à une ouverture des milieux, une expansion des plantes herbacées de milieux arides et des changements fauniques importants (e.g. Vrba, 1988; deMenocal, 1995, 2004; Reed, 1997; Alemseged, 2003; Bobe & Behrensmeyer, 2004; Feakins et al., 2005; Trauth et al., 2005, 2007, 2009, 2021; Bonnefille, 2010; Levin et al., 2011; Uno et al., 2011, 2016; Bibi et al., 2013; Bibi & Kiessling, 2015; Polissar et al., 2019; Lepre & Quinn, 2022). Cette période est par ailleurs marquée par la mise en place de cycles climatiques rapides et de grande amplitude, qui se traduisent par des variations climatiques importantes et une alternance de périodes humides et arides. En particulier, plusieurs auteurs ont montré que l'environnement de l'époque en Afrique orientale – région clé dans l'évolution humaine en raison notamment de la richesse du registre fossile et d'enregistrements sédimentaires quasi-continus entre la fin du Pliocène et le début du Pléistocène (Boisserie et al., 2008; Bobe, 2011) – était composé d'une mosaïque d'habitats ouverts et boisés, incluant la persistance d'habitats humides, probablement en lien avec les variations des niveaux des lacs dans la vallée du Grand Rift (Trauth et al., 2010; Nutz et al., 2020). Plusieurs auteurs suggèrent que cette variabilité aurait joué un rôle clé dans l'histoire de l'évolution humaine (Potts, 1998; Trauth et al., 2007, 2009; Maslin et al., 2014; Potts & Faith, 2015). En effet, les variations spatiales et temporelles dans la disponibilité des ressources alimentaires, en lien avec les fluctuations climatiques et des habitats mosaïques, ont pu favoriser différentes stratégies d'acquisition et/ou de traitement des ressources disponibles au sein des hominines.

Différentes stratégies alimentaires parmi les hominines plio-pléistocènes contribueraient donc à expliquer le partitionnement de niches écologiques entre taxons contemporains et les facteurs favorisant la sélection des phénotypes cranio-mandibulaires et dentaires robustes. Si l'hypothèse traditionnelle d'une dichotomie entre les paranthropes, perçus comme herbivores spécialisés, et les premiers représentants du genre *Homo* (ici, *Homo* sp., *H. habilis*, *H. rudolfensis* et *H. erectus* africains ou souvent appelés *H. ergaster*), perçus comme omnivores généralistes et capables de faire face à une diversité de conditions environnementales, a été largement remise en question, leurs habitudes alimentaires restent peu comprises. Initialement basées sur des interprétations fonctionnelles du système masticateur, les inférences écologiques proposées ensuite sur la base d'indicateurs directement liés à l'alimentation

suggèrent une diversité d'habitudes alimentaires entre les différents taxons d'hominines ainsi qu'une variabilité intra-spécifique parfois importante (Ungar & Sponheimer, 2011). Par ailleurs, elles suggèrent des régimes alimentaires globalement similaires entre la plupart des taxons mais des stratégies différentes en fonction de la disponibilité en ressources préférées (telles que les fruits ; voir ci-dessous). Toutefois, afin d'affiner nos interprétations des données fossiles, davantage d'études sont nécessaires pour mieux comprendre les mécanismes à l'origine des variations de ces indicateurs écologiques cranio-mandibulaires et dentaires fréquemment employés (tels que la micro-usure dentaire ou la composition chimique de l'émail dentaire). Notamment, explorer les comportements de ces indicateurs en fonction du type d'aliment consommé et de sa proportion dans l'alimentation permettrait de contribuer à tester les hypothèses proposées concernant les paléo-écologies des hominines anciens, le partage de niches écologiques et les facteurs ayant favorisé la sélection des morphologies cranio-mandibulaires et dentaires robustes. Le développement d'un modèle expérimental sur des organismes omnivores bunodontes en alimentation contrôlée apportera de nouveaux éléments pour répondre à ces questionnements.

Ce projet de thèse est donc basé sur des porcs domestiques en alimentation contrôlée et a pour objectif principal de tester la capacité de différents indicateurs écologiques cranio-mandibulaires et dentaires à détecter la consommation d'un aliment type dans des proportions faibles à modérées dans l'alimentation (Figure 1.1). Il s'inscrit dans le cadre de deux projets de recherche collaboratifs soutenus par l'Agence Nationale de la Recherche (projet « DIET-Scratches » n°ANR-17-CE27-0002, 2018-2021 ; Coordinateurs : Gildas Merceron et Stéphane Ferchaud), ainsi que par la région Nouvelle-Aquitaine (projet « ALIHOM », 2019-2023 ; Coordinateur : Gildas Merceron). Les aliments donnés aux porcs présentent des propriétés physiques et mécaniques similaires à celles des ressources potentiellement ciblées par les hominines en période de pénurie alimentaire. L'approche multi-indicateurs étant indispensable pour avoir une vision globale des paléo-écologies des taxons fossiles, quatre types d'indicateurs ont été considérés. A terme, ce projet de recherche vise à réinterpréter les données observées sur les primates fossiles, ainsi que sur les suidés fossiles, à la lumière des résultats obtenus sur les porcs expérimentaux. Il permettra d'apporter de nouveaux éléments pour améliorer nos

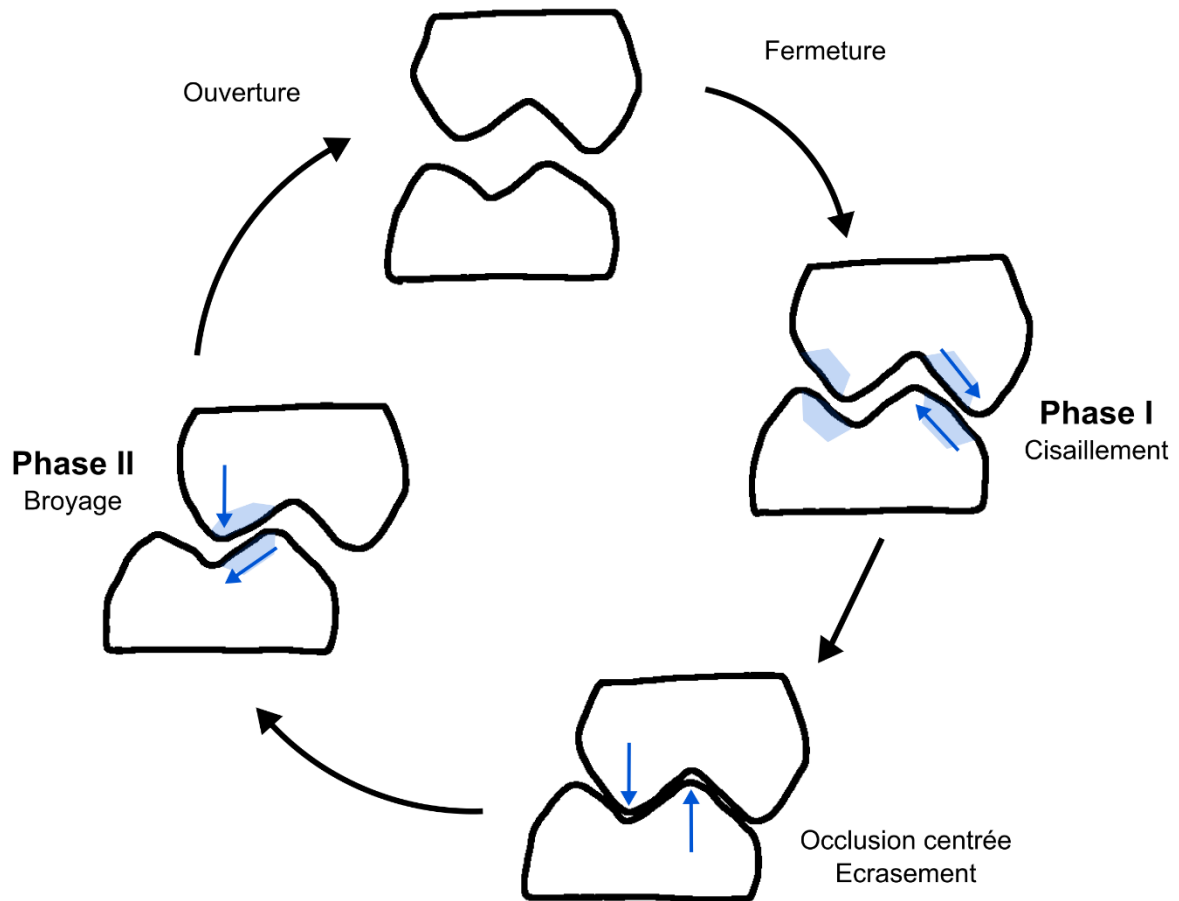
inférences des paléo-écologies et des partages de niches, ainsi que pour contribuer à mieux comprendre les facteurs favorisant la sélection des phénotypes cranio-mandibulaires et dentaires.



**Figure 1.1.** Aperçu du projet de recherche collaboratif « DIET-Scratches » financé par l'Agence Nationale de la Recherche (ANR-17-CE27-0002, 2018-2021 ; Coordinateurs : Gildas Merceron et Stéphane Ferchaud) dans lequel s'inscrit ce projet de thèse. Types d'aliments donnés aux porcs et potentiellement ciblés par les hominines anciens (à gauche, de haut en bas) : des graines plus ou moins dures, des matières animales, des plantes herbacées monocotylédones et dicotylédones (organes souterrains non-représentés). Indicateurs cranio-mandibulaires et dentaires considérés (à droite, de haut en bas) : textures de micro-usure dentaire, topographie dentaire, composition biogéochimique de l'émail dentaire et morphologie de la mandibule. Figure réalisée par Sabine Riffaut.

## 1.2. Mastication, usure dentaire et alimentation chez les mammifères

Les mammifères sont caractérisés par une denture hétérodonte incluant des dents jugales, ou post-canines, qui présentent une morphologie complexe et dont la principale fonction est la mastication : les prémolaires et les molaires (Lucas, 2004). Au cours de la mastication, les aliments sont réduits progressivement en plus petites particules, facilitant ainsi leur digestion par les enzymes. D'une façon générale, le cycle masticatoire des mammifères débute par une étape d'écrasement des aliments sans occlusion dentaire et principalement via des mouvements verticaux. Cette étape est suivie de la mastication proprement dite des aliments (« *power stroke* »), rythmique, via des mouvements guidés notamment par la morphologie des dents inférieures et supérieures (Figure 1.2). Elle se divise en deux phases : une première phase dite de cisaillement (phase I), pendant laquelle les crêtes des molaires opposées glissent l'une contre l'autre et cisailent les aliments, et qui se termine par une occlusion centrée (position « emboîtée », avec le maximum de contacts entre dents inférieures et supérieures) pendant laquelle les aliments sont comprimés aux niveaux des bassins ; et une phase dite de broyage (phase II), pendant laquelle les molaires agissent telles des pilons et mortiers pour broyer les aliments (Crompton & Hiiemae, 1969; Kay & Hiiemae, 1974; Ungar, 2015). Trois principales actions sont impliquées dans la mastication : le cisaillement, caractérisé par le glissement des dents opposées dans un plan quasi parallèle au plan de contact ; l'écrasement, caractérisé par des mouvements dans une direction quasi perpendiculaire au plan de contact ; et le broyage, qui combine à la fois des forces parallèles et perpendiculaires au plan de contact (Figure 1.2).



**Figure 1.2.** Représentation schématique du cycle masticateur (ou « power stroke ») chez les mammifères, divisé en deux phases principales associées majoritairement à une action de cisaillement (phase I ; flèches bleues : forces quasi parallèles au plan de contact) et à une action de broyage (phase II ; flèches bleues : forces parallèles et perpendiculaires au plan de contact), et développement des facettes d'usure sur les surfaces occlusales (zones bleu clair). Adaptée d'après Fiorenza et al. (2015) et Hillson (1996).

L'usure dentaire désigne la perte ou l'amincissement de l'émail à la surface des dents et résulte de différents mécanismes. L'abrasion résulte de la friction répétée de matériaux exogènes (i.e. particules abrasives des aliments, poussières) sur les surfaces dentaires. L'attrition résulte des contacts répétés entre dents antagonistes. Enfin, l'érosion correspond à la dégradation chimique des tissus, par exemple sous l'action des acides présents dans les fruits (Lucas, 2004; Zhou et al., 2013). Les mécanismes d'attrition et d'abrasion qui interviennent au cours de la mastication des aliments génèrent des facettes

d'usure sur les surfaces occlusales des dents (Figure 1.2). Ces facettes correspondent à des zones d'émail polies aux bords délimités et sont le plus souvent identifiables à l'œil nu, selon l'orientation de la lumière. Depuis plusieurs années, un certain nombre d'études ont proposé des nomenclatures pour identifier les facettes homologues entre dents antagonistes ainsi qu'entre différents taxons (e.g. Butler, 1952; Mills, 1966; Crompton & Hiiemae, 1970; Gingerich, 1974; Kay & Hiiemae, 1974; Maier & Schneck, 1981, 1982; Fortelius, 1985; Schultz et al., 2018). La plupart de ces nomenclatures divisent les facettes identifiées en fonction de leur implication dans l'une ou l'autre des deux phases du cycle masticateur (i.e. phases I et II). Si les facettes associées à la phase II sont développées chez la plupart des primates – tel que représenté sur la Figure 1.2 –, elles sont souvent absentes ou très réduites chez les herbivores ongulés, suggérant ainsi une composante de broyage nettement moins importante (Janis, 1979). Chez les porcs, plusieurs études ont montré qu'il existe de nombreuses ressemblances entre leur système masticateur et celui des primates anthropoïdes, y compris des schémas d'usure occlusale assez similaires et des mouvements semblables de l'articulation temporo-mandibulaire (ou plutôt « pétro-mandibulaire » ; Herring, 1976; Ström et al., 1986; Bermejo et al., 1993; Sun et al., 2002; Menegaz et al., 2015 ; voir également chapitre 2).

La fonction première des dents jugales est de fragmenter les aliments pour faciliter leur digestion. Réciproquement, les propriétés physiques et mécaniques des aliments consommés influencent l'usure dentaire, et peuvent par conséquent exercer des pressions de sélection sur la morphologie dentaire (Ungar, 2015). Différents termes sont classiquement utilisés pour décrire les propriétés des aliments selon leur comportement en réaction à diverses forces (de compression, de traction, de torsion) exercées (e.g. Lucas, 2004; Williams et al., 2005; Zhang et al., 2014; Berthaume, 2016; Thiery et al., 2017), tels que la dureté (« *hardness* »), la coriacité (« *toughness* »), la rigidité (« *stiffness* », ou module élastique), la friabilité (« *brittleness* »). La dureté désigne la résistance d'un matériau à l'indentation ou à la déformation. Par exemple, la chair des fruits mûrs est généralement molle tandis que les fruits verts sont plus durs ; les graines sont généralement dures. La coriacité d'un matériau désigne sa résistance à la propagation d'une fracture. Un matériau qui ne résiste pas, ou peu, à la propagation d'une fracture est dit friable ou cassant. Les feuilles mûres et les herbacées monocotylédones sont généralement très

coriaces tandis que les graines sont souvent cassantes. La rigidité (module élastique ou module de Young) désigne la résistance à la déformation d'un matériau et peut-être utilisée pour estimer sa dureté. D'autres propriétés doivent être prises en compte lorsque l'on s'intéresse à l'impact de l'alimentation sur l'usure et la morphologie dentaire. Par exemple, la taille, et donc la densité des aliments dans le bol alimentaire quotidien, ainsi que leur forme peuvent influencer les comportements masticateurs (Lucas, 2004; van Casteren et al., 2020). La richesse en phytolithes (i.e. les particules de silice amorphes contenues dans les plantes, en particulier les herbacées monocotylédones ; Hodson et al., 2005) ou encore la richesse en fibres peuvent également être liées à la coriacité et à l'abrasivité des aliments. Ainsi, en fonction des propriétés physiques et mécaniques des aliments consommés, le système masticateur et en particulier les dents vont faire face à des demandes fonctionnelles différentes pour fragmenter les aliments. Les aliments durs et/ou coriaces sont considérés comme mécaniquement difficiles à transformer (« *mechanically challenging foods* »), à l'inverse des aliments mous et cassants (Lucas, 2004; Lucas et al., 2009; Thiery, Guy, et al., 2017). Plusieurs auteurs suggèrent que ce type d'aliments, souvent parmi les moins préférés, peuvent jouer un rôle plus important sur la morphologie du système masticateur que les aliments préférés, qui sont généralement moins difficiles à transformer (e.g. Ungar et al., 2008; Constantino & Wright, 2009; Marshall et al., 2009; Lambert & Rothman, 2015).

La forme des dents, les caractéristiques morphologiques fines des surfaces occlusales (i.e. crêtes, crénelations, cuspidés, cuspules) ainsi que la microstructure de l'émail peuvent donc refléter des adaptations permettant de répondre aux exigences fonctionnelles nécessaires à la fragmentation d'aliments aux propriétés physiques et mécaniques variées (Lucas, 2004; Ungar, 2015). De nombreux exemples illustrent cette relation entre l'alimentation et la morphologie dentaire. Notamment, au sein du groupe des Carnivores, les taxons qui ont un régime alimentaire plutôt omnivore ou herbivore présentent des cuspidés plus larges et émoussés et des zones d'écrasement et de broyage plus larges que les taxons strictement carnivores (Van Valkenburgh, 1989; Sacco & Van Valkenburgh, 2004). Chez les ongulés, les espèces herbivores spécialisées sur la consommation d'herbacées monocotylédones tendent à présenter des couronnes dentaires hautes (i.e. hypsodontes ; Damuth & Janis, 2011). Entre autres exemples, c'est le cas des phacochères (et des hylochères mais dans une moindre mesure ;

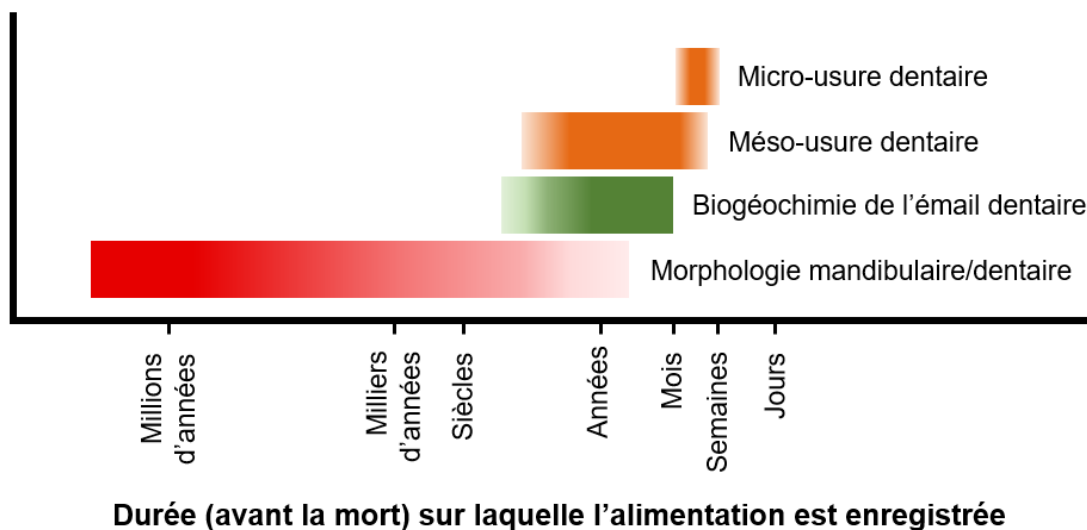
d'Huart, 1978; Harris & White, 1979; Butynski & de Jong, 2017; de Jong & Butynski, 2017; Lazagabaster et al., 2021). Chez les primates, les espèces folivores présentent généralement des cuspides hautes et tranchantes et des crêtes d'émail développées tandis que les espèces frugivores ou omnivores, et en particulier les espèces spécialisées sur la consommation d'objets durs, présentent plutôt des cuspides basses et émoussées et des crêtes moins développées (Kinzey, 1992; Maier, 1984). Ainsi, parce que la morphologie dentaire est étroitement liée à l'alimentation, de nombreux auteurs ont proposé des interprétations sur des habitudes alimentaires passées à partir d'observations faites sur la morphologie du système masticateur d'espèces fossiles, et ont inféré des pressions de sélection liées à l'alimentation. Il est cependant essentiel de tenir compte d'observations indépendantes de la morphologie pour tester de telles hypothèses, en particulier lorsque l'on s'intéresse à des taxons ayant des régimes alimentaires globalement peu contrastés.

### **1.3. Explorer les habitudes alimentaires des hominines anciens**

Reconstruire les habitudes alimentaires d'organismes éteints permet d'inférer des facteurs potentiels ayant influencé des changements de forme et de fonction de certaines structures anatomiques, en particulier au niveau du système masticateur. Pour retracer les régimes alimentaires dans le passé, plusieurs indicateurs sont couramment utilisés, en particulier ceux basés sur l'analyse de la morphologie du système masticateur (mandibules et dents en particulier), de la composition isotopique des tissus (l'émail dentaire en particulier) et de l'usure dentaire (Figure 1.3). Si ces trois types d'indicateurs peuvent être étudiés sur des organismes vieux de plusieurs millions d'années, ils ne reflètent pas l'alimentation sur la même période de vie de l'organisme, ni ne reflètent les mêmes aspects de l'alimentation (M. Davis & Pineda Munoz, 2016). L'anatomie du système masticateur reflète l'histoire évolutive de l'organisme et est impactée par des contraintes diverses qui ne sont pas uniquement liées à l'alimentation (e.g. Ross & Iriarte-Diaz, 2014 ; voir également chapitre 3). La méso-usure dentaire reflète l'abrasivité globale de l'alimentation sur une période relativement longue de la vie de l'animal (e.g. Fortelius & Solounias, 2000; Kaiser & Fortelius, 2003; Ackermans, 2020 ; voir également chapitre



2) tandis que la micro-usure dentaire (i.e. les traces d'usure microscopiques présentent sur les facettes d'usure occlusales) reflète essentiellement les propriétés physiques des items (aliments et particules minérales) mastiqués lors des semaines précédant la mort de l'organisme (R. S. Scott et al., 2006, 2012; J. R. Scott, 2012). Les micro-usures sont en effet rapidement et continuellement remplacées au cours de la vie de l'animal en même temps qu'il se nourrit : ce phénomène est appelé l'effet du « dernier repas » ou « *last supper effect* » (Teaford & Oyen, 1989; Teaford et al., 2017; Winkler et al., 2020 ; voir également chapitre 2). Enfin, la biogéochimie de l'émail reflète les ressources ayant contribué à la croissance de la couronne dentaire, soit au début de la vie de l'organisme chez la plupart des mammifères. En particulier, la teneur en isotopes stables du carbone est très étudiée pour retracer la part de plantes C<sub>3</sub> (telles que les fruits et les graines des arbres et arbustes, mais également de nombreuses herbacées dicotylédones ou « *forbs* ») et de plantes C<sub>4</sub> (principalement des graminées et des cypéracées, mais pas seulement) dans l'alimentation (e.g. Balasse, 2002; Ben-David & Flaherty, 2012; Martin et al., 2017 ; voir également chapitre 5). Ainsi, si des inférences alimentaires peuvent être proposées sur la base d'interprétations fonctionnelles de la morphologie du système masticateur, celle-ci reflète davantage ce qui pouvait être mangé par l'organisme que ce qu'il mangeait réellement (B. W. Robinson & Wilson, 1998; Lister, 2013; Gailer et al., 2016). Il est donc essentiel de prendre en compte les données issues d'indicateurs reflétant ce qui était réellement consommé par l'organisme (tels que la micro-usure dentaire ou la composition isotopique des tissus biologiques), et également de coupler des éco-indicateurs reflétant différents aspects de l'alimentation, afin de tester des hypothèses sur la relation entre l'alimentation et des changements morphologiques.



**Figure 1.3.** Principaux indicateurs crano-mandibulaires et dentaires utilisés pour retracer les habitudes alimentaires dans le passé et durée avant la mort (ou résolution temporelle) sur laquelle l'alimentation est enregistrée. Adapté d'après Davis et Pineda-Munoz (2016).

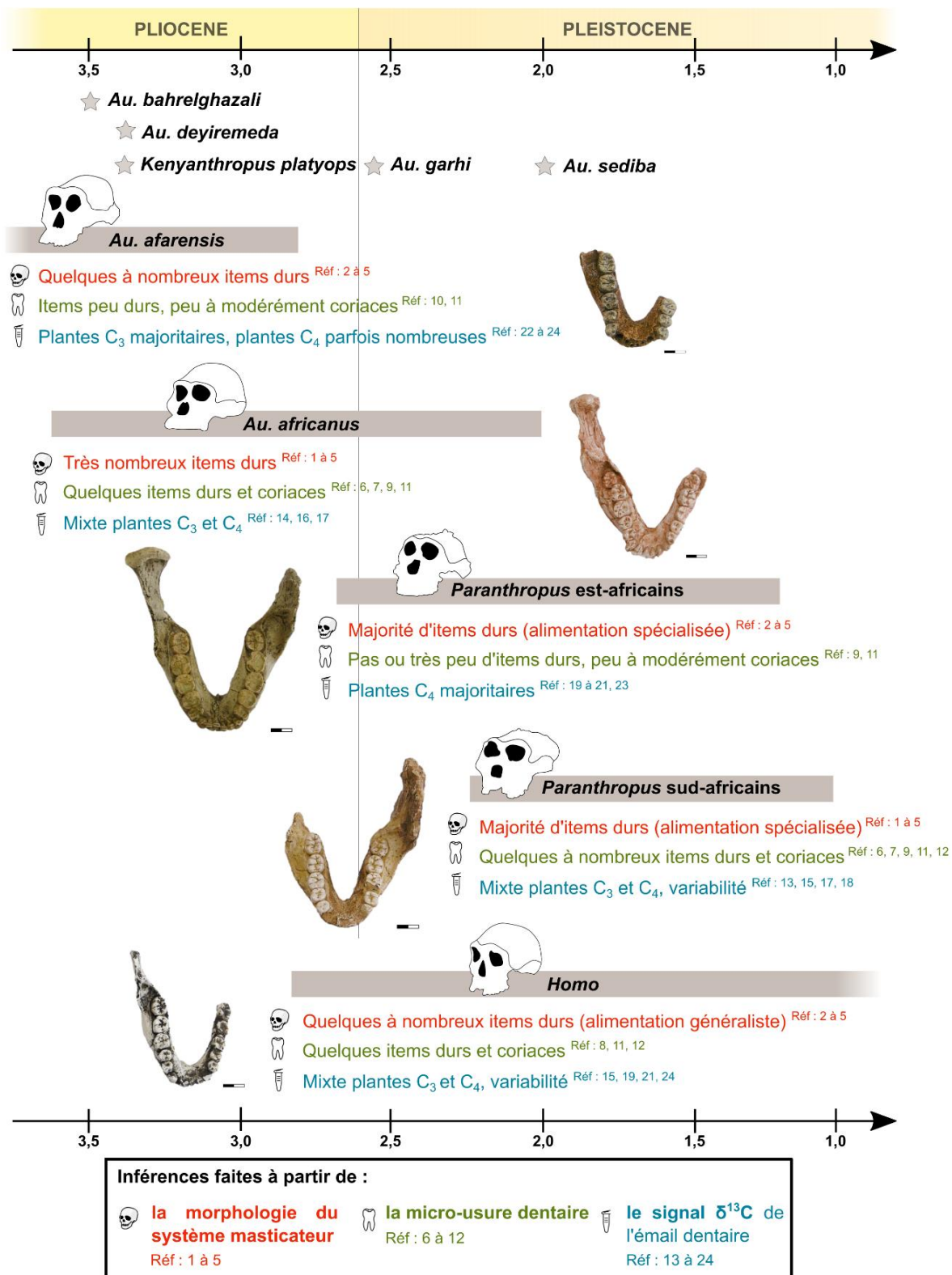
Au sein des hominines, la morphologie robuste du système masticateur et l'émail épais des dents jugales chez la plupart des taxons anciens a longtemps été considérée comme reflétant une adaptation à une alimentation constituée d'une part importante d'aliments durs, tels que des graines. En particulier, les espèces du genre *Paranthropus* (présents d'environ 2,7 à 1,0 Ma, à la fois en Afrique orientale et australe ; Feibel et al., 1989; Deino, 2011; Harrison, 2011; Gibbon et al., 2014) présentent une morphologie particulièrement robuste par rapport aux autres taxons d'hominines et ont donc traditionnellement été considérées comme spécialisées sur une alimentation durophage (Wood & Strait, 2004 ; Figure 1.4). Leur émail dentaire très épais ainsi que la morphologie de leur mandibule suggèrent en effet des adaptations à la consommation d'objets durs (e.g. J. T. Robinson, 1954; Jolly, 1970; Ward & Molnar, 1980; Rak, 1983; Lucas et al., 2008; Strait et al., 2013). D'autres aspects ont également contribué à soutenir cette hypothèse, tels que l'usure particulièrement plane des surfaces occlusales et la fréquence des ébréchures d'émail (J. T. Robinson, 1954; Constantino et al., 2010, 2011; mais voir également Towle et al., 2021). Les taxons contemporains ou péné-contemporains des genres *Australopithecus* (présents d'environ 4,2 à 2,0 Ma en Afrique orientale, centrale et australe ; Leakey et al., 1995; Dirks et al., 2010; Lebatard et al., 2010) et en particulier du genre *Homo* (présents à partir

d'environ 2,8 Ma ; Gibbon et al., 2014; Villmoare et al., 2015) étaient considérés comme plus omnivores et généralistes (Figure 1.4). Plusieurs espèces d'australopithèques présentent des caractéristiques morphologiques suggérant des adaptations à la consommation de ressources alimentaires dures et cassantes, notamment *Au. africanus* et *Au. garhi*, mais dans une proportion moindre que chez les paranthropes (e.g. McHenry, 1984; Asfaw et al., 1999; Teaford & Ungar, 2000). Le genre *Homo*, seul à avoir survécu, tend notamment à montrer une réduction de la taille des dents jugales et de l'épaisseur de l'émail, ainsi qu'un corps mandibulaire moins robuste, et aurait inclus de plus en plus de matières animales dans son alimentation, en particulier à partir d'*H. erectus* (e.g. Domínguez-Rodrigo & Pickering, 2017; mais voir également Barr et al., 2022). Certains auteurs ont également proposé des analogies entre les paranthropes et le panda géant, ce dernier présentant un morphotype robuste qui refléterait une adaptation à une mastication longue et répétée de bambou, une plante monocotylédone coriace et fibreuse (D. D. Davis, 1964; Du Brul, 1977; Christiansen, 2007; R. A. King, 2014).

Ces inférences paléo-écologiques se sont dans un premier temps principalement basées sur des données archéozoologiques et morphologiques. Des études ultérieures, basées sur des indicateurs directs de l'alimentation passée d'un organisme, ont largement nuancé ce schéma général et remis en question l'hypothèse d'une durophagie stricte chez le genre *Paranthropus* (Figure 1.4). En effet, les études portant sur les micro-usures dentaires des hominines (Walker et al., 1981; Grine, 1986; R. S. Scott et al., 2005; Grine et al., 2006; Ungar et al., 2006, 2008, 2010, 2012; Peterson et al., 2018; voir également Martínez et al., 2016 sur des surfaces non-occlusales) montrent que contrairement à ce que suggère la morphologie de leur système masticateur, aucun australopithèque ne présente une micro-abrasion dentaire caractéristique des primates se nourrissant principalement d'objets durs, y compris l'espèce sud-africaine *Au. africanus* (quoique celle-ci ait pu incorporer davantage d'objets durs). Plus surprenant encore, les taxons est- et sud-africains *P. boisei* et *P. robustus* présentent des micro-abrasions dentaires distinctes malgré des morphologies cranio-dentaires similaires, suggérant une alimentation principalement constituée d'items peu durs et modérément coriaces pour le premier. La micro-abrasion dentaire de *P. robustus* est quant à elle plus cohérente avec la consommation d'items durs, mais montre une variabilité importante et suggère plutôt une consommation occasionnelle d'objets durs,

probablement lorsque les aliments préférés ne sont pas ou peu disponibles (R. S. Scott et al., 2005; Daegling et al., 2011; Ungar & Sponheimer, 2011). Au sein des premiers *Homo*, les micro-abrasions dentaires suggèrent une alimentation plutôt généraliste (R. S. Scott et al., 2005; Ungar et al., 2006, 2012). Par ailleurs, les études biogéochimiques sur la composition en isotopes stables du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) suggèrent une proportion majoritaire de plantes  $\text{C}_3$  chez les taxons les plus anciens (White et al., 2009; Grine et al., 2012; Cerling et al., 2013; Wynn et al., 2020; voir également Henry et al., 2012 sur *Au. sediba* à environ 2,0 Ma). Le taxon *Au. afarensis* semble avoir pu consommer occasionnellement une quantité importante de plantes  $\text{C}_4$  (Wynn et al., 2013, 2016, 2020). Les espèces *Au. africanus*, *P. robustus* et les premiers *Homo* semblent quant à elles avoir eu une alimentation incluant une quantité plus importante de plantes  $\text{C}_4$  (Figure 1.4). Les spécimens de *P. boisei* présentent des valeurs surprenantes et différentes de tous les autres taxons d'hominines, suggérant une alimentation composée en majorité de plantes  $\text{C}_4$  similairement à ce qui est observé chez certains pisseurs spécialisés tels que les phacochères (Lee-Thorp et al., 1994, 2000; Sponheimer & Lee-Thorp, 1999a; van der Merwe et al., 2003, 2008; Sponheimer et al., 2005, 2006; Cerling et al., 2011; Cerling, Manthi, et al., 2013; Grine et al., 2012; Wynn et al., 2020). Les quelques spécimens attribués à *Au. bahrelghazali* au Tchad semblent également avoir consommé une part importante de plantes  $\text{C}_4$  mais présentent notamment un émail relativement fin par rapport aux autres taxons d'hominines (Brunet et al., 2002; Guy et al., 2008; Lee-Thorp et al., 2012; Macho, 2015). Ainsi, ces données sont dans l'ensemble cohérentes avec un accroissement global du spectre alimentaire et des recouvrements importants chez les hominines au cours de la fin du Pliocène et du début du Pléistocène, et suggèrent une variabilité importante des habitudes alimentaires entre et au sein de ces taxons. En particulier, les deux espèces *P. boisei* et *P. robustus* semblent avoir opté pour des stratégies complètement différentes en dépit d'une morphologie similaire de leur système masticateur. Ainsi, notamment en raison des paléo-écologies assez différentes entre ces deux espèces, le caractère monophylétique ou diphylétique des paranthropes est débattu (e.g. Strait & Grine, 2004; Wood & Constantino, 2007; Patterson et al., 2014; J. E. Martin et al., 2020). Afin de réconcilier les interprétations basées sur la morphologie et celles basées sur la micro-usure dentaire ou la biogéochimie isotopique, l'hypothèse d'une alimentation seulement occasionnelle d'objets durs et/ou

coriaces en tant qu'aliments de repli a été proposée pour expliquer la sélection des phénotypes cranio-mandibulaires dentaires robustes (Grine et al., 2006; Ungar et al., 2008; Strait et al., 2013).

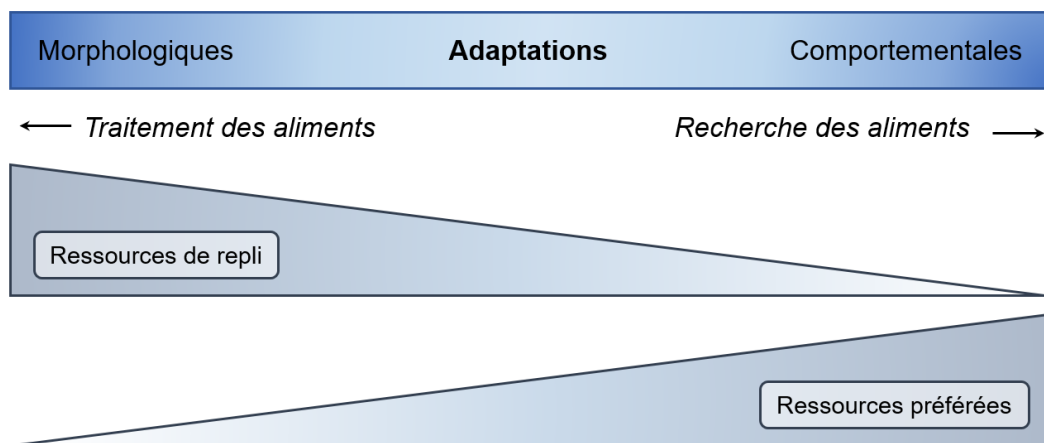


**Figure 1.4.** Cadre chronologique des hominines de la fin du Pliocène et du début du Pléistocène et inférences alimentaires faites à partir de la morphologie du système masticateur (orange, références 1 à 5), de la micro-usure dentaire (vert, références 6 à 12) et de la composition en isotopes stables du carbone dans l'émail dentaire (bleu,

références 13 à 24). Spécimens (mandibules, de haut en bas) : AL 266-1, Sts 52, Peninj-1, SKW 5 et OH 13. Echelle = 2 cm. Références : 1 Robinson (1954) ; 2 Jolly (1970) ; 3 Rak (1983) ; 4 McHenry (1984) ; 5 Teaford & Ungar (2000) ; 6 Grine (1986) ; 7 Scott et al. (2005) ; 8 Ungar, et al. (2006) ; 9 Ungar et al. (2008) ; 10 Ungar et al. (2010) ; 11 Ungar et al. (2012) ; 12 Peterson et al. (2018) ; 13 Lee-Thorp et al. (1994) ; 14 Sponheimer & Lee-Thorp (1999a) ; 15 Lee-Thorp et al. (2000) ; 16 van der Merwe et al. (2003) ; 17 Sponheimer et al. (2005) ; 18 Sponheimer et al. (2006) ; 19 van der Merwe et al. (2008) ; 20 Cerling et al. (2011) ; 21 Cerling et al. (2013) ; 22 Wynn et al. (Wynn et al., 2013) ; 23 Wynn et al. (2016) ; 24 Wynn et al. (2020).

Principalement employé en primatologie, le terme « aliments de repli » (« *fallback foods* ») désigne les ressources alimentaires qui sont consommées par un certain taxon en période de pénurie alimentaire, lorsque ses ressources préférées ne sont pas disponibles, notamment en lien avec la saisonnalité. À l'inverse des aliments préférés, les aliments de repli sont le plus souvent de qualité nutritionnelle moindre et/ou plus difficiles à traiter mais très importants dans l'alimentation selon la saison (A. J. Marshall & Wrangham, 2007; A. J. Marshall et al., 2009). Depuis ces vingt dernières années, l'importance des aliments de repli dans l'écologie et l'évolution des primates a fait l'objet de nombreuses discussions (e.g. Altmann, 1998, 2009; R. W. Wrangham et al., 1998; R. Wrangham et al., 2009; J. E. Lambert et al., 2004; Laden & Wrangham, 2005; J. Lambert, 2007; Marshall & Wrangham, 2007; Constantino & Wright, 2009; Constantino et al., 2009; Marshall et al., 2009; M. E. Harrison & Marshall, 2011). En particulier, la morphologie du système masticateur chez certaines espèces reflèterait davantage des adaptations à la consommation de ces ressources de repli, souvent mécaniquement difficiles à traiter, que des ressources les plus fréquemment consommées. L'hypothèse est que, pendant les périodes de pénurie alimentaire (saisons peu fructifères par exemple), la sélection agit probablement de manière plus intense sur les traits qui confèrent un avantage pour le traitement des aliments de repli, et qui sont donc critiques pour la survie des individus durant ces périodes (Boag & Grant, 1981; B. W. Robinson & Wilson, 1998; A. J. Marshall & Wrangham, 2007). Ainsi, schématiquement, les pressions de sélection associées à la consommation des aliments de repli auraient une influence plus forte sur la morphologie (principalement du système masticateur), tandis que celles associées à la consommation des aliments préférés influenceraient davantage des adaptations comportementales pour rechercher

efficacement ces ressources de meilleure qualité nutritionnelle (Figure 1.5). Plusieurs études soutiennent cette hypothèse (e.g. Rosenberger & Kinzey, 1976; Yamashita, 1998; Ungar, 2004; Lambert et al., 2004; Lambert, 2007; Vogel et al., 2008). Notamment, Lambert et al. (2004) montrent que *Cercopithecus ascanius* et *Lophocebus albigena* – ces derniers ont un émail plus épais que les premiers –, consomment des ressources alimentaires aux propriétés mécaniques similaires et qui ne diffèrent que sur une période critique de quelques mois, pendant lesquels *L. albigena* consomme davantage d'écorce et de graines dures que *C. ascanius*. Ces observations suggèrent donc un rôle prépondérant des aliments de repli sur la sélection d'une telle épaisseur d'émail chez *L. albigena*, permettant ainsi une meilleure résistance et/ou une longévité accrue des dents (Lucas et al., 2008).



**Figure 1.5.** Représentation conceptuelle et schématique de l'impact des ressources de repli et des ressources préférées sur les adaptations morphologiques et comportementales, adaptée de Marshall et al. (2009) et basée sur Lambert (2007) et Marshall et Wrangham (2007) : les aliments de repli, souvent de faible qualité nutritionnelle et/ou mécaniquement difficiles à transformer, tendent à avoir davantage d'impact sur les changements morphologiques tandis que les aliments préférés, souvent plus faciles à traiter et/ou de plus haute qualité nutritionnelle, tendent à avoir davantage d'impact sur les changements comportementaux permettant une recherche de nourriture plus efficace.

Plusieurs auteurs ont donc proposé que la consommation d'objets durs, en tant qu'aliments de repli uniquement, pourrait non seulement expliquer l'absence de traces caractéristiques sur l'abrasion dentaire de *P. boisei* mais également une telle morphologie du système masticateur (Grine et al., 2006;



Ungar et al., 2008). Ce taxon constituerait alors un exemple du « paradoxe de Liem » dans le sens où sa morphologie cranio-mandibulaire et dentaire très robuste, apparemment spécialisée, reflèterait une adaptation à une fonction peu fréquente mais vitale : la consommation occasionnelle d'items mécaniquement difficiles à consommer (Liem, 1980; B. W. Robinson & Wilson, 1998; Ungar et al., 2008). Ce phénomène, d'abord démontré chez les cichlidés (Liem, 1980), a également été proposé pour d'autres taxons, de primates notamment (Remis, 2002; Lambert et al., 2004; Vogel et al., 2008; Sayers, 2013). Pour les hominines anciens, les organes souterrains et les graines qui sont généralement durs et cassants font partie des potentielles ressources de repli proposées (Laden & Wrangham, 2005; Dominy et al., 2008; R. Wrangham et al., 2009). La consommation d'aliments durs en tant qu'aliments de repli est-elle tout de même compatible avec l'homogénéité apparente, en termes de complexité, des surfaces de micro-usure de *P. boisei* (e.g. Ungar et al., 2012) ? D'autres types de ressources ont été proposées, telles que des plantes herbacées coriaces et riches en silice, ce qui serait cohérent avec le fort signal en plantes C<sub>4</sub> observé chez *P. boisei* (Cerling et al., 2011; Cerling, Manthi, et al., 2013; Rabenold & Pearson, 2011; Daegling & Grine, 2017). Il est cependant important de noter que la définition même d'aliments préférés et d'aliments de repli reste difficile à établir au sein d'espèces ou de populations actuelles (voir notamment les études sur les théropithèques : Fashing et al., 2014; Jarvey et al., 2018). Si le recours à l'hypothèse des aliments de repli a donc également été critiqué, particulièrement pour l'espèce *P. boisei* (Sponheimer et al., 2022), il n'en reste pas moins que les espèces du genre *Paranthropus* sont encore aujourd'hui les taxons dont les régimes alimentaires suscitent le plus de débats. De nombreux travaux sont encore nécessaires pour mieux comprendre la diversité des régimes alimentaires et le partitionnement de niches au sein des hominines de la fin du Pliocène et du début du Pléistocène, et pour mieux comprendre les facteurs ayant favorisé la sélection de tels phénotypes cranio-mandibulaires et dentaires. Notamment, il est fondamental de tester la capacité des indicateurs écologiques (cranio-mandibulaires et dentaires) à détecter, d'une part, la consommation d'aliments aux propriétés physiques et mécaniques similaires à celles des aliments de repli potentiellement ciblés par les hominines, et d'autre part, des différences faibles à modérées dans l'alimentation.

## 1.4. Intérêt des approches expérimentales et du porc comme modèle d'étude

Les approches expérimentales, qu'elles soient *in-vivo* ou *in-vitro*, permettent d'évaluer l'impact de facteurs spécifiques sur les structures anatomiques, cranio-mandibulaires et dentaires notamment. Elles apportent ainsi des éléments pour mieux comprendre, par exemple, les mécanismes à l'origine des variations de micro-usure dentaire ou de composition géochimique dans les tissus squelettiques. Elles sont donc essentielles pour améliorer notre compréhension des observations faites sur des taxons modernes dont on connaît les régimes alimentaires, et par conséquent pour améliorer nos inférences paléo-écologiques faites à partir de données fossiles.

De nombreuses études *in-vivo* sur des mammifères en alimentation contrôlée ont été menées pour explorer la relation entre la signature isotopique de l'alimentation, en particulier les isotopes stables du carbone, et celles enregistrées dans les tissus biologiques (e.g. DeNiro & Epstein, 1978; Ambrose & Norr, 1993; Tieszen & Fagre, 1993; Balasse, 2002; Howland et al., 2003; Jim et al., 2004; Passey et al., 2005; Warinner & Tuross, 2009, 2010; Zazzo et al., 2010). En complément des études réalisées sur des taxons modernes sauvages dont on connaît les alimentations (e.g. Lee-Thorp et al., 1989; Bocherens et al., 1996; Cerling & Harris, 1999; Han et al., 2016; Codron et al., 2018), ces travaux ont ainsi contribué à confirmer le potentiel du signal  $\delta^{13}\text{C}$  pour retracer des régimes alimentaires passés. Néanmoins ces travaux se sont, pour la plupart, intéressés à des taxons herbivores ruminants et non-ruminants. De plus, très peu se sont intéressés à l'impact de faibles variations du signal  $\delta^{13}\text{C}$  de l'alimentation. Enfin, seules quelques-unes ont spécifiquement étudié l'intégration du signal isotopique dans la bioapatite de l'émail dentaire, tissu le plus ciblé en paléontologie car peu soumis à la diagenèse et non-remodelé au cours de la vie de l'organisme. Par conséquent, il est indispensable d'explorer les variations de l'intégration du signal isotopique de l'alimentation dans l'émail dentaire d'un modèle animal omnivore qui présente un système digestif relativement similaire au nôtre, tel que le porc (Gonzalez et al., 2015). Un tel modèle expérimental permettrait d'étudier les variations d'autres isotopes que ceux du carbone, tels que le calcium ou l'azote afin d'explorer l'impact de la consommation de matières animales.

L'approche expérimentale a également été largement appliquée pour étudier l'impact de différentes ressources, ou matériaux, sur l'abrasion dentaire, en particulier les textures de micro-usure dentaire. Certaines études ont été réalisées *in-vitro*, notamment dans l'objectif de distinguer les impacts respectifs des phytolithes des plantes et des particules minérales exogènes sur l'émail dentaire et pour étudier le temps de renouvellement des traces d'usure microscopiques (e.g. Teaford & Oyen, 1989; Gügel et al., 2001; Lucas et al., 2013, 2014; Xia et al., 2015; Daegling et al., 2016; van Casteren et al., 2018, 2020). Plus récemment, plusieurs travaux ont également utilisé des simulateurs de mastication, proposant ainsi une alternative au modèle animal *in-vivo* tout en simulant les mouvements masticateurs (Hua et al., 2015, 2020; Karne et al., 2016; Krueger et al., 2021; voir également A. E. Walker et al., 2022). Ce type d'approche connaît un développement récent et, à ce jour, aucune machine ne permet de reproduire précisément les différents mouvements masticateurs au point de s'affranchir des modèles expérimentaux *in-vivo*. De nombreuses études se sont donc intéressées à des animaux en alimentation contrôlée, en particulier ces dernières années, pour explorer l'impact d'alimentations aux propriétés physiques et mécaniques très variées, de différents types de particules minérales exogènes, ou encore pour tester l'impact de la consommation de poussières sur l'enregistrement du signal alimentaire à travers les micro-usures dentaires (e.g. Schulz, Piotrowski, et al., 2013; Merceron et al., 2016, 2017; Ramdarshan et al., 2016, 2017; Teaford et al., 2017, 2020; Schulz-Kornas et al., 2019; Schulz-Kornas et al., 2020; Winkler et al., 2019a; Winkler, Schulz-Kornas, et al., 2020; Winkler, Tütken, et al., 2020; Winkler et al., 2021; Ackermans et al., 2020; Gallego-Valle et al., 2020; L. F. Martin et al., 2020; voir également Ibáñez et al., 2020; Jiménez-Manchón et al., 2020). L'ensemble de ces études contribue à tester expérimentalement les hypothèses faites à partir de données mesurées sur des taxons sauvages actuels ou fossiles, et permet de mieux comprendre les mécanismes à l'origine de la formation des micro-usures dentaires. Néanmoins, ces études ont principalement utilisé des ongulés herbivores et des rongeurs et, jusqu'à présent, aucune étude expérimentale *in-vivo* ne s'est intéressée aux micro-usures dentaires de taxons bunodontes et omnivores nourris avec différentes alimentations pendant plusieurs semaines. Il est donc indispensable de développer un modèle expérimental basé sur un animal qui présente une alimentation, une morphologie dentaire et des mouvements masticateurs relativement similaires à ce qui est observé chez les hominines, tel que le porc (Herring, 1976 et voir chapitre 2).

Le porc domestique semble donc être un bon modèle pour plusieurs raisons. Tout d'abord, il présente naturellement une alimentation très plastique, similaire à la nôtre, et peut consommer une grande diversité de ressources, notamment une part importante de matières animales au quotidien. Il est donc possible de tester des hypothèses portant sur de nombreuses ressources alimentaires différentes. Ensuite, il présente une morphologie bunodonte du fait de son régime omnivore, ainsi qu'une morphologie et des mouvements de l'articulation temporo-mandibulaire similaires aux hominidés (voir chapitre 2). Il présente également un système digestif relativement similaire au nôtre. Enfin, il s'agit d'un animal domestique et de production, ce qui facilite les procédures et le respect des conditions liées à l'éthique et au bien-être animal.

## **1.5. Objectifs du projet**

Ce projet de thèse est donc principalement basé sur des porcs domestiques en alimentation contrôlée. Les objectifs sont de tester la capacité d'indicateurs écologiques (cranio-mandibulaires et dentaires) fréquemment utilisés en paléontologie à détecter la consommation d'aliments aux propriétés physiques et mécaniques similaires à celles des aliments de repli potentiellement ciblés par les hominines, ainsi que des différences faibles à modérées de ces ressources dans l'alimentation. Ces aliments sont donnés sur une période relativement courte (1 à 3 mois environ), simulant ainsi la consommation saisonnière de ce type de ressources. Sur la base des précédentes études issues de la littérature sur les primates actuels et les hominines fossiles (voir références ci-dessus), ce projet se divise en cinq modèles principaux réunis autour de la même question générale « que consommaient les hominines anciens ? » : 1) des graines dures ; 2) des plantes herbacées ; 3) des plantes C<sub>4</sub> ; 4) des matières animales ; 5) des organes souterrains. J'ai pu, notamment grâce à des collaborations, explorer quatre types d'indicateurs différents : les textures de micro-usure dentaire, la méso-usure ou topographie des dents usées, la biogéochimie de l'émail dentaire ainsi que la morphologie de la mandibule. Ces cinq modèles et les problématiques testées sont présentés ci-dessous.

- **Modèle 1 : Graines** (chapitre 3)

On sait que plusieurs espèces de primates actuels, notamment parmi les hominidés, peuvent consommer une grande quantité de graines, soit en tant que ressources préférées soit en tant que ressources de repli (Georgiev et al., 2011; Harrison & Marshall, 2011). Au sein des hominines, plusieurs travaux suggèrent une consommation au moins occasionnelle de graines, en particulier chez certaines espèces (Lucas et al., 2008; Ungar et al., 2012; Strait et al., 2013 et références ci-dessus).

**Aliments testés :** grains d'orge, grains de maïs, noisettes (avec la coque)

**Objectifs :** pouvons-nous détecter l'impact de la consommation de graines de taille et de dureté différentes en proportions faibles à modérées à travers trois indicateurs cranio-mandibulaires et dentaires : les textures de micro-usure dentaires, la topographie des dents usées (ou méso-usure) et la morphologie de la mandibule ? Comment se comportent ces trois indicateurs suite à la consommation de ces différents types de graines ?

- **Modèle 2 : Herbacées** (chapitre 4)

On sait que plusieurs espèces de primates actuels peuvent consommer une grande quantité de plantes coriaces riches en phytolithes (telles que des herbacées monocotylédones), notamment les théropithèques qui en consomment tout au long de l'année ou en tant qu'aliments de repli chez certains hominidés (Malenky & Wrangham, 1994; Harrison & Marshall, 2011; Fashing et al., 2014). Plusieurs travaux suggèrent une consommation importante de plantes riches en phytolithes au sein des hominines, en particulier chez le taxon *P. boisei* (Ungar et al., 2008; Cerling et al., 2011; Rabenold & Pearson, 2011 et références ci-dessus).

**Aliments testés :** luzerne (herbacée dicotylédone) et canne à sucre (herbacée monocotylédone, tige large et fibreuse)

**Objectifs :** pouvons-nous détecter l'impact de la consommation de deux types d'herbacées (dicotylédone et monocotylédone) à travers deux indicateurs dentaires : les textures de micro-usure

dentaires et la topographie des dents usées (ou méso-usure) ? Comment se comportent ces deux indicateurs suite à la consommation de ces deux types de plantes herbacées ?

- **Modèle 3 : Plantes C<sub>4</sub>** (chapitre 5)

On sait que plusieurs espèces de primates actuels peuvent consommer des quantités plus ou moins importantes de plantes C<sub>4</sub> (principalement des herbacées monocotylédones), notamment certains babouins et certaines populations de chimpanzés (Codron et al., 2008; Watts et al., 2012). Les théropithèques actuels, qui vivent en altitude, consomment majoritairement des herbacées C<sub>3</sub> (il n'y a pas de plantes C<sub>4</sub> à de telles altitudes) à l'inverse des spécimens fossiles (Cerling, Chritz, et al., 2013). Au sein de la lignée humaine, les études biogéochimiques suggèrent un accroissement de la part de plantes C<sub>4</sub> à la fin du Pliocène et au début du Pléistocène. Particulièrement, l'espèce *P. boisei* semble avoir consommé une très grande proportion de ce type de plantes (Sponheimer et al., 2006; Cerling et al., 2011; Wynn et al., 2020 et références ci-dessus).

**Aliments testés :** 0, 10, 20, 40, 60 et 80 % d'alimentation C<sub>4</sub>

**Objectifs :** pouvons-nous détecter de faibles différences dans la proportion d'alimentation C<sub>4</sub> dans l'émail dentaire ? Comment le signal isotopique de l'alimentation est-il enregistré dans l'émail dentaire ?

- **Modèle 4 : Matières animales** (chapitre 6)

On sait que certains primates actuels, notamment parmi les grands singes, consomment des invertébrés en proportions plus ou moins importantes, et peuvent également consommer des petits vertébrés (Conklin-Brittain et al., 2001; McGrew, 2014). Il est probable que certains hominines plio-pléistocènes aient également consommé des matières animales, au moins occasionnellement, en particulier les premiers représentants du genre *Homo* ou encore les paranthropus sud-africains (e.g.

Backwell & d'Errico, 2001; Domínguez-Rodrigo et al., 2005; d'Errico & Backwell, 2009; Balter et al., 2012; Hanon et al., 2021).

**Aliments testés :** vertébrés (poussins) et invertébrés (larves de ténébrions)

**Objectifs :** pouvons-nous détecter la consommation de matières animales vertébrées et invertébrées en proportions faibles à modérées à travers les textures de micro-usure dentaire et le signal en isotope du calcium ? Comment se comportent ces deux indicateurs suite à la consommation de ces différentes matières animales ?

- **Modèle 5 :** Organes souterrains (Annexe 1)

On sait que les organes souterrains des plantes sont consommés par de nombreuses espèces de primates, notamment parmi les chimpanzés qui utilisent des outils pour les obtenir (Hernandez-Aguilar et al., 2007; Hockings et al., 2010). Selon plusieurs auteurs, certains taxons d'hominines auraient pu consommer une quantité relativement importante d'organes souterrains en tant qu'aliments de repli (e.g. Laden & Wrangham, 2005; Dominy et al., 2008).

**Aliments testés :** pommes de terre et betteraves

**Objectifs :** pouvons-nous détecter la consommation de différents organes souterrains en proportions faibles et modérées à travers les textures de micro-usure dentaire ? Comment celles-ci se comportent-elles suite à la consommation de ces différents organes souterrains ?

## **Chapitre 2 : Matériel et Méthodes**

### **2.1. Matériel**

La majorité des analyses effectuées dans le cadre de cette thèse a été réalisée sur des porcs domestiques (*Sus scrofa*) juvéniles issus d'expérimentations en alimentation contrôlée. Ces essais expérimentaux ont été menés dans le cadre d'un projet soutenu par l'Agence Nationale de la Recherche (ANR) : « DIET-Scratches » (projet ANR-17-CE27-0002, 2018-2021 ; Coordinateurs : Gildas Merceron et Stéphane Ferchaud), en collaboration avec l'Institut national de recherche pour l'agriculture, l'alimentation et l'environnement (INRAE Nouvelle-Aquitaine-Poitiers). La région Nouvelle-Aquitaine a également soutenu ce projet (projet « ALIHOM », Coordinateur : Gildas Merceron). Un total de 174 porcs répartis en 27 alimentations différentes a été analysé. Sont inclus dans ce total 12 individus issus d'une expérimentation complémentaire réalisée avec de la canne à sucre, en collaboration avec l'INRAE Antilles-Guyane en Guadeloupe (Tableau 2.1).

J'ai également étudié les textures de micro-usure dentaire de spécimens de suidés plio-pléistocènes attribués au genre *Kolpochoerus* qui proviennent de la Formation de Shungura, dans la basse vallée de l'Omo en Éthiopie. Un échantillon de 68 spécimens fossiles a été considéré. L'échantillon de comparaison de suidés actuels comprenait 102 spécimens actuels d'*Hylochoerus*, de *Phacochoerus*, de *Potamochoerus* et de *Sus scrofa* sauvages. Enfin, j'ai également pu étudier l'impact de l'ingestion de particules minérales du sol sur les textures de micro-usures dentaires de sangliers élevés en captivité, grâce à une collaboration avec Thomas Cucchi (laboratoire Archéozoologie et Archéobotanique – Sociétés, Pratiques et Environnements, AASPE, UMR 7209), responsable du projet ANR DOMEXP, et Dimitri Neaux, post-doctorant au sein du laboratoire AASPE. Cette étude publiée est présentée en annexe de cette thèse (Annexe 6).



### 2.1.1. Les expérimentations issues du projet ANR DIET-Scratches

Les expérimentations réalisées dans le cadre de l'ANR DIET-Scratches se sont déroulées de 2018 à 2022 sous la coordination de Gildas Merceron (directeur de recherche CNRS au sein du laboratoire PALEVOPRIM) et Stéphane Ferchaud (ingénieur d'étude INRAE au sein de l'unité expérimentale GenESI). J'ai été incluse dans la conception des procédures expérimentales à partir d'octobre 2019. Ces essais ont été effectués sur des porcs domestiques juvéniles, depuis leur sevrage jusqu'à leur abattage entre environ 200 à 300 jours d'âge, en fonction de leur sexe, leur masse et des normes prévues par l'industrie agro-alimentaire. Les porcs utilisés étaient tous issus de croisements entre les races « Large white » et « Piétrain », à l'exception des essais réalisés en Guadeloupe avec la canne à sucre qui étaient constitués de porcs de race « Large white » ainsi que de race « Créole » (équitablement répartis au sein des lots). Après leur sevrage autour de 28 jours, les jeunes porcs ont suivi une période d'adaptation d'environ 48 jours avant de débiter les expérimentations. Ils ont été regroupés en fonction de leur alimentation (6 individus par groupe en moyenne) et nourris avec des auges individuelles (sauf pour un essai, voir ci-dessous). Pour la quasi-totalité des essais (sauf les lots « luzerne » et « canne à sucre », voir ci-dessous), les porcs ont reçu une alimentation de base composée à 90 % de farine de blé (*Triticum* spp.), d'orge (*Hordeum vulgare*) et de triticale (*X Triticosecale*), et à 10 % de tourteau de soja (*Glycine max*). Afin d'éviter tout risque d'ulcère pour les porcs, cette alimentation de base ne pouvait être trop finement broyée. Ainsi, il est important de noter qu'un certain nombre de particules relativement grosses et dures étaient présentes dans cette alimentation.

Les groupes « contrôles » ont tous reçu une alimentation composée à 100 % de cette alimentation de base (sauf pour les lots « contrôles luzerne » et « contrôles canne à sucre », voir ci-dessous). Ces groupes contrôles constituent le référentiel de base pour comparer les différents signaux alimentaires entre les groupes expérimentaux. Les autres groupes ont reçu leur alimentation dédiée sur des durées variables, en fonction des besoins pour répondre aux problématiques considérées et des conditions de l'unité expérimentale. Après leur abattage, la quasi-totalité des porcs a intégré la chaîne alimentaire (à l'exception des porcs nourris avec des matières animales) comme prévu par l'unité

expérimentale. Les têtes osseuses, incluant les mandibules, ont été récupérées après avoir été préparées par les techniciens de l'INRAE (4 heures dans l'eau bouillante pour retirer la chair puis 24 heures à sécher à 40°C).

Les différents essais réalisés dans le cadre du projet ANR DIET-Scratches sont répartis en cinq modèles expérimentaux (Tableau 2.1) en fonction des grandes catégories d'aliments potentiellement ciblés par les hominines anciens : 1) des graines aux propriétés physiques différentes, 2) des plantes herbacées aux propriétés physiques différentes, 3) des proportions différentes de plantes C<sub>4</sub>, 4) des matières animales vertébrées et invertébrées, 5) des organes souterrains. Les procédures expérimentales sont décrites brièvement modèle par modèle ci-dessous, et sont présentées plus en détail dans les chapitres 3 à 6 (voir également Annexe 1). Les échantillons de suidés actuels et fossiles sont décrits plus en détail dans le chapitre 6.

**Tableau 2.1.** Tableau récapitulatif des différents essais expérimentaux menés dans le cadre du projet ANR DIET-Scratches et analysés dans le cadre de cette thèse. Les lots sont regroupés en fonction du modèle dans lequel ils s'intègrent. Notes <sup>1</sup> : alimentation de base sous forme de granulés ; <sup>2</sup> : deux groupes expérimentaux.

Modèle	Lot (ration d'aliments journalière)	Nombre d'individus
« Graines » (chapitre 3)	Contrôles (essais 2 et 3)	12
	3 noisettes	5
	10 noisettes	6
	30 noisettes	5
	13 % orge	5
	30 % orge	5
	20 % grains de maïs	6
« Herbacées » (chapitre 4)	Contrôles luzerne <sup>1</sup>	5
	Luzerne + <sup>1</sup>	6
	Luzerne - <sup>1</sup>	7
	Contrôles canne à sucre <sup>1</sup> (essai Guadeloupe)	6
	Canne à sucre <sup>1</sup> (essai Guadeloupe)	6
« Plantes C <sub>4</sub> » (chapitre 5)	Contrôles (essai 1, 0 % maïs)	5
	10 % farine de maïs	4
	20 % farine de maïs	5
	20 % farine de maïs + 20 % grains de maïs <sup>2</sup>	8
	40 % farine de maïs	6
	60 % farine de maïs <sup>2</sup>	11
80 % farine de maïs <sup>2</sup>	11	
« Matières animales » (chapitre 6)	Contrôles (essais 1 et 3)	11
	1 poussin	6
	1 kg de poussins	6
	1 kg de poussins broyés	6
	15 % de larves vivantes	6
25 % de larves vivantes	6	
« Organes souterrains » (discussion et annexe)	Contrôles (essai 2)	6
	2 betteraves	5
	4 betteraves	6
	4 betteraves coupées	5
	1 kg de pommes de terre	4

- Modèle « Graines » (chapitre 3) :

Six groupes de porcs nourris avec différentes graines (et en différentes proportions) ont été inclus dans ce modèle. Trois groupes ont été nourris avec des noisettes entières non-décortiquées, graines dures et grosses, à hauteur de 3 (n = 5), 10 (n = 6) ou 30 (n = 5) noisettes par jour pendant le dernier mois avant leur abattage. Deux groupes ont été nourris avec des grains d'orge à hauteur de 13 % (n = 5) et 30 % (n = 5) de leur alimentation. Un groupe a été nourris avec 20 % de grains de maïs (n

= 6), des grains relativement peu durs et de taille intermédiaire entre la noisette (avec coque) et l'orge (voir chapitre 3). Tous ces groupes ont reçu de la farine de céréales comme alimentation de base. Enfin, deux groupes contrôles (n = 12) nourris uniquement de farine de céréales et constitués des spécimens abattus au mêmes âges que les groupes nourris avec des graines ont été considérés.

- Modèle « Herbacées » (chapitre 4) :

Cinq groupes de porcs nourris avec des plantes plus ou moins coriaces et abrasives, et en différentes proportions, ont été considérés dans ce modèle. Deux groupes ont été nourris avec du foin de luzerne, une plante peu riche en silice donc probablement peu coriace car pauvre en phytolithes. Ces deux groupes ont été nourris avec des granulés secs comme alimentation de base. L'apport en granulés a été rationné pour l'un (« luzerne + », n = 6), et remplissait la totalité des besoins nutritionnels pour l'autre (« luzerne - », n = 7). L'apport en luzerne était à volonté pour les deux groupes et a été estimé autour de 280 g par jour pour le groupe « luzerne + » (soit environ 8 % de l'alimentation) et autour de 70 g par jour pour le groupe « luzerne - » (soit environ 2 % de l'alimentation). Un groupe témoin, nourri uniquement avec des granulés secs a également été étudié. Ces trois groupes sont issus d'un projet expérimental différent du projet DIET-Scratches et ont été inclus dans l'étude car ils semblent pertinents pour mieux comprendre l'impact de différentes plantes herbacées sur l'abrasion dentaire. Enfin, le groupe « canne à sucre » (n = 6), issu de l'expérimentation avec l'INRAE de Guadeloupe, était nourri avec de la canne à sucre à volonté. La canne à sucre est une plante herbacée tropicale avec des tiges épaisses, fibreuses et riches en sucre. Elle était présentée aux porcs sous forme de tiges coupées en morceaux d'environ 20 cm de long. Les porcs ont mastiqué environ 4 kg de canne par jour (dont une grande partie uniquement pour en extraire le sucre). Leur alimentation de base était constituée de granulés mouillés dans l'eau. Par conséquent, en plus du groupe « contrôles luzerne » (n = 5) nourri avec des granulés secs, un groupe « contrôles canne à sucre » (n = 6) nourris avec des granulés mouillés a également été considéré dans ce modèle.

- Modèle « plantes C<sub>4</sub> » (chapitre 5) :

Dix groupes de porcs nourris avec des proportions différentes d'alimentation de type C<sub>4</sub> et sur des durées différentes ont été considérés dans ce modèle. Cinq groupes ont été nourris à hauteur de 10 % (n = 4), 20 % (n = 5), 40 % (n = 4), 60 % (n = 5) et 80 % (n = 5) de farine de maïs C<sub>4</sub>. En complément de l'alimentation C<sub>4</sub>, ces groupes ont tous été nourris avec la farine de céréales C<sub>3</sub> comme alimentation de base. L'âge de début et de fin d'alimentation C<sub>4</sub> (qui correspond à la date d'abattage) est la même pour ces six groupes : de 75 jours à 200 ou 230 jours. Un groupe contrôle (n = 5) n'ayant consommé que de la farine C<sub>3</sub> a également été inclus dans l'étude. Par ailleurs, quatre autres groupes ont consommé 40 % d'aliment C<sub>4</sub> (en farine : n = 4 ou 20 % en grains + 20 % en farine : n = 6), 60 % (n = 6) et 80 % (n = 6) mais sur une durée plus courte et débutant beaucoup plus tardivement (voir chapitre 5).

- Modèle « Matières animales » (chapitre 6) :

Cinq groupes de porcs nourris avec différents types de matières animales (vertébrés avec squelette osseux ou insectes avec exosquelette formé de chitine), et en différentes proportions, ont été considérés dans ce modèle. Trois groupes ont été nourris avec des poussins à hauteur de 1 poussin par jour (n = 6), 1 kg de poussins (n = 6) et 1 kg de poussins broyés (n = 6). Deux groupes ont été nourris avec des larves vivantes de vers de farine (Tenebrionidae), à hauteur de 15 % (n = 6) et 25 % (n = 6) de leur alimentation. Tous ces groupes ont reçu de la farine de céréales comme alimentation de base. Deux groupes « contrôles » (n = 11) nourris uniquement de farine de céréales ont été inclus dans l'étude.

- Modèle « Organes souterrains » :

Quatre groupes de porcs nourris avec des organes souterrains de différentes tailles et en différentes proportions ont été considérés dans ce modèle. Trois groupes ont été nourris avec des betteraves, organes souterrains de grande taille et recouverts de particules minérales du sol, à hauteur de 2 (n = 5) et 4 betteraves (n = 6) entières par jour, et 4 betteraves coupées en morceaux (n = 5). Un groupe

a été nourri avec 1 kg de pommes de terre par jour (n = 4), organes souterrains de plus petite taille. Ces groupes ont tous été nourris avec de la farine de céréales comme alimentation de base. Un groupe « contrôle » (n = 6) a été considéré. Les analyses réalisées sur ces porcs sont présentées plus en détail dans la discussion et en annexe (Annexe 1) de cette thèse.

### 2.1.2. Echantillons de suidés actuels et fossiles

Un total de 102 spécimens de suidés sauvages actuels a été étudié, dont quatre genres : *Hylochoerus* (*H. meinertzhageni*, n = 21), *Phacochoerus* (n = 23 ; n = 9 pour *Ph. africanus* et n = 14 pour *Ph. aethiopicus*), *Potamochoerus* (n = 33 ; n = 15 pour *Po. porcus* et n = 18 pour *Po. larvatus*) et *Sus* (*S. scrofa*, n = 25). Les spécimens proviennent de différentes institutions en Europe (Belgique, Pologne, Suisse et France) et en Éthiopie (voir chapitre 6). Aucun des spécimens n'est associé à des données alimentaires individuelles mais les habitudes alimentaires de ces taxons ont été largement étudiées. Certains taxons sont toutefois moins bien connus, particulièrement l'espèce *Ph. aethiopicus* mais également les hylochères dans une moindre mesure. Les genres *Sus* et *Potamochoerus* sont omnivores généralistes et consomment une variété de ressources, tandis que les genres *Hylochoerus* et *Phacochoerus* sont herbivores, en particulier les phacochères qui se nourrissent en majorité d'herbes (voir chapitre 6).

Les textures de micro-usure dentaire de 68 spécimens plio-pléistocènes attribués au genre *Kolpochoerus* et provenant de la Formation de Shungura, en Éthiopie, ont été étudiés. Ces 68 spécimens ont été rigoureusement sélectionnés en fonction de l'aspect de leurs surfaces de micro-usure (voir chapitre 6), et nous avons écarté 19 autres spécimens de l'étude. Tous les spécimens considérés dans l'étude sont attribués à la lignée *K. limnetes/olduvaiensis*. L'échantillon comprend des spécimens des membres C (n = 12), E (n = 13), F (n = 8), G inférieur (n = 15), H (n = 4), J (n = 4) et L (n = 12), représentant une période allant d'environ 2,9 Ma à 1,0 Ma.

Les surfaces d'usure de l'ensemble de ces suidés (fossiles et actuels) ont été scannées au microscope confocal « TRIDENT » (Leica DCM8, Leica Microsystems), situé au laboratoire

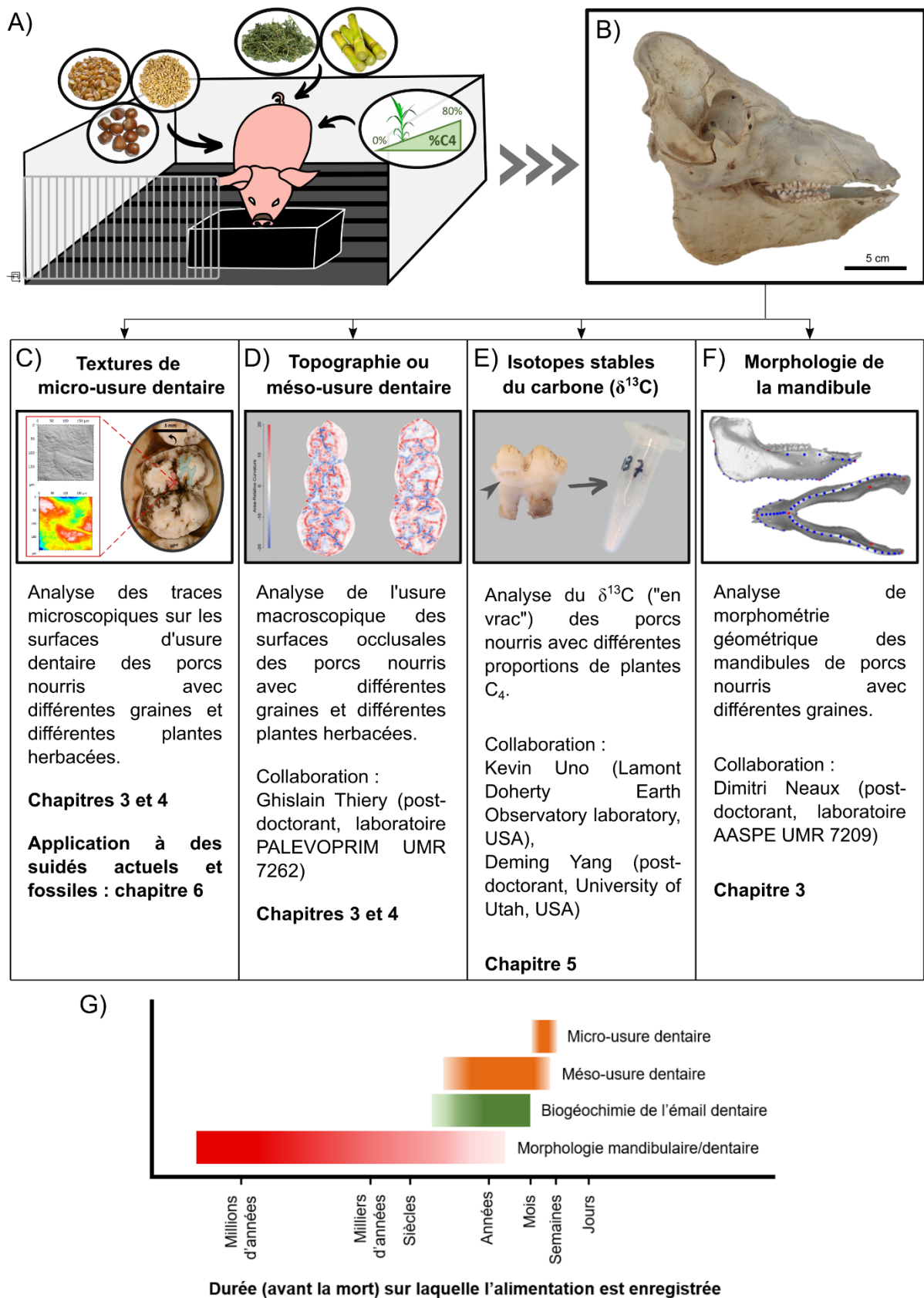
PALEVOPRIM (UMR 7262, CNRS et Université de Poitiers), entre 2013 et 2016 par Antoine Souron, Adélaïde Euriat et Jérôme Surault. J'ai moi-même effectué les étapes de sélection et de traitement des surfaces non-altérées, ainsi que l'extraction des paramètres texturaux, les analyses et les interprétations.

## 2.2. Méthodes

Ce projet de thèse vise à explorer la signature d'habitudes alimentaires modérément ou légèrement différentes dans les archives cranio-mandibulaires et dentaires des porcs. Pour ce faire, différents indicateurs écologiques fréquemment utilisés en paléontologie ou en archéologie ont été étudiés grâce à des collaborations avec différents chercheurs (Figure 2.1). Ceux-ci reflètent non seulement l'alimentation sur des périodes différentes, mais reflètent également différents aspects de l'alimentation (voir chapitre 1 et Davis & Pineda Munoz, 2016). J'ai principalement étudié les textures de micro-usure dentaire de ces porcs. A l'exception des porcs inclus dans le chapitre 5 qui porte sur la signature isotopique de petites variations d'aliment  $C_4$ , j'ai étudié la micro-usure dentaire de tous les spécimens présentés dans cette thèse. J'ai également réalisé l'analyse de la topographie, ou méso-usure, dentaire des porcs inclus dans les chapitre 3 et 4 en collaboration étroite avec Ghislain Thiery ainsi qu'Eva Caron et Anaïs Cornu (deux stagiaires de Licence 3). J'ai collaboré avec Dimitri Neaux pour l'analyse de morphométrie géométrique de la mandibule des porcs nourris avec des graines. Enfin, j'ai collaboré avec Kevin Uno pour les analyses en isotopes stables du carbone dans l'émail dentaire des porcs du modèle « plantes  $C_4$  », ainsi que Jérémy Martin pour l'analyse des isotopes du calcium des porcs nourris avec des vertébrés et des invertébrés. Toutes ces analyses isotopiques sont réalisées sur des échantillons de l'émail dentaire que nous définissons comme « ponctuels ». En effet, les prélèvements ont été réalisés à la base des couronnes dentaires. Ils ne correspondent donc pas à un échantillonnage de type « *bulk* » (sur toute la hauteur de la couronne) ni à des prélèvements en série le long de la couronne dentaire. Je présenterai donc en détail, dans ce présent chapitre, l'analyse des textures de micro-usure dentaire, ainsi que l'analyse de la topographie dentaire. L'analyse de morphométrie géométrique est décrite dans Neaux et al. (2022) qui est inclus dans le chapitre 3. La

procédure pour les analyses isotopiques est présentée brièvement ci-dessous et décrite dans le chapitre 5.





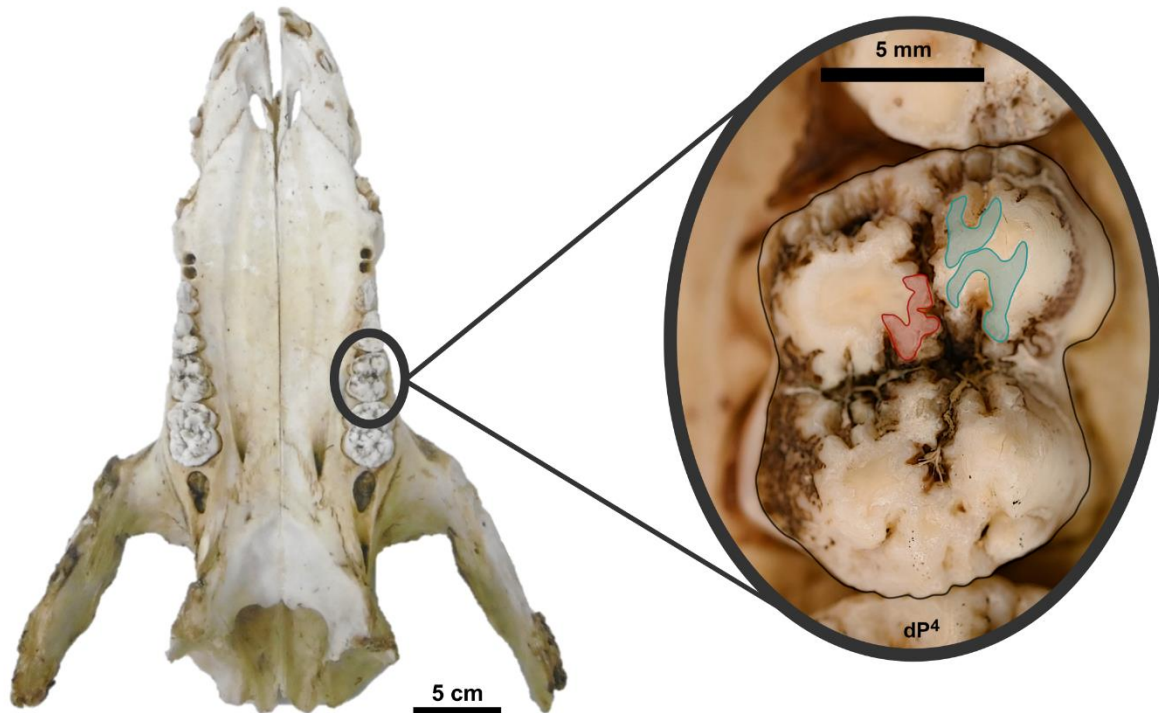
**Figure 2.1.** Figure synthétique des principaux modèles expérimentaux et des indicateurs cranio-mandibulaires dentaires utilisés dans le cadre de cette thèse. A) Représentation d'un porc sur caillebotis et des principaux aliments

consommés : graines, plantes herbacées et alimentation C4 en différentes proportions. B) Tête osseuse (crâne et mandibule) d'un porc expérimental après préparation. Echelle = 5 cm. Indicateurs considérés dans cette thèse : C) Textures de micro-usure dentaire et chapitres concernés ; D) Topographie ou méso-usure dentaire, collaboration et chapitres concernés ; E) Biogéochimie de l'émail dentaire (prélèvements « ponctuels ») sur les isotopes stables du carbone ( $\delta^{13}C$ ), collaborations et chapitre concerné ; F) Morphologie de la mandibule, collaboration et chapitre concerné. G) Durée avant la mort (ou résolution temporelle) des indicateurs ci-dessus sur laquelle l'alimentation est enregistrée (modifié d'après Davis & Pineda Munoz, 2016).

### **2.2.1. Morphologie dentaire, éruption et usure occlusale des porcs domestiques**

Les porcs domestiques présentent des dents bunodontes et brachyodontes, caractérisées par la présence de cuspides basses et arrondies. Chez l'adulte, on retrouve, sur le maxillaire comme sur la mandibule, 3 incisives (sur le prémaxillaire), une canine, 4 prémolaires et 3 molaires. Les prémolaires permanentes, supérieures et inférieures, font éruption entre 12 et 15 mois. Les molaires, supérieures et inférieures, font éruption entre 4 et 6 mois pour les premières, entre 8 et 12 mois pour les deuxièmes et entre 18 et 22 mois pour les troisièmes (Barone, 1997; Rolett & Chiu, 1994; Magnell & Carter, 2007; Legge, 2013). La morphologie des molaires est complexe et chaque cuspide présente de nombreux sillons. Avec l'augmentation du degré d'usure, les surfaces occlusales s'aplanissent rapidement et sont caractérisées par de nombreux replis d'émail (ou « *furchen* »). Dans le cadre de cette thèse, les porcs issus des expérimentations DIET-Scratches sont tous âgés de moins d'un an. Les couronnes des troisièmes molaires ne sont donc pas complètement formées, les deuxièmes molaires sont en cours d'éruption, et les prémolaires sont toutes déciduales. Les dernières prémolaires supérieures sont molariformes, et les inférieures sont trilobées. Les molaires sont peu usées et il n'y a pas, ou très peu, de dentine exposée (à l'exception de celles présentant des ébréchures d'émail). Les prémolaires déciduales sont plus usées, avec une exposition plus importante de la dentine et des cuspides mésiales d'une part, et distales d'autre part, qui tendent à fusionner. Compte tenu du degré d'usure et de la morphologie molariforme des prémolaires déciduales supérieures, les analyses de micro-abrasion dentaire présentées dans le cadre de cette thèse ont été réalisées sur ces dents. Les premières molaires sont peu usées et ont donc moins servi à fragmenter les aliments que les dernières prémolaires déciduales.

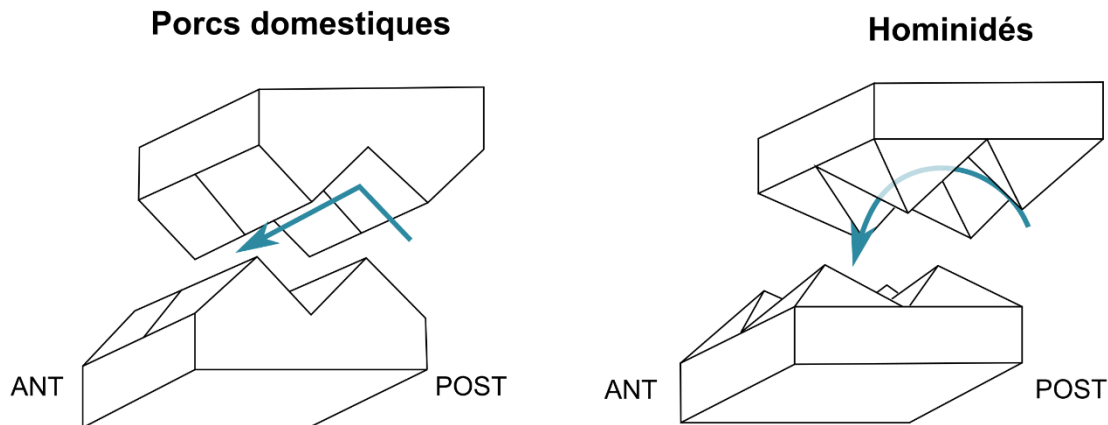
Plusieurs études se sont intéressées aux mouvements masticatoires en se concentrant spécifiquement sur des porcs domestiques, y compris des formes domestiques de petite taille (Herring, 1976, 1977; Ström et al., 1986; Bermejo et al., 1993; Xiaofeng et al., 1994; Sun et al., 2002; Menegaz et al., 2015; Montuelle et al., 2020). Certaines études ont ainsi montré qu'il existe de nombreuses ressemblances entre les porcs et les primates anthropoïdes, telles que sur la morphologie de la mandibule qui présente notamment une symphyse fusionnée, des dents et des schémas d'usure assez similaires, ainsi qu'une morphologie et des mouvements semblables de l'articulation temporo-mandibulaire (Herring, 1976; Ström et al., 1986; Bermejo et al., 1993; Sun et al., 2002; Menegaz et al., 2015). Si les molaires des suidés présentent généralement des cuspides plus hautes et plus individualisées que chez les primates, les prémolaires déciduales des porcs étudiés dans cette thèse présentent des cuspides moins hautes et moins individualisées que les molaires. J'ai donc considéré que les schémas d'usure occlusale étaient relativement comparables entre primates anthropoïdes et porcs domestiques, et utilisé la nomenclature développée par Kay (1977) et par Maier et Schneck (1981, 1982) ; voir également Hunter & Fortelius (1994) pour une application sur le genre éteint *Listriodon*. J'ai distingué (Figure 2.2) les facettes d'usure davantage impliquées dans des actions de cisaillement (phase I de la mastication, ou facettes coupantes) de celles davantage impliquées dans des actions de broyage (phase II de la mastication, ou facettes écrasantes, localisées plutôt au niveau du bassin occlusal ; Krueger et al., 2008).



**Figure 2.2.** Exemple d'un rostre (à gauche) et d'une vue occlusale d'une dernière prémolaire supérieure déciduale gauche (à droite) de porc domestique, ainsi que des principales facettes d'usure coupantes (phase I, en bleu) et écrasantes (phase II, en rouge) considérées pour l'analyse texturale.

Toutefois, il existe sans aucun doute des différences entre les deux taxons et davantage d'études sur la relation entre les mouvements masticatoires et les schémas d'usure occlusale chez le porc domestique permettraient de mieux appréhender les limites de ce modèle pour les hominidés. En effet, les cuspides vestibulaires et linguales tendent à fusionner chez le porc à mesure que la dent s'use pour former des crêtes transverses. À l'inverse, chez les hominidés, les cuspides vestibulaires et linguales ne fusionnent pas et le sillon central reste marqué. L'occlusion ainsi que les mouvements masticateurs diffèrent donc légèrement entre les porcs et les hominidés. L'étude de Herring (1976) sur la mastication chez le porc suggère ainsi que la localisation des facettes coupantes est différente de celle des hominidés, étant plutôt situées sur les faces antérieures et postérieures des crêtes transverses (Figure 2.3). Toutefois, il est important de noter que la plupart des prémolaires considérées pour les analyses texturales dans le cadre de cette thèse présentent un sillon entre les cuspides vestibulaires et linguales malgré le degré d'usure dentaire (Figure 2.2). J'ai donc choisi de conserver le schéma d'usure général décrit par Kay

(1977) ainsi que Maier et Schneck (1981, 1982). J'ai donc ciblé les facettes écrasantes sur les cuspides linguales des prémolaires supérieures, principalement la facette 9, et scanné une zone située autant que possible au niveau du bassin occlusal. Pour les facettes coupantes, j'ai considéré les facettes situées sur les cuspides vestibulaires des prémolaires supérieures (Figure 2.2).



**Figure 2.3.** Représentation schématique du mouvement (flèches bleues) des cuspides disto-vestibulaires chez les porcs (à gauche) et chez les hominidés (à droite) menant à l'occlusion centrée ou intercuspédie maximale. Les porcs présentent des crêtes transverses du fait de la fusion des cuspides vestibulaires et linguales avec l'usure ; l'occlusion se fait sans mouvement lingual. À l'inverse, les hominidés conservent un sillon central marqué ; un mouvement lingual permet l'occlusion. Adaptée d'après Herring (1976).

### 2.2.2. Analyse des textures de micro-usure dentaire : généralités

L'analyse des textures de micro-usure dentaire est l'éco-indicateur principal étudié dans le cadre de cette thèse. Cette méthode consiste à quantifier les marques microscopiques (stries, ponctuations) sur l'émail des facettes d'usure dentaire. Ces traces microscopiques, de taille, de forme et d'orientation variées, sont essentiellement le résultat de la réduction mécanique des aliments lors de la mastication. Ainsi, selon les propriétés physiques des aliments consommés, les textures de micro-usure dentaire vont présenter des caractéristiques différentes. Par exemple, un animal consommant principalement des aliments coriaces riches en silice tels que les graminées se distingue d'un animal consommant principalement des feuillages ou des fruits plus tendres, ou encore des graines dures (Ungar et al., 2007;

J. R. Scott, 2012; R. S. Scott et al., 2012). Le régime alimentaire des animaux étant dépendant des ressources disponibles dans l'environnement, ces traces vont également nous renseigner sur la végétation passée. L'analyse des textures de micro-usure dentaire permet alors de proposer des inférences en termes d'écologie alimentaire et d'environnement (Calandra & Merceron, 2016).

Les premières études montrant que l'orientation des stries sur la surface des dents permet de faire des inférences en termes de mouvements masticatoires et d'utilisation des dents, et donc en termes de comportements alimentaires, remontent aux années 1970. En effet, plusieurs études ont alors montré que les différences de micro-usure dentaire peuvent être associées à des différences en termes de régime et de comportement alimentaires (e.g. P. L. Walker, 1976; A. Walker et al., 1978, 1981; Teaford & Walker, 1984). Le développement des méthodes d'analyse de la micro-usure a d'abord été permis par celui de la microscopie électronique à balayage (Ungar, 2015 et références citées). Puis, au début des années 2000, des études montrent que l'utilisation d'un simple stéréomicroscope permet la quantification des micro-usures dentaires (Solounias & Semprebon, 2002; Merceron et al., 2005). A l'origine, la quantification des traces de micro-usure se fait donc en deux dimensions en comptant les stries et les ponctuations sur la surface de l'émail. Néanmoins, une standardisation de la méthode est vite apparue nécessaire car les observations sont dépendantes de la dent et de la facette d'usure considérée, des paramètres du microscope utilisé, de l'observateur ainsi que de l'orientation de la lumière (Mihlbachler et al., 2012; DeSantis et al., 2013). C'est principalement avec le développement des analyses en trois dimensions que la quantification des surfaces a pu être automatisée. Cette méthode (*Dental Microwear Texture Analysis*, DMTA) prend en compte l'intégralité de la surface pour quantifier différents paramètres texturaux. Il existe deux types d'approches, souvent combinées, pour l'analyse des données 3D : l'une (« *Surface Texture Analysis* » ou « STA », Schulz et al., 2010) considère des paramètres industriels standards issus principalement de la norme ISO 25178, l'autre (« *Scale Sensitive Fractal Analysis* » ou « SSFA », Ungar et al., 2003; R. S. Scott et al., 2005, 2006) est une approche fractale de caractérisation des textures de surface. Quelle que soit l'approche utilisée, et bien qu'il existe des variations liées notamment aux spécificités du microscope utilisé (Arman et al., 2016), la DMTA est automatisée et permet une bien meilleure répétabilité des observations que l'analyse en 2D.

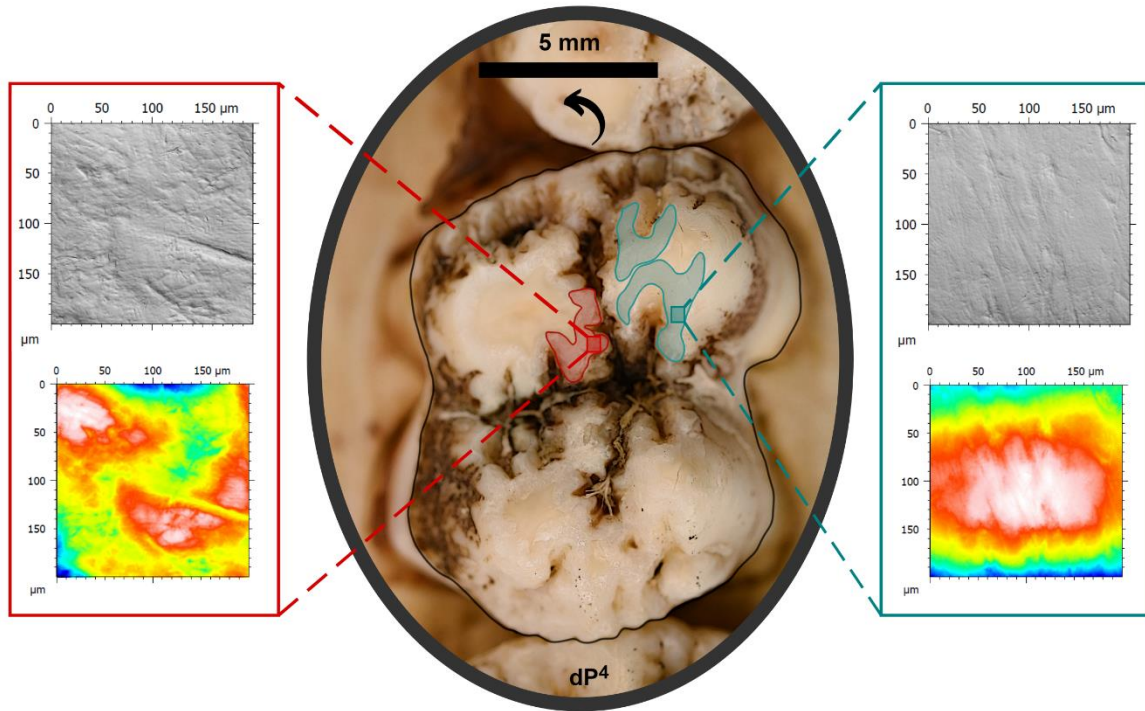
Combiner les deux approches pourrait également permettre d'affiner les résultats obtenus (Mihlbachler et al., 2019).

### **2.2.3. Procédures d'acquisition et de traitement des surfaces de micro-usure**

Une première étape de nettoyage des dents d'intérêt à l'aide d'une brosse à dent imbibée d'une solution d'hypochlorite de sodium (ou eau de Javel, NaClO ; dilution à 3 % puis rincée) a été effectuée pour retirer les restes de chair, vaisseaux sanguins, graisse ainsi que d'aliments, et ce de manière rapide et précautionneuse pour éviter tout impact sur les surfaces dentaires. Les dents d'intérêt de chaque spécimen ont ensuite toutes été nettoyées avec un coton tige imbibé d'eau de javel en insistant sur les facettes d'intérêt, puis généreusement rincées à l'eau déminéralisée. Les spécimens ont été séchés à l'étuve à 20°C avant le moulage des dents. Malgré la nécessaire étape de rinçage et de séchage qui rallonge le temps de préparation des surfaces dentaires, l'utilisation d'eau de Javel est très efficace pour éliminer les restes organiques présents sur les surfaces dentaires. Une fois nettoyées et séchées, les surfaces occlusales sont moulées à l'aide d'un élastomère de silicone à polymérisation rapide, le polyvynilsiloxane (Regular Body President, ref. 6015 - ISO 4823, medium consistency, polyvynilsiloxane addition-type, Coltene Whaledent), en insistant sur les facettes d'usure d'intérêt afin de réaliser une empreinte des traces de micro-usure dentaire. Chaque facette d'intérêt est ensuite soigneusement découpée au scalpel sur le moule en silicone et scannée à l'aide d'un microscope confocal. Pour chaque dent, nous avons scanné au moins une facette écrasante et une facette coupante (Figure 2.4). Les facettes sont positionnées de sorte à ce qu'elles soient les plus planes possibles. Le microscope utilisé « TRIDENT » est un profilomètre optique à balayage en lumière blanche avec un objectif 100× (ouverture numérique = 0,90 ; distance de travail = 0,9 mm ; DCM8 Leica Microsystems). Ce type de microscope permet d'acquérir une série d'images de faible profondeur de champ à différentes altitudes d'un échantillon, et ainsi de générer un profil détaillé de la topographie de la surface scannée.

Chaque surface 3D est ensuite traitée à l'aide du logiciel LeicaMap v8.0 (Leica Microsystems ; MountainsMap, Digital Surf). Une première étape consiste à retourner la surface scannée – qui est une impression négative de la surface occlusale – suivant l'axe Z et à combler les points non-mesurés (moins de 3 % de la totalité des points composant les surfaces scannées) par une surface lissée approximée à partir des points voisins (filtre Laplacien). Un filtre morphologique est également appliqué pour supprimer les pics aberrants (développé dans les informations supplémentaires de Merceron et al., 2016) puis les surfaces sont nivelées. Cette dernière étape de redressement des surfaces permet de considérer uniquement les variations de topographie liées à l'usure dentaire, et non liées à la morphologie de la cuspside, de la facette d'usure, ou à la position du moule lors de l'acquisition. Une zone carrée, de dimension  $200 \times 200 \mu\text{m}$  ( $1551 \times 1551$  pixels), est alors automatiquement générée au centre de la surface scannée. Ces dimensions sont déterminées en tenant compte des résultats d'une précédente étude qui montre que des surfaces de micro-usure de  $200 \times 200 \mu\text{m}$  permettent une meilleure distinction entre catégories alimentaires que des surfaces plus petites (Ramdarshan et al., 2017). Sauf mention contraire, les résultats de micro-usure dentaire présentés dans le cadre de cette thèse sont tous issus de surfaces de cette dimension (Figure 2.4). Lorsque des particules organiques ou des poussières étaient encore présentes sur les surfaces, la zone extraite était alors décalée de manière à ce que la particule soit en dehors de cette zone. Dans les cas où le décalage ne suffisait pas à retirer les particules du champ de sélection, celles-ci ont été effacées manuellement et remplacées par une surface approximée à partir des points voisins. Enfin, les surfaces sur lesquelles des particules organiques ou minérales excédaient  $10 \mu\text{m}$  ont toutes été re-nettoyées et re-scannées afin d'être intégrées dans les différentes analyses.





**Figure 2.4.** Exemple d'une vue occlusale d'une quatrième prémolaire déciduale supérieure gauche et des facettes écrasantes (à gauche, en rouge) et coupantes (à droite, bleu) scannées (en haut : photosimulation ; en bas : carte d'élévation en fausses couleurs). La flèche est orientée vers le bord mésio-lingual.

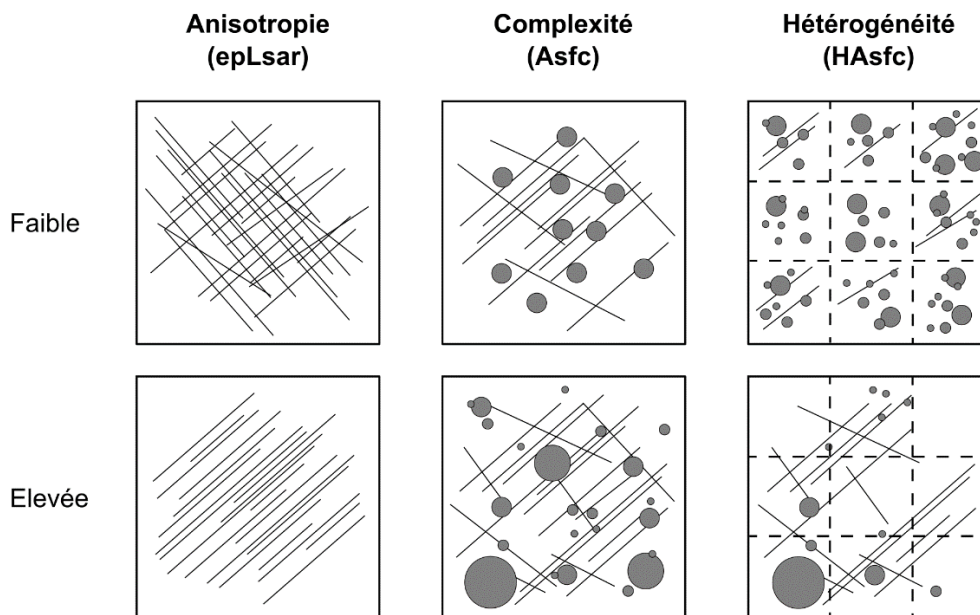
#### 2.2.4. Procédures d'acquisition des paramètres texturaux

Une analyse fractale multi-échelle, ou *Scale Sensitive Fractal Analysis* (SSFA ; Ungar et al., 2003; R. S. Scott et al., 2005, 2006), a été réalisée sur l'ensemble des données dentaires, à l'exception des porcs inclus dans le modèle « plantes C<sub>4</sub> » et destinés à des analyses isotopiques. La méthode SSFA découle des études de géométrie fractale et a été adaptée pour l'étude des textures d'usure dentaire. La rugosité apparente d'une surface sera différente selon l'échelle à laquelle elle est observée : une texture peut sembler lisse à une large échelle mais présenter un fort relief à une échelle plus fine (i.e. des longueurs, des aires et des volumes des traces d'usure plus élevés ; R. S. Scott et al., 2006; J. R. Scott et al., 2009). Cette méthode SSFA permet ainsi d'obtenir cinq paramètres quantitatifs décrivant la texture de micro-usure dentaire. Deux d'entre eux (l'échelle de complexité maximale S<sub>mc</sub>, et le volume de remplissage textural ou T<sub>fv</sub>) n'ont été que très peu discutés jusqu'à présent, et ont généré, dans le cadre de cette thèse, un nombre important de données extrêmes. Pour ces raisons, j'ai principalement considéré

trois paramètres texturaux (Figure 2.5) : la complexité ou rugosité de surface (Asfc ou *Area-scale fractal complexity*), l'anisotropie ou orientation préférentielle des traces (epLsar ou *exact proportion of Length-scale anisotropy of relief*) et l'hétérogénéité de la complexité (HASfc ou *Heterogeneity of Area-scale fractal complexity*).

- La **complexité (Asfc)** est mesurée à partir des changements de la rugosité de surface selon l'échelle d'acquisition. Des surfaces avec des traces d'usure, stries et puits, de tailles variées présenteront des valeurs élevées d'Asfc (Figure 2.5). Plusieurs études ont montré que des primates qui incluent des aliments durs et cassants, tels que des graines, dans leur alimentation présentent généralement des surfaces plus complexes que des primates qui consomment principalement des aliments plus mous et coriaces (R. S. Scott et al., 2006, 2012; Merceron, Kallend, et al., 2021). Ceci est également observé au sein des ruminants brouteurs, qui consomment principalement des plantes ligneuses, tandis que les pousseurs, qui consomment principalement des herbacées en milieu ouvert, présentent généralement des surfaces peu complexes (e.g. Ungar et al., 2007; J. R. Scott, 2012). Enfin, les suidés omnivores présentent généralement des surfaces plus complexes que les suidés herbivores (Souron et al., 2015 ; Lazagabaster, 2019) ; voir également chapitre 6).
- L'**anisotropie (epLsar)** quantifie l'orientation des traces d'usure. Des surfaces présentant de nombreuses stries parallèles auront des valeurs élevées d'anisotropie (Figure 2.5). Les animaux consommant des aliments plutôt coriaces, tels que des herbacées, auront tendance à présenter des surfaces plutôt anisotropes tandis que la consommation d'aliments plus durs et cassants, tels que les plantes ligneuses, mènera plutôt à des surfaces isotropes (e.g. R. S. Scott et al., 2006, 2012; J. R. Scott, 2012).
- L'**hétérogénéité de la complexité (HASfc)** mesure la variation de la complexité calculée en subdivisant la surface en 9 (3 lignes  $\times$  3 colonnes), 36 (6  $\times$  6) ou 81 (9  $\times$  9) sous-surfaces. L'HASfc correspond ainsi au ratio de l'écart absolu médian de l'Asfc sur la médiane de l'Asfc mesurée sur chaque sous-surface (R. S. Scott et al., 2006). Selon le nombre de sous-surfaces mesurées, l'hétérogénéité de la complexité est notée : HASfc<sub>9</sub>, HASfc<sub>36</sub> ou HASfc<sub>81</sub>. Les surfaces

présentant de fortes variations des traces microscopiques, notamment de fortes variations de taille, d'une région à l'autre de la surface (i.e. entre les 9, 36 ou 81 sous-surfaces) vont présenter des HASfc élevées (Figure 2.5). L'interprétation biologique de ce paramètre reste débattue. Plusieurs auteurs ont suggéré que des valeurs élevées d'HASfc reflèteraient une diversité des propriétés physiques et mécaniques des particules causant l'usure (R. S. Scott et al., 2006, 2012; J. R. Scott et al., 2009; Souron, Merceron, et al., 2015; Merceron et al., 2016, 2018; Shapiro et al., 2016; Robinet et al., 2020). Il a donc été proposé que l'HASfc serait liée à la diversité de l'alimentation. Toutefois, certaines études montrent que la relation entre l'hétérogénéité des surfaces d'usure et la diversité de l'alimentation ne semble pas si simple et directe (Calandra et al., 2012; Souron, Merceron, et al., 2015). Notamment, à partir de résultats obtenus sur des suidés actuels, Souron et al. (2015) suggèrent que l'HASfc pourrait également refléter la quantité de poussières ingérées avec l'alimentation (voir aussi Merceron et al., 2016, chapitre 6 et annexe x).



**Figure 2.5.** Représentation schématique de textures de micro-usure dentaire montrant une anisotropie, une complexité et une hétérogénéité (ici, calculée sur 9 sous-surfaces) faibles et élevées. Adaptée d'après R. S. Scott et al. (2006) et Souron et al. (2015).

En amont de l'acquisition des paramètres texturaux SSFA, une surface polynomiale de second ordre (méthode des moindres carrés) est retirée sur chacune des surfaces. Cela permet de mieux visualiser la topographie de la surface liée directement à l'usure dentaire en retirant la concavité ou la convexité des facettes d'usure (Francisco, Blondel, et al., 2018). Ces paramètres SSFA sont ensuite tous extraits avec le logiciel LeicaMap v8.0.

Les données dentaires des porcs expérimentaux ont également été étudiées avec une autre approche fréquemment employée : l'analyse des textures de surface des dents, ou *Surface Texture Analysis* (STA ; Schulz et al., 2010; Schulz, Calandra, et al., 2013; Purnell et al., 2012). Celle-ci est basée sur la norme internationale ISO 25178-2 (International Organization for Standardization, 2012) qui définit les « états de surface » ou les textures de surfaces tridimensionnelles. En amont de l'acquisition des paramètres ISO, un traitement standard suivant la norme internationale est appliqué à chacune des surfaces (Calandra, 2011). Au total, 16 paramètres ISO fréquemment utilisés sont ensuite calculés sur chacune des surfaces. Ceux-ci permettent de quantifier des informations liées notamment aux hauteurs des éléments (crêtes, puits) sur les surfaces, à leurs orientations, leurs volumes, etc. Les paramètres ISO utilisés dans le cadre de cette thèse sont décrits dans le Tableau 2.2. Deux des paramètres ISO utilisés décrivent la complexité des surfaces et l'orientation des marques, respectivement Sdr et Str, et peuvent donc être comparés aux paramètres Asfc et epLsar (respectivement) issus de la méthode SSFA.

**Tableau 2.2.** Descriptions et unités des paramètres issus de la norme internationale ISO 25178-2 utilisés dans le cadre de cette thèse. Adapté de Calandra (2011) et Schulz, Calandra, et al. (2013).

Paramètre	Description	Unité
Sp	Hauteur de crête maximale	$\mu\text{m}$
Sv	Hauteur de puit maximale	$\mu\text{m}$
Sz	Hauteur maximale entre le puit le plus bas et la crête la plus haute	$\mu\text{m}$
Sa	Hauteur moyenne arithmétique ou rugosité de surface moyenne	$\mu\text{m}$
Ssk	Asymétrie des hauteurs par rapport au plan moyen de la surface	pas d'unité
Sku	Aplatissement de la surface	pas d'unité
Vmp	Volume matériel des crêtes ( $p = 10\%$ )	$\mu\text{m}^3/\mu\text{m}^2$
Vmc	Volume matériel central (de la surface écrêtée : $p = 10\%$ , $q = 80\%$ )	$\mu\text{m}^3/\mu\text{m}^2$
Vvc	Volume vide central (de la surface écrêtée : $p = 10\%$ , $q = 80\%$ )	$\mu\text{m}^3/\mu\text{m}^2$
Vvv	Volume vide des vallées ( $p = 80\%$ )	$\mu\text{m}^3/\mu\text{m}^2$
Str	Rapport d'aspect de texture ou isotropie ( $s = 0,2$ )	pas d'unité
Sdr	Rapport de surface interfaciale développée ou complexité	%
S5v	Hauteur de puits sur cinq points	$\mu\text{m}$
Sha	Surface de bosse moyenne	$\mu\text{m}^2$
Sda	Surface de vallée moyenne	$\mu\text{m}^2$
Sdv	Volume de vallée moyen	$\mu\text{m}^3$

En amont de l'acquisition des paramètres ISO, une procédure de traitement des surfaces 3D suivant la norme internationale est appliquée. Cette procédure consiste en l'application de deux filtres spatiaux (filtre médian de réduction de bruit et filtre Gaussien) puis d'un opérateur permettant de supprimer la forme. L'opérateur appliqué est généralement le retrait d'une surface polynomiale de degré 2. Néanmoins, le retrait d'une surface polynomiale de degré 8 semble fournir davantage d'informations (Francisco, Blondel, et al., 2018; Francisco, Brunetière, et al., 2018). Dans le cadre de cette thèse, j'ai donc retiré une surface polynomiale de degré 8 en amont de l'acquisition des paramètres ISO.

Dans le chapitre 3 j'ai utilisé, en plus de l'analyse SSFA classique, la routine de sous-échantillonnage des surfaces dentaires développée par Francisco et collaborateurs (Francisco, Blondel, et al., 2018; Francisco, Brunetière, et al., 2018), ainsi que le logiciel Trident (package intégré au logiciel R) qui en découle et qui est en cours de développement par Thiery et collaborateurs. Cette routine de sous-échantillonnage inclut plusieurs paramètres issus de la norme ISO 25178, tous calculés sur des

surfaces sur lesquelles un polynôme de degré 8 est retiré. En plus des valeurs globales de chaque paramètre (mesurées sur les surfaces entières), cette routine permet d'obtenir différentes statistiques (moyenne, médiane, premier quartile, troisième quartile, écart-type, ...) pour chaque paramètre à partir des sous-surfaces générées. La routine permet ensuite d'extraire les variables qui discriminent le plus les groupes alimentaires considérés. Cette méthode est décrite plus en détail dans Louail et al. (2021) voir chapitre 3). Afin de permettre une plus grande répétabilité des mesures et un meilleur accès de la communauté à cette routine de sous-échantillonnage (utilisant à la fois les langages Fortran, Python et R), Thiery et collaborateurs ont développé une interface graphique permettant le traitement des surfaces d'usure, le calcul des paramètres et l'analyse des données (Thiery et al., en préparation). J'ai également utilisé cette interface graphique dans le chapitre 3.

#### **2.2.5. Analyse de la topographie dentaire des surfaces occlusales ou méso-usure dentaire**

La topographie dentaire, ou méso-usure, a été étudiée sur les porcs inclus dans les chapitres 3 et 4. Ces analyses ont été menées en collaboration étroite avec Ghislain Thiery, post-doctorant, ainsi qu'avec deux stagiaires de Licence 3.

L'analyse de la topographie dentaire s'est particulièrement développée avec l'évolution des outils numériques et d'imagerie depuis les années 1990-2000. S'inspirant des techniques développées pour les systèmes d'information géographique (SIG), elle permet de quantifier différents aspects de la morphologie dentaire à la manière d'un paysage, tels que le relief, le tranchant ou l'inclinaison des structures dentaires, i.e. les crêtes, les vallées, les sommets des cuspidés (e.g. Zuccotti et al., 1998; Ungar & Williamson, 2000; Ungar & M'Kirera, 2003; Ungar, 2004; Evans et al., 2007; Guy et al., 2013; Thiery, 2016; Thiery et al., 2017; Berthaume et al., 2018, 2020; Rannikko et al., 2020). Un des objectifs de cette approche est d'isoler des variables topographiques qui reflètent des préférences alimentaires (Bunn et al., 2011). De nombreuses analyses morpho-fonctionnelles se sont intéressées à des dents non-usées pour comparer des mesures topographiques entre espèces ayant des régimes alimentaires différents (e.g. Berthaume & Schroer, 2017; Berthaume et al., 2018; Thiery et al., 2021). La topographie

dentaire reflète alors uniquement les pressions de sélection sur de multiples générations en s'affranchissant des variations liées à l'usure de la dent (qui, notamment, impactent fortement le relief). D'autres études se sont intéressées à évaluer comment les modifications de la topographie dentaire, à mesure que la dent s'use, peuvent impacter l'efficacité de la mastication, et à comment des changements de topographie induits par l'usure peuvent refléter des alimentations différentes et ainsi apporter des éléments pour inférer des régimes alimentaires passés (Ungar & Williamson, 2000; Bunn & Ungar, 2009; Venkataraman et al., 2014; Renaud & Ledevin, 2017; Pampush et al., 2018; Li et al., 2020; Rannikko et al., 2020). Dans le cadre de cette thèse, des porcs domestiques de même race (« Large white » × « Piétrain », à l'exception des porcs de Guadeloupe de races « Large white » et « Créole ») et d'âges similaires sont utilisés. Notre principal objectif est d'évaluer si les modifications de la topographie des surfaces occlusales, à mesure que la dent s'use, diffèrent entre des porcs ayant eu des habitudes alimentaires légèrement à modérément différentes.

Des moulages des rangées dentaires inférieures et supérieures (incluant la dP4 et la M1) ont été réalisés en résine puis scannés à l'aide d'un microtomographe à rayons X (EasyTom XL Duo). Cela permet d'acquérir des surfaces dentaires avec une résolution micrométrique (taille des voxels =  $0,3 \times 0,3 \times 0,3$ ), suffisante pour le calcul des paramètres topographiques. Les rangées dentaires ont été segmentées et reconstruites en 3D avec le logiciel Avizo (v.7.0, Thermo Fisher Scientific) à partir des coupes obtenues au microtomographe. Les surfaces reconstruites sont constituées d'un réseau de plusieurs milliers de triangles, et sont ensuite traitées à l'aide du logiciel Geomagic Wrap (2021.2.0, 3D Systems, Inc.) en appliquant le protocole suivant (développé avec Ghislain Thiery) :

- (1) Suppression de la base des rangées dentaires, individualisation des dents (dP4 et M1) et nettoyage des artefacts (surplus de résine, bulles, ...)
- (2) Décimation des dents à 50 000 triangles et remaillage. Cette étape permet d'homogénéiser le nombre et la taille des triangles sur les surfaces dentaires étudiées.
- (3) Orientation des surfaces dentaires. L'axe X est défini comme partant du côté lingual vers le côté vestibulaire de la dent. L'axe Y est orienté disto-mésialement. L'axe Z est défini comme partant de la partie inférieure vers la partie supérieure de la dent.

(4) Découpe des dents au niveau du point le plus bas du bassin occlusal. Cela permet de ne pas tenir compte de la hauteur des couronnes et de s'intéresser principalement aux surfaces occlusales.

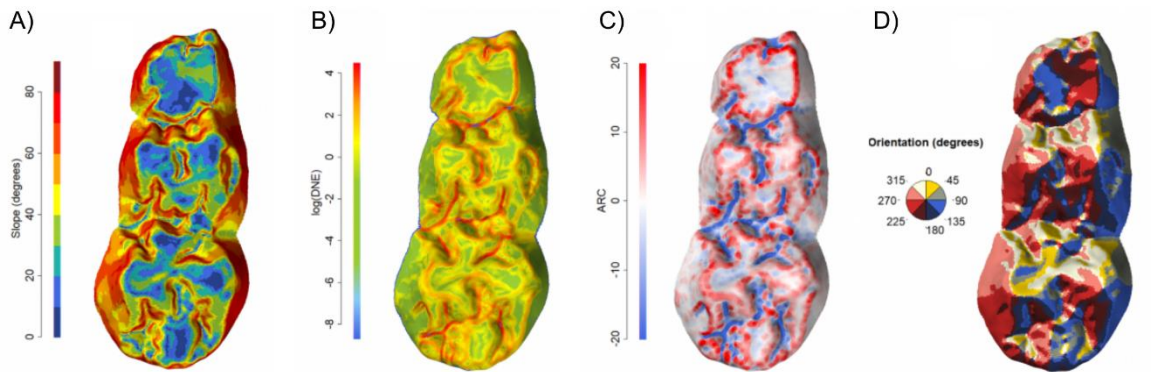
Les variables topographiques utilisées dans le cadre de cette thèse, ainsi que les cartes topographiques, ont toutes été calculées à l'aide du package Doolkit (v.0.9) développé à partir du logiciel R par Thiery, Guy, Lazzari, et al. (2021). Les variables utilisées sont les suivantes :

- **La pente (slope** ; Zuccotti et al., 1998; Ungar & Williamson, 2000) mesure l'angle (entre 0 et 90°) entre chaque triangle composant la surface et le plan horizontal (Figure 2.6). Elle permet donc de caractériser les variations de la hauteur sur les surfaces dentaires ;
- **L'indice de relief (RFI** ; calculé selon Boyer, 2008) quantifie l'élévation relative des structures dentaires par rapport au point le plus bas du bassin occlusal. Il correspond au rapport de l'aire de la surface 3D sur l'aire projetée de la surface 2D (Ungar & Williamson, 2000; Boyer, 2008; Guy et al., 2013) ;
- **La courbure**, ou le tranchant, est évaluée à partir de deux paramètres : l'énergie normale de Dirichlet (**DNE** ; Bunn et al., 2011; Pampush, Winchester, et al., 2016) et la courbure moyenne standardisée (**ARC** ; Guy et al., 2013). L'ARC est une estimation de la courbure standardisée par la taille et permet de distinguer les structures plus ou moins convexes des structures plus ou moins concaves (Figure 2.6), tandis que la DNE quantifie la déformation de la surface par rapport à une surface plane (Figure 2.6), qu'il s'agisse d'une déformation concave (vallée) ou convexe (crête) ;
- **La complexité** (ici, le comptage des patchs occlusaux après rotation : **OPCR** ; Evans & Jernvall, 2009; Wilson et al., 2012) est une mesure du nombre de patchs d'orientation différentes ; un patch étant défini par un minimum de trois triangles adjacents de même orientation (Figure 2.6). Ce paramètre est peu sensible aux variations arbitraires d'orientation.

D'une façon générale, les paramètres topographiques sont sensibles aux différentes méthodes d'acquisition et de traitement des surfaces, en particulier sur des surfaces représentées par un petit nombre de triangles (Berthaume et al., 2019). Nous avons ici étudié des surfaces définies à 50 000



triangles et appliqué le même protocole sur tous les porcs du modèle « graines » d'une part, et sur tous ceux du modèle « plantes C<sub>4</sub> » d'autre part.



**Figure 2.6.** Cartes topographiques d'une dernière prémolaire déciduale inférieure gauche (vues occlusales) illustrant : A) la pente (« slope »), B) l'énergie normale de Dirichlet (DNE), C) la courbure moyenne standardisée (ARC) et D) la complexité (OPCR).

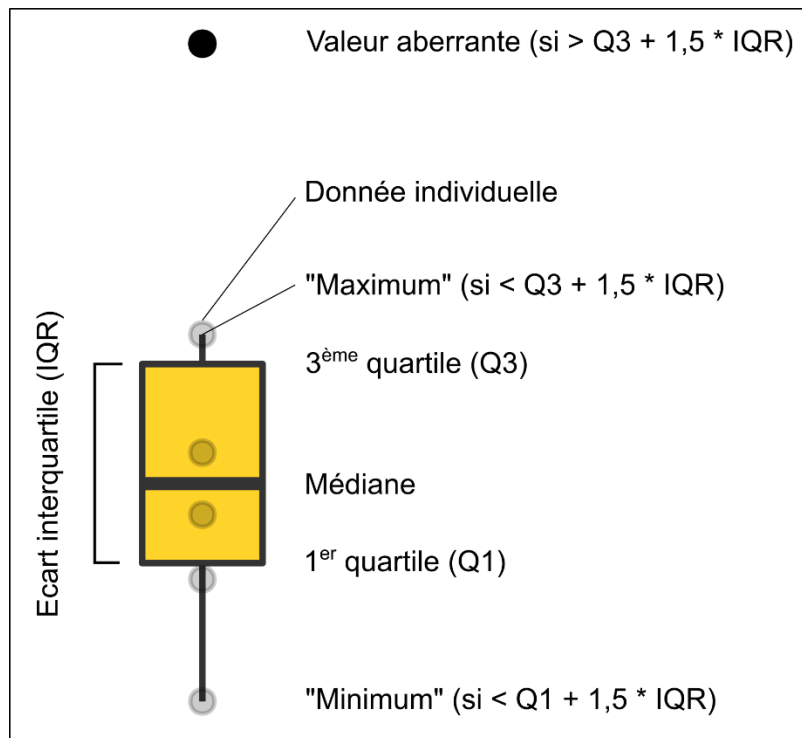
### 2.2.6. Analyses de la composition en isotopes stables du carbone dans l'émail dentaire

La composition biogéochimique en isotopes stables du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) a été étudiée dans l'émail des porcs inclus dans le chapitre 5 (modèle « plantes C<sub>4</sub> »), nourris avec une proportion de farine de maïs (plante C<sub>4</sub>) représentant de 0 à 80 % du poids sec du bol alimentaire quotidien. J'ai réalisé les prélèvements d'émail (avec Axelle Walker) et les analyses ont été effectuées par Kevin Uno, chercheur au laboratoire *Lamont Doherty Earth Observatory* à New York (Etats-Unis). Compte-tenu de la situation sanitaire, il n'a pas été possible de participer à l'analyse des échantillons sur place. Les échantillons ainsi que la méthode utilisée sont présentés dans le chapitre 5.

### 2.2.7. Représentations graphiques et analyses statistiques

Les représentations graphiques des données acquises dans le cadre de cette thèse sont pour la plupart sous forme de boîtes à moustaches standards qui indiquent la médiane, le premier et le troisième quartile ainsi que les valeurs minimale et maximale de l'échantillon (Figure 2.7). Le logiciel libre R (R

Core Team, 2019 à 2022, versions 3.6.2 à 4.1.3) a été utilisé pour toutes les représentations graphiques des données acquises (package « ggplot2 ») ainsi que pour toutes les analyses statistiques présentées dans ce travail.



**Figure 2.7.** Légende des statistiques descriptives figurées dans les boîtes à moustaches présentées dans ce travail.

## **Chapitre 3 : Mandibule, usure dentaire et consommation de graines : apports de l'approche expérimentale**

### **3.1. Introduction**

Les contraintes écologiques associées à l'alimentation, fonction vitale chez toutes les espèces animales, peuvent exercer des pressions qui favorisent alors la sélection de certains traits adaptatifs comportementaux, morphologiques ou physiologiques (e.g. Kinzey, 1992; Hiiemae, 2000; Bels & Herrel, 2019). Au sein des hominines, l'émail épais des dents jugales partagé par la plupart des taxons anciens a été considéré comme le reflet d'une alimentation composée d'une part importante de ressources dures, telles que des graines. En particulier, la robustesse du système masticateur chez les espèces du genre *Paranthropus* a été largement perçue comme une adaptation à une alimentation quasi strictement durophage (J. T. Robinson, 1954; Jolly, 1970; S. C. Ward & Molnar, 1980). Ces hypothèses sont toutefois principalement basées sur l'analyse de la morphologie du système masticateur et de ses capacités fonctionnelles, indiquant donc plutôt ce qui « pouvait être consommé » par l'organisme que ce qui « était réellement consommé » (Grine & Daegling, 2017). Des travaux ultérieurs basés sur des analyses biogéochimiques de leur émail ainsi que sur des analyses de leur micro-usure dentaire – reflétant donc ce qui « était réellement consommé » - ont largement remis en question l'hypothèse d'une alimentation spécialisée sur les ressources dures (Scott et al., 2005; Grine et al., 2006; Sponheimer et al., 2006; van der Merwe et al., 2008; Ungar et al., 2008, 2010, 2012; Cerling et al., 2011). Parmi les hypothèses proposées pour expliquer la sélection de telles morphologies cranio-mandibulaires et dentaires, certains auteurs proposent qu'une consommation occasionnelle de ressources mécaniquement difficiles à transformer, telles que des graines ou des plantes coriaces, en tant qu'aliments de repli a pu jouer un rôle important (R. S. Scott et al., 2005; Grine et al., 2006; Ungar et al., 2008, 2012; Constantino & Wright, 2009; Rabenold & Pearson, 2011; Ungar & Daegling, 2013).

Un référentiel expérimental basé sur des mammifères bunodontes et à émail épais est donc nécessaire pour explorer la capacité de différents indicateurs paléo-écologiques à détecter la

consommation de telles ressources en proportions faibles ou modérées. Dans le cadre de ce chapitre, je me suis intéressée à l'impact de la consommation de différentes graines sur trois indicateurs cranio-mandibulaires et dentaires : les textures de micro-usure dentaire, la topographie dentaire (Thiery, Louail, et al., en préparation) et la morphologie de la mandibule (Neaux, Louail, et al., 2022). Ces indicateurs cranio-mandibulaires et dentaires, fréquemment utilisés pour retracer l'alimentation d'organismes éteints, ne reflètent pas l'alimentation sur les mêmes intervalles de temps ni les mêmes aspects de l'alimentation (M. Davis & Pineda Munoz, 2016). En particulier, si les textures de micro-usure dentaire sont constamment renouvelées et enregistrent un signal alimentaire sur quelques semaines ou mois avant la mort (Teaford & Oyen, 1989; Teaford et al., 2017; Winkler, Schulz-Kornas, et al., 2020), la méso-usure dentaire et la morphologie de la mandibule résultent plutôt d'un processus cumulatif sur toute la durée de vie de l'individu. En outre, les textures de micro-usure dentaire sont principalement impactées par les propriétés physiques et mécaniques de l'alimentation tandis que la méso-usure et en particulier la morphologie mandibulaire résultent davantage de compromis entre différents facteurs, tels que l'histoire évolutive, les contraintes développementales ou structurales, les propriétés mécaniques de l'alimentation, les comportements d'ingestion et masticatoires, ... (Seilacher, 1970; Ross et al., 2012; Ross & Iriarte-Diaz, 2014; M. Davis & Pineda Munoz, 2016). Nous nous attendons donc à observer des résultats différents selon le type d'indicateur étudié.

A travers une approche multi-échelle, les objectifs de cette étude sont donc de tester si la consommation de différents types de graines génère non seulement des abrasions dentaires différentes – aussi bien sur les textures de micro-usure que sur la topographie (ou méso-usure) – mais également des morphologies mandibulaires différentes. La première partie de ce chapitre présente les résultats obtenus sur les propriétés physiques des aliments et leur composition en silice, lignine et cellulose. La deuxième partie est consacrée à l'analyse des textures de micro-usure dentaire. Dans un premier temps, je présente une étude réalisée à l'aide d'une routine de sous-échantillonnage sur les groupes nourris uniquement avec de la farine ou avec des noisettes, des grains de maïs ou des grains d'orge en supplément. Cette étude préliminaire a été publiée en avril 2021 (Louail et al., 2021). J'intègre ensuite dans cette première analyse les autres groupes nourris avec ces mêmes graines mais dans des proportions

différentes. Cette analyse complémentaire est réalisée à l'aide du logiciel Trident, développé par Thiery et al. (en préparation), qui permet de calculer les mêmes variables de micro-usure dentaire que la routine de sous-échantillonnage grâce à une interface graphique facile d'utilisation. La troisième partie de ce chapitre est consacrée aux analyses de la topographie dentaire des porcs nourris avec ces mêmes graines. La quatrième partie présente l'analyse de la morphologie mandibulaire de ces mêmes porcs, qui a été publiée en février 2022 (Neaux, Louail, et al., 2022). Enfin, la dernière partie de ce chapitre propose une discussion et une synthèse des résultats observés en fonction des différents indicateurs cranio-mandibulaires et dentaires. Ces résultats sont mis en relation avec les propriétés physiques et mécaniques des aliments consommés. Des perspectives sont proposées pour aller plus loin sur l'étude de l'impact de différentes graines sur les indicateurs cranio-mandibulaires et dentaires, ceci dans l'objectif d'améliorer nos interprétations des données fossiles.

### **3.2. Propriétés physiques et composition chimique des graines consommées**

Afin de renseigner plus précisément l'impact des différentes graines consommées par les porcs expérimentaux (Figure 3.1) sur les différents indicateurs cranio-mandibulaires et dentaires, il est nécessaire de connaître non seulement leurs propriétés physiques et mécaniques (telles que leur dureté et leur rigidité), mais également leur composition chimique (teneur en silice et lignine notamment). Dans un premier temps, nous avons mesuré la taille et la densité des trois graines considérées (orge, maïs et noisette) et compilé, à partir de la littérature, les forces de rupture moyennes pour chacune (Louail et al., 2021 et Figure 3.1). Puis, nous avons appliqué un protocole de nano-indentation afin d'obtenir des mesures de dureté et de rigidité comparables entre les différentes graines. Ces analyses de nano-indentation ont été réalisées à l'Institut Pprime (UPR 3346, CNRS-Université de Poitiers-ISAE-ENSMA) en collaboration avec Olga Smerdova, Xavier Milhet et Ghislain Thiery. Enfin, des analyses chimiques ont été réalisées par le laboratoire public d'analyses LABOCEA afin de quantifier la teneur en silice, en lignine et en cellulose dans chacune de ces graines.

### 3.2.1. Analyses de nano-indentation

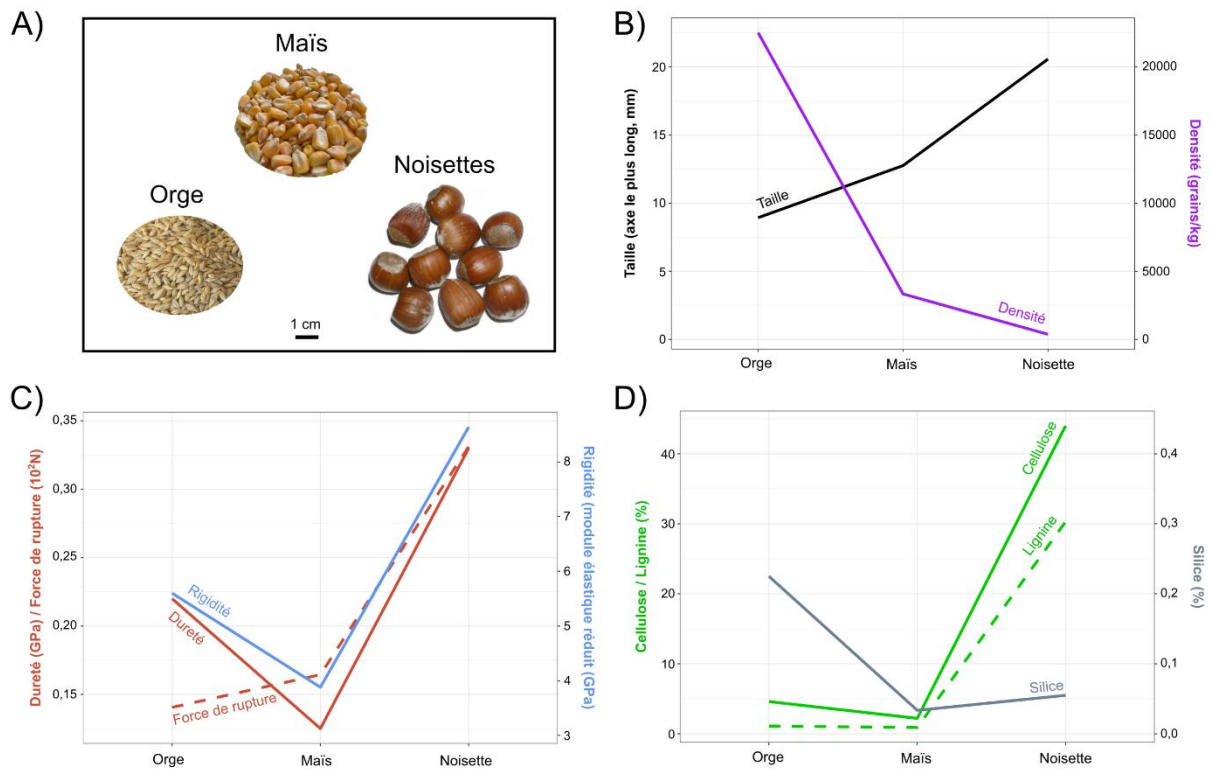
La technique de nano-indentation consiste à mesurer la profondeur d'enfoncement d'un indenteur – ou pénétrateur en pointe de géométrie connue – dans un matériau afin de caractériser ses propriétés mécaniques. A chaque test de nano-indentation, le système d'acquisition enregistre la force appliquée en fonction de la profondeur de pénétration de l'indenteur. Les graines ont été enrobées dans de la résine afin de les stabiliser. Une étape de polissage a ensuite permis de mettre la résine et les échantillons sur un même plan, et de retirer des éventuels résidus de résine en surface. La force maximale appliquée était de 100 mN. Les tests ont été réalisés à température ambiante (environ 20°C).

Les résultats obtenus suite aux essais de nano-indentation montrent que les noisettes sont les graines les plus rigides i.e. les plus résistantes à la déformation (module élastique). Les grains d'orge sont moins rigides que les noisettes, et les grains de maïs sont les moins rigides (Figure 3.1). On observe les mêmes résultats pour la dureté : les noisettes sont plus dures que les grains d'orge, qui sont eux-mêmes plus durs que les grains de maïs (Figure 3.1). La valeur moyenne de dureté après nano-indentation pour les grains d'orge contraste ainsi avec la valeur moyenne de « force de rupture » (i.e. force nécessaire pour initier une cassure ; indicatrice de la dureté du matériau mais sans tenir compte de la profondeur indentée) estimée à partir des données de la littérature (voir Louail et al., 2021). En effet, la force nécessaire pour initier une fracture est similaire entre l'orge (140,5 N) et le maïs (164,4 N), soit en moyenne deux fois plus faible que pour la noisette (331,3 N). Toutefois, les tests de nano-indentation, qui tiennent compte de la profondeur indentée en fonction de la force appliquée, montrent clairement que les grains d'orge sont plus durs que les grains de maïs.

### 3.2.2. Analyses chimiques (réalisées par le laboratoire extérieur LABOCEA)

Les analyses de la composition en silice, en cellulose et en lignine de ces graines ont été réalisées par un laboratoire extérieur (LABOCEA). Les résultats obtenus montrent que la noisette est la graine la plus riche en cellulose et en lignine, et n'est constituée que d'un très faible pourcentage de silice. En effet, les plantes ligneuses, dicotylédones – telles que le noisetier (*Corylus avellana*) – sont généralement

peu accumulatrices de silice et produisent beaucoup plus de lignine que les plantes monocotylédones, herbacées pour la plupart. À l'inverse, les grains d'orge contiennent peu de lignine et de cellulose mais sont les plus riches en silice. Ces résultats sont attendus puisque l'orge (*Hordeum vulgare*) est une plante herbacée monocotylédone appartenant à la famille des Poaceae, ou graminées. De nombreuses études ont montré que les graminées sont parmi les principales plantes accumulatrices de silice, qui peut représenter jusqu'à 10 % du poids sec (Epstein, 1999; Ma et al., 2002; Hodson et al., 2005; Luyckx et al., 2017). La faible teneur en silice des grains de maïs (*Zea mays*), également une plante herbacée monocotylédone, est donc plus surprenante. Toutefois, plusieurs études ont montré que les concentrations de silice varient au sein des plantes herbacées ainsi qu'entre différentes parties d'une même plante, et sont notamment liées aux conditions environnementales (Strömberg et al., 2016; Brightly et al., 2020). Ainsi, on constate que les mesures de dureté et de rigidité des graines ne sont pas directement liées aux proportions de silice, cellulose et lignine (Figure 3.1).



**Figure 3.1.** Synthèse des mesures physiques, mécaniques et de la composition chimique des graines consommées par les porcs expérimentaux : A) orge (*Hordeum vulgare*), noisette (*Corylus avellana*) et maïs (*Zea mays*), échelle = 1 cm ; B) Longueur de l'axe le plus long (noir, mm) et densité (violet, grains/kg) ; C) Résistance à la déformation (ou rigidité, « module élastique réduit », GPa), dureté (GPa) et force de rupture (10<sup>3</sup> N) ; D) Compositions (%) en cellulose (vert), lignine (vert pointillé) et silice (gris).



### 3.3. Analyse des textures de micro-usure dentaire

#### 3.3.1. Les textures de micro-usure dentaire diffèrent entre porcs ayant globalement la même alimentation mais nourris avec différents types de graines

*Dental microwear textures differ in pigs with overall similar diets but fed with different seeds*

**Auteurs :** Margot Louail, Stéphane Ferchaud, Antoine Souron, Axelle EC Walker, Gildas Merceron

Accepté pour publication le 1er avril 2021 dans la revue *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* (DOI : 10.1016/j.palaeo.2021.110415)

Résumé en français :

Les dents post-canines bunodontes et à émail épais qui sont partagées par la plupart des hominines anciens ont traditionnellement été perçues comme reflétant une alimentation spécialisée sur les ressources dures, en particulier chez les espèces du genre robuste *Paranthropus*. Toutefois, plusieurs études sur les textures de micro-usure dentaire et sur la composition biogéochimique de l'émail ont remis en question cette hypothèse. Certains auteurs ont alors suggéré que la morphologie robuste de leur système masticateur pourrait avoir été favorisée par la consommation de ressources mécaniquement difficiles à transformer lors de périodes de pénurie alimentaire. Un référentiel expérimental basé sur un taxon modèle, bunodonte et à émail épais, pourrait permettre d'améliorer nos interprétations des textures de micro-usure dentaire ; ceci afin de contribuer à tester les hypothèses concernant la consommation de ressources difficiles à transformer qui pourraient être des ressources de repli. En outre, de précédentes études ont montré que les textures de micro-usure dentaire peuvent permettre de détecter des variations subtiles dans l'alimentation de certains taxons actuels.

Cette étude vise à tester si la consommation de différents types de graines a un impact sur les textures de micro-usure dentaire de mammifères bunodontes malgré une alimentation globalement similaire. Les essais expérimentaux ont été menés sur quatre groupes de porcs domestiques (*Sus scrofa*) nourris avec une farine composée de céréales moulues et de tourteau de soja : le groupe contrôle n'a

reçu que la farine (n = 12), et les trois autres groupes ont reçu un supplément de 20 % de grains de maïs (n = 6), 30 % de grains d'orge (n = 5) ou 10 noisettes non décortiquées par jour (n = 6). Nous avons étudié les facettes d'usure des phases I et II sur les premières molaires et les quatrièmes prémolaires déciduales supérieures. Une routine de sous-échantillonnage des surfaces a été appliquée pour identifier les paramètres les plus discriminants entre les différents groupes. Des analyses en composantes principales montrent que les textures de miro-usure dentaires des porcs diffèrent selon le type de graine consommée. Nos résultats montrent également que la combinaison, dans les analyses, des résultats obtenus sur les facettes écrasantes et coupantes améliore la distinction entre les groupes. Cette étude montre que les variables qui contribuent le plus aux distinctions sélectionnées par la routine de sous-échantillonnage sont principalement liées à la hauteur des surfaces. Ces résultats soutiennent donc l'hypothèse selon laquelle la consommation de graines impacte le relief des surfaces d'usure.

Mots clés : suidés, bunodonte, omnivore, expérimentations en alimentation contrôlée

1 **Dental microwear textures differ in pigs with overall similar diets but fed with different**  
2 **seeds**

3 Margot Louail<sup>1\*</sup>, Stéphane Ferchaud<sup>2</sup>, Antoine Souron<sup>3</sup>, Axelle E.C. Walker<sup>1</sup>, Gildas Merceron<sup>1</sup>

4

5 1. PALEVOPRIM, UMR 7262 CNRS and University of Poitiers, 86073 Poitiers Cedex 9, France

6 2. GenESI, UE 1372 INRAE, 86480 Rouillé, France

7 3. PACEA, UMR 5199 CNRS and University of Bordeaux, 33615 Pessac Cedex, France

8 \*Corresponding author

9 Email address:

10 \*[margot.louail@univ-poitiers.fr](mailto:margot.louail@univ-poitiers.fr)

11 [stephane.ferchaud@inrae.fr](mailto:stephane.ferchaud@inrae.fr)

12 [antoine.souron@u-bordeaux.fr](mailto:antoine.souron@u-bordeaux.fr)

13 [axelle.walker@univ-poitiers.fr](mailto:axelle.walker@univ-poitiers.fr)

14 [gildas.merceron@univ-poitiers.fr](mailto:gildas.merceron@univ-poitiers.fr)

15

16 **Abstract**

17           The thick-enameled, bunodont dentition shared by most early hominins has traditionally  
18 been interpreted as reflecting durophagy, especially in the robust genus *Paranthropus*.  
19 However, subsequent works on dental microwear textures (DMT) and biogeochemical  
20 compositions have challenged this hypothesis. Some authors argued that their robust  
21 morphology might have been driven by the consumption of mechanically challenging  
22 resources during periods of food scarcity. An experimental baseline using a model taxon with  
23 bunodont, thick-enameled cheek teeth, could help better interpret DMT and test hypotheses  
24 regarding the consumption of mechanically challenging foods that could be fallback foods.  
25 Besides, earlier studies have shown that DMT can track subtle dietary variations in extant taxa.  
26 This study aims at testing the hypothesis that the consumption of various seeds has an impact  
27 on DMT of bunodont mammals despite similar overall diets. Trials were conducted on four  
28 groups of domestic pigs (*Sus scrofa*) all fed on mixed cereal and soy flours: the control group  
29 received only flours (n = 12), and the three others were supplemented with either 20 % corn  
30 kernels (n = 6), 30 % barley seeds (n = 5), or 10 hazelnuts in shell per day (n = 6). We studied  
31 phases I and II facets on first molars and on fourth deciduous premolars, and applied a  
32 subsampling surface strategy to identify discriminative parameters among dietary groups.  
33 Principal Component Analyses show that DMT differ between pigs fed on different types of  
34 seeds. Our results also demonstrate that combining both crushing and shearing facets into  
35 analyses improves dietary discriminations. This study shows that variables that contribute most  
36 to dietary discriminations as selected from the subsampling strategy are mainly height  
37 parameters. These results thus support the idea that the consumption of seeds has an impact  
38 on the relief of surface textures.

39

40 **Keywords:** suids, bunodont, omnivorous, feeding experiments

## 41 1. Introduction

42 Ecological constraints associated with feeding and foraging can exert key selective  
43 pressures among animals, leading to physiological, morphological, and/or behavioral  
44 adaptations (e.g., Bels and Herrel, 2019). Thus, investigating the diets of extinct species  
45 contributes to a better understanding of how their morphological diversity can be related to  
46 feeding adaptive traits (Codron et al., 2008; Cerling et al., 2011; Winkler et al., 2013). Dietary  
47 inferences have primarily been based on functional interpretations of craniomandibular and  
48 dental morphologies (Anthony and Kay, 1993; Ungar, 2002; Damuth and Janis, 2011).  
49 However, if trophic morphology may help us to identify gross dietary habits, it tells us more  
50 about what an extinct species was capable to eat than the precise composition of its diet  
51 (Lister, 2013; Tütken et al., 2013; Gailer et al., 2016; van Casteren et al., 2019). Dietary habits  
52 and feeding adaptations are not equivalent, and it has been shown that some species do not  
53 actually, or very rarely, eat items to which their trophic morphology seems to be adapted. Some  
54 apparently specialized feeders have in fact a more diversified diet than expected given their  
55 morphology. This phenomenon, known as “Liem’s Paradox”, was first demonstrated (Liem,  
56 1980) for cichlid fish. It has been proposed as well among other taxa, notably primates (Remis,  
57 2002; Lambert et al., 2004; Norconk and Veres, 2011; Sayers, 2013; Grine and Daegling,  
58 2017). A mismatch between craniomandibular and dental morphology and dietary habits has  
59 also been described among extant and extinct suids (Harris and Cerling, 2002; Souron, 2017;  
60 Lazagabaster, 2019). To explain some apparent discrepancies between dental morphologies  
61 and diets, notably in some primate species, resources now commonly referred as “fallback  
62 foods” (FBFs) have received considerable attention (Robinson and Wilson, 1998; Yamashita,  
63 1998; Lambert et al., 2004; Marshall and Wrangham, 2007). FBFs are defined as resources  
64 that are particularly consumed during periods of food scarcity, when preferred items are scarce  
65 or unavailable (Marshall et al., 2009). Such items, generally mechanically challenging, have  
66 been recognized as potential selective drivers of trophic morphologies or behaviors, notably  
67 among primates (MacArthur and Pianka, 1966; Robinson and Wilson, 1998; Potts, 2004). They

68 received much more attention in recent years (Altmann, 2009; Constantino and Wright, 2009;  
69 Constantino et al., 2009; Lucas et al., 2009; Marshall et al., 2009; Wrangham et al., 2009).

70 Numerous studies advocated for the importance of FBFs as key selective agents in the  
71 evolution of early hominins, particularly to understand the discrepancy between dietary habits  
72 inferred from dental microwear and dental morphologies (Laden and Wrangham, 2005; Scott  
73 et al., 2005; Dominy et al., 2008; Ungar et al., 2008; Constantino et al., 2009; Strait et al.,  
74 2009). The thick-enameled, bunodont cheek teeth shared by most early hominins has  
75 traditionally been considered as reflecting durophagy, especially in the robust genus  
76 *Paranthropus* whose diet was thought to be mainly composed of hard foods such as nuts and  
77 seeds (Robinson, 1954). This interpretation based on craniomandibular and dental  
78 morphology have led to the vision that *Paranthropus* were specialized feeders. However, later  
79 works focusing on enamel biogeochemical compositions and dental microwear textures have  
80 challenged this hypothesis. Notably, they show contrasting patterns between eastern and  
81 southern African *Paranthropus* and overlapping diets between some hominins (e.g., Ungar and  
82 Sponheimer, 2011; Martin et al., 2020). Some authors have suggested robust morphologies  
83 might have been driven by the consumption of mechanically challenging foods during “fallback”  
84 episodes of resource stress (e.g., Ungar and Daegling, 2013). However, without an  
85 experimental baseline using model taxa with similar bunodont, thick-enameled dentition, it has  
86 proven difficult to interpret DMT of early hominins and to test hypotheses regarding their  
87 fallback strategies. Moreover, such an experimental baseline would also be helpful to test  
88 hypotheses regarding the relationship between craniomandibular and dental morphologies  
89 and the consumption of FBFs among suids with seasonal/opportunistic feeding behaviors  
90 (Lazagabaster, 2019).

91 Besides enamel biogeochemical composition, dental microwear texture analysis  
92 (DMTA) is one of the few proxies that inform us about what was actually eaten by an extinct  
93 species. Indeed, microscopic marks on enamel surfaces are highly dependent on the  
94 mechanical properties and inner biosilica content of the masticated foods, although exogenous

95 abrasive particles may also contribute to toothwear (Teaford and Oyen, 1989; Lucas, 2004;  
96 Hua et al., 2015; Xia et al., 2015; Daegling et al., 2016; Merceron et al., 2016; Teaford et al.,  
97 2017; Winkler et al., 2020; see also Lucas et al., 2013; van Casteren et al., 2018). Microwear  
98 textures have a fast turnover rate so that DMTA records the diet of an animal a few weeks or  
99 months before death (Teaford and Oyen, 1989; Romero et al., 2012; Winkler et al., this  
100 volume). DMTA has proved its efficiency in assessing the diets of extant primate species (Scott  
101 et al., 2006, 2012; Krueger et al., 2008; Percher et al., 2017) and has been widely used for  
102 paleodietary reconstructions (Scott et al., 2005; Merceron et al., 2006, 2009, this volume;  
103 Ungar et al., 2008; Martin et al., 2018; Peterson et al., 2018). DMTA can then provide insights  
104 into ecological niche partitioning and dietary overlap between sympatric species, thus  
105 contributing to a better understanding of inter- and intraspecific competition (Teaford and  
106 Runestad, 1992; Ramdarshan et al., 2011; Merceron et al., 2014; Hofman-Kamińska et al.,  
107 2018; Martin et al., 2018; Percher et al., 2017; Aiba et al., 2019). Moreover, studies have shown  
108 that DMTA can reflect subtle dietary variations within species or populations, such as seasonal,  
109 social or sexual differences (Teaford and Robinson, 1989; Merceron et al., 2010; Berlioz et al.,  
110 2017; Percher et al., 2017). However, the mechanisms of dental microwear formation are still  
111 highly debated (Lucas et al., 2013, 2014; Xia et al., 2015; van Casteren et al., 2018, 2020;  
112 Teaford et al., 2020; Winkler et al., 2020) and little is known about whether microwear patterns  
113 can reflect small proportions of foods such as FBFs in an individual's diet. These limitations  
114 are crucial elements that need to be investigated to better interpret microwear textures of  
115 extinct species, notably among early hominins. Controlled-food experiments are assumed to  
116 reduce the dietary variability and thus enable targeting the effect of specific resources on dental  
117 microwear textures. In recent years, there have been an increasing number of studies with  
118 controlled feeding experiments (Teaford and Oyen, 1989; Hoffman et al., 2015; Calandra et  
119 al., 2016; Merceron et al., 2016; Ramdarshan et al., 2016, 2017; Ackermans et al., 2018, 2020;  
120 Zykov et al., 2018; Martin et al., 2019, this volume; Winkler et al., 2019, this volume; Schulz-  
121 Kornas et al., 2020). Most studies focused on herbivorous mammals and there is no work  
122 focusing on DMT variations of controlled-fed omnivorous mammals with bunodont, thick-

123 enameled dentition and similar overall diets (but see Teaford and Oyen, 1989; Teaford et al.,  
124 2017, this volume). Few works analyzed DMT variations among extant and extinct suids that  
125 exhibit this morphology, but they all point to the need of further studies for a better  
126 understanding of the relationship between dental microwear patterns and feeding behaviors  
127 (Ward and Mainland, 1999; Souron et al., 2015; Ungar et al., 2017; Yamada et al., 2018;  
128 Lazagabaster, 2019). Thus, such a controlled-feeding study is particularly interesting for  
129 helping the interpretation of DMT patterns among extant and extinct suids, as well as among  
130 early hominins and for a better understanding of niche partitioning between them.

131 In the present study, we investigate DMT variations on 29 domestic pigs (*Sus scrofa*),  
132 issued from controlled feeding experiments. We aim to test the hypothesis that the  
133 consumption of various types of seeds leads to significant differences of DMT despite similar  
134 overall diets. Recent in vivo and in vitro experimental studies have shown contrasting results  
135 about whether the consumption of hard seeds impacts dental microwear but none focused on  
136 standard measures of overall microwear textures (Teaford et al., 2020; van Casteren et al.,  
137 2020). Because high texture complexity (*Asfc*) has been related to the consumption of hard  
138 and/or brittle items, such as seeds, nuts, woody browse, hard fruits or bones (Scott et al., 2006,  
139 2012; Schubert et al., 2010; Daegling et al., 2011), we expect that pigs fed on the hardest  
140 seeds would show more complex textures than pigs fed on softer seeds, and even more than  
141 pigs fed only on flours. Besides, because pigs had a large part of their diet in common, and  
142 considering previous studies by Francisco et al. (2018a, 2018b), we expect that using the  
143 whole set of discriminative texture parameters selected from their surface sampling strategy  
144 will highlight dietary discriminations depending on the type of seeds consumed. Moreover, we  
145 hypothesize that combining both phase I (shearing) and phase II (crushing) facets will improve  
146 these discriminations.

147

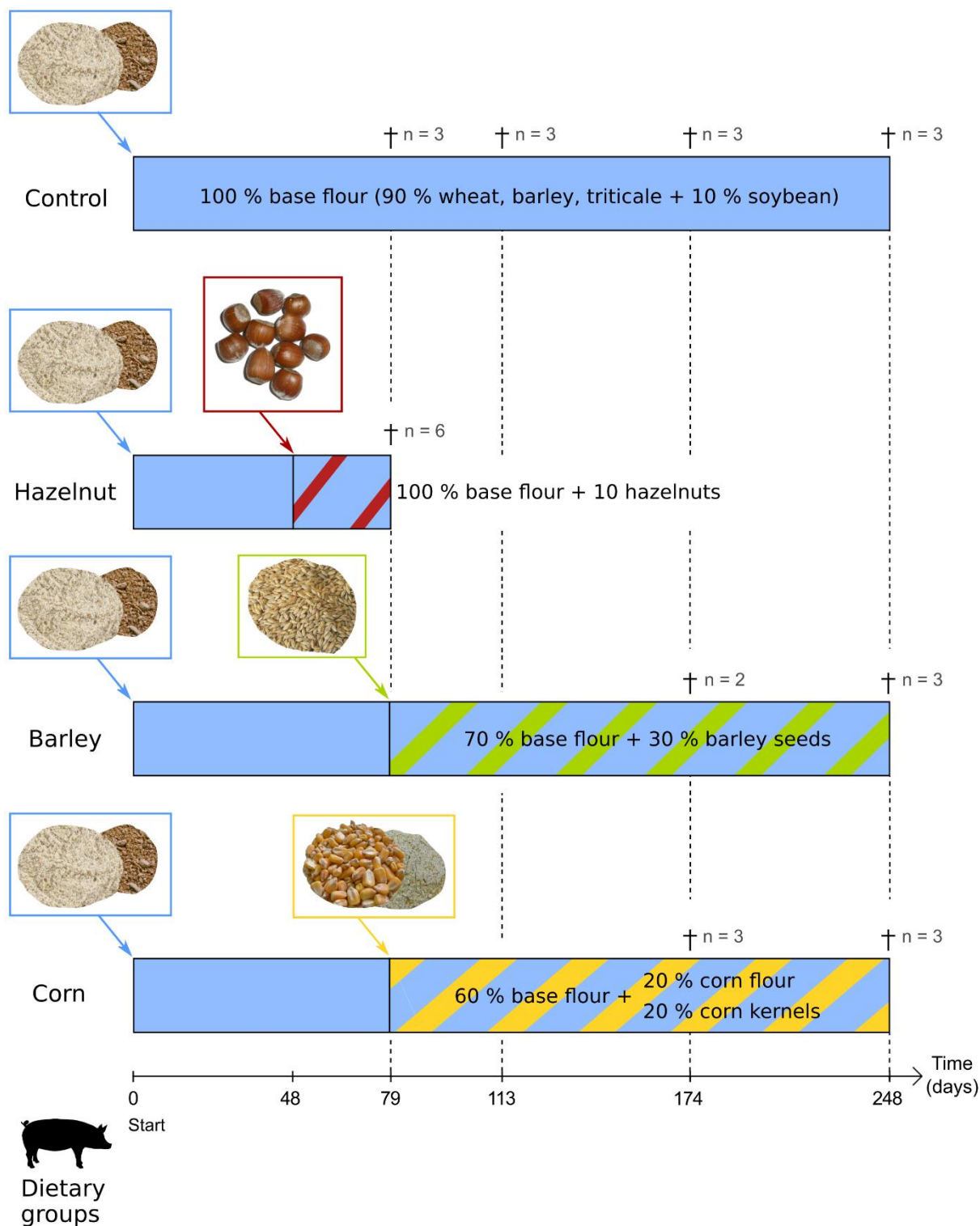
## 148 **2. Material and methods**



## 149 2.1. Controlled-food trials

150 The controlled-food experiments were carried out at the experimental unit UE1372  
151 GenESI (Pigs innovative breeding experimental Facility, Vienne, France; DOI:  
152 10.15454/1.5572415481185847E12) of the INRAE (*Institut national de recherche pour*  
153 *l'agriculture, l'alimentation et l'environnement*). Trials were conducted on domestic pigs (*Sus*  
154 *scrofa*; large-white cross breed Piétrain) and were designed by G.M. and S.F (agreement  
155 number: APAFiS 155/2015012117162897, *Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la*  
156 *Recherche*). We considered a total of 29 juvenile pigs fed with four different diets *ad libitum*  
157 (Figure 1). Pigs were weaned about 28 days old and were raised on concrete floors. Each  
158 animal had access to an individual trough. They were kept together in groups of five to six pigs  
159 according to their dedicated diet. Before they were given their dedicated diets, they were all  
160 fed daily with a dry base diet (manufactured by ALICOOP) composed of 90 % of wheat  
161 (*Triticum* ssp.), barley (*Hordeum vulgare*), and triticale (x *Triticosecale*) flour, and 10 % of  
162 soybean (*Glycine max*) flour. This period of homogenization of surface textures lasted at least  
163 48 days. The control group (n = 12) was then fed exclusively with the same base diet described  
164 above for at least another 30 days before death. This base diet, composed of ground cereal  
165 and soy seeds (Table 1), is expected to have little impact on dental microwear textures and  
166 represents a baseline for comparing dietary signals among the experimental groups. However,  
167 these base flours contain the outer parts of the grains and therefore imply higher abrasivity  
168 than finer flours. The three other groups then received seeds of different size and hardness  
169 (Table 2) in addition to the base diet. A 4-day period of adaptation to the new diet (with a  
170 progressive intake of seeds) was carried out on these three groups just before the dietary  
171 switch. The corn group (n = 6) was fed with 60 % of the base diet and 20 % of corn (*Zea mays*)  
172 flour, supplemented with 20 % (as dry matter weight) of corn kernels. The barley group (n = 5)  
173 was fed with 30 % of barley seeds and 70 % of the base diet. These two groups of pigs received  
174 their dedicated diet for at least another 95 days before death. The hazelnut group (n = 6) was  
175 fed with the same amount of flours than the control group and received 10 hazelnuts in shell

176 (*Corylus avellana*; endosperm and shell used but leafy involucre removed, Figure 1) per pig  
177 each day for another 30 days, during the month before slaughter. Due to a lack of homogeneity  
178 in hardness measurements in literature, we considered the mean force required for cracking  
179 the seed as an indicator for seed hardness (rupture force decreasing from hazelnuts to barley  
180 seeds; Table 2). Indeed, hardness is frequently defined as the resistance of a surface to  
181 deforming under indentation, and is usually measured as the ratio of rupture force to indented  
182 area (Lucas, 2004); rupture force thus helps estimate the hardness of the seeds. Each flour  
183 (including the base diet) was sieved through mesh of 1.25 mm and 0.5 mm diameter. The  
184 wheat, barley and triticale flour is composed of approximately 25 % particles above 1.25 mm  
185 diameter and 35 % below 0.5 mm. The soybean flour is composed of approximately 60 %  
186 particles above 1.25 mm diameter and less than 10 % below 0.5 mm (Table 2). Consequently,  
187 because the base diet is composed of an important amount of particles above 1.25 mm, it  
188 would be inappropriate to consider the pigs fed only on flours as a model for soft-food eaters.  
189 The corn flour, only given to the corn group, is composed of less than 20 % particles above  
190 1.25 mm diameter and 43 % below 0.5 mm (Table 2). Each group was approximately sex-  
191 balanced (Table S1). None of the pigs lost weight during the experiments. As planned by the  
192 experimental unit, pigs were slaughtered from six and a half months to nine and a half months  
193 old when they reached their target weight (about 150–200 kg; females slaughtered a month  
194 after males) and were all sold for meat (Figure 1; see Table S1 for details). Pig skulls were  
195 then boiled for 4 hours in water to remove the flesh, and dried in an oven for 24 hours at 40  
196 °C.



197  
 198 **Figure 1.** Graphical representation of the controlled-feeding experimental design conducted  
 199 on domestic pigs (*Sus scrofa*). Food items given to pigs are represented in blue (base diet: 90  
 200 % wheat, barley and triticale flour + 10 % soybean flour), red and blue (100 % base diet + 10  
 201 hazelnuts in shell per day), green and blue (70 % base diet + 30 % barley seeds), and yellow  
 202 and blue (60 % base diet + 20 % corn flour + 20 % corn kernels). Period of homogenization of  
 203 surface textures lasted at least 48 days. A 4-day period of adaptation to the new diet (not

204 represented on the figure) was carried out just before the dietary switch. Each time point  
 205 specified by † indicate feeding duration before slaughter (and number of pigs slaughtered).

206

207 **Table 1.** Particle size distribution within the flours given to pigs. The base diet given to all  
 208 dietary groups is composed of 90 % wheat, barley, and triticale flour and 10 % of soybean  
 209 flour. The corn flour is only given to the corn group (20 % of the diet).

Flour	Total sieved weight	< 0.5 mm	0.5 mm – 1.25 mm	> 1.25 mm
Wheat, barley, triticale (g)	1024	383	391	250
<b>Wheat, barley, triticale (%)</b>	<b>100</b>	<b>37.4</b>	<b>38.2</b>	<b>24.4</b>
Soybean (g)	840	75	255	510
<b>Soybean (%)</b>	<b>100</b>	<b>8.9</b>	<b>30.4</b>	<b>60.7</b>
Corn (g)	955	411	376	168
<b>Corn (%)</b>	<b>100</b>	<b>43</b>	<b>39.4</b>	<b>17.6</b>

210

211 **Table 2.** Summary statistics (mean and standard deviation SD) for dimensions (length of major  
 212 and minor axes), density and hardness index of each seed type. Dimensions are averaged  
 213 from 30 measured seeds. Densities are estimated from weights of 30 seeds for corn kernels  
 214 and hazelnuts, and from number of seeds in 20 g for barley. Mean rupture forces are averaged  
 215 from two studies for each type of seeds: hazelnut (Ercisli et al., 2011; Delprete and Sesana,  
 216 2014), corn (Tran et al., 1981; Kalkan et al., 2011), and barley (Markowski et al., 2010; Nouri  
 217 Jangi et al., 2011).

Seed	Major axis (mm)		Minor axis (mm)		Density (seeds/kg)	Rupture force (N)
	Mean	SD	Mean	SD		
Barley	8.93	0.89	3.64	0.31	22,500	140.51
Corn	12.75	0.91	8.18	0.53	3,333	164.42
Hazelnut	20.56	1.51	19.22	0.72	375	331.26

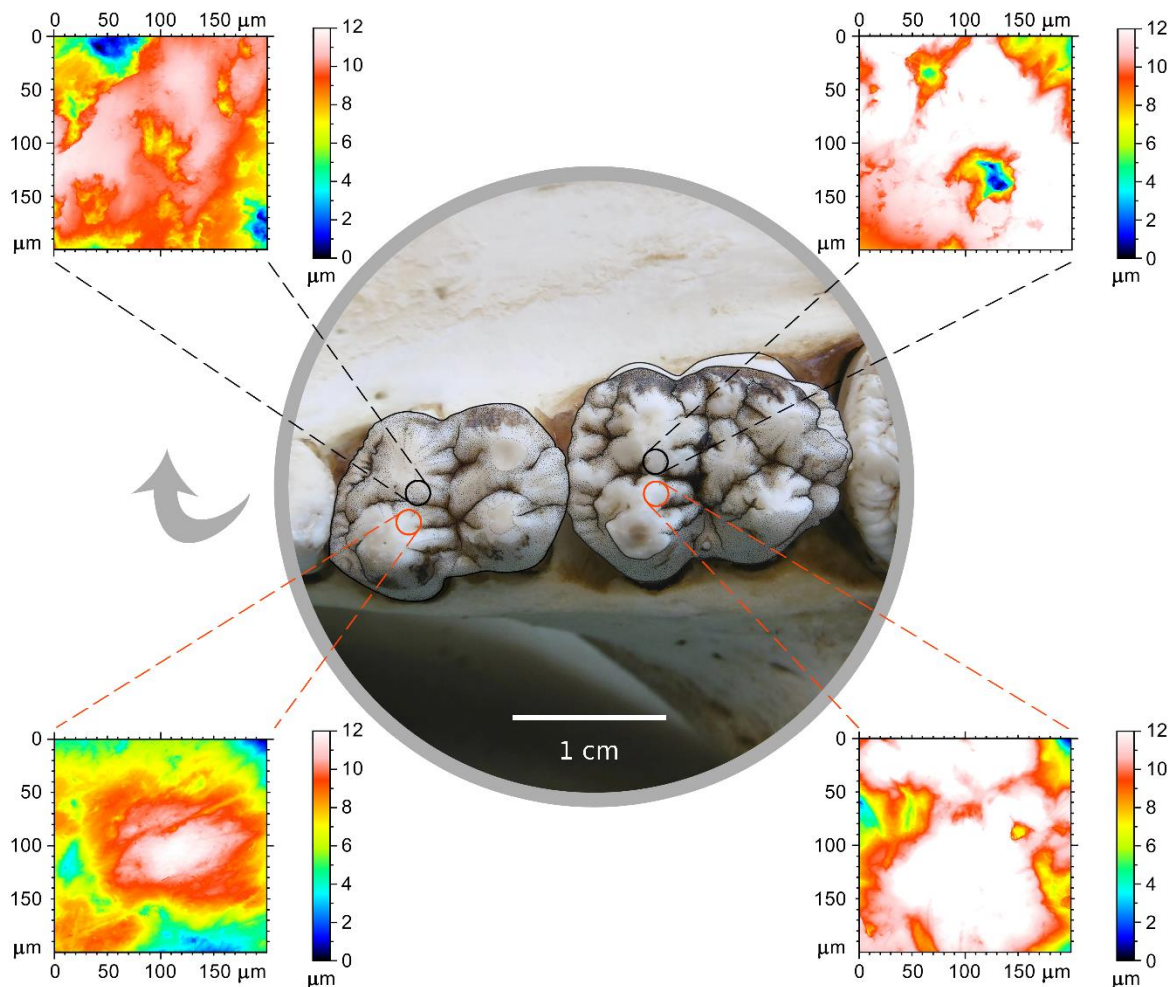
218

219 **2.2. Molding, scanning, and processing of the surfaces**

220 This study focused on lower and upper first molars (Figure 2) because molars are the  
 221 most studied teeth when analyzing dental microwear in paleodietary investigations. We  
 222 considered the first ones as the second molars were not fully erupted by the end of the  
 223 experiments. None of the molars showed dentin exposure, or only slightly on some buccal  
 224 cusp apices, corresponding to early stages of wear (stages b-c following Rolett and Chiu,  
 225 1994). We also analyzed deciduous upper fourth premolars (Figure 2) because they are more

226 worn than molars and are thus expected to be more functional, and consequently to carry a  
227 more pronounced dietary signal than molars. Moreover, deciduous fourth premolars are  
228 molariform (see Figure 2) and display the same wear pattern, including phase I and phase II  
229 dental facets. All crushing and shearing facets were visible on premolars, islets of dentin were  
230 visible and wear facets on mesial cusps tended to coalesce (stages d-e following Rolett and  
231 Chiu, 1994). We did not analyze lower fourth deciduous premolars because they are heavily  
232 worn. Each tooth surface was cleaned with cotton swabs soaked with a 3 % bleach solution  
233 (NaOCl) to remove organic matter, dust, and dirt, and then generously rinsed with distilled  
234 water. Once dry, occlusal surfaces were molded with polyvinylsiloxane (Regular Body  
235 President, ref. 6015 - ISO 4823, medium consistency, polyvinylsiloxane addition-type, Coltene  
236 Whaledent). We studied both one shearing (phase I) and one crushing (phase II) facet of the  
237 same tooth (Figure 2). Each facet was carefully cut on the silicon impression (negative replica)  
238 and scanned as flat as possible using "TRIDENT", a white-light confocal profilometer Leica  
239 DCM8 with a 100x objective housed at the PALEVOPRIM lab, CNRS and University of Poitiers,  
240 France (Numerical aperture = 0.90; Working distance = 0.9 mm; Leica Microsystems). Each  
241 scanned surface was pre-processed using LeicaMap v8.0 (Leica Microsystems;  
242 MountainsMap, Digital Surf). Surfaces were inverted along the z-axis and non-measured  
243 points (< 3 %) were filled with a smooth shape (Laplacian filter) calculated from neighboring  
244 points. A morphological filter was applied to remove artifacts such as aberrant peaks  
245 (Merceron et al., 2016) and surfaces were then leveled. A 200 × 200 μm (1551 × 1551 pixels)  
246 leveled area was automatically generated at the center of each surface. In case of adhering  
247 dirt particles, the extracted area was shifted aside to get the particles out of the field of  
248 selection. In the worst case, the particles were manually erased using a user-defined contour  
249 on few scans and replaced with a smooth shape calculated from neighboring points. If adhering  
250 dirt particles exceed 10 μm, the specimen was cleaned and scanned again until there was no  
251 dirt on the surface.

252



253  
 254 **Figure 2.** Exemplary occlusal views of right upper first molar (right) and fourth deciduous  
 255 premolar (left) and topography (false color elevation map) of one individual for each scanned  
 256 crushing and shearing facet. Localizations of one shearing and one crushing facet are depicted  
 257 in red and black circles, respectively. The arrow is oriented mesio-lingually.

258

### 259 **2.3. Acquisition of textural parameters**

260 We generated two sets of data for each scanned surface: 1) Scale-Sensitive Fractal  
 261 Analysis parameters (SSFA; Scott et al., 2006); 2) parameters obtained using a statistical  
 262 routine introduced by Francisco et al. (2018a, 2018b), including most parameters (some  
 263 modified) from the international standard ISO 25178. Prior to the calculation of SSFA-  
 264 parameters, a second-order least square polynomial surface (PS2) was subtracted from each  
 265 surface to remove the concavity of dental facets in order to better visualize the relief due to  
 266 microwear. Parameters obtained with the statistical routine are measured on surfaces

267 subtracted from an eighth-order least square polynomial surface (PS8) because it enhances  
268 roughness clarity (Francisco et al., 2018b).

269 1) SSFA-parameters were calculated using LeicaMap v. 8.0. We considered four  
270 texture variables for this study: Area-scale fractal complexity (*Asfc*), exact proportion of Length-  
271 scale anisotropy of relief (*epLsar* (*Sfrax*) in LeicaMap v8.0), Scale of maximum fractal  
272 complexity (*Smfc*), Heterogeneity of Area-scale fractal complexity (*HAsfc*, calculated through  
273 36 cells). Complexity (*Asfc*) measures the surface roughness at a given scale. Anisotropy  
274 (*epLsar*) quantifies the orientation concentration of surface roughness. *Smfc* estimates the  
275 scale at which maximal complexity is calculated. *HAsfc* measures the variation of complexity  
276 of subsampled parts of the surface (6 × 6 blocks in this study). Detailed descriptions of these  
277 parameters can be found in Scott et al. (2006).

278 2) The sampling method described by Francisco et al. (2018a, 2018b) generates 256  
279 sub-surfaces of 256 × 256 pixels per scanned surface. It produces one global value (on the  
280 whole 200 × 200 μm surface) per parameter and different statistics per parameter from the 256  
281 sub-surfaces batch. Sixteen height, spatial, and topological parameters are generated (Table  
282 S2). Nine statistics per parameter and per surface (composed of 256 sub-surfaces) are  
283 extracted: mean and median, skewness and kurtosis, standard deviation, means of the *n*  
284 values above and below the first and third quartiles, means of the 25 % lowest and highest  
285 values (Table S3). It thus generates a set of 160 variables (combination of statistics and  
286 parameters plus the global value). Francisco et al.'s routine (2018a, 2018b) is run  
287 independently for each of the two types of facets (crushing and shearing) to target the most  
288 discriminative variables among samples (Tables S4, S9, S14). The routine starts with a Box-  
289 Cox transformation and ends with the extraction of the three best discriminative variables after  
290 running Fisher's LSD tests (Figure S1A). We followed here Merceron et al.'s (this volume)  
291 implementation (Figure S1B): after LSD tests, each set (for crushing and shearing facets) of  
292 discriminative variables is ordered by decreasing number of significant differences between  
293 the four feeding groups of pigs (Figure S1B, Box 1). Then, we computed the geometric mean,

294 rather than the arithmetic one, of significant p-values ( $p < 0.05$ ) per variable because the  
295 arithmetic mean can be overly influenced by high values (Figure S1B, Box 2). We extracted  
296 the variable with the lowest mean p-value for each parameter for each of the two sets on  
297 crushing and shearing facets (Figure S1B, Box 4). Finally, 8 and 14 variables are extracted on  
298 lower molars (respectively on crushing and shearing facets; Table S5), 13 and 12 variables  
299 are extracted on upper molars (respectively on crushing and shearing facets; Table S10) and  
300 15 and 3 variables are extracted on upper deciduous premolars (respectively on crushing and  
301 shearing facets; Table S15).

#### 302 **2.4. Statistical analyses**

303 All statistical analyses were conducted in the R statistical environment (R Core Team,  
304 2019, v3.6.2). Using the discriminative variables gathered from the sampling method, we  
305 performed six Principal Component Analyses (PCA; packages “FactoMineR”, “ggplot2” and  
306 “factoextra”) on each of the two types of facets on lower molars, upper molars, and upper  
307 deciduous premolars. Additionally, three PCA were produced combining both crushing and  
308 shearing facets on lower molars, upper molars, and upper deciduous premolars (Figure S1B,  
309 Box 5). SSFA-parameters (*Asfc*, *epLsar*, *HAsfc*, and *Smfc*) on each of the two types of facets  
310 were then inserted into PCA as supplementary variables (Figure S1B, Box 6). Contrary to  
311 variables gathered from the sampling method, SSFA-parameters had no influence on the PC  
312 computations but they were used to help interpret the distributions.

313 Analyses of variance (one-way ANOVAs) were performed on the PC coordinates to  
314 detect significant differences among the four controlled-fed groups. PC coordinates were Box-  
315 Cox transformed to meet the ANOVA assumptions of homoscedasticity and normality of the  
316 residual errors. Then, we conducted two post-hoc tests (package “agricolae”) to detect  
317 significant differences between dietary groups (Tables S6-S8, S11-S13, S16-S18): Tukey’s  
318 Honest Significant Difference test (HSD) and Fisher’s Least Significant Difference test (LSD);



319 less conservative than Tukey's HSD). In case of violation of the assumptions, an alternative  
320 Kruskal-Wallis test was run followed with a post-hoc Dunn's test.

321

### 322 **3. Results**

#### 323 **3.1. Lower molars**

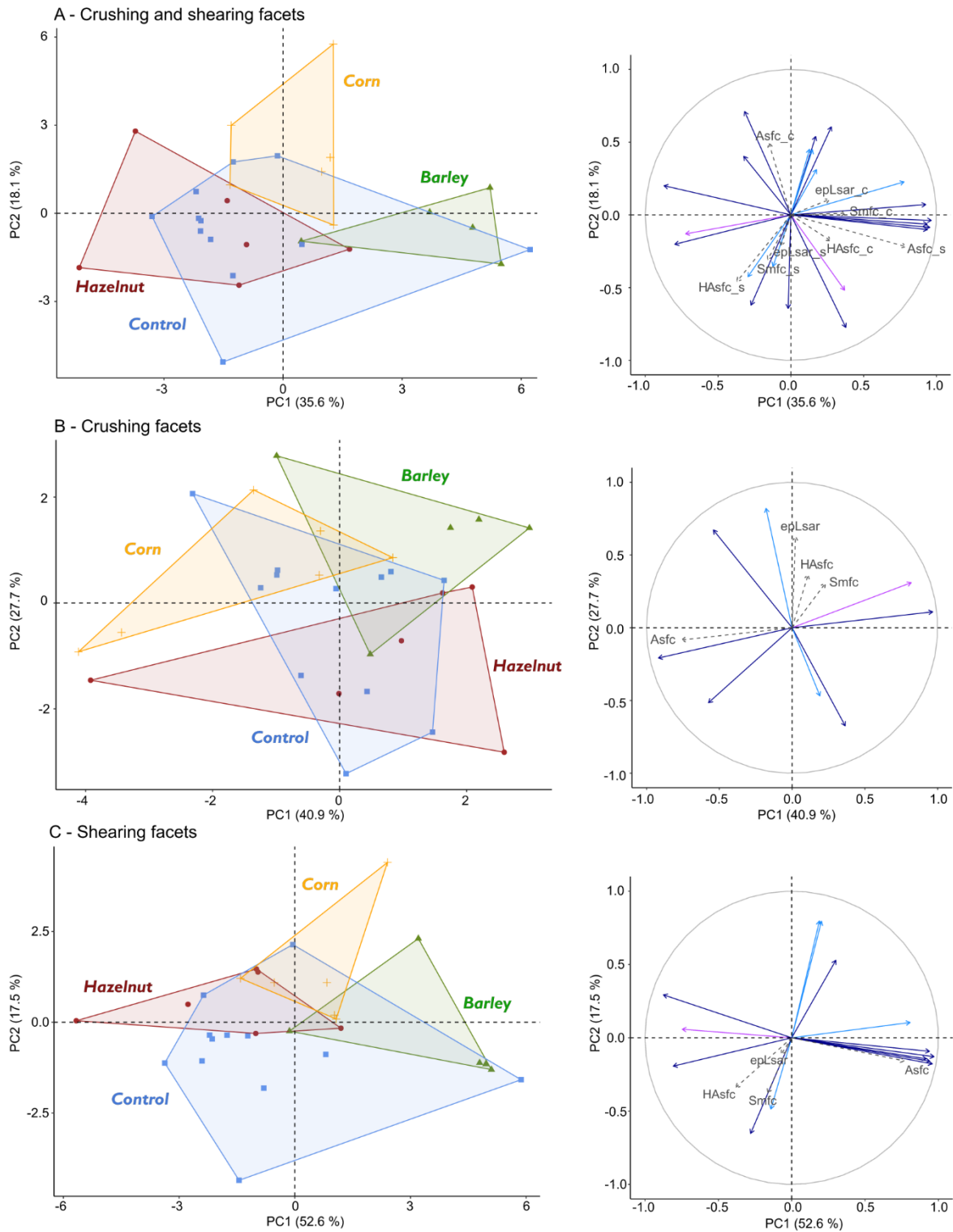
324 When combining crushing and shearing lower molar facets in the PCA, the most  
325 contributing variables along PC1 are from shearing facets and represent in majority dispersion  
326 statistics of height parameters (Figure S2). Along PC2, the most contributing variables are  
327 equally issued from crushing and shearing facets. They mainly represent dispersion statistics  
328 but also central (contributing about 20 % to PC2) and distribution (about 10 %) of height  
329 parameters. PC1 is twice as informative as PC2: PC1 and PC2 explain respectively 35.6 %  
330 and 18.1 % of the variance (Figure S2). Significant differences between dietary groups are  
331 observed only on PC1 and PC2 axes (Table S6). Added as supplementary variables, *Asfc*  
332 (SSFA-parameter) of shearing facets is positively correlated with PC1 values, and *Asfc* of  
333 crushing facets is positively correlated with PC2 values (Figure 3).

334 Pigs fed with barley seeds show the highest PC1 values. Hazelnut-fed pigs and the  
335 control group exhibit significantly lower PC1 values, meaning they show less complex enamel  
336 surfaces on molar shearing facets than the barley-fed pigs ( $p < 0.002$  and  $p < 0.004$ ,  
337 respectively; Figure 3, Table S6). Dispersion statistics of the absolute value of the smallest  
338 height *Sv* and median height *Smd*, and percentage of nearly horizontal faces *Sh*, all on  
339 shearing facets, contribute to pull these two groups toward low PC1 values (Figure 3, Figure  
340 S2). Pigs fed with corn kernels tend to express intermediate PC1 values. Barley-fed pigs  
341 display higher values of complexity *Asfc* on shearing facets (supplementary variable)  
342 compared to all other groups (Figure 3).

343

344 Along PC2, corn kernel-fed pigs show high values whereas the three other groups all  
345 display lower values (Figure 3). They tend to show high values of complexity  $Asfc$  on crushing  
346 facets, as reflected by the positive correlation of this supplementary to PC2 (Figure 3). The  
347 corn group is significantly different from the control one ( $p < 0.03$ , Table S6), and from the two  
348 other groups of seed-eaters according to LSD ( $p < 0.02$ ; but  $p < 0.10$  according to HSD, Table  
349 S6). The control group and hazelnut-fed pigs are overlapping along both PCs.

350 When considering only one type of facets, the discriminations between the DMT of  
351 lower molars of three groups of seed-eating pigs are weaker than when combining both types  
352 of facets (Figure 3). Using parameters on crushing facets only, the barley-fed group slightly  
353 overlaps with the two other groups of seed-eaters but significant differences are observed  
354 (along PC1,  $p < 0.05$  between barley-fed and corn-fed pigs, and along PC2,  $p < 0.04$  between  
355 barley-fed and hazelnut-fed pigs; Table S7). The hazelnut-fed and the corn-fed groups seem  
356 well distinct but significant difference is only observed with LSD (along PC1,  $p = 0.04$ ; Table  
357 S7). Control pigs overlap with the three groups of seed-eaters but tend to be distinct from  
358 barley-fed pigs ( $p = 0.04$  with LSD along PC2; Table S7). Parameters on shearing facets only  
359 allow to discriminate barley-fed pigs from the other groups (along PC1:  $p < 0.004$  between  
360 barley-fed and hazelnut-fed pigs,  $p < 0.005$  between barley-fed and control pigs; along PC2:  $p$   
361  $< 0.02$  between barley-fed and corn-fed pigs according to Dunn's test; Table S8). Indeed, four  
362 out of five individuals of the barley group display high values along PC1 whereas the other  
363 groups show lower values along PC1 (except for one individual of the control group). Corn-fed  
364 pigs and hazelnut-fed pigs are slightly overlapping along both PCs. The control group tends to  
365 show the lowest values along PC2 and is significantly different from the hazelnut group ( $p =$   
366  $0.01$ , Dunn's test; Table S8) and from the corn group ( $p = 0.002$ , Dunn's test; Table S8).



367

368 **Figure 3.** Distributions of individuals (left) and correlation circle (right) along PC1 and PC2 of  
 369 the four dietary groups based on dental wear parameters from both crushing and shearing  
 370 lower first molar facets (A), on crushing facets alone (B) and on shearing facets alone (C).  
 371 Dietary groups: ●: 100 % base flours + 10 hazelnuts in shell a day, ▲: 70 % base flours + 30  
 372 % barley seeds, +: 60 % base flours + 20 % corn flour + 20 % corn kernels, ■: 100 % base  
 373 flours. Active variables (filled arrows): height (dark blue), spatial (light blue), and topological  
 374 (purple) parameters. SSFA-parameters added as supplementary variables (gray dotted

375 arrows). Suffixes “\_c”: crushing facets, “\_s”: shearing facets. See Figure S7 to visualize the  
376 distributions using sexes as another grouping factor.

377

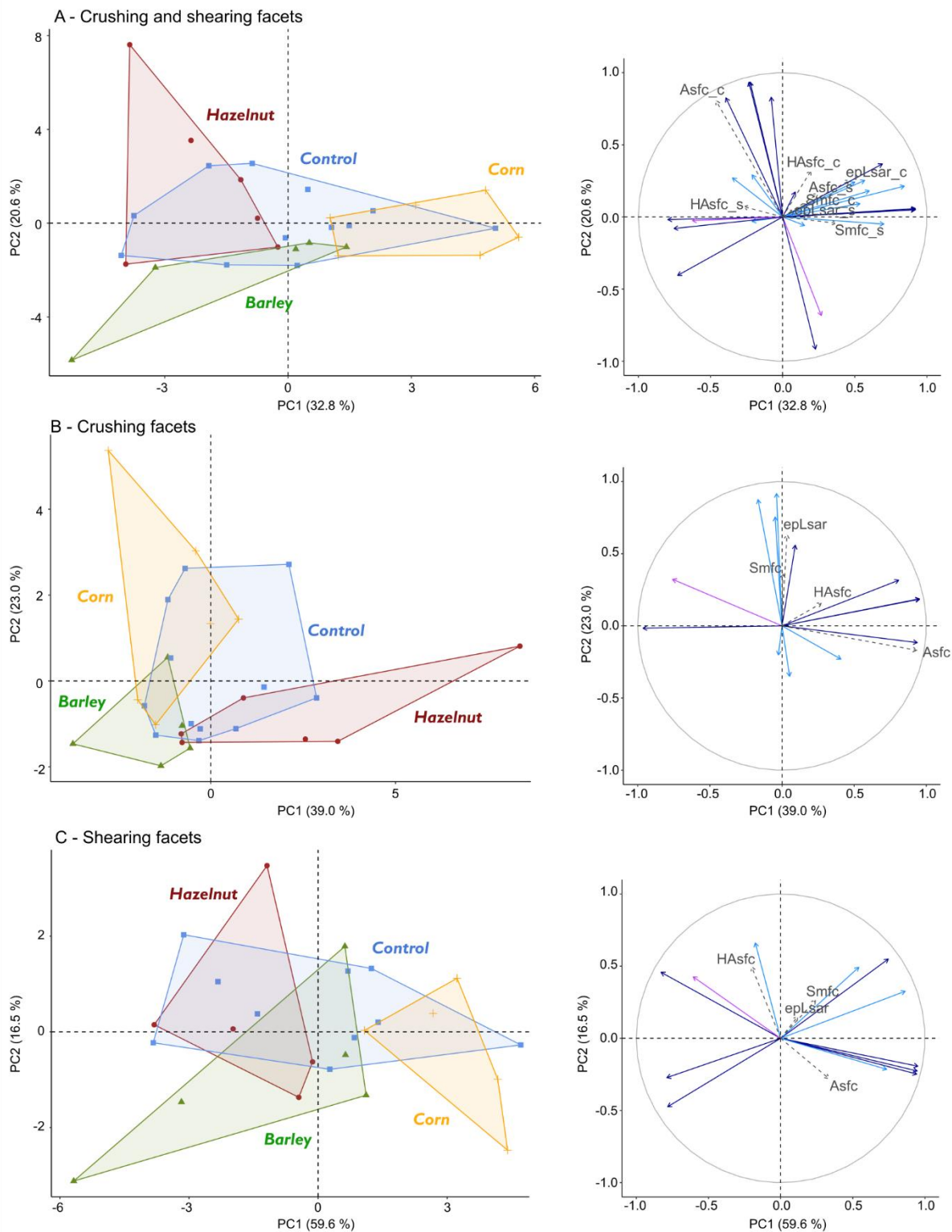
### 378 **3.2. Upper molars**

379 When combining crushing and shearing facets on upper molars, PC1 explains about  
380 30 % of the variance, PC2 about 20 % (Figure S3). Along PC1, the most contributing variables  
381 are mainly issued from shearing facets and mainly represent dispersion statistics of height  
382 parameters. Along PC2, parameters on crushing facets are the most contributing variables.  
383 They represent central and dispersion statistics of height parameters, but the median of the  
384 percentage of nearly horizontal faces (*Sh*), a topological parameter, contributes almost 10 %  
385 to the observed variance. No significant differences are observed on other PCs (Table S11).  
386 Added as supplementary variables, the anisotropy of crushing facets (*epLsar\_c*) is positively  
387 correlated with PC1 values, and *Asfc* of crushing facets is positively correlated with PC2 values  
388 (Figure 4).

389 Along PC1, hazelnut fed-pigs show low values, and barley-fed pigs display on average  
390 low values but with a large inter-individual dispersion (Figure 4). Corn-fed pigs display the  
391 highest PC1 values and are strongly distinct from hazelnut-fed pigs ( $p < 0.002$ , Table S11),  
392 and well distinct from the two other groups as well ( $p < 0.03$ , Table S11). This reflects more  
393 complex molar shearing surfaces among corn kernel fed-pigs. The anisotropy SSFA-  
394 parameter *epLsar* of crushing facets tends to reflect a trend toward textures with more parallel  
395 striations associated with high values along PC1, whereas the most contributing variables to  
396 this PC are from shearing facets. Numerous SSFA-parameters, notably related to complexity,  
397 are also positively associated to PC1. Control pigs are highly variable along PC1 but do not  
398 show extreme values along PC2, suggesting low complexity on crushing upper molar facets,  
399 similarly to lower molars. Hazelnut-fed pigs show the highest PC2 values but with high inter-  
400 individual dispersion (Figure 4). Notably, first quartiles of arithmetic mean of the absolute value  
401 of the height *Sa* and of height standard deviation *Sq*, and the median of the relative area *Sdar*  
402 (developed area/projected area), all compiled on crushing facets, contribute to pull the

403 hazelnut-fed group toward high PC2 values (Figure 4, Figure S3). *Asfc* on crushing facets,  
404 positively associated with PC2, reflects a tendency to more complex surfaces on pigs fed with  
405 hazelnuts (Figure 4). Barley-fed pigs show intermediate to low values along PC2 and are  
406 significantly different from hazelnut-fed pigs along this component ( $p < 0.03$ , Table S11).

407         When considering one type of facets, the dietary discrimination is weaker than when  
408 considering both types (Figure 4). However, regarding parameters on crushing facets only, the  
409 three groups of seed-eating pigs tend to exhibit different microwear patterns. Hazelnut-fed pigs  
410 display complex surfaces and tend to be discriminated from the two other groups fed with  
411 seeds, especially from the corn-fed group. However, significant differences are only observed  
412 with LSD between hazelnut-fed and corn-fed pigs (both  $p < 0.02$ ; Table S12). Barley-fed pigs  
413 exhibit low values on both PCs and are well discriminated from the hazelnut-fed group along  
414 PC1 ( $p < 0.02$ ; Table S12) and from corn-fed pigs along PC2 ( $p < 0.02$ ; Table S12). Regarding  
415 shearing facets only, only pigs fed with corn kernels are well distinct from the three other  
416 groups (along PC1:  $p < 0.02$  between corn-fed and hazelnut-fed pigs,  $p < 0.03$  between corn-  
417 fed and barley-fed pigs, and  $p = 0.01$  between corn fed and control pigs with LSD but  $p = 0.05$   
418 with HSD; Table S13).



419

420 **Figure 4.** Distributions of individuals (left) and correlation circle (right) along PC1 and PC2 of  
 421 the four dietary groups on both crushing and shearing upper first molar facets (A), on crushing  
 422 facets alone (B), and on shearing facets alone (C). Dietary groups: ● : 100 % base flours + 10  
 423 hazelnuts in shell a day, ▲ : 70 % base flours + 30 % barley seeds, + : 60 % base flours + 20  
 424 % corn flour + 20 % corn kernels, ■ : 100 % base flours. Active variables (filled arrows): height  
 425 (dark blue), spatial (light blue), and topological (purple) parameters. SSFA-parameters added

426 as supplementary variables (gray dotted arrows). Suffixes “\_c”: crushing facets, “\_s”: shearing  
427 facets. See Figure S8 to visualize the distributions using sexes as another grouping factor.

428

### 429 **3.3. Upper deciduous premolars**

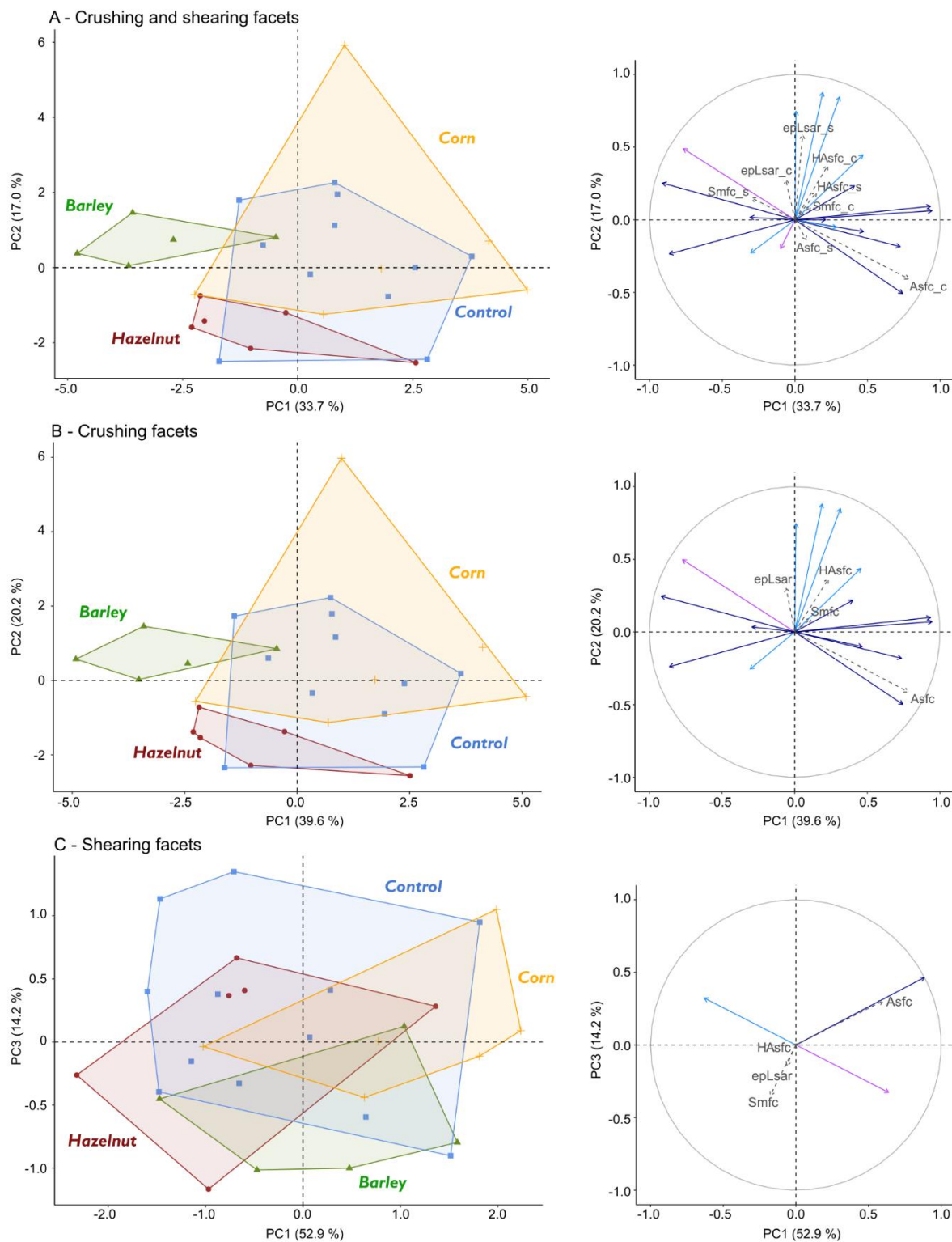
430 Principal component analysis on upper fourth deciduous premolars shows that  
431 parameters on crushing facets contribute the most to both PC1 and PC2 (Figure S4).  
432 Significant differences between dietary groups are observed on PC1 and PC2, as well as on  
433 PC3 (Table S16). PC1 explains 33.7 % of the variance observed and is twice as informative  
434 as PC2 (Figure S4). No parameter on shearing facets substantially contributes to PC1. The  
435 most contributing variables along PC1 are dispersion statistics of height parameters on  
436 crushing facets, but the mean percentage of nearly horizontal faces *Sh* (on crushing facets), a  
437 topological parameter, contributes almost 10 % to PC1. Added as supplementary variable,  
438 *Asfc* of crushing facets is positively correlated with PC1 (Figure 5). Along this PC, barley-fed  
439 pigs are well distinct from control and corn-fed pigs (both  $p < 0.002$ , Table S16). Barley-fed  
440 pigs show the lowest PC1 values and corn-fed pigs exhibit the highest PC1 values (Figure 5).  
441 Specifically, the 25 % highest values of absolute smallest height *Sv* as well as the mean  
442 percentage of nearly horizontal faces *Sh*, both measured on crushing facets, contribute to pull  
443 barley-fed pigs toward low PC1 values (Figure S4). Dispersion statistics of the arithmetic mean  
444 of the absolute of the heights *Sa* and height standard deviation *Sq* of crushing facets contribute  
445 to pull the corn group toward high PC1 values.

446 PC2 explains 17 % of the variance and provides complementary information to PC1.  
447 The most contributing variables to PC2 mainly represent dispersion statistics of spatial  
448 parameters on crushing facets. Although no parameter on shearing facet substantially  
449 contributes to PC2, *epLsar* on shearing facets is positively associated to this component. The  
450 relative area *Sdar* (height parameter) and percentage of nearly horizontal faces *Sh*, both on  
451 crushing facets, contribute as well, albeit to a lesser extent. Along PC2, hazelnut-fed pigs show  
452 the lowest values and are well distinct from the three other groups ( $p < 0.03$ , Table S16).

453 Dispersion statistics of spatial parameters contribute to pull the control, the barley-fed, and the  
454 corn-fed groups toward high PC2 values. Control pigs and corn-fed pigs show similar values  
455 along both PC1 and PC2 axes (Figure 5). PC3 (Figure S5), which explains 12.8 % of the  
456 variance, provides few complementary discriminative information, but only for distinguishing  
457 the control group from the corn-fed group ( $p < 0.02$ , Table S16). However, control pigs still  
458 overlap with corn-fed pigs, as well as with hazelnut-fed pigs.

459         When considering only one type of facets, the PCA using parameters on crushing  
460 facets provides highly similar results (most contributing variables to PCs and distribution of  
461 individuals) to the PCA using both types of facets (Figure 5; see also Figures S5 and S6).  
462 Along PC1, barley-fed pigs differ from corn-fed ( $p < 0.002$ ) and control pigs ( $p < 0.003$ ), and  
463 from hazelnut-fed pigs along PC2 ( $p < 0.04$ ; Table S17). The hazelnut and the corn groups  
464 differ significantly along PC2 ( $p < 0.04$ ; Table S17). On shearing facets, only PC1 tends to  
465 show differences between dietary groups ( $p = 0.08$ ; Table S18). No differences are observed  
466 on PC2 ( $p > 0.3$ ) or PC3 ( $p > 0.1$ ). The PCA biplot on shearing facets shows that all groups  
467 are strongly overlapping. The hazelnut-fed pigs differ from corn-fed pigs along PC1 but only  
468 according to LSD ( $p = 0.02$ ). In contrast to molars, the combination of facets on upper fourth  
469 deciduous premolars does not improve the dietary discrimination compared to analyses that  
470 consider only crushing facets. However, combining both types of facets does not mask the  
471 discriminations.





472

473 **Figure 5.** Distributions of individuals (left) and correlation circle (right) of the four dietary groups  
 474 along PC1 and PC2 on both crushing and shearing upper fourth deciduous premolar facets  
 475 (A), along PC1 and PC2 on crushing facets alone (B) and along PC1 and PC4 on shearing  
 476 facets alone (C). Dietary groups: ●: 100 % base flours + 10 hazelnuts in shell a day, ▲: 70 %  
 477 base flours + 30 % barley seeds, +: 60 % base flours + 20 % corn flour + 20 % corn kernels,  
 478 ■: 100 % base flours. Active variables (filled arrows): height (dark blue), spatial (light blue) and  
 479 topological (purple) parameters. SSFA-parameters added as supplementary variables (gray)

480 dotted arrows). Suffixes “\_c”: crushing facets, “\_s”: shearing facets. See Figure S9 to visualize  
481 the distributions using sexes as another grouping factor.

482

## 483 **4. Discussion**

### 484 **4.1. DMT in controlled-fed pigs and dietary overlapping among hominins**

485 The present study analyzed DMT variations of controlled-fed pigs characterized by  
486 bunodont, thick-enameled cheek teeth. To our knowledge, this is the first work proposing an  
487 experimental baseline with a model taxon for interpreting DMT variations among extinct taxa  
488 with bunodont dentition and similar tooth wear pattern, such as suids or primates. We focused  
489 here on four dietary groups: pigs were all fed with the same flours (at least 60 % of the diet),  
490 supplemented with different types of seeds for three groups. While those pigs had overall  
491 similar diets, our results highlight significant differences in their DMT. In line with several  
492 studies on wild caught specimens (Teaford and Robinson, 1989; Merceron et al., 2010; Berlioz  
493 et al., 2017; Percher et al., 2017), this work strongly supports that DMT reflect intra-specific  
494 and even intra-population minor variations in dietary habits. Moreover, although van Casteren  
495 et al. (2020) recently argued that “hard plant tissues barely influence dental microwear  
496 textures”, we show that controlled-fed pigs exhibit significant differences in DMT depending on  
497 the type of seeds consumed. Nonetheless, our results have some limitations, notably because  
498 the feeding groups were given different concentrations of seeds so we cannot disentangle the  
499 respective impacts of seed structure and seed concentrations on DMT.

500 This work is of particular interest for reconstructing dietary habits of early hominins, for  
501 whom several studies have suggested overlapping diets that may have differed mainly  
502 regarding fallback foods consumed during periods of food scarcity (Ungar, 2004; Scott et al.,  
503 2005; Ungar and Sponheimer, 2011; Ungar et al., 2012; Ungar and Daegling, 2013). Works  
504 based on enamel stable carbon isotopes and dental microwear textures have challenged the  
505 hypothesis of durophagy and specialized diets within the *Paranthropus* genus as driving the  
506 selection of their robust craniomandibular and dental morphology (see references below),

507 conversely to their “gracile” contemporaneous early *Homo* considered as generalists (e.g.,  
508 Wood and Strait, 2004). In addition to highlighting overlapping diets between some early  
509 hominins, these works show strongly different patterns between the eastern and the southern  
510 African species of *Paranthropus* (e.g., Sponheimer et al., 2006; Ungar et al., 2008; Ungar and  
511 Sponheimer, 2011; Martin et al., 2020). On the one hand, eastern African *P. boisei* exhibit  
512 stable carbon isotope compositions indicative of a dominant C<sub>4</sub> diet, most likely composed of  
513 grasses and/or sedges (Cerling et al., 2011, 2013; Wynn et al., 2020). Analyses of their dental  
514 microwear show low texture complexity, providing no evidence that they regularly consumed  
515 hard foods and would rather advocate for an abrasive diet composed of silica-bearing  
516 herbaceous monocots, *i.e.*, grasses, sedges (Ungar et al., 2008, 2012). Among alternative  
517 hypotheses, the ingestion of dust and grit with foods has been proposed as severely impacting  
518 the enamel surface and as driving the selection of robust morphologies (Madden, 2014).  
519 Southern African *P. robustus*, on the other hand, exhibit stable carbon isotopic compositions  
520 consistent with a mixed or dominant C<sub>3</sub> diet (Lee-Thorp et al., 1994; Sponheimer et al., 2006;  
521 Caley et al., 2018; Lüdecke et al., 2018; see also Balter et al., 2012). They show the highest  
522 average value of texture complexity compared to other early hominins, as well as a broad  
523 range of individual variation (Scott et al., 2005; Peterson et al., 2018). This distribution has  
524 been suggested to be more comparable to extant primates that occasionally rely on hard items  
525 as FBFs (Ungar and Sponheimer, 2011). Consequently, these studies suggest that robust  
526 craniomandibular and dental morphologies might have been favored by an occasional  
527 consumption of mechanically challenging FBFs critical for survival.

528         The present controlled-food experiments are not directly comparable with data from  
529 wild populations (either past or present-day species) as diets in the wild are much more diverse  
530 than controlled diets in experimental settings. Those experiments nevertheless highlight our  
531 understanding of the relations between dietary variations and dental microwear textures, and  
532 consequently improve our interpretations on the role of feeding habits upon niche partitioning  
533 among early hominins.

534 **4.2. Improving dietary discriminations using a surface sampling strategy and combining**  
535 **phase I and phase II facets**

536 The surface sampling strategy used in this study exploits different statistics for a whole  
537 set of standard texture parameters measured on 256 sub-surfaces per scanned surface and  
538 allows detection of the most discriminative parameters among several dietary groups  
539 (Francisco et al., 2018a, 2018b). Rather than considering variables independently, we  
540 performed Principal Component Analyses with the most discriminative variables selected from  
541 the sampling strategy (see Material and Methods and Figure S1). Our results show that this  
542 approach allows detection of significant differences in dental microwear textures among  
543 different groups of controlled-fed pigs with overall similar diets. In every analysis, we show that  
544 most discriminative variables are dispersion and distribution statistics of surface texture  
545 parameters, rather than central tendency statistics (mean or median). Dispersion statistics are  
546 the most contributing variables to PCs (Figures S1, S2, S3), which thus have the potential to  
547 discriminate groups with slight differences in diet. Several data analysis (not only in DMTA)  
548 have pointed out that quantiles, distribution or dispersion among samples may yield more  
549 significant differences than central tendencies (Plavcan and Cope, 2001; Ragni et al., 2017;  
550 Merceron et al., this volume; see also Lambrechtsen et al., 1999; Brewer and Pickle, 2002;  
551 Phillips et al., 2005; Cox et al., 2013; Krzywinski and Altman, 2014). We suggest that  
552 dispersion statistics of standard parameters, and not only central tendencies, are of particular  
553 interest for DMTA studies focusing on taxa with subtle dietary variations. It is also worth noting  
554 that some of the observed dietary discriminations are not mirrored by the global value of SSFA-  
555 parameters added as supplementary variables into PCAs. Notably, the distinction on upper  
556 molars of pigs fed with barley seeds is not reflected by any SSFA-parameter, and that is also  
557 the case for the distinction of hazelnut-fed pigs on upper deciduous premolars. These  
558 observations thus reinforce the relevance of using a wider set of texture parameters to target  
559 significant differences among animals with overall similar diets. In the same way that earlier  
560 studies using 2D dental microwear methods were able to discriminate a species from others

561 by the frequency of the occurrence of few large pits per surface (e.g., Solounias and  
562 Semprebon, 2002; Merceron et al., 2005), the sampling strategy chosen here may allow to  
563 discriminate the species not by the central tendency values of a given parameter, but by its  
564 distribution shape or its value at the quartile  $Q_n$ .

565         PCAs highlight that parameters measured on both crushing and shearing facets bear  
566 discriminant dietary signals. Considering only one type of facets on upper or lower molars  
567 allows discriminating one group of seed-eaters from another (or from the two others), but does  
568 not reveal significant differences (observed with both HSD and LSD) among all three groups  
569 of seed-eaters. In contrast, when combining the two types of facets, the differences among the  
570 three groups of seed-eaters are even stronger and are significant with both post-hoc tests.  
571 Consequently, combining data from crushing and shearing facets on molars leads to a better  
572 discrimination among all three groups of seed-eaters. When considering the upper deciduous  
573 premolars, the combination of two dental facet types does not lead to a better discrimination  
574 than when considering only crushing facets. Nevertheless, including shearing facets in the  
575 analysis does not mask the dietary signal on upper deciduous premolars. Thus, this study  
576 supports recent results showing that the combination of facet types may improve the resolution  
577 of dietary reconstructions (Arman et al., 2019; Merceron et al., this volume). While crushing  
578 facets are mostly considered in DMT analyses on early hominins because they are thought to  
579 be more discriminant than shearing ones among primates (Krueger et al., 2008), we argue that  
580 both types of facets should be considered for future studies (see Martin et al., 2019; Merceron  
581 et al., this volume).

582

#### 583 **4.3. DMT variations depending on the presence and type of seeds consumed**

584         Because high texture complexity has been related to hard food consumption (Scott et  
585 al., 2006, 2012; Schubert et al., 2010; Daegling et al., 2011), we expected that the highest  
586 complexity values would correspond to the harder dietary item consumed (but see

587 Ramdarshan et al., 2016). Thus, pigs fed on hazelnuts in shell should exhibit more complex  
588 textures than corn and barley-fed pigs (Table 2), and even more in comparison to control pigs.  
589 However, earlier works have pointed out that surface complexity alone might not be a strong  
590 indicator for the hardness of seeds consumed, because their consumption does not  
591 necessarily generate the expected complex surfaces on enamel (Ramdarshan et al., 2016;  
592 van Casteren et al., 2020). Our results on lower molars, indeed, show that pigs fed on  
593 hazelnuts exhibit facets that appear to be about as complex as those of pigs fed only on flours,  
594 and pigs fed on barley (the less resistant seeds) show more complex shearing facets than the  
595 other dietary groups. However, on upper molars, barley-fed pigs do not show the most complex  
596 facets. Thus, the complexity of enamel surfaces does not seem associated with seed hardness  
597 in this study. Besides the hardness of the seeds consumed, other factors should also be  
598 considered to better understand the relationships between seed consumption and texture  
599 complexity (e.g., seed size, particle size after mastication, number of seeds in one bolus, seed  
600 digestibility; see Lucas, 2004). For example, it has been suggested that food resources of  
601 smaller particle size might require higher bite force for oral processing than larger ones (Lucas,  
602 2004), as well as bolus containing high amount of small resources (van Casteren et al., 2020).  
603 In the present study, we did not control for these factors, and we used seeds of different  
604 hardness and size, and representing different proportions of the diet depending on the feeding  
605 groups. Thus, we cannot identify which factor predominantly influences the differences among  
606 the groups. Nevertheless, we show overall that DMT are impacted by seed consumption and  
607 that they differ between the three groups of seed-eating pigs.

608         PCAs and ANOVAs on PC coordinates show significant differences in DMT of the three  
609 groups of pigs fed on seeds. The dietary discrimination is, however, weaker on both upper and  
610 lower molars than on upper deciduous premolars. Wear facets on upper and lower molars  
611 were barely developed and not all crushing and shearing facets were developed, although  
612 every individual showed distinct facets at their early stages of formation, notably on mesial  
613 cusps. Molars of pigs are erupted between 4 to 6 months old (Legge, 2013) and were thus

614 probably in full occlusion only a few weeks before death, particularly among pigs fed with  
615 hazelnuts (slaughtered at 195 days old). This could explain that, contrary to what is found on  
616 deciduous premolars, there is no difference in dental microwear complexity between crushing  
617 and shearing facets on molars. This would have been expected because of their different  
618 implications in mastication with more occlusal pitting on phase II homologous facets involved  
619 into grinding and crushing of foods, conversely to phase I facets involved in slicing food items  
620 with lateral movements. This difference between facets is observed on upper deciduous  
621 premolars because, being erupted at about 25 days old (Tucker and Widowski, 2009), they  
622 were fully functional at the time pigs received their dedicated diet. To sum up, our results show  
623 a stronger dietary discrimination among the three groups of seed-eaters on the worn upper  
624 deciduous premolars than on the barely worn molars.

625         While the present study shows significant differences in DMT between pigs fed on  
626 different seeds, we observe that control pigs fed only on flours are highly overlapping with one  
627 or two groups of seed-eaters. This is actually not surprising because, in addition to the high  
628 proportion of diet these groups have in common, the flours contained an important number of  
629 particles above 1.25 mm in diameter (24 % for the wheat flour, 61 % for the soy flour; Table  
630 2). Indeed, feeding pigs with finely ground flours is not possible because it would lead to gastric  
631 damages, such as ulcers, that would affect animal well-being. These flours, rich in millimetric  
632 seed fragments, explain why the texture complexity is overall high, even in the control group.  
633 Moreover, Winkler et al. (2020) recently showed that angular quartz particles lead to complex  
634 surfaces. Although it is not clear if this also applies on softer seed particles, such as corn  
635 fragments, it is likely that numerous particles in the flours are angular. This might contribute to  
636 the overall complexity among pigs in this study.

637         Altogether, our results are in line with a recent *in vivo* experiment on captive capuchin  
638 monkeys (*Sapajus apella*; Teaford et al., 2020), which demonstrates that hard food  
639 consumption impacts tooth wear by generating new features on wear facet in a very short  
640 period of time (3-4 hours). We here provide novel information that complements their study as

641 we considered texture parameters. We show overall that dispersion statistics of height  
642 parameters are, in majority, the variables that most contribute to PCs. This is congruent with  
643 Schulz-Kornas et al.'s (2019) study on Western chimpanzees who showed that some height  
644 parameters (on crushing and shearing facets) differ depending on nut consumption. Our  
645 results thus support the hypothesis that the consumption of different seeds generates  
646 differences on DMT highlighted by parameters related to surface height profiles.

647

## 648 **5. Conclusions**

649 The present study aimed at testing the hypothesis that the consumption of various types  
650 of seeds has an impact on dental microwear textures despite overall similar diets. Controlled  
651 feeding trials were conducted on four dietary groups of domestic pigs which exhibit thick-  
652 enameled, bunodont cheek teeth. Such an experimental baseline might help the interpretation  
653 of DMT patterns among extinct bunodont species of suids or primates with overlapping dietary  
654 signals. This could greatly contribute to discussions regarding the consumption of  
655 mechanically challenging resources that could be fallback foods for early hominins.

656 We used a subsampling surface strategy that measures different statistics for a whole  
657 set of texture parameters. We performed Principal Component Analyses on shearing (phase  
658 I) and crushing (phase II) facets independently, as well as by combining the two types of facets.  
659 Our results show that controlled-fed pigs exhibit significant differences in their DMT patterns  
660 depending on the type of seeds consumed. This study shows that both phase I and II facets  
661 bear discriminant dietary signals and that considering both types of facets in the analyses  
662 improves dietary discriminations. These discriminations are not mirrored by standard Scale  
663 Sensitive Fractal Analysis (SSFA) parameters in every case when added as supplementary  
664 variables, substantiating the efficiency of the subsampling surface strategy to detect significant  
665 differences among groups with a high proportion of diet in common. The variables selected  
666 from the subsampling strategy that most contribute to dietary discriminations represent in



667 majority dispersion statistics of height parameters. Thus, these results show that dispersion  
668 statistics have the potential to distinguish DMT among groups with overall similar diets, and  
669 support the hypothesis that the consumption of seeds has an impact on texture parameters  
670 related to surface relief.

671

## 672 **Acknowledgments**

673 The authors thank R. Marquet, notably for preparing pigs' crania and mandibles after slaughter,  
674 and the staff from the GenESI experimental unit. We also thank S. Riffaut for drawing Figure  
675 2. This study was funded by the ANR project Diet-Scratches (ANR-17-CE27-0002-02, PIs: G.  
676 Merceron and S. Ferchaud; French Agency for Research), the ALIHOM project (project  
677 n°210389, *Nouvelle-Aquitaine* region, France, PI: G. Merceron) and the *Ministère de*  
678 *l'Enseignement supérieur, de la Recherche et de l'Innovation* (France). The authors thank G.  
679 Reynaud and L. Painault (PALEVOPRIM, Poitiers, France) for administrative guidance, and  
680 G. Thiery (PALEVOPRIM, Poitiers, France) and X. Milhet (Pprime institute, Poitiers, France)  
681 for discussion. We thank two anonymous reviewers and the editors whose comments greatly  
682 improved the initial version of the manuscript.

683

684 **References**

685

686 Ackermans, N.L., Winkler, D.E., Schulz-Kornas, E., Kaiser, T.M., Müller, D.W.H., Kircher, P.R.,  
 687 Hummel, J., Clauss, M., Hatt, J.-M., 2018. Controlled feeding experiments with diets of  
 688 different abrasiveness reveal slow development of mesowear signal in goats (*Capra*  
 689 *aegagrus hircus*). *Journal of Experimental Biology* 221, jeb186411.  
 690 <https://doi.org/10.1242/jeb.186411>

691 Ackermans, N.L., Winkler, D.E., Martin, L.F., Kaiser, T.M., Clauss, M., Hatt, J.-M., 2020. Dust  
 692 and grit matter: abrasives of different size lead to opposing dental microwear textures  
 693 in experimentally fed sheep (*Ovis aries*). *Journal of Experimental Biology* 223,  
 694 jeb220442. <https://doi.org/10.1242/jeb.220442>

695 Aiba, K., Miura, S., Kubo, M.O., 2019. Dental microwear texture analysis in two ruminants,  
 696 Japanese serow (*Capricornis crispus*) and sika deer (*Cervus nippon*), from Central  
 697 Japan. *Mammal Study* 44, 183–192. <https://doi.org/10.3106/ms2018-0081>

698 Altmann, S.A., 2009. Fallback foods, eclectic omnivores, and the packaging problem.  
 699 *American Journal of Physical Anthropology* 140, 615–629.  
 700 <https://doi.org/10.1002/ajpa.21097>

701 Anthony, M.R.L., Kay, R.F., 1993. Tooth form and diet in ateline and alouattine primates;  
 702 reflections on the comparative method. *American Journal of Science* 293, 356–382.  
 703 <https://doi.org/10.2475/ajs.293.A.356>

704 Arman, S.D., Prowse, T.A.A., Couzens, A.M.C., Ungar, P.S., Prideaux, G.J., 2019.  
 705 Incorporating intraspecific variation into dental microwear texture analysis. *Journal of*  
 706 *the Royal Society Interface* 16, 20180957. <https://doi.org/10.1098/rsif.2018.0957>

707 Balter, V., Braga, J., Télouk, P., Thackeray, J.F., 2012. Evidence for dietary change but not  
 708 landscape use in South African early hominins. *Nature* 489, 558–560.  
 709 <https://doi.org/10.1038/nature11349>

- 710 Bels, V., Herrel, A., 2019. Feeding, a Tool to Understand Vertebrate Evolution Introduction to  
 711 “Feeding in Vertebrates,” in: Bels, V., Whishaw, I.Q. (Eds.), Feeding in Vertebrates:  
 712 Evolution, Morphology, Behavior, Biomechanics, Fascinating Life Sciences. Springer  
 713 International Publishing, Cham, pp. 1–18. [https://doi.org/10.1007/978-3-030-13739-](https://doi.org/10.1007/978-3-030-13739-7_1)  
 714 [7\\_1](https://doi.org/10.1007/978-3-030-13739-7_1)
- 715 Berlioz, E., Azorit, C., Blondel, C., Ruiz, M.S.T., Merceron, G., 2017. Deer in an arid habitat:  
 716 dental microwear textures track feeding adaptability. *Hystrix, the Italian Journal of*  
 717 *Mammalogy* 28, 222–230. <https://doi.org/10.4404/hystrix-28.2-12048>
- 718 Brewer, C.A., Pickle, L., 2002. Evaluation of Methods for Classifying Epidemiological Data on  
 719 Choropleth Maps in Series. *Annals of the Association of American Geographers* 92,  
 720 662–681. <https://doi.org/10.1111/1467-8306.00310>
- 721 Calandra, I., Zub, K., Szafrńska, P.A., Zalewski, A., Merceron, G., 2016. Silicon-based plant  
 722 defences, tooth wear and voles. *Journal of Experimental Biology* 219, 501–507.  
 723 <https://doi.org/10.1242/jeb.134890>
- 724 Caley, T., Extier, T., Collins, J.A., Schefuß, E., Dupont, L., Malaizé, B., Rossignol, L., Souron,  
 725 A., McClymont, E.L., Jimenez-Espejo, F.J., García-Comas, C., Eynaud, F., Martinez,  
 726 P., Roche, D.M., Jorry, S.J., Charlier, K., Wary, M., Gourves, P.-Y., Billy, I., Giraudeau,  
 727 J., 2018. A two-million-year-long hydroclimatic context for hominin evolution in  
 728 southeastern Africa. *Nature* 560, 76–79. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0309-6>
- 729 Cerling, T.E., Mbu, E., Kirera, F.M., Manthi, F.K., Grine, F.E., Leakey, M.G., Sponheimer, M.,  
 730 Uno, K.T., 2011. Diet of *Paranthropus boisei* in the early Pleistocene of East Africa.  
 731 *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108, 9337–9341.  
 732 <https://doi.org/10.1073/pnas.1104627108>
- 733 Cerling, T.E., Manthi, F.K., Mbu, E.N., Leakey, L.N., Leakey, M.G., Leakey, R.E., Brown,  
 734 F.H., Grine, F.E., Hart, J.A., Kaleme, P., Roche, H., Uno, K.T., Wood, B.A., 2013.  
 735 Stable isotope-based diet reconstructions of Turkana Basin hominins. *Proceedings of*  
 736 *the National Academy of Sciences* 110, 10501–10506.  
 737 <https://doi.org/10.1073/pnas.1222568110>

- 738 Codron, D., Brink, J.S., Rossouw, L., Clauss, M., Codron, J., Lee-Thorp, J.A., Sponheimer, M.,  
 739 2008. Functional differentiation of African grazing ruminants: an example of specialized  
 740 adaptations to very small changes in diet. *Biological Journal of the Linnean Society* 94,  
 741 755–764. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2008.01028.x>
- 742 Constantino, P.J., Wright, B.W., 2009. The importance of fallback foods in primate ecology and  
 743 evolution. *American Journal of Physical Anthropology* 140, 599–602.  
 744 <https://doi.org/10.1002/ajpa.20978>
- 745 Constantino, P.J., Lucas, P.W., Lee, J.J.-W., Lawn, B.R., 2009. The influence of fallback foods  
 746 on great ape tooth enamel. *American Journal of Physical Anthropology* 140, 653–660.  
 747 <https://doi.org/10.1002/ajpa.21096>
- 748 Cox, C., Schneider, M.F., Muñoz, A., 2013. Quantiles of Residual Survival, in: Lee, M.-L.T.,  
 749 Gail, M., Pfeiffer, R., Satten, G., Cai, T., Gandy, A. (Eds.), *Risk Assessment and*  
 750 *Evaluation of Predictions, Lecture Notes in Statistics*. Springer, New York, NY, pp. 87–  
 751 103. [https://doi.org/10.1007/978-1-4614-8981-8\\_6](https://doi.org/10.1007/978-1-4614-8981-8_6)
- 752 Daegling, D.J., McGraw, W.S., Ungar, P.S., Pampush, J.D., Vick, A.E., Bitty, E.A., 2011. Hard-  
 753 object feeding in sooty mangabeys (*Cercocebus atys*) and interpretation of early  
 754 hominin feeding ecology. *PLoS ONE* 6, e23095.  
 755 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0023095>
- 756 Daegling, D.J., Hua, L.-C., Ungar, P.S., 2016. The role of food stiffness in dental microwear  
 757 feature formation. *Archives of Oral Biology* 71, 16–23.  
 758 <https://doi.org/10.1016/j.archoralbio.2016.06.018>
- 759 Damuth, J., Janis, C.M., 2011. On the relationship between hypsodonty and feeding ecology  
 760 in ungulate mammals, and its utility in palaeoecology. *Biological Reviews* 86, 733–758.  
 761 <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00176.x>
- 762 Delprete, C., Sesana, R., 2014. Mechanical characterization of kernel and shell of hazelnuts:  
 763 proposal of an experimental procedure. *Journal of Food Engineering* 124, 28–34.  
 764 <https://doi.org/10.1016/j.jfoodeng.2013.09.027>

- 765 Dominy, N.J., Vogel, E.R., Yeakel, J.D., Constantino, P., Lucas, P.W., 2008. Mechanical  
766 properties of plant underground storage organs and implications for dietary models of  
767 early hominins. *Evolutionary Biology* 35, 159–175. [https://doi.org/10.1007/s11692-008-](https://doi.org/10.1007/s11692-008-9026-7)  
768 9026-7
- 769 Ercisli, S., Ozturk, I., Kara, M., Kalkan, F., Seker, H., Duyar, O., Erturk, Y., 2011. Physical  
770 properties of hazelnuts. *International Agrophysics* 25, 115–121.
- 771 Francisco, A., Blondel, C., Brunetière, N., Ramdarshan, A., Merceron, G., 2018a. Enamel  
772 surface topography analysis for diet discrimination. A methodology to enhance and  
773 select discriminative parameters. *Surface Topography: Metrology and Properties* 6,  
774 015002. <https://doi.org/10.1088/2051-672X/aa9dd3>
- 775 Francisco, A., Brunetière, N., Merceron, G., 2018b. Gathering and analyzing surface  
776 parameters for diet identification purposes. *Technologies* 6, 75.  
777 <https://doi.org/10.3390/technologies6030075>
- 778 Gailer, J.P., Calandra, I., Schulz-Kornas, E., Kaiser, T.M., 2016. Morphology is not destiny:  
779 discrepancy between form, function and dietary adaptation in bovid cheek teeth.  
780 *Journal of Mammalian Evolution* 23, 369–383. [https://doi.org/10.1007/s10914-016-](https://doi.org/10.1007/s10914-016-9325-1)  
781 9325-1
- 782 Grine, F.E., Daegling, D.J., 2017. Functional morphology, biomechanics and the retrodiction  
783 of early hominin diets. *Comptes Rendus Palevol* 16, 613–631.  
784 <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2017.01.005>
- 785 Harris, J.M., Cerling, T.E., 2002. Dietary adaptations of extant and Neogene African suids.  
786 *Journal of Zoology* 256, 45–54. <https://doi.org/10.1017/S0952836902000067>
- 787 Hoffman, J.M., Fraser, D., Clementz, M.T., 2015. Controlled feeding trials with ungulates: a  
788 new application of in vivo dental molding to assess the abrasive factors of microwear.  
789 *Journal of Experimental Biology* 218, 1538–1547. <https://doi.org/10.1242/jeb.118406>
- 790 Hofman-Kamińska, E., Merceron, G., Bocherens, H., Makowiecki, D., Piličiauskienė, G.,  
791 Ramdarshan, A., Berlioz, E., Kowalczyk, R., 2018. Foraging habitats and niche  
792 partitioning of European large herbivores during the Holocene – Insights from 3D dental

- 793 microwear texture analysis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 506,  
794 183–195. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2018.05.050>
- 795 Hua, L.-C., Brandt, E.T., Meullenet, J.-F., Zhou, Z.-R., Ungar, P.S., 2015. Technical note: An  
796 in vitro study of dental microwear formation using the BITE Master II chewing machine.  
797 *American Journal of Physical Anthropology* 158, 769–775.  
798 <https://doi.org/10.1002/ajpa.22823>
- 799 Kalkan, F., Kara, M., Bastaban, S., Turgut, N., 2011. Strength and frictional properties of  
800 popcorn kernel as affected by moisture content. *International Journal of Food*  
801 *Properties* 14, 1197–1207. <https://doi.org/10.1080/10942911003637319>
- 802 Krueger, K.L., Scott, J.R., Kay, R.F., Ungar, P.S., 2008. Technical note: Dental microwear  
803 textures of “Phase I” and “Phase II” facets. *American Journal of Physical Anthropology*  
804 137, 485–490. <https://doi.org/10.1002/ajpa.20928>
- 805 Krzywinski, M., Altman, N., 2014. Visualizing samples with box plots. *Nature Methods* 11, 119–  
806 120. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2813>
- 807 Laden, G., Wrangham, R., 2005. The rise of the hominids as an adaptive shift in fallback foods:  
808 Plant underground storage organs (USOs) and australopith origins. *Journal of Human*  
809 *Evolution* 49, 482–498. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2005.05.007>
- 810 Lambert, J.E., Chapman, C.A., Wrangham, R.W., Conklin-Brittain, N.L., 2004. Hardness of  
811 cercopithecine foods: Implications for the critical function of enamel thickness in  
812 exploiting fallback foods. *American Journal of Physical Anthropology* 125, 363–368.  
813 <https://doi.org/10.1002/ajpa.10403>
- 814 Lambrechtsen, J., Rasmussen, F., Hansen, H., Jacobsen, I., 1999. Tracking and factors  
815 predicting rising in ‘tracking quartile’ in blood pressure from childhood to adulthood:  
816 Odense Schoolchild Study. *Journal of Human Hypertension* 13, 385–391.  
817 <https://doi.org/10.1038/sj.jhh.1000836>
- 818 Lazagabaster, I.A., 2019. Dental microwear texture analysis of Pliocene Suidae from Hadar  
819 and Kanapoi in the context of early hominin dietary breadth expansion. *Journal of*  
820 *Human Evolution* 132, 80–100. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2019.04.010>

- 821 Lee-Thorp, J.A., van der Merwe, N.J., Brain, C.K., 1994. Diet of *Australopithecus robustus* at  
822 Swartkrans from stable carbon isotopic analysis. *Journal of Human Evolution* 27, 361–  
823 372. <https://doi.org/10.1006/jhev.1994.1050>
- 824 Legge, A.J., 2013. 'Practice with Science': Molar Tooth Eruption Ages in Domestic, Feral and  
825 Wild Pigs (*Sus scrofa*). *International Journal of Osteoarchaeology*.  
826 [https://onlinelibrary.wiley.com/pb-](https://onlinelibrary.wiley.com/pb-assets/assets/10991212/Anthony_Legge_Final_Paper.pdf)  
827 [assets/assets/10991212/Anthony\\_Legge\\_Final\\_Paper.pdf](https://onlinelibrary.wiley.com/pb-assets/assets/10991212/Anthony_Legge_Final_Paper.pdf) (accessed 16 September  
828 2020)
- 829 Liem, K.F., 1980. Adaptive significance of intra- and interspecific differences in the feeding  
830 repertoires of cichlid fishes. *American Zoologist* 20, 295–314.  
831 <https://doi.org/10.1093/icb/20.1.295>
- 832 Lister, A.M., 2013. The role of behaviour in adaptive morphological evolution of African  
833 proboscideans. *Nature* 500, 331–334. <https://doi.org/10.1038/nature12275>
- 834 Lucas, P.W., 2004. *Dental Functional Morphology: How Teeth Work*, 1st ed. Cambridge  
835 University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511735011>
- 836 Lucas, P.W., Constantino, P.J., Chalk, J., Ziscovici, C., Wright, B.W., Fragaszy, D.M., Hill,  
837 D.A., Lee, J.J.-W., Chai, H., Darvell, B.W., Lee, P.K.D., Yuen, T.D.B., 2009. Indentation  
838 as a technique to assess the mechanical properties of fallback foods. *American Journal*  
839 *of Physical Anthropology* 140, 643–652. <https://doi.org/10.1002/ajpa.21026>
- 840 Lucas, P.W., Omar, R., Al-Fadhalah, K., Almusallam, A.S., Henry, A.G., Michael, S., Thai, L.A.,  
841 Watzke, J., Strait, D.S., Atkins, A.G., 2013. Mechanisms and causes of wear in tooth  
842 enamel: implications for hominin diets. *Journal of The Royal Society Interface* 10,  
843 20120923. <https://doi.org/10.1098/rsif.2012.0923>
- 844 Lucas, P.W., Casteren, A. van, Al-Fadhalah, K., Almusallam, A.S., Henry, A.G., Michael, S.,  
845 Watzke, J., Reed, D.A., Diekwisch, T.G.H., Strait, D.S., Atkins, A.G., 2014. The role of  
846 dust, grit and phytoliths in tooth wear. *Annals Zoologici Fennici* 51, 143–152.  
847 <https://doi.org/10.5735/086.051.0215>

- 848 Lüdecke, T., Kullmer, O., Wacker, U., Sandrock, O., Fiebig, J., Schrenk, F., Mulch, A., 2018.  
849 Dietary versatility of Early Pleistocene hominins. *Proceedings of the National Academy*  
850 *of Sciences USA* 115, 13330–13335. <https://doi.org/10.1073/pnas.1809439115>
- 851 MacArthur, R.H., Pianka, E.R., 1966. On optimal use of a patchy environment. *The American*  
852 *Naturalist* 100, 603–609. <https://doi.org/10.1086/282454>
- 853 Madden, R.H., 2014. *Hypsodonty in Mammals: Evolution, Geomorphology and the Role of*  
854 *Earth Surface Processes*. Cambridge University Press, Cambridge.  
855 <https://doi.org/10.1017/CBO9781139003384>
- 856 Markowski, M., Majewska, K., Kwiatkowski, D., Malkowski, M., Burdylo, G., 2010. Selected  
857 geometric and mechanical properties of barley (*Hordeum vulgare* L.) grain.  
858 *International Journal of Food Properties* 13, 890–903.  
859 <https://doi.org/10.1080/10942910902908888>
- 860 Marshall, A.J., Wrangham, R.W., 2007. Evolutionary consequences of fallback foods.  
861 *International Journal of Primatology* 28, 1219–1235. [https://doi.org/10.1007/s10764-](https://doi.org/10.1007/s10764-007-9218-5)  
862 [007-9218-5](https://doi.org/10.1007/s10764-007-9218-5)
- 863 Marshall, A.J., Boyko, C.M., Feilen, K.L., Boyko, R.H., Leighton, M., 2009. Defining fallback  
864 foods and assessing their importance in primate ecology and evolution. *American*  
865 *Journal of Physical Anthropology* 140, 603–614. <https://doi.org/10.1002/ajpa.21082>
- 866 Martin, F., Plastiras, C.-A., Merceron, G., Souron, A., Boissarie, J.-R., 2018. Dietary niches of  
867 terrestrial cercopithecines from the Plio-Pleistocene Shungura Formation, Ethiopia:  
868 evidence from Dental Microwear Texture Analysis. *Scientific Reports* 8, 14052.  
869 <https://doi.org/10.1038/s41598-018-32092-z>
- 870 Martin, J.E., Tacail, T., Braga, J., Cerling, T.E., Balter, V., 2020. Calcium isotopic ecology of  
871 Turkana Basin hominins. *Nature Communications* 11, 3587.  
872 <https://doi.org/10.1038/s41467-020-17427-7>
- 873 Martin, L.F., Winkler, D., Tütken, T., Codron, D., De Cuyper, A., Hatt, J.-M., Clauss, M., 2019.  
874 The way wear goes: phytolith-based wear on the dentine–enamel system in guinea



- 875 pigs (*Cavia porcellus*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 286,  
 876 20191921. <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.1921>
- 877 Martin, L.F., Krause, L., Ulbricht, A., Winkler, D.E., Codron, D., Kaiser, T.M., Müller, J.,  
 878 Hummel, J., Clauss, M., Hatt, J.-M., Schulz-Kornas, E., this volume. Dental wear at  
 879 macro- and microscopic scale in rabbits fed diets of different abrasiveness.  
 880 *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*.
- 881 Merceron, G., Blondel, C., De Bonis, L., Koufos, G.D., Viriot, L., 2005. A new method of dental  
 882 microwear analysis: Application to extant primates and *Ouranopithecus macedoniensis*  
 883 (Late Miocene of Greece). *Palaios* 20, 551–561.  
 884 <https://doi.org/10.2110/palo.2004.p04-17>
- 885 Merceron, G., Taylor, S., Scott, R., Chaimanee, Y., Jaeger, J.-J., 2006. Dietary  
 886 characterization of the hominoid *Khoratpithecus* (Miocene of Thailand): evidence from  
 887 dental topographic and microwear texture analyses. *Naturwissenschaften* 93, 329–  
 888 333. <https://doi.org/10.1007/s00114-006-0107-0>
- 889 Merceron, G., Scott, J., Scott, R.S., Geraads, D., Spassov, N., Ungar, P.S., 2009. Folivory or  
 890 fruit/seed predation for *Mesopithecus*, an earliest colobine from the Late Miocene of  
 891 Eurasia? *Journal of Human Evolution* 57, 732–738.  
 892 <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2009.06.009>
- 893 Merceron, G., Escarguel, G., Angibault, J.-M., Verheyden-Tixier, H., 2010. Can dental  
 894 microwear textures record inter-individual dietary variations? *PLoS ONE* 5, e9542.  
 895 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0009542>
- 896 Merceron, G., Hofman-Kamińska, E., Kowalczyk, R., 2014. 3D dental microwear texture  
 897 analysis of feeding habits of sympatric ruminants in the Białowieża Primeval Forest,  
 898 Poland. *Forest Ecology and Management* 328, 262–269.  
 899 <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.05.041>
- 900 Merceron, G., Ramdarshan, A., Blondel, C., Boisserie, J.-R., Brunetiere, N., Francisco, A.,  
 901 Gautier, D., Milhet, X., Novello, A., Pret, D., 2016. Untangling the environmental from

- 902 the dietary: dust does not matter. *Proceedings of the Royal Society B: Biological*  
903 *Sciences* 283, 20161032. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.1032>
- 904 Merceron, G., Kallend, A., Francisco, A., Louail, M., Martin, F., Plastiras, C.-F., Thiery, G.,  
905 Noûs, C., Boisserie, J.-R., this volume. Further away with dental microwear analysis:  
906 food resource partitioning among Plio-Pleistocene monkeys from the Shungura  
907 Formation, Ethiopia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*.
- 908 Norconk, M.A., Veres, M., 2011. Physical properties of fruit and seeds ingested by primate  
909 seed predators with emphasis on sakis and bearded sakis. *The Anatomical Record*  
910 294, 2092–2111. <https://doi.org/10.1002/ar.21506>
- 911 Nouri Jangi, A., Mortazavi, S.A., Tavakoli, M., Ghanbari, A., Tavakolipour, H., Haghayegh,  
912 G.H., 2011. Comparison of mechanical and thermal properties between two varieties  
913 of barley (*Hordeum vulgare* L.) grains. *Australian Journal of Agricultural Engineering* 2,  
914 132–139.
- 915 Percher, A.M., Merceron, G., Nsi Akoue, G., Galbany, J., Romero, A., Charpentier, M.J., 2017.  
916 Dental microwear textural analysis as an analytical tool to depict individual traits and  
917 reconstruct the diet of a primate. *American Journal of Physical Anthropology* 165, 123–  
918 138. <https://doi.org/10.1002/ajpa.23337>
- 919 Peterson, A., Abella, E.F., Grine, F.E., Teaford, M.F., Ungar, P.S., 2018. Microwear textures  
920 of *Australopithecus africanus* and *Paranthropus robustus* molars in relation to  
921 paleoenvironment and diet. *Journal of Human Evolution* 119, 42–63.  
922 <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2018.02.004>
- 923 Phillips, B.D., Metz, W.C., Nieves, L.A., 2005. Disaster threat: Preparedness and potential  
924 response of the lowest income quartile. *Global Environmental Change Part B:*  
925 *Environmental Hazards* 6, 123–133. <https://doi.org/10.1016/j.hazards.2006.05.001>
- 926 Plavcan, J.M., Cope, D.A., 2001. Metric variation and species recognition in the fossil record.  
927 *Evolutionary Anthropology* 10, 204–222. <https://doi.org/10.1002/evan.20001>
- 928 Potts, R., 2004. Paleoenvironmental basis of cognitive evolution in great apes. *American*  
929 *Journal of Primatology* 62, 209–228. <https://doi.org/10.1002/ajp.20016>

- 930 Ragni, A.J., Teaford, M.F., Ungar, P.S., 2017. A molar microwear texture analysis of pitheciid  
931 primates. *American Journal of Primatology* 79, e22697.  
932 <https://doi.org/10.1002/ajp.22697>
- 933 Ramdarshan, A., Alloing-Séguier, T., Merceron, G., Marivaux, L., 2011. The primate  
934 community of Cachoeira (Brazilian Amazonia): A model to decipher ecological  
935 partitioning among extinct species. *PLoS ONE* 6, e27392.  
936 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0027392>
- 937 Ramdarshan, A., Blondel, C., Brunetière, N., Francisco, A., Gautier, D., Surault, J., Merceron,  
938 G., 2016. Seeds, browse, and tooth wear: a sheep perspective. *Ecology and Evolution*  
939 6, 5559–5569. <https://doi.org/10.1002/ece3.2241>
- 940 Ramdarshan, A., Blondel, C., Gautier, D., Surault, J., Merceron, G., 2017. Overcoming  
941 sampling issues in dental tribology: Insights from an experimentation on sheep.  
942 *Palaeontologia Electronica* 20, 1–19. <https://doi.org/10.26879/762>
- 943 Remis, M.J., 2002. Food preferences among captive western gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*)  
944 and chimpanzees (*Pan troglodytes*). *International Journal of Primatology* 23, 231–249.  
945 <https://doi.org/10.1023/A:1013837426426>
- 946 Robinson, B.W., Wilson, D.S., 1998. Optimal foraging, specialization, and a solution to Liem's  
947 paradox. *The American Naturalist* 151, 223–235. <https://doi.org/10.1086/286113>
- 948 Robinson, J.T., 1954. Prehominid dentition and hominid evolution. *Evolution* 8, 324–334.  
949 <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1954.tb01499.x>
- 950 Rolett, B.V., Chiu, M., 1994. Age estimation of prehistoric pigs (*Sus scrofa*) by molar eruption  
951 and attrition. *Journal of Archaeological Science* 21, 377–386.  
952 <https://doi.org/10.1006/jasc.1994.1036>
- 953 Romero, A., Galbany, J., Juan, J.D., Pérez-Pérez, A., 2012. Brief communication: Short- and  
954 long-term in vivo human buccal–dental microwear turnover. *American Journal of*  
955 *Physical Anthropology* 148, 467–472. <https://doi.org/10.1002/ajpa.22054>

- 956 Sayers, K., 2013. On folivory, competition, and intelligence: generalisms, overgeneralizations,  
 957 and models of primate evolution. *Primates* 54, 111–124.  
 958 <https://doi.org/10.1007/s10329-012-0335-1>
- 959 Schubert, B.W., Ungar, P.S., DeSantis, L.R.G., 2010. Carnassial microwear and dietary  
 960 behaviour in large carnivorans: Carnivoran dental microwear. *Journal of Zoology* 280,  
 961 257–263. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2009.00656.x>
- 962 Schulz-Kornas, E., Stuhlträger, J., Clauss, M., Wittig, R.M., Kupczik, K., 2019. Dust affects  
 963 chewing efficiency and tooth wear in forest dwelling Western chimpanzees (*Pan*  
 964 *troglydytes verus*). *American Journal of Physical Anthropology* 169, 66–77.  
 965 <https://doi.org/10.1002/ajpa.23808>
- 966 Schulz-Kornas, E., Winkler, D.E., Clauss, M., Carlsson, J., Ackermans, N.L., Martin, L.F.,  
 967 Hummel, J., Müller, D.W.H., Hatt, J.-M., Kaiser, T.M., 2020. Everything matters: Molar  
 968 microwear texture in goats (*Capra aegagrus hircus*) fed diets of different abrasiveness.  
 969 *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 552, 109783.  
 970 <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2020.109783>
- 971 Scott, R.S., Ungar, P.S., Bergstrom, T.S., Brown, C.A., Grine, F.E., Teaford, M.F., Walker, A.,  
 972 2005. Dental microwear texture analysis shows within-species diet variability in fossil  
 973 hominins. *Nature* 436, 693–695. <https://doi.org/10.1038/nature03822>
- 974 Scott, R.S., Ungar, P.S., Bergstrom, T.S., Brown, C.A., Childs, B.E., Teaford, M.F., Walker, A.,  
 975 2006. Dental microwear texture analysis: technical considerations. *Journal of Human*  
 976 *Evolution* 51, 339–349. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2006.04.006>
- 977 Scott, R.S., Teaford, M.F., Ungar, P.S., 2012. Dental microwear texture and anthropoid diets.  
 978 *American Journal of Physical Anthropology* 147, 551–579.  
 979 <https://doi.org/10.1002/ajpa.22007>
- 980 Solounias, N., Semprebon, G., 2002. Advances in the reconstruction of ungulate  
 981 ecomorphology with application to early fossil equids. *American Museum Novitates*  
 982 3366, 1–49

- 983 Souron, A., 2017. Diet and Ecology of Extant and Fossil Wild Pigs, in: Melletti, M., Meijaard,  
 984 E. (Eds.), *Ecology, Conservation and Management of Wild Pigs and Peccaries*.  
 985 Cambridge University Press, pp. 29–38. <https://doi.org/10.1017/9781316941232.005>
- 986 Souron, A., Merceron, G., Blondel, C., Brunetière, N., Colyn, M., Hofman-Kamińska, E.,  
 987 Boisserie, J.-R., 2015. Three-dimensional dental microwear texture analysis and diet  
 988 in extant Suidae (Mammalia: Cetartiodactyla). *Mammalia* 79, 279–291.  
 989 <https://doi.org/10.1515/mammalia-2014-0023>
- 990 Sponheimer, M., Passey, B.H., de Ruiter, D.J., Guatelli-Steinberg, D., Cerling, T.E., Lee-  
 991 Thorp, J.A., 2006. Isotopic evidence for dietary variability in the early hominin  
 992 *Paranthropus robustus*. *Science* 314, 980–982.  
 993 <https://doi.org/10.1126/science.1133827>
- 994 Strait, D.S., Weber, G.W., Neubauer, S., Chalk, J., Richmond, B.G., Lucas, P.W., Spencer,  
 995 M.A., Schrein, C., Dechow, P.C., Ross, C.F., Grosse, I.R., Wright, B.W., Constantino,  
 996 P., Wood, B.A., Lawn, B., Hylander, W.L., Wang, Q., Byron, C., Slice, D.E., Smith, A.L.,  
 997 2009. The feeding biomechanics and dietary ecology of *Australopithecus africanus*.  
 998 *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106, 2124–2129.  
 999 <https://doi.org/10.1073/pnas.0808730106>
- 1000 Teaford, M.F., Oyen, O.J., 1989. In vivo and in vitro turnover in dental microwear. *American*  
 1001 *Journal of Physical Anthropology* 80, 447–460.  
 1002 <https://doi.org/10.1002/ajpa.1330800405>
- 1003 Teaford, M.F., Robinson, J.G., 1989. Seasonal or ecological differences in diet and molar  
 1004 microwear in *Cebus nigrivittatus*. *American Journal of Physical Anthropology* 80, 391–  
 1005 401. <https://doi.org/10.1002/ajpa.1330800312>
- 1006 Teaford, M.F., Runestad, J.A., 1992. Dental microwear and diet in Venezuelan primates.  
 1007 *American Journal of Physical Anthropology* 88, 347–364.  
 1008 <https://doi.org/10.1002/ajpa.1330880308>

- 1009 Teaford, M.F., Ungar, P.S., Taylor, A.B., Ross, C.F., Vinyard, C.J., 2017. In vivo rates of dental  
 1010 microwear formation in laboratory primates fed different food items. *Biosurface and*  
 1011 *Biotribology* 3, 166–173. <https://doi.org/10.1016/j.bsbt.2017.11.005>
- 1012 Teaford, M.F., Ungar, P.S., Taylor, A.B., Ross, C.F., Vinyard, C.J., 2020. The dental microwear  
 1013 of hard-object feeding in laboratory *Sapajus apella* and its implications for dental  
 1014 microwear formation. *American Journal of Physical Anthropology* 171, 439–455.  
 1015 <https://doi.org/10.1002/ajpa.24000>
- 1016 Tran, T.L., deMan, J.M., Rasper, V.F., 1981. Measurement of corn kernel hardness. *Canadian*  
 1017 *Institute of Food Science and Technology Journal* 14, 42–48.  
 1018 [https://doi.org/10.1016/S0315-5463\(81\)72675-0](https://doi.org/10.1016/S0315-5463(81)72675-0)
- 1019 Tucker, A.L., Widowski, T.M., 2009. Normal profiles for deciduous dental eruption in domestic  
 1020 piglets: Effect of sow, litter, and piglet characteristics. *Journal of Animal Science* 87,  
 1021 2274–2281. <https://doi.org/10.2527/jas.2008-1498>
- 1022 Tütken, T., Kaiser, T.M., Vennemann, T., Merceron, G., 2013. Opportunistic feeding strategy  
 1023 for the earliest Old World hypsodont equids: Evidence from stable isotope and dental  
 1024 wear proxies. *PLoS ONE* 8, e74463. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0074463>
- 1025 Ungar, P., 2002. Reconstructing the Diets of Fossil Primates, in: Plavcan, J.M., Kay, R.F.,  
 1026 Jungers, W.L., van Schaik, C.P. (Eds.), *Reconstructing Behavior in the Primate Fossil*  
 1027 *Record*. Springer US, Boston, MA, pp. 261–296. [https://doi.org/10.1007/978-1-4615-](https://doi.org/10.1007/978-1-4615-1343-8_7)  
 1028 [1343-8\\_7](https://doi.org/10.1007/978-1-4615-1343-8_7)
- 1029 Ungar, P., 2004. Dental topography and diets of *Australopithecus afarensis* and early *Homo*.  
 1030 *Journal of Human Evolution* 46, 605–622. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2004.03.004>
- 1031 Ungar, P.S., Daegling, D.J., 2013. The Functional Morphology of Jaws and Teeth: Implications  
 1032 for Understanding Early Hominin Dietary Adaptations, in: Sponheimer, M., Lee-Thorp,  
 1033 J.A., Reed, K.E., Ungar, P. (Eds.), *Early Hominin Paleoecology*. University Press of  
 1034 Colorado, pp. 203–250. <https://doi.org/10.5876/9781607322252:c060>
- 1035 Ungar, P.S., Sponheimer, M., 2011. The diets of early hominins. *Science* 334, 190–193.  
 1036 <https://doi.org/10.1126/science.1207701>

- 1037 Ungar, P.S., Grine, F.E., Teaford, M.F., 2008. Dental microwear and diet of the Plio-  
 1038 Pleistocene hominin *Paranthropus boisei*. PLoS ONE 3, e2044.  
 1039 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0002044>
- 1040 Ungar, P.S., Krueger, K.L., Blumenschine, R.J., Njau, J., Scott, R.S., 2012. Dental microwear  
 1041 texture analysis of hominins recovered by the Olduvai Landscape Paleoanthropology  
 1042 Project, 1995–2007. Journal of Human Evolution 63, 429–437.  
 1043 <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2011.04.006>
- 1044 Ungar, P.S., Abella, E.F., Burgman, J.H.E., Lazagabaster, I.A., Scott, J.R., Delezene, L.K.,  
 1045 Manthi, F.K., Plavcan, J.M., Ward, C.V., 2017. Dental microwear and Pliocene  
 1046 paleocommunity ecology of bovids, primates, rodents, and suids at Kanapoi. Journal  
 1047 of Human Evolution 140, 102315. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2017.03.005>
- 1048 van Casteren, A., Lucas, P.W., Strait, D.S., Michael, S., Bierwisch, N., Schwarzer, N., Al-  
 1049 Fadhalah, K.J., Almusallam, A.S., Thai, L.A., Saji, S., Shekeban, A., Swain, M.V., 2018.  
 1050 Evidence that metallic proxies are unsuitable for assessing the mechanics of microwear  
 1051 formation and a new theory of the meaning of microwear. Royal Society Open Science  
 1052 5, 171699. <https://doi.org/10.1098/rsos.171699>
- 1053 van Casteren, A. van, Wright, E., Kupczik, K., Robbins, M.M., 2019. Unexpected hard-object  
 1054 feeding in Western lowland gorillas. American Journal of Physical Anthropology 170,  
 1055 433–438. <https://doi.org/10.1002/ajpa.23911>
- 1056 van Casteren, A., Strait, D.S., Swain, M.V., Michael, S., Thai, L.A., Philip, S.M., Saji, S., Al-  
 1057 Fadhalah, K., Almusallam, A.S., Shekeban, A., McGraw, W.S., Kane, E.E., Wright,  
 1058 B.W., Lucas, P.W., 2020. Hard plant tissues do not contribute meaningfully to dental  
 1059 microwear: evolutionary implications. Scientific Reports 10, 582.  
 1060 <https://doi.org/10.1038/s41598-019-57403-w>
- 1061 Ward, J., Mainland, I.L., 1999. Microwear in modern rooting and stall-fed pigs: the potential of  
 1062 dental microwear analysis for exploring pig diet and management in the past.  
 1063 Environmental Archaeology 4, 25–32. <https://doi.org/10.1179/env.1999.4.1.25>

- 1064 Winkler, D.E., Schulz, E., Calandra, I., Gailer, J.-P., Landwehr, C., Kaiser, T.M., 2013.  
 1065 Indications for a dietary change in the extinct Bovid genus *Myotragus* (Plio-Holocene,  
 1066 Mallorca, Spain). *Geobios* 46, 143–150. <https://doi.org/10.1016/j.geobios.2012.10.010>
- 1067 Winkler, D.E., Andrianasolo, T.H., Andriamandimbiarisoa, L., Ganzhorn, J.U.,  
 1068 Rakotondranary, S.J., Kaiser, T.M., Schulz-Kornas, E., 2016. Tooth wear patterns in  
 1069 black rats (*Rattus rattus*) of Madagascar differ more in relation to human impact than  
 1070 to differences in natural habitats. *Ecology and Evolution* 6, 2205–2215.  
 1071 <https://doi.org/10.1002/ece3.2048>
- 1072 Winkler, D.E., Schulz-Kornas, E., Kaiser, T.M., De Cuyper, A., Clauss, M., Tütken, T., 2019.  
 1073 Forage silica and water content control dental surface texture in guinea pigs and  
 1074 provide implications for dietary reconstruction. *Proceedings of the National Academy*  
 1075 *of Sciences USA* 116, 1325–1330. <https://doi.org/10.1073/pnas.1814081116>
- 1076 Winkler, D.E., Tütken, T., Schulz-Kornas, E., Kaiser, T.M., Müller, J., Leichliter, J., Weber, K.,  
 1077 Hatt, J.-M., Clauss, M., 2020. Shape, size, and quantity of ingested external abrasives  
 1078 influence dental microwear texture formation in guinea pigs. *Proceedings of the*  
 1079 *National Academy of Sciences USA* 117, 22264–22273.  
 1080 <https://doi.org/10.1073/pnas.2008149117>
- 1081 Winkler, D.E., Schulz-Kornas, E., Kaiser, T.M., Codron, D., Leichliter, J., Hummel, J., Martin,  
 1082 L.F., Clauss, M., Tütken, T., this volume. The turnover of dental microwear texture:  
 1083 Testing the “last supper” effect in small mammals in a controlled feeding experiment.  
 1084 *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*.
- 1085 Wood, B., Strait, D., 2004. Patterns of resource use in early *Homo* and *Paranthropus*. *Journal*  
 1086 *of Human Evolution* 46, 119–162. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2003.11.004>
- 1087 Wrangham, R., Cheney, D., Seyfarth, R., Sarmiento, E., 2009. Shallow-water habitats as  
 1088 sources of fallback foods for hominins. *American Journal of Physical Anthropology* 140,  
 1089 630–642. <https://doi.org/10.1002/ajpa.21122>
- 1090 Wynn, J.G., Alemseged, Z., Bobe, R., Grine, F.E., Negash, E.W., Sponheimer, M., 2020.  
 1091 Isotopic evidence for the timing of the dietary shift toward C4 foods in eastern African



- 1092 *Paranthropus*. *Proceeding of the National Academy of Sciences USA* 117, 21978–  
1093 21984. <https://doi.org/10.1073/pnas.2006221117>
- 1094 Xia, J., Zheng, J., Huang, D., Tian, Z.R., Chen, L., Zhou, Z., Ungar, P.S., Qian, L., 2015. New  
1095 model to explain tooth wear with implications for microwear formation and diet  
1096 reconstruction. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 112, 10669–  
1097 10672. <https://doi.org/10.1073/pnas.1509491112>
- 1098 Yamada, E., Kubo, M.O., Kubo, T., Kohno, N., 2018. Three-dimensional tooth surface texture  
1099 analysis on stall-fed and wild boars (*Sus scrofa*). *PLoS ONE* 13, e0204719.  
1100 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0204719>
- 1101 Yamashita, N., 1998. Functional dental correlates of food properties in five Malagasy lemur  
1102 species. *American Journal of Physical Anthropology* 106, 169–188.  
1103 [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1096-8644\(199806\)106:2<169::AID-AJPA5>3.0.CO;2-L](https://doi.org/10.1002/(SICI)1096-8644(199806)106:2<169::AID-AJPA5>3.0.CO;2-L)
- 1104 Zykov, S.V., Kropacheva, Yu.E., Smirnov, N.G., Dimitrova, Yu.V., 2018. Molar microwear of  
1105 narrow-headed vole (*Microtus gregalis* Pall., 1779) depending on the feed  
1106 abrasiveness. *Doklady Biological Sciences* 478, 16–18.  
1107 <https://doi.org/10.1134/S001249661801005>

### 3.2.2. Analyses supplémentaires des textures de micro-usure dentaire

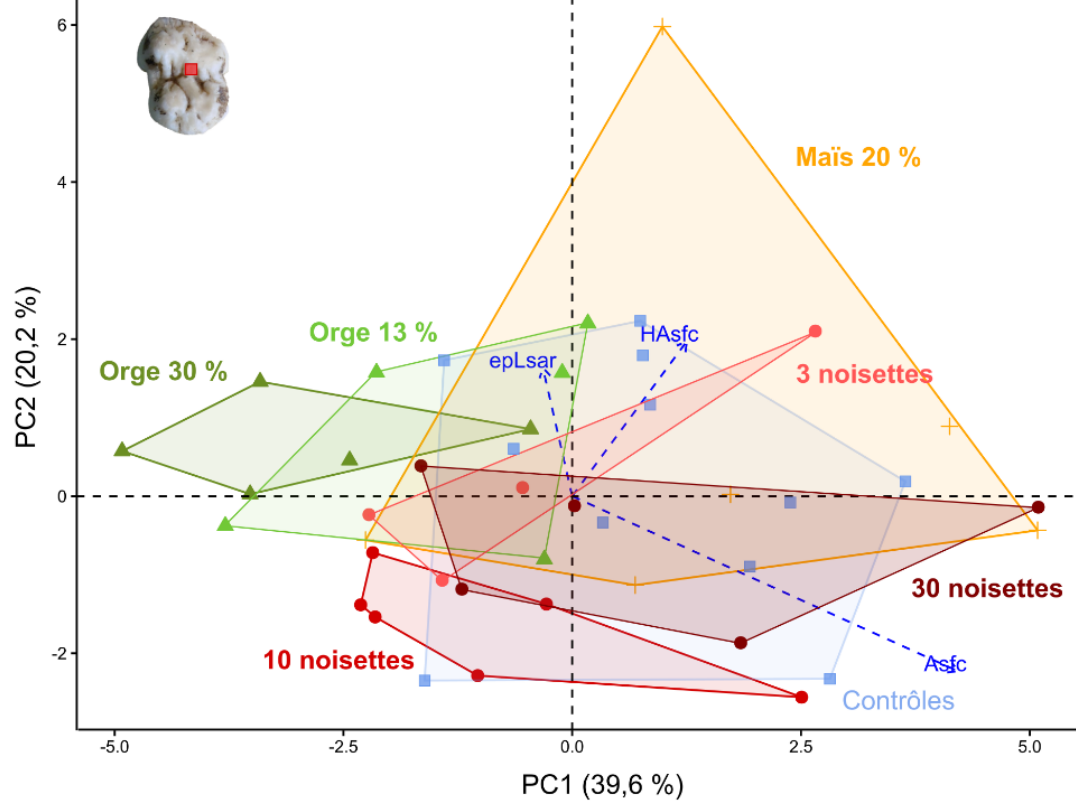
Afin de compléter les précédents résultats de micro-usure dentaire, d'autres lots de porcs nourris avec les mêmes graines mais dans des proportions différentes ont été intégrés dans les analyses. Les groupes étudiés dans l'analyse précédente ont reçu 30 % de grains d'orge, 20 % de grains de maïs ou 10 noisettes (avec leur coque) par jour. Ici, nous intégrons 3 groupes supplémentaires nourris avec 13 % de grains d'orge, 3 ou 30 noisettes par jour. L'objectif est d'évaluer si ces autres lots reflètent les tendances observées précédemment en termes de textures de micro-usure dentaire. Compte tenu des plus faibles proportions de graines considérées, à l'exception du groupe nourri avec 30 noisettes, nous nous attendons à des différences moins marquées, probablement non significatives, entre les groupes « orge 13 % » et « 3 noisettes » et les groupes précédemment étudiés, ainsi qu'entre ces deux groupes eux-mêmes.

De la même façon que dans l'étude précédente, ces porcs ont été nourris avec une alimentation de base constituée de farine de céréales (blé, orge et triticale) et de tourteau de soja. Ils ont en plus reçu soit des grains d'orge à hauteur de 13 % (du poids sec du bol alimentaire, « orge 13 % »,  $n = 5$ ), soit des noisettes entières non-décortiquées à hauteur de 3 (« 3 noisettes »,  $n = 4$  car, pour l'un des porcs de ce groupe, nous n'avons pas pu identifier de facette écrasante convenable pour l'analyse) ou 30 (« 30 noisettes »,  $n = 5$ ) par jour. Le premier groupe a reçu l'alimentation de base à hauteur de 87 % et les seconds ont reçu la même quantité que le groupe « contrôles ». Tous les porcs ont reçu leur alimentation dédiée dans des auges individuelles, à l'exception du groupe « 30 noisettes ». Ceux-ci se sont alimentés dans des auges collectives dans lesquelles étaient disposées la totalité des noisettes prévues pour les porcs de l'enclos, ce qui pourrait mener à une forte variation au sein de ce groupe. Si l'unité expérimentale n'a pas observé de rapports dominant-dominé entre les porcs, il aurait été pertinent d'analyser des enregistrements vidéos pour le vérifier.

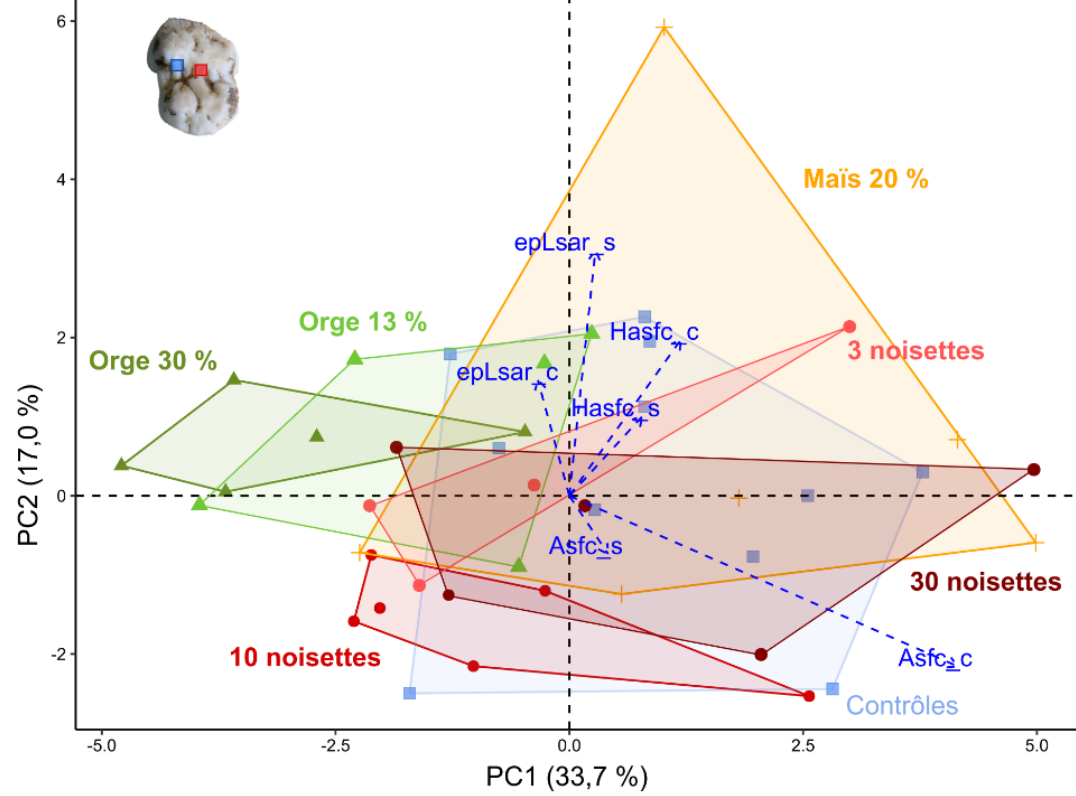
Pour cette analyse complémentaire, j'ai utilisé la même procédure d'acquisition et de traitement des surfaces dentaires 3D que celle utilisée dans Louail et al. (2021). En revanche, j'ai appliqué la routine de sous-échantillonnage en utilisant directement le package « Trident » développé sur le logiciel R par Thiery et al. (en préparation). Ce package propose une adaptation de la routine de sous-échantillonnage

en une interface graphique accessible à l'ensemble de la communauté. Il permet donc de mesurer les mêmes paramètres de micro-usure dentaire sur les surfaces dentaires de ces trois autres groupes, et de sélectionner ceux identifiés comme discriminant les groupes selon le type de graines consommées. J'ai intégré ces nouvelles données en tant qu'individus supplémentaires dans les analyses en composantes principales (ACPs) précédentes (Figure 3.2). Seuls les résultats sur les dP4 supérieures sont présentés ici (voir chapitre 2).

A) Facettes écrasantes



B) Facettes écrasantes et coupantes



**Figure 3.2.** Analyses en composantes principales réalisées sur quatre groupes alimentaires (« Orge 30 % » : ▲ triangles vert foncé ; « 10 noisettes » : ● ronds rouges ; « Maïs 20 % » : + croix jaunes et « Contrôles » : ■ carrés bleus) à partir des paramètres de micro-usure dentaire discriminants (Louail et al., 2021) sur les facettes écrasantes (A) des prémolaires déciduales supérieures, ainsi que sur les facettes coupantes et écrasantes (B) et intégration des groupes « Orge 13 % » (n = 5, ▲ triangles vert clair), « 3 noisettes » (n = 4, ● ronds roses) et « 30 noisettes » (n = 5, ● ronds marrons) en individus supplémentaires. Les paramètres SSFA sont ajoutés en variables supplémentaires (flèches bleues pointillées). Suffixes « \_c » : facettes écrasantes et « \_s » : facettes coupantes.

Les résultats montrent que les trois groupes de porcs nourris avec des noisettes (3, 10 et 30) sont regroupés, avec des valeurs faibles sur l'axe 2 (PC2 ; Figure 3.2). Les deux groupes de porcs nourris avec de l'orge (13 et 30 %) sont regroupés autour de valeurs faibles sur l'axe 1 (PC1 ; Figure 3.2). Si le groupe « orge 30 % » se distingue assez nettement de tous les porcs ayant consommé des noisettes, le groupe nourri avec seulement 13 % d'orge ne se distingue que du groupe nourri avec 10 noisettes par jour. S'il n'est pas surprenant d'observer des similitudes entre les groupes « orge 13 % » et « 3 noisettes » puisque plus de 85 % de leur alimentation est similaire, leur ressemblance avec le groupe « 30 noisettes » est plus surprenante. Notons toutefois que les porcs nourris avec 30 noisettes disposaient d'auges collectives, et non d'auges individuelles comme pour les autres groupes. On peut s'attendre à ce que des rapports « dominant/dominé » entre individus aient mené à des différences en termes d'accès aux noisettes. Malheureusement, nous n'avons pas été en mesure de le vérifier. Dans l'ensemble, ces résultats tendent à conforter ceux obtenus précédemment car on observe un regroupement des deux groupes de porcs nourris avec des grains d'orge d'une part, et un regroupement des trois groupes nourris avec des noisettes d'autre part. En particulier, la consommation de petits grains durs – les grains d'orge – semble générer des textures de micro-usure dentaire spécifiques et plutôt peu complexes. Comme discuté dans Louail et al. (2021), les paramètres SSFA classiquement utilisés ne permettent pas ici de distinguer les groupes ayant consommé différentes graines en quantités faibles ou modérées mais ayant une alimentation globalement similaire. Notamment, aucun paramètre SSFA ne reflète la distinction des porcs ayant consommé les plus petites graines (Figure 3.2). Ce sont plutôt des valeurs de dispersion et de distribution des paramètres issus de la norme ISO 25178 qui permettent de les distinguer, soulignant

l'importance de considérer la variabilité intra-facette dans les analyses de micro-usure dentaire (e.g. Bas et al., 2020).

### **3.3. Analyse de la topographie ou méso-usure dentaire**

J'ai également étudié, en collaboration avec Ghislain Thiery, la topographie dentaire (ou ici méso-usure) des porcs nourris avec les plus importantes proportions de noisettes, de grains d'orge et de grains de maïs au quotidien. L'objectif était ici d'explorer les variations de topographie dentaire en fonction du type de graine consommée. Jusqu'à présent, la plupart des études de topographie dentaire se sont intéressées à des dents non-usées, ou très peu, afin de comparer les capacités fonctionnelles entre différents taxons, notamment en fonction de leurs habitudes alimentaires (e.g. Evans et al., 2007; Godfrey et al., 2012; Guy et al., 2013; Ledogar et al., 2013; Winchester et al., 2014; Berthaume & Schroer, 2017; Thiery et al., 2017, 2021; Pérez-Ramos et al., 2020; Plastiras et al., 2022). La topographie des molaires non-usées est en effet considérée comme le reflet de la sélection sur de très nombreuses générations ; elles sont donc ciblées pour inférer des adaptations morphologiques. En parallèle, seules quelques études se sont intéressées à évaluer comment des changements de topographie induits par l'usure peuvent refléter des alimentations différentes (Bunn & Ungar, 2009; Venkataraman et al., 2014; Pampush, Spradley, et al., 2016; Pampush et al., 2018; Yamashita et al., 2016; Renaud & Ledevin, 2017; Renaud et al., 2018; Li et al., 2020; Rannikko et al., 2020). Dans cette étude, nous avons souhaité étudier les variations de topographie entre les dP4, usées, et les M1, très peu usées, au sein des porcs expérimentaux (donc présentant les mêmes morphologies dentaires) nourris avec différents types de graines : des noisettes avec la coque à hauteur de 30 par jour (« Noisettes (30 items) »), des grains de maïs à hauteur de 20 % par jour (« Maïs (20 %) ») et des grains d'orge à hauteur de 30 % par jour (« Orge (30 %) »). Ces groupes alimentaires, ainsi que le groupe « Contrôle » nourri uniquement avec de la farine de céréales, sont décrits plus en détail dans les sections 3.1.1 et 3.1.2. Nous avons non seulement exploré les changements de topographie dentaire entre les dP4 usées et les M1 très peu usées (inférieures et supérieures), mais également testé si la topographie des prémolaires diffère selon le type

de graine consommée. La procédure de préparation des surfaces et la méthode d'analyse utilisée sont décrites dans le chapitre 2.

D'une façon générale, nos résultats montrent que les changements de topographie entre les M1 très peu usées et les dP4 usées sont similaires entre les groupes alimentaires, aussi bien sur les dents inférieures que supérieures (Figures 3.3 et 3.4, Tableaux 3.1 et 3.2). La pente et le relief (RFI) sont plus faibles sur les prémolaires que sur les molaires, ce qui est attendu puisqu'elles sont plus usées. Le tranchant (ARC) est plus élevé tandis que la courbure (DNE) et la complexité (OPCR) sont plus faibles sur les prémolaires que sur les molaires (Figures 3.3 et 3.4, Tableaux 3.1 et 3.2).

**Tableau 3.1.** Statistiques descriptives (moyenne, écart-type ou SD, médiane, 1<sup>er</sup> et 3<sup>ème</sup> quartiles ou Q1 et Q3, étendue) des paramètres topographiques mesurés sur les dP<sup>4</sup> et les M<sup>1</sup> supérieures des groupes « Contrôles », « Orge (30 %) », « Maïs (20 %) » et « Noisettes (30 items) ».

	Contrôles		Orge (30 %)		Maïs (20 %)		Noisettes (30 items)	
	dP <sup>4</sup> (n = 3)	M <sup>1</sup> (n = 3)	dP <sup>4</sup> (n = 4)	M <sup>1</sup> (n = 4)	dP <sup>4</sup> (n = 5)	M <sup>1</sup> (n = 5)	dP <sup>4</sup> (n = 5)	M <sup>1</sup> (n = 6)
<b>Pente</b>								
Moyenne	51.10	58.33	56.05	59.75	51.84	60.14	49.71	57.24
SD	3.45	1.63	1.37	0.73	1.29	1.35	1.55	1.76
Médiane	52.66	57.96	56.04	59.58	51.40	61.04	50.00	57.18
Q1, Q3	49.91, 53.08	57.44, 59.03	55.17, 56.92	59.31, 60.02	51.15, 51.56	59.36, 61.10	48.48, 50.89	56.22, 58.79
Etendue	47.15 - 53.49	56.91 - 60.11	54.51 - 57.61	59.08 - 60.76	50.98 - 54.12	58.12 - 61.10	47.77 - 51.41	54.73 - 59.10
<b>RFI</b>								
Moyenne	1.71	2.07	1.93	2.13	1.73	2.21	1.65	2.00
SD	0.12	0.11	0.07	0.06	0.06	0.10	0.05	0.10
Médiane	1.76	2.08	1.94	2.13	1.72	2.27	1.66	2.00
Q1, Q3	1.67, 1.78	2.02, 2.12	1.88, 1.98	2.10, 2.17	1.70, 1.72	2.14, 2.27	1.62, 1.68	1.94, 2.08
Etendue	1.58 - 1.80	1.96 - 2.17	1.84 - 2.00	2.07 - 2.20	1.69 - 1.83	2.07 - 2.31	1.58 - 1.71	1.84 - 2.11
<b>ARC</b>								
Moyenne	1.14	1.02	0.99	0.80	1.16	0.94	1.00	1.03
SD	0.03	0.05	0.10	0.11	0.06	0.11	0.05	0.18
Médiane	1.12	1.03	0.99	0.82	1.14	0.92	1.01	1.02
Q1, Q3	1.12, 1.14	1.00, 1.04	0.93, 1.06	0.78, 0.84	1.13, 1.21	0.91, 0.96	0.97, 1.04	0.94, 1.09
Etendue	1.12 - 1.17	0.97 - 1.06	0.89 - 1.10	0.65 - 0.90	1.07 - 1.23	0.79 - 1.10	0.92 - 1.04	0.80 - 1.32
<b>DNE</b>								
Moyenne	1080.96	1543.67	1662.94	2063.76	1158.41	1964.18	1048.62	1692.94
SD	120.31	516.28	191.91	319.29	163.30	326.53	126.16	513.25
Médiane	1050.08	1784.87	1720.86	1976.12	1066.73	1968.67	1028.72	1641.69
Q1, Q3	1014.59, 1131.89	1367.90, 1840.04	1629.38, 1754.41	1921.98, 2117.91	1062.73, 1289.97	1666.12, 2173.91	937.48, 1164.34	1271.31, 1944.28
Etendue	979.10 - 1213.70	950.94 - 1895.21	1384.95 - 1825.11	1780.59 - 2522.22	998.92 - 1373.72	1625.22 - 2386.97	919.51 - 1193.04	1174.73 - 2506.52
<b>OPCR</b>								
Moyenne	209.33	242.33	276.75	283.25	219.20	266.60	208.00	229.67
SD	14.50	57.45	27.29	34.36	17.98	23.89	22.93	22.07
Médiane	209.00	275.00	266.00	280.50	214.00	264.00	194.00	227.50
Q1, Q3	202.00, 216.50	225.50, 275.50	261.00, 281.75	262.50, 301.25	204.00, 234.00	252.00, 267.00	192.00, 232.00	215.00, 241.50
Etendue	195.00 - 224.00	176.00 - 276.00	258.00 - 317.00	246.00 - 326.00	202.00 - 242.00	244.00 - 306.00	188.00 - 234.00	203.00 - 263.00



**Tableau 3.2.** Statistiques descriptives (moyenne, écart-type ou SD, médiane, 1<sup>er</sup> et 3<sup>ème</sup> quartiles ou Q1 et Q3, étendue) des paramètres topographiques mesurés sur les dP<sub>4</sub> et les M<sub>1</sub> inférieures des groupes « Contrôles », « Orge (30 %) », « Maïs (20 %) » et « Noisettes (30 items) ».

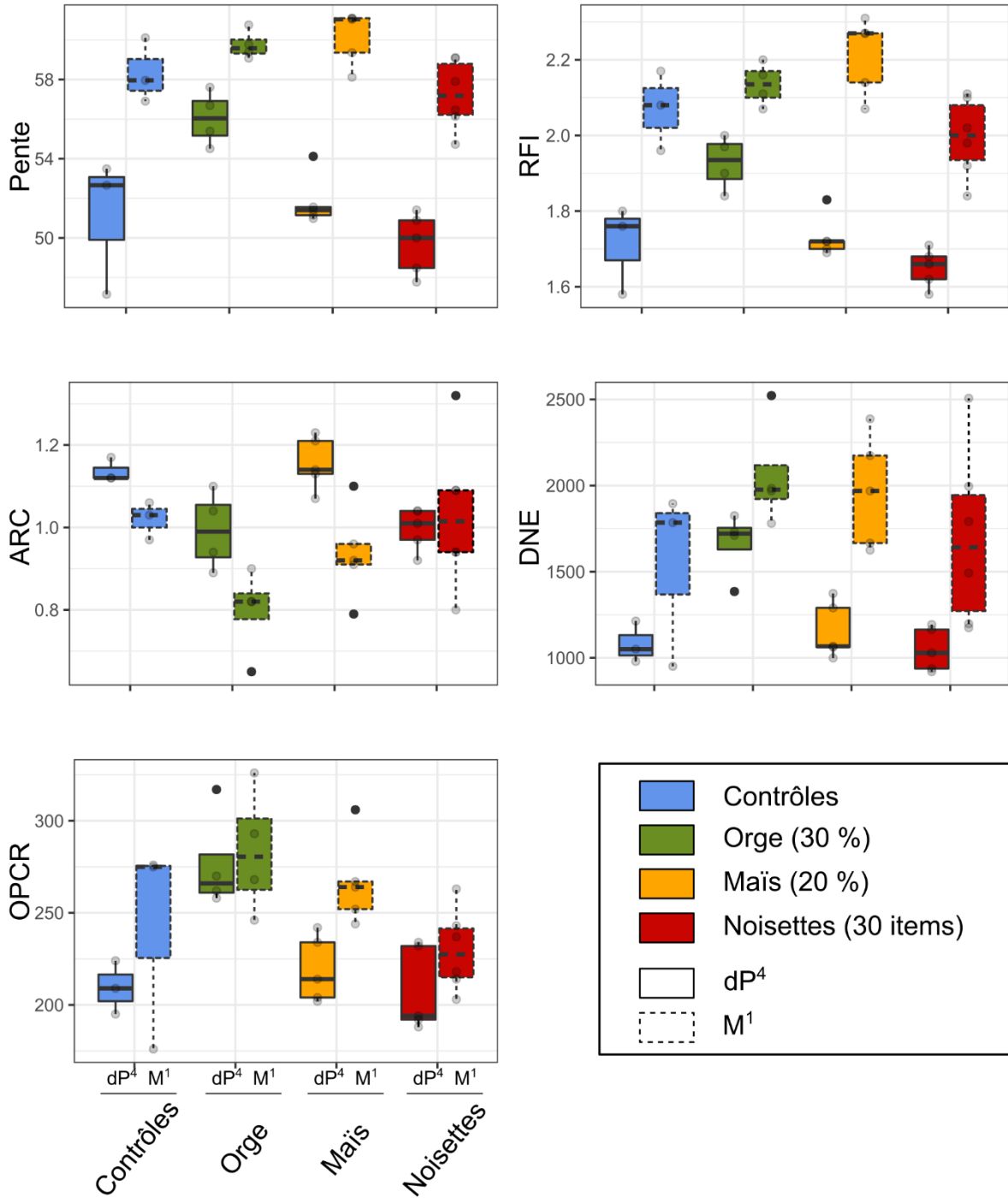
	Contrôles		Orge (30 %)		Maïs (20 %)		Noisettes (30 items)	
	dP <sub>4</sub> (n = 3)	M <sub>1</sub> (n = 2)	dP <sub>4</sub> (n = 4)	M <sub>1</sub> (n = 5)	dP <sub>4</sub> (n = 4)	M <sub>1</sub> (n = 5)	dP <sub>4</sub> (n = 5)	M <sub>1</sub> (n = 5)
<b>Pente</b>								
Moyenne	54.23	61.39	49.73	60.80	53.06	59.60	53.30	59.26
SD	7.85	1.16	4.71	1.27	2.62	1.99	3.25	1.66
Médiane	52.42	61.39	48.57	60.87	52.97	59.84	54.01	59.94
Q1, Q3	49.93, 57.62	60.98, 61.80	46.82, 51.49	60.69, 61.28	51.75, 54.29	57.72, 61.52	52.32, 55.19	59.29, 60.33
Etendue	47.44 - 62.82	60.57 - 62.21	45.52 - 56.27	58.83 - 62.33	50.01 - 56.30	57.41 - 61.53	48.25 - 56.72	56.38 - 60.34
<b>RFI</b>								
Moyenne	1.97	2.28	1.76	2.24	1.84	2.19	1.84	2.16
SD	0.43	0.11	0.19	0.09	0.10	0.15	0.13	0.11
Médiane	1.77	2.28	1.71	2.24	1.84	2.18	1.90	2.18
Q1, Q3	1.73, 2.12	2.24, 2.32	1.67, 1.79	2.22, 2.25	1.78, 1.90	2.06, 2.31	1.80, 1.91	2.16, 2.19
Etendue	1.68 - 2.47	2.20 - 2.36	1.60 - 2.03	2.13 - 2.38	1.73 - 1.97	2.03 - 2.37	1.64 - 1.97	1.99 - 2.28
<b>ARC</b>								
Moyenne	1.25	0.92	1.42	1.02	1.44	1.10	1.42	1.11
SD	0.09	0.04	0.11	0.21	0.02	0.10	0.10	0.07
Médiane	1.23	0.92	1.45	1.06	1.44	1.07	1.39	1.16
Q1, Q3	1.20, 1.29	0.90, 0.93	1.40, 1.47	0.96, 1.07	1.43, 1.45	1.07, 1.18	1.35, 1.47	1.07, 1.16
Etendue	1.17 - 1.35	0.89 - 0.95	1.26 - 1.50	0.71 - 1.29	1.41 - 1.47	0.96 - 1.20	1.33 - 1.58	1.01 - 1.17
<b>DNE</b>								
Moyenne	1123.74	2077.54	832.53	1737.07	891.49	1747.38	919.61	1682.49
SD	553.13	245.13	267.31	363.89	79.05	280.35	154.46	276.69
Médiane	921.92	2077.54	837.22	1674.82	859.64	1775.71	984.93	1636.53
Q1, Q3	810.89, 1335.68	1990.88, 2164.20	627.79, 1041.97	1555.83, 1680.26	847.59, 903.54	1551.11, 1954.43	955.86, 998.77	1506.45, 1684.15
Etendue	699.87 - 1749.44	1904.21 - 2250.87	558.82 - 1096.87	1415.71 - 2358.72	838.09 - 1008.58	1387.66 - 2068.00	645.87 - 1012.62	1439.91 - 2145.40
<b>OPCR</b>								
Moyenne	198.00	241.50	201.25	235.00	180.75	244.80	186.20	207.20
SD	23.07	3.54	54.47	34.12	15.92	14.86	18.59	33.18
Médiane	190.00	241.50	188.50	229.00	181.00	251.00	185.00	210.00
Q1, Q3	185.00, 207.00	240.25, 242.75	169.75, 220.00	211.00, 233.00	176.00, 185.75	235.00, 254.00	174.00, 201.00	198.00, 216.00
Etendue	180.00 - 224.00	239.00 - 244.00	151.00 - 277.00	209.00 - 293.00	161.00 - 200.00	224.00 - 260.00	163.00 - 208.00	160.00 - 252.00

Les dP<sub>4</sub> inférieures des porcs issus des différents groupes alimentaires présentent généralement des topographies similaires, et seules les dP<sub>4</sub> supérieures montrent des différences significatives entre les groupes (Figures 3.3 et 3.4, Tableaux 3.3 et 3.4). Par ailleurs, ces différences ne sont pas observées lorsque l'on combine à la fois les dP<sub>4</sub> inférieures et les dP<sub>4</sub> supérieures dans les analyses (Tableau 3.5).

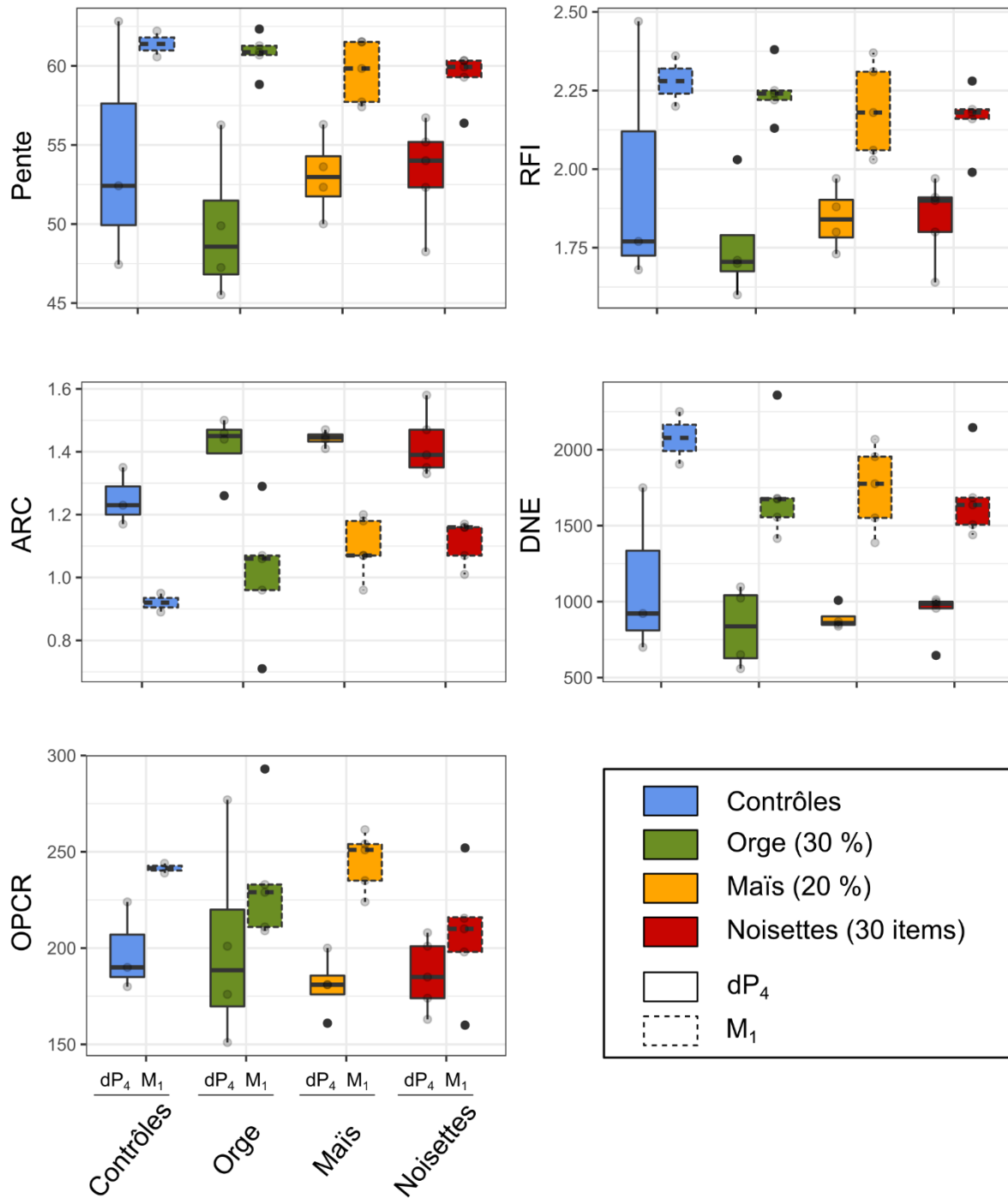
Les descriptions et les interprétations ci-dessous sont donc nuancées et principalement faites sur les dP4 supérieures.

D'une façon générale, les prémolaires des porcs nourris avec des grains de maïs et celles des contrôles présentent des valeurs similaires pour tous les paramètres topographiques, ceci aussi bien sur les prémolaires supérieures qu'inférieures (Figures 3.3 et 3.4). Aucune différence significative n'est observée entre ces deux groupes (Tableau 3.6). Les porcs nourris avec des noisettes entières sont également similaires à ces deux groupes nourris avec des grains de maïs ou de la farine uniquement. Seul le tranchant (ARC) des surfaces reflète des distinctions entre le groupe « Noisettes (30 items) » et le groupe « Contrôles » d'une part ( $p = 0,05$  ; Tableau 3.6), et entre le groupe « Noisettes (30 items) » et le groupe « Maïs (20 %) » d'autre part ( $p = 0,009$  ; Tableau 3.6). Les valeurs d'ARC sont en effet plus faibles suite à la consommation de noisettes que suite à la consommation de grains de maïs ou de farine uniquement. Par ailleurs, les valeurs d'ARC sont similaires entre les prémolaires et les molaires au sein du groupe « Noisettes (30 items) » tandis qu'elles sont plus élevées sur les prémolaires que sur les molaires pour les trois autres groupes (Figure 3.3).

Ce sont particulièrement les porcs nourris avec 30 % de grains d'orge qui se distinguent des trois autres groupes. Ils présentent notamment des prémolaires supérieures qui conservent des valeurs de pente, de relief (RFI), de courbure (DNE) et de complexité (OPCR) relativement importantes par rapport aux autres groupes (Figure 3.3). Ils sont ainsi significativement différents des trois autres groupes sur ces quatre paramètres ( $p < 0,03$  ; Tableau 3.6), et en particulier des porcs nourris avec des noisettes entières ( $p < 0,002$  ; Tableau 3.6). En revanche, sur l'ARC, le groupe « Orge (30 %) » présente des valeurs similaires au groupe « Noisettes (30 items) », plus faibles que pour les deux autres groupes (Figure 3.3), et diffère significativement du groupe « Maïs (20 %) » ( $p < 0,02$  ; Tableau 3.6). L'ARC reste globalement plus élevé sur les prémolaires que sur les molaires au sein de ce groupe, ce qui n'est pas le cas suite à la consommation de noisettes (Figure 3.3).



**Figure 3.3.** Diagrammes en boîtes des paramètres topographiques calculés sur les dernières prémolaires déciduales supérieures (dP4, trait plein) et sur les premières molaires supérieures (M1, trait pointillé) des porcs nourris avec de la farine de céréales uniquement (Contrôles, en bleu), 70 % de farine et 30% de grains d’orge (Orge), 60 % de farine et 20 % de grains de maïs (+ 20 % de farine de maïs) (Maïs, en jaune) et 100 % de farine et 30 noisettes entières par jour (Noisettes, en rouge). Paramètres : pente, indice de relief (RFI), tranchant (ARC), courbure (DNE), complexité (OPCR).



**Figure 3.4.** Diagrammes en boîtes des paramètres topographiques calculés sur les dernières prémolaires déciduales inférieures (dP4, trait plein) et sur les premières molaires inférieures (M1, trait pointillé) des porcs nourris avec de la farine de céréales uniquement (Contrôles, en bleu), 70 % de farine et 30% de grains d'orge (Orge), 60 % de farine et 20 % de grains de maïs (+ 20 % de farine de maïs) (Maïs, en jaune) et 100 % de farine et 30 noisettes entières par jour (Noisettes, en rouge). Paramètres : pente, indice de relief (RFI), tranchant (ARC), courbure (DNE), complexité (OPCR).

**Tableau 3.3.** Résultats des ANOVAs sur les paramètres topographiques calculés sur les dernières prémolaires déciduales supérieures : pente, indice de relief (RFI), tranchant (ARC), courbure (DNE) et complexité (OPCR).

<b>dP<sup>4</sup></b>		d.l.	Somme des carrés	Carré moyen	F	P
<b>Pente</b>	Effet	3	94,29	31,43	8,94	<b>1,78e-3</b>
	Résidus	13	45,73	3,52		
<b>RFI</b>	Effet	3	0,18	0,06	11,92	<b>4,93e-4</b>
	Résidus	13	0,07	0,01		
<b>ARC</b>	Effet	3	0,10	0,03	7,86	<b>3,03e-3</b>
	Résidus	13	0,06	0,00		
<b>DNE</b>	Effet	3	1006492	335497	14,08	<b>2,23e-4</b>
	Résidus	13	309764	23828		
<b>OPCR</b>	Effet	3	12937	4312	9,26	<b>1,53e-3</b>
	Résidus	13	6052	466		

**Tableau 3.4.** Résultats des ANOVAs sur les paramètres topographiques calculés sur les dernières prémolaires déciduales inférieures : pente, indice de relief (RFI), tranchant (ARC), courbure (DNE) et complexité (OPCR).

<b>dP<sub>4</sub></b>		d.l.	Somme des carrés	Carré moyen	F	P
Pente	Effet	3	44,03	14,68	0,70	0,57
	Résidus	12	252,72	21,06		
RFI	Effet	3	0,08	0,03	0,54	0,66
	Résidus	12	0,58	0,05		
ARC	Effet	3	0,08	0,03	3,30	0,06
	Résidus	12	0,10	0,01		
DNE	Effet	3	157066	52355	0,67	0,59
	Résidus	12	940437	78370		
OPCR	Effet	3	1102	367,4	0,36	0,78
	Résidus	12	12108	1009,0		

**Tableau 3.5.** Résultats des ANOVAs sur les paramètres topographiques calculés sur les dernières prémolaires déciduales inférieures et supérieures combinées: pente, indice de relief (RFI), tranchant (ARC), courbure (DNE) et complexité (OPCR).

<b>dP<sup>4</sup> + dP<sub>4</sub></b>		d.l.	Somme des carrés	Carré moyen	F	P
Pente	Effet	3	10,0	3,33	0,23	0,88
	Résidus	29	428,4	14,77		
RFI	Effet	3	0,06	0,02	0,6	0,62
	Résidus	29	0,92	0,03		
ARC	Effet	3	0,04	0,01	0,35	0,79
	Résidus	29	1,17	0,04		
DNE	Effet	3	333857	111286	1,14	0,35
	Résidus	29	2832037	97656		
OPCR	Effet	3	9192	3064	2,60	0,07
	Résidus	29	34227	1180		

**Tableau 3.6.** Résultats des tests de comparaisons multiples suite aux ANOVAs significatives sur les paramètres topographiques calculés sur les dernières prémolaires déciduales inférieures : pente, indice de relief (RFI), tranchant (ARC), courbure (DNE) et complexité (OPCR). Niveaux de significativité : \* < 0,05, \*\* < 0,01, \*\*\* < 0,001.

<b>dP<sup>4</sup></b>	Contrôles	Orge (30 %)	Maïs (20 %)	Noisettes (30 items)
Contrôles		Pente*, RFI**, DNE**, OPCR**		ARC*
Orge (30 %)	Pente**, RFI**, ARC*, DNE***, OPCR**		Pente*, RFI**, ARC*, DNE**, OPCR**	Pente**, RFI***, DNE***, OPCR**
Maïs (20 %)		Pente**, RFI**, ARC**, DNE***, OPCR**		ARC**
Noisettes (30 items)	ARC*	Pente***, RFI***, DNE***, OPCR***	ARC**	

La consommation de petites graines, qui constituent un bol alimentaire dense, a ici généré une méso-usure caractéristique, plus complexe et constituée de davantage de reliefs que la consommation de graines plus grosses ou de farine uniquement. Les grains d'orge sont des graines relativement dures et coriaces ou rigides, riches en silice tandis que les grains de maïs sont ici pauvres en silice, peu durs et peu rigides (Figure 3.1). Il a donc probablement été nécessaire de broyer davantage les grains d'orge

avant de les ingérer, impliquant donc une diversité de mouvements dorso-ventraux et transverses pour les réduire (i.e. les phases I et II du cycle masticateur ; Kinzey, 1992 ; voir également Ledogar et al., 2013 sur des dents non-usées de primates granivores). À l'inverse, on peut s'attendre à ce que la mastication des grains de maïs ou de noisettes (plus durs mais probablement plus facile à fragmenter que les grains d'orge) ait nécessité moins de mouvements transverses que de mouvements dorso-ventraux, reflétant une composante de broyage à proprement parler plus réduite. L'ensemble de ces facteurs pourrait non seulement expliquer les valeurs plus élevées de pente et de relief sur les prémolaires suite à la consommation de grains d'orge, mais pourrait également expliquer les valeurs plus élevées de complexité. En effet, la consommation de maïs et de noisettes, plus gros, a pu générer une abrasion plus prononcée des différents outils dentaires (tels que les crénulations) à la surface des dents. D'une façon générale, ces résultats semblent être davantage liés à la taille (ou la densité) des graines consommées qu'à leur dureté. Cela n'explique pas les similitudes entre les porcs nourris uniquement avec de la farine et ceux nourris avec du maïs ou des noisettes. Néanmoins, on peut supposer que la mastication de la farine – non finement broyée – était également principalement caractérisée par des mouvements dorso-ventraux et peu de broyage à proprement parler (i.e. broyage à distinguer de l'écrasement, voir chapitre 1), contrairement à la mastication des grains d'orge.

La diminution globale de la pente et du relief entre les prémolaires usées et les molaires très peu usées était attendue (Ungar & Williamson, 2000; Pampush, Spradley, et al., 2016, 2018; Li et al., 2020). En revanche, la diminution globale des paramètres liés au tranchant, à la courbure et à la complexité des surfaces est surprenante. Nous nous attendions en effet à ce que la complexité des surfaces augmente avec l'usure dentaire, reflétant ainsi une plus grande efficacité des dents usées pour mastiquer les aliments. En effet, les récents travaux ayant étudié les changements de topographie avec l'usure dentaire montrent plutôt une augmentation de ces paramètres (Pampush, Spradley, et al., 2016; Pampush et al., 2018; Li et al., 2020), mais la relation entre la complexité et l'usure dentaire reste à éclaircir (Pampush et al., 2018 ; voir également chapitre 4).

À notre connaissance, aucune étude s'est jusqu'à présent particulièrement intéressée à l'impact de la consommation de graines sur les changements de topographie dentaire. Notre étude basée sur des

porcs en expérimentation contrôlée – qui présentent donc des morphologies et des degrés d'usure similaires, et qui diffèrent uniquement par la composition de leur régime alimentaire – apporte des éléments pour mieux comprendre le comportement de ces paramètres topographiques au fur et à mesure de l'usure de la dent et en fonction du type d'aliment consommé. Ces résultats sont préliminaires et ouvrent des perspectives pour de futures études. En particulier, il est crucial de pouvoir intégrer des dents présentant des degrés d'usure variables dans nos échantillons lorsque l'on travaille sur des spécimens fossiles (Ungar & Williamson, 2000). Explorer la relation entre ces paramètres topographiques et le degré d'usure dentaire, ceci en fonction du régime alimentaire, est donc nécessaire (Ungar & M'Kirera, 2003). Plusieurs études s'y sont intéressées ces dernières années (Ungar & M'Kirera, 2003; Bunn & Ungar, 2009; Venkataraman et al., 2014; Pampush, Spradley, et al., 2016; Pampush et al., 2018; Yamashita et al., 2016; Renaud & Ledevin, 2017; Renaud et al., 2018; Li et al., 2020; Rannikko et al., 2020) et de telles études expérimentales contribuent à répondre à ces questionnements (voir chapitre 4).



### 3.4. Analyse de la morphologie mandibulaire

Évaluation expérimentale de la relation entre le régime alimentaire et la morphologie mandibulaire : nouvelles perspectives pour les reconstitutions alimentaires des premiers hominines

*Experimental assessment of the relationship between diet and mandibular morphology: new insights for the paleodietary reconstructions of early hominins*

**Auteurs :** Dimitri Neaux, Margot Louail, Stéphane Ferchaud, Jérôme Surault, Gildas Merceron

Accepté pour publication le 29/01/2022 dans *The Anatomical Record* (DOI: 10.1002/ar.24895)

Résumé en français :

Les habitudes alimentaires exercent des pressions de sélection sur les structures anatomiques des animaux, et peuvent entraîner des adaptations morphologiques importantes. La mandibule (la mâchoire inférieure) est l'une des principales structures impliquées dans la mastication. Pourtant, les relations entre la mandibule et le régime alimentaire sont encore peu comprises, ce qui soulève des questions pour les reconstitutions alimentaires des hominines fossiles notamment. Ainsi la morphologie robuste du genre *Paranthropus* a été reliée tantôt à la consommation d'aliments particulièrement durs (tels que des noix) tantôt à des aliments de taille réduite (notamment des petites graines) nécessitant une mastication puissante et répétée.

Afin d'évaluer l'impact de la dureté et de la taille des aliments sur la morphologie de la mandibule, nous avons utilisé un modèle expérimental basé sur le porc domestique, un mammifère omnivore qui présente une denture bunodonte et des mouvements masticateurs similaires à ceux des hominidés. Nous avons testé l'hypothèse selon laquelle la consommation de différentes graines génère des morphologies mandibulaires significativement différentes malgré un régime alimentaire globalement similaire. Des essais en alimentation contrôlée ont été menés sur quatre groupes de porcs, tous nourris avec des farines de céréales et de soja : le groupe contrôle (n = 6) n'a consommé que de la farine tandis que les quatre autres ont également reçu 10 noisettes (n = 6), 30 noisettes (n = 5), 30% de

graines d'orge (n = 5) ou 20% de grains de maïs (n = 6) par jour. Nous avons étudié les variations de la morphologie de la mandibule entre les groupes en utilisant la morphométrie géométrique tridimensionnelle sur la base de 10 points repères homologues et de 74 points repères semi-homologues.

Nos résultats montrent que la consommation d'une quantité importante de graines pendant une courte période modifie la morphologie mandibulaire des porcs. D'une façon générale, les porcs ayant consommé les petits grains d'orge et de maïs présentent des mandibules plus larges et des branches mandibulaires moins élevées que les porcs nourris avec des noisettes ou uniquement avec de la farine de céréales. Nos analyses suggèrent que ces différences de forme sont dues à la taille des graines, nécessitant une force de morsure élevée et répétée, plutôt qu'à leur dureté. Cette étude soutient les hypothèses précédentes selon lesquelles la morphologie robuste du genre *Paranthropus* n'est pas nécessairement une spécialisation vers un régime alimentaire à base d'objets durs. Ces résultats ouvrent ainsi de nouvelles perspectives concernant l'utilisation de la morphologie mandibulaire comme indicateur alimentaire, en complément des textures de micro-usure dentaire et des analyses biogéochimiques.

**Experimental assessment of the relationship between diet and mandibular morphology using a pig model: new insights for paleodietary reconstructions**

Dimitri Neaux<sup>1,2\*</sup>, Margot Louail<sup>2</sup>, Stéphane Ferchaud<sup>3</sup>, Jérôme Surault<sup>2</sup>, Gildas Merceron<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Archéozoologie, Archéobotanique : Sociétés, Pratiques et Environnements, UMR 7209, Muséum national d'Histoire naturelle CNRS, Paris, France

<sup>2</sup> Laboratoire PALEVOPRIM, UMR 7262 CNRS, Université de Poitiers, Poitiers, France

<sup>3</sup> GenESI, UE 1372, INRAE, Rouillé, France

ORCID numbers:

Dimitri Neaux: 0000-0001-9465-220X

Margot Louail: 0000-0002-9927-4508

Jérôme Surault: 0000-0002-4939-0746

Gildas Merceron: 0000-0001-5777-7126

\*Corresponding author: Dimitri Neaux, [dimitrineaux@gmail.com](mailto:dimitrineaux@gmail.com)

Archéozoologie, Archéobotanique : Sociétés, Pratiques et Environnements, UMR 7209, Muséum national d'Histoire naturelle CNRS, CP 56-57 rue Cuvier 75005 Paris, France

**Abstract**

Dietary habits exert significant selective pressures on anatomical structures in animals, leading to substantial morphological adaptations. Yet, the relationships between the mandible and diet are still unclear, raising issues for paleodietary reconstructions notably. To assess the impact of food hardness and size on morphological structures, we used an experimental baseline using a model based on the domestic pig, an omnivorous mammal with bunodont, thick-enameled dentition, and chewing movements similar to hominids. We hypothesized that the consumption of different types of seeds would result in substantial differences in the morphology of the mandible despite similar overall diets. The experiment was conducted on four groups of juvenile pigs fed with mixed cereal and soy flours. The control group received only flours. We supplemented the four others with either 10 hazelnuts, 30 hazelnuts, 30% barley seeds or 20% corn kernels per day. We investigated the shape differences between the controlled-fed groups using three-dimensional geometric morphometrics. Our results provide strong evidence that the supplemental consumption of a significant amount of seeds for a short period (95 days) substantially modify the mandibular morphology of pigs. Our analyses suggest that this shape differentiation is due to the size of the seeds, requiring high and repeated bite force, rather than their hardness. These results provide new perspectives for the use of mandibular morphology as a proxy in paleodietary reconstructions complementing dental microwear textures analyses.

Keywords: mandible, experimental study, paleodiet, durophagy, geometric morphometrics

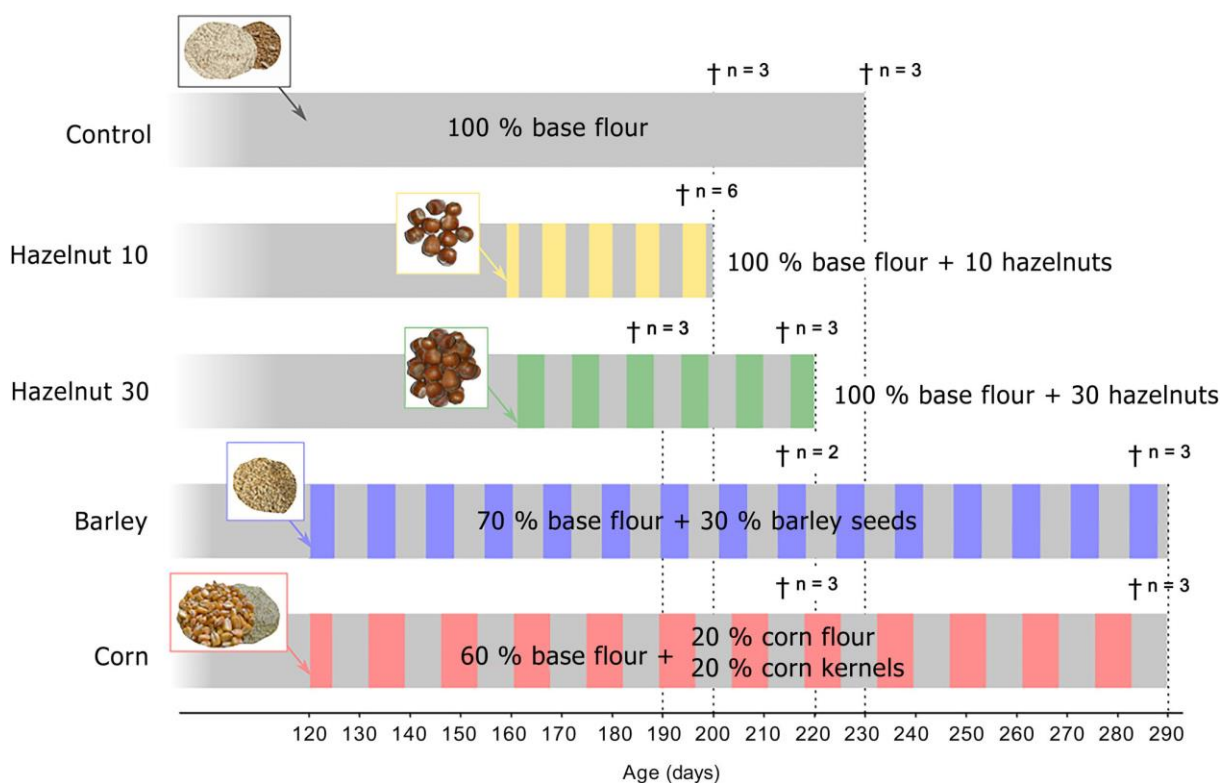
## 1. Introduction

Dietary habits can exert significant selective pressures on anatomical structures in animals, leading to substantial morphological adaptations (Anapol & Lee, 1994; Kinzey, 1992; Smith et al., 2015). The mandible is one of the main bones involved in masticatory functions and several studies established a link between mandibular shape and diet in extant and extinct taxa, notably in primates (Daegling, 1992; Taylor, 2006; Wroe et al., 2010). In contrast, other analyses established no straightforward relationship between dietary categories and the morphology of the mandible (Arbour et al., 2019, Meloro et al., 2015; Raia et al., 2010; Tamagnini et al., 2021; Turnbull, 1970, Zelditch et al., 2017) underlining the absence of a clear link between the type of food and the shape of the masticatory apparatus. This lack of a clear relationship can be explained as dietary habits and adaptations to certain types of food are not equivalent. Indeed, mandibular morphology represents the potential diet of an animal (i.e. what it is capable of eating) rather than its actual diet (Gailer et al., 2016; Tütken et al., 2013, van Casteren et al., 2019). Several studies showed indeed that there is no clear relationship between the food items eaten by a given taxa and the trophic morphology for which it appears adapted (Grine & Daegling, 2017; Lambert et al., 2004; Norconk & Veres, 2011). This phenomenon, known as “Liem’s Paradox” (Liem, 1980) is a major issue for paleodietary reconstructions based on mandibular morphology. For instance, in numerous early hominins, a robust mandible with thick-enameled and bunodont cheek teeth has been traditionally considered as reflecting durophagy. The diet of the genus *Paranthropus* in particular was thought to consist primarily of hard foods (e.g. nuts and seeds; Rak, 1978; Robinson, 1954; Ward & Molnar, 1980). This interpretation based in part on mandibular morphology led to the view that *Paranthropus* fed specifically on hard-objects. Yet, later works focusing on the biogeochemical composition of enamel and the texture of dental microwear challenged this hypothesis. The robust condition has been associated with an adaptation to abrasive/fibrous foods for the eastern African *P. boisei* (Cerling et al., 2011; Scott et al., 2012; Ungar et al., 2008) and to the occasional consumption of hard items as fallback foods (Marshall et al., 2009)

for the southern African *P. robustus* (Peterson et al., 2018; Scott et al., 2005; Ungar & Sponheimer, 2011). Fallback foods have been described as resources specifically consumed during food scarcity periods when easier- to-process items are unavailable (Marshall et al., 2009). They are generally mechanically challenging and have been recognized as potential selective drivers of trophic morphologies (Potts, 2004; Robinson and Wilson, 1998).

Overall, the relationship between diet and mandibular shape is poorly defined (Ross & Iriarte-Diaz, 2014; Ross et al., 2012). Whether mandible shape changes can be associated with differences in type of foods, and specifically in food hardness, therefore remain to be clarified. Previous experimental studies focusing on controlled-fed rodents and lagomorphs associated several mandibular shape changes with the consumption of hard food (e.g. extension of the coronoid and angular processes, reduction of the corpus length, and increase of the width between the dental arches; Anderson et al., 2014; Beecher & Corruccini, 1981; Ödman et al., 2008). Also, prior studies underline the great phenotypic plasticity of the mandible as it modelled throughout life to resist mechanical changes in the environment (Brassard et al., 2020; Fabre et al. 2018, Frost et al., 2001). Among these plastic changes, several studies demonstrated that food mechanical properties are among the major cause of cortical bone remodelling (Bouvier and Hylander 1981; Lieberman et al. 2004; Scott et al. 2014; Ravosa et al. 2015). Here, to explore the link between diet and mandibular shape variations, we also used an experimental approach. We investigate mandibular changes related to diet on 28 controlled-fed domestic pigs (*Sus scrofa*) deciphering the role that phenotypic plasticity plays in the interpretation of shape variations in this context, focusing on seed consumption. This study allows avoiding the limitations associated with other animal models, particularly with respect to the specifics of their food oral processing. Indeed, contrary to rodents and lagomorphs, pigs are omnivorous mammals with bunodont, thick- enameled dentition morphologically closer to what is observed in hominids. Chewing movements are also broadly, although not exactly, similar between pigs and hominids (Herring, 1976; Menegaz et al., 2015). In addition, the size of the seeds used in our study (e.g. hazelnuts) is comparable to the size

of the seeds that hominins can process, which is a significant improvement over previous studies. Finally, seeds have been hypothesized as important sources of food for early hominins (Rak, 1978), although dental microwear evidence suggests otherwise (Cerling et al., 2011; Peterson et al., 2018; Ungar et al., 2008). Focusing on one species, and therefore on intraspecific variations, this experiment will avoid the confounding factors associated with phylogeny and “Liem’s Paradox”, clarifying the connections between mandibular shape and food properties. We hypothesized that the consumption of various types of seeds leads to significant differences in the morphology of the mandible despite similar overall diets. More specifically, as it has been shown in experimental studies in rodents and lagomorphs (Anderson et al., 2014; Beecher & Corruccini, 1981; Ödman et al., 2008), we expect that the specimens fed with the hardest seeds will significantly differ from the control population.



**Figure 1.** Representation of the controlled-feeding experiment on domestic pigs (*Sus scrofa*).

We carried out a 4-day period of adaptation to the new diet, that is not represented on the

figure, before the dietary switch. Each time point specified by † indicates the age and number of pigs slaughtered. Modified after Louail et al. (2021)

## 2. Material and methods

### 2.1. Experimental design

The controlled-food experiments were carried out at the experimental unit UE1372 GenESI (Pig Innovative Breeding Experimental Facility, France; DOI: 10.15454/1.5572415481185847E12) of the Institut National de Recherche pour l'Agriculture, l'Alimentation et l'Environnement (INRAE). Experimentations were conducted on pigs (large-white cross breed Piétrain), designed by G.M. and S.F. (agreement number: APAFiS 155/2015012117162897, Ministère de l'Enseignement Supérieur, de la Recherche et de l'Innovation), and have been described thoroughly previously (Louail et al., 2021). We considered 28 juvenile pigs (i.e. mandibular M2 fully erupted but M3 not visible for the oldest specimens) fed with five different diets ad libitum (Fig. 1, Supplementary data 1). Pigs were weaned at about 28 days old and were raised on concrete floors. Each animal had access to an individual trough except for the 'hazelnut 30' group having collective troughs. All pigs were kept together in groups of five to six pigs according to their diet. Before they were given their dedicated diets, they were all fed daily with a dry base diet (manufactured by ALICOOP) composed of 90% of wheat (*Triticum* ssp.), barley (*Hordeum vulgare*), and triticale (*X Triticosecale*) flour, and 10% of soybean (*Glycine max*) flour. This period lasted at least 48 days. The 'control' group (n = 6) was then fed exclusively with the same base diet described above for at least another 30 days before death. This base diet, composed of ground cereal and soy seeds, is expected to have little impact on mandibular shape and represents a baseline for comparing dietary signals among the experimental groups. The four other groups then received seeds of different size and hardness (Fig. 1, Supplementary data 1) in addition to the base diet. A 4-day period of adaptation to the new diet (with a progressive intake of



seeds) was carried out on these four groups just before the dietary switch. The hazelnut groups were fed with the same amount of flours than the control group and received respectively 10 ('hazelnut 10' group; n = 6) and 30 ('hazelnut 30' group; n = 5) hazelnuts in shell (*Corylus avellana*; endosperm and shell used but leafy involucre removed) per pig each day for around 30 days before slaughter. The 'corn' group (n = 6) was fed with 60% of the base diet and 20% of corn (*Zea mays*) flour, supplemented with 20% (as dry matter weight) of corn kernels. The barley group (n = 5) was fed with 30% of barley seeds and 70% of the base diet. The 'corn' and 'barley' groups received their dedicated diet for at least another 95 days before death. Each group was approximately sex-balanced (Supplementary data 1). None of the pigs lost weight during the experiments. As planned by the experimental unit, pigs were slaughtered from six and a half months to nine and a half months old when they reached their target weight (about 150–200 kg; females slaughtered a month after males) and were all sold for meat. Pig skulls were then boiled for 4 h in water to remove the flesh, and dried in an oven for 24 h at 40°C.

## 2.2. Data acquisition and analyses

We scanned the mandibles with a surface laser scanner (Artec Space Spider) and we reconstructed them using the Artec Studio 15 software to create three-dimensional (3D) digital model. We used 10 homologous landmarks and 72 semilandmarks placed on the 3D surfaces to describe the morphology. We digitized the anatomical landmarks and semilandmarks using IDAV Landmark v3.0 software (Wiley et al., 2005). The upper part of the ramus (i.e. the head and neck regions) was sawed during the preparation of most of the specimens. Therefore, we adapted previously published landmark definition protocols (Neaux et al., 2021a; Neaux et al., 2020), removing the landmarks from this area (Supplementary data 2). All the analyses were performed in the R environment (R Core Team, 2019). We removed variation related to their initial arbitrary position along the curves by sliding semilandmarks along the tangent of the curves, minimizing bending energy (Gunz & Mitteroecker, 2013). We aligned coordinates using

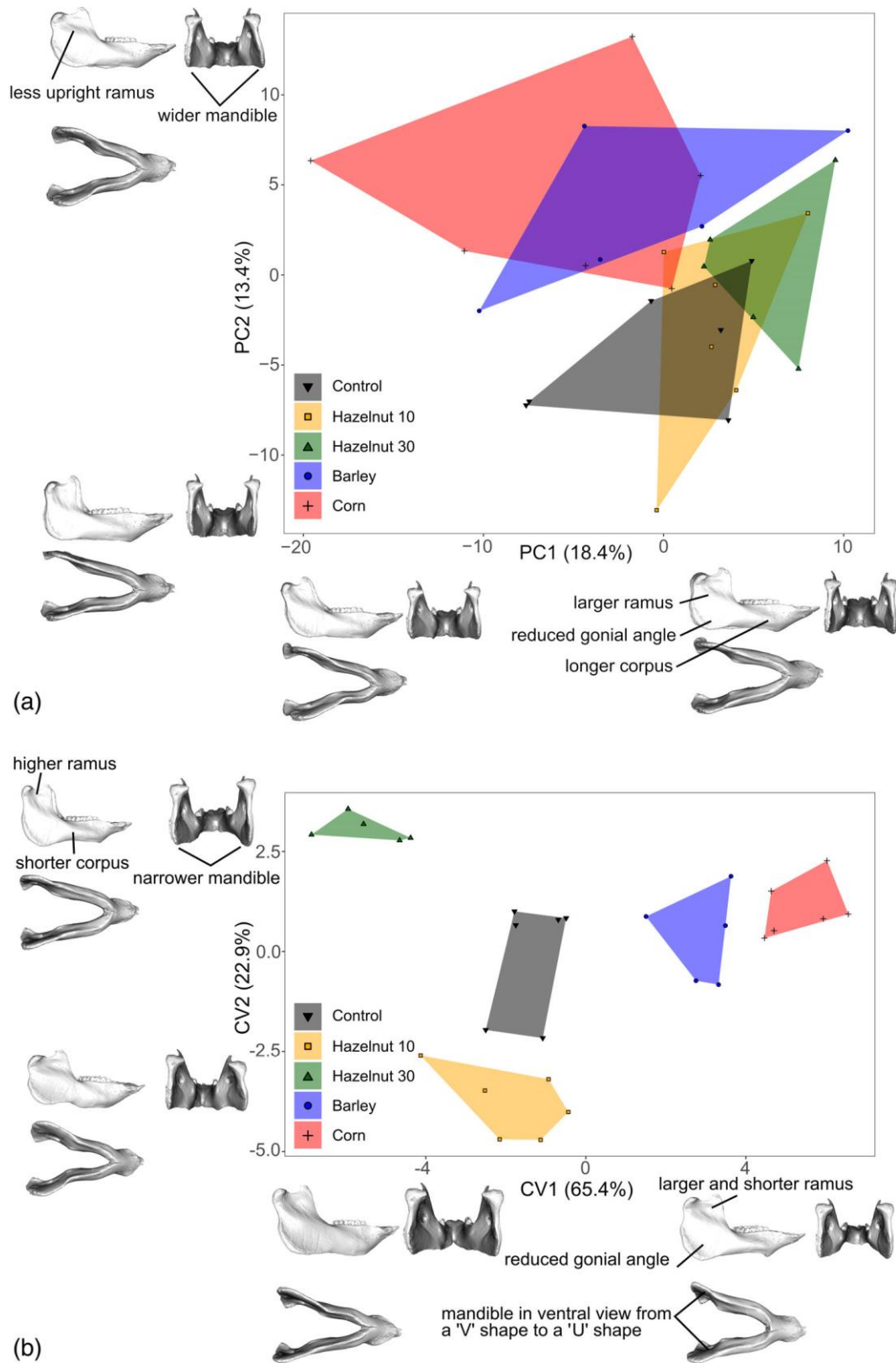
a generalized Procrustes superimposition (Rohlf & Slice, 1990), implemented in the `procSym` function of the package 'Morpho' (Schlager & Jefferis, 2020) to obtain a new set of shape variables (Procrustes coordinates) and the centroid size.

We visualized the multivariate ordination of the aligned specimen by performing a Principal Component Analysis (PCA) on the Procrustes coordinates. We visualized the shape differentiation between the studied groups with a Canonical Variate Analysis (CVA), computed on a reduced dataset after the PCA (i.e. PCA scores accounting for 95% of the variance) to avoid the dangers of over-fitting data caused by small sample size and a high number of variables (Kovarovic et al., 2011) following Evin et al. (2013). We computed shape deformations for both PCA and CVA warping the surface of one of the pig specimens at +3 and -3 standard deviations of the principal components (PC) and linear discriminants (LD) using `tps3d` ('Morpho'). We evaluated the significance of shape differences between groups by performing a Procrustes ANOVA on aligned Procrustes coordinates using the `procD.lm` function of the package 'geomorph' (Adams et al., 2019). We tested the difference in centroid size between groups and visualized it with box plots. We also tested for the influence of life duration and weight at feeding change on shape and size. We investigated the allometric component of shape variation using a Procrustes ANOVA, with size computed as the logarithm of centroid size (Collyer et al., 2015). We also tested the difference between the allometric slopes of the 5 studied groups testing the interaction factor `size*group` with an ANCOVA.

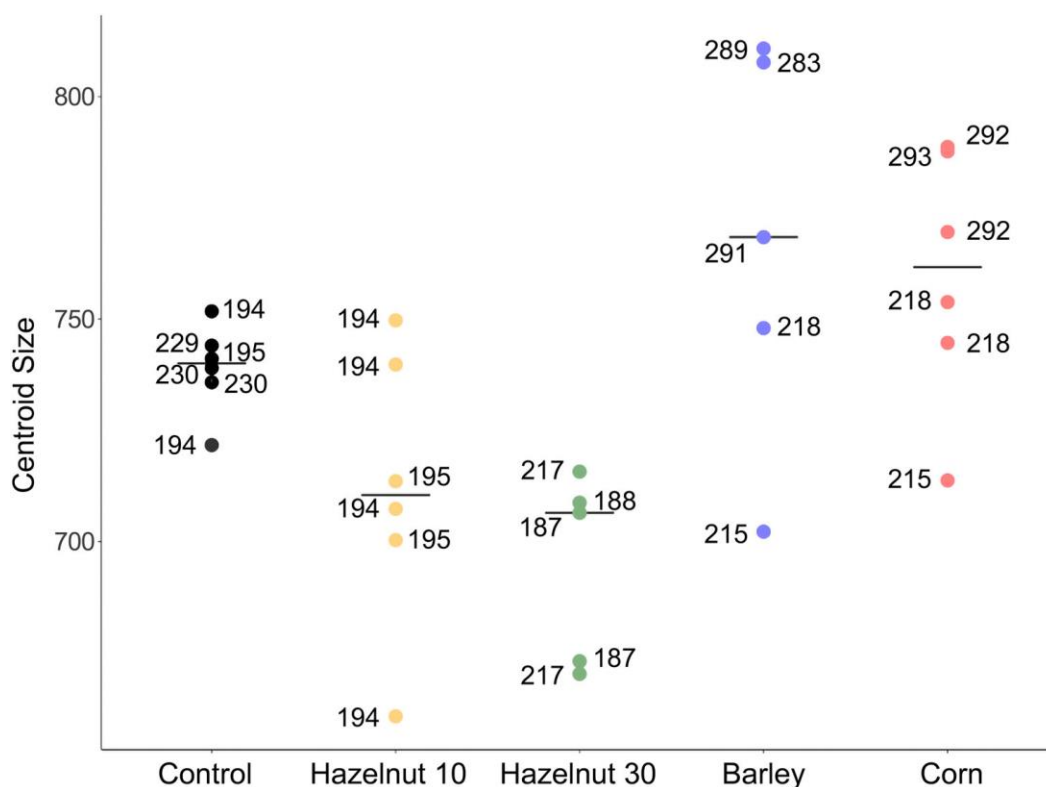
### 3. Results

In the PCA, PC1 and PC2 account respectively for 18.4% and 13.4% of the total variance (Fig. 2.a). The 'control', 'hazelnut 10', and 'hazelnut 30' groups are localized toward positive scores for PC1 and negative scores for PC2 while the 'barley' and 'corn' groups are mostly restrained to negative scores for PC1 and positive scores for PC2. Each following PC represents less than 10% of the total variance and are less informative (Supplementary data 3). The

mandibular shape changes toward positives scores along PC1 are expressed by three main traits: (1) a reduced gonial angle (i.e. the angle between the mandibular ramus and corpus), (2) an anteroposteriorly larger ramus, and (3) an anteroposteriorly longer corpus resulting in a longer symphysis region. The mandible shape changes along PC2 towards positive scores were characterized by (1) a superoinferiorly shorter, anteroposteriorly larger, and less upright ramus, (2) a global shape moving from a 'V shape' to a 'U shape' in dorsal view and, (3) a mediolaterally wider mandible especially in the lower part of the ramus. We performed the CVA on the first 18 PC of the PCA accounting for 95% of the variance. The CVA was strongly dominated by CV1, accounting for 65.4% of the total variance (Fig. 2.b). CV1 was driven by the strong divergence between the 'hazelnut 30' group towards negative scores and the 'corn' group towards positive scores. CV2 mainly separated the 'hazelnut 10' and 'hazelnut 30' groups. The shape changes along CV1 were expressed by three traits: (1) a reduction of the gonial angle, (2) an anteroposteriorly larger and superoinferiorly shorter ramus, and (3) a global shape moving from a 'V shape' to a 'U shape'. Shape changes along CV2 involved three main shifts: (1) a superoinferiorly higher ramus, (2) an anteroposteriorly shorter corpus and (3) a mediolaterally narrower mandible. We found significant differences in shape ( $F = 1.57$ ;  $R^2 = 0.21$ ;  $df: 4$ ;  $p = 0.02$ ) and in size ( $F = 5.96$ ;  $R^2 = 0.51$ ;  $df: 4$ ;  $p < 0.01$ ; Fig. 3) between the diet groups. Also, life duration does not influence significantly shape ( $F = 0.90$ ;  $R^2 = 0.03$ ;  $df: 1$ ;  $p = 0.484$ ) but influence size ( $F = 39.75$ ;  $R^2 = 0.60$ ;  $df: 1$ ;  $p < 0.01$ ). In the same way, weight at feeding change does not influence significantly shape ( $F = 1.84$ ;  $R^2 = 0.66$ ;  $df: 1$ ;  $p = 0.06$ ) but influence size ( $F = 11.15$ ;  $R^2 = 0.30$ ;  $df: 1$ ;  $p < 0.01$ ). Allometry explains only 3.24% of the total variance of the shape variation in the mandible and is not significant ( $F = 0.91$ ;  $df: 1$ ;  $p = 0.49$ ). The allometric slopes did not differ between the studied groups ( $F = 0.79$ ;  $df: 4$ ;  $p = 0.78$ ).



**Figure 2.** (a) Principal component analysis in the PC1–PC2 shape space. (b) Canonical variate analysis (CVA) displaying discriminant axes CV1 and CV2. Shape changes are depicted in lateral, ventral and posterior views.



**Figure 3.** Centroid sizes. The dots are the values of centroid size for each specimen. The horizontal lines are the median. For each point, the corresponding number is the age at slaughter

#### 4. Discussion

Our results clearly suggest that the supplemental consumption of a significant amount of seeds for a short period influences substantially the mandibular morphology of pigs. Yet, the main difference observed is between the ‘barley’ and ‘corn’ groups on one hand and the hazelnuts and ‘control’ groups on the other hand. The rupture forces averaged by Louail et al. (2021) from the literature show that the seed hardness of barley (rupture force of 140.51 N; Jangi et al., 2011; Markowski et al., 2010) and corn (164.42 N; Kalkan et al., 2011; Tran et al., 1981) are lower than the hardness of hazelnut (331.26 N; Delprete & Sesana, 2014; Ercisli et al., 2011) and therefore cannot be considered as a sufficient factor to explain our results. Previous experimental studies in rodents and lagomorphs associated hard food feeding with an

extension of the angular processes, a reduction of the corpus length, and an increase of the width between the dental arches (Anderson et al., 2014; Beecher & Corruccini, 1981; Ödman et al., 2008). In our study, the increase of the gonial angle, corresponding anatomically to the angular process, and the reduction of the corpus length are associated with the hazelnuts and 'control' groups, while the increase of the width between the dental arches is associated with the 'barley' and 'corn' groups. This also indicates that food hardness may not be the main factor involved in mandibular shape changes. If the hardness of the food consumed can have a major impact on mandible shape (Anderson et al., 2014; Daegling, 1992; Marcé-Nogué et al., 2017), other factors, such as food geometric properties (e.g. size and flatness) and dietary abrasiveness, have to be considered to better assess the relationships between seed consumption and mandibular shape (Ross et al., 2012; Schulz et al., 2013). In this regard, it has been suggested that smaller particles of food resources (Lucas, 2004), as well as bolus containing large amounts of small resources (van Casteren et al., 2020), might require high and repeated bite force for oral processing. This assertion is in line with our results as barley and corn are smaller seeds and possess a higher density (i.e. number of seeds/kg; Louail et al., 2021) than hazelnut. In a controlled-food experiment on sheep (*Ovis aries*), Ramdarshan et al. (2016) also found a higher microwear complexity in smaller but softer seeds (barley), confirming the prominence of seed size over seed hardness in masticatory properties. The shape changes described toward the 'barley' and 'corn' groups are similarly in favor of a high and repeated bite force in these specimens as a reduced gonial angle and a more upright ramus have been previously associated with an increase in masticatory frequency and force in wild boar (*Sus scrofa*; Neaux et al., 2021a) and in humans (*Homo sapiens*; von Cramon-Taubadel, 2011; Sella-Tunis et al., 2018). The relationship between muscle activity, enlargement of attachment areas, and bone remodelling in response to stress loads is well documented, notably for masseter muscle inserted on the inferior part of the ramus, i.e. at the gonial angle of the mandible (Cornette et al. 2015; Dinu 2009; Wolff 1986). Previous experiments in wild boar evidences a clear relationship between chewing activity, increase of the masseter size, and the setting of a reduced gonial angle and a more upright ramus (Neaux

et al., 2021a; 2021b). Conversely, in humans suffering from myotonic dystrophy of the masticatory muscles a greater gonial angle was reported (Kiliaridis, Mejersjö, & Thilander, 1989).

This suggests that robust mandibles features, such as a reduction of the gonial angle and a more upright ramus, are not necessarily related to hard food but rather to an increase of chewing activity. Interestingly, these characteristics (reduced gonial angle and tall and upright ramus) are among the main features defining the robust morphology of *Paranthropus* (Rak and Hylander, 2008). In this sense, our experimental results in pigs are in line with previous studies on *Paranthropus* finding that the unique mandibular morphology of this taxa is not a specialization toward a hard-object diet as previously thought (Jolly, 1970; Kay, 1985; Robinson, 1954). Instead, *Paranthropus* mandibular shape is more likely an adaptation (1) to abrasive/fibrous foods (including small seeds) for *P. boisei* (Cerling et al., 2011; Scott et al., 2012; Ungar et al., 2008) or (2) to the occasional consumption of hard items as fallback foods for *P. robustus* (Peterson et al., 2018; Scott et al., 2005; Ungar & Sponheimer, 2011). More broadly, our study underlines the significant role of seeds, often considered as fallback foods, in modifying mandibular shape variations after a dietary shift of only few months, corresponding to the time period of a seasonal consumption of fallback foods (Marshall et al., 2009). It is in line with previous works stating that such items, generally mechanically challenging, are potential selective drivers of morphologies and that robust types could be due to the consumption of mechanically difficult foods during “fallback” episodes of resource stress (Scott et al., 2005; Ungar et al. 2012, Ungar and Daegling, 2013). This result contradicts a previous experimental study on the jaw of rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) finding a significant influence of challenging foods on mandibular structures when eaten year-round but not on short time periods (Scott et al., 2014). The fact that the stiffer food in this experiment was not seeds but hay and that the rabbit model is morphologically and in terms of diet more distant from hominids than the pig model may explain these differences. Our results based on intraspecific variations, also confirm the great plasticity of mandibular structures as we

observed significant shape differences (Renaud et al. 2009, Anderson et al. 2014, Kamaluddin et al., 2019). This corroborates recent experimental studies showing that the constraints of a captive anthropogenic environment leave rapidly an anatomical imprint on the mandible shape of wild boar beyond the phenotypic variation range observed in their natural habitat (Neaux et al., 2021a; Neaux et al., 2021b). This role of phenotypic plasticity as an important source of variation for natural selection may therefore explain the morphological variations observed among species at the interspecific level.

A limitation of our study is the differences in feeding and dietary switch durations between the studied groups. Yet, the effect of allometry between groups is non-significant and the life duration as well as the weight at dietary switch does not significantly influence shape data. Furthermore, the youngest specimens from the 'barley' and 'corn' groups are not the closest to the hazelnuts and 'control' groups (Supplementary data 4). This suggests that the feeding and dietary switch duration differences do not affect meaningfully the obtained results. Our controlled-food experiment is not directly comparable to data from wild extant or extinct groups as controlled diets in experimental settings are much less diverse than diets in the wild (e.g. Schley & Roper, 2003). Yet, it seems to show that mandibular morphological changes potentially associated with high bite force are not necessarily associated with high level of seed hardness. To insure this assertion and confirm our results, direct evidences such as chewing counts, bite force or strain gauge measurements should be considered in future experimental analyses. In addition, the differences in the amount of seeds added to base flour can be another factor influencing our results as a larger amount of seeds may require a more repetitive oral processing. Therefore, it is not clear whether the hazelnut groups are similar to the control group because they are large seeds or because we did not consider enough seeds. Seed size may indeed not be the only factor influencing mandibular shape and the amount of seeds in the diet (i.e. number of seeds/kg) may also be another factor explaining the observed changes. If the amount of consumed seeds really influences mandibular morphology, future studies should consider including a greater amount of hard objects to test why the amount of seeds



impact mandibular shape and whether the amount tested in this study (30 hazelnuts) is enough to be comparable to durophagous diets.

A recent dental microwear texture analysis (DMTA) on the same specimens (except the 'hazelnut 30' group) found slightly different results as it describes (1) significant differences between the three groups of seed-eaters (i.e. 'hazelnut 10', 'barley', and 'corn' groups) and (2) an overlap of the control group with both the 'hazelnut 10' and 'corn' groups (Louail et al., 2021). This difference between DMTA and mandibular shape comparisons is understandable as both proxies have different type of physical relationships with the food items (direct vs. indirect) and record different time scales (Davis & Pineda-Munoz, 2016). Both methodologies underline the difficulty to detect occasional hard object feeding as in both case hazelnuts and control groups are overlapping underlining the need for new approaches to detect durophagous diets. Conversely, both methods prove able to distinguish soft but tough seeds such as barley from the control groups. These slightly different results pointing toward similar conclusions underline the interest of mandibular morphology studies in addition to DMTA. The latter remains one of the more accurate proxies for dietary reconstructions but the study of mandibular shape changes may help to support DMTA results at a higher anatomical scale, especially for paleontological studies where there is no prior knowledge of dietary groups. These results underline the necessity for more comprehensive studies including both dental microwear texture and mandibular shape analyses for a more complete comprehension of the dietary habits of extant and extinct taxa.

## **5. Conclusion**

Our results provide strong evidence that the supplemental consumption of a significant amount of seeds for a short period influences substantially the mandibular morphology of pigs, confirming the very plastic nature of the mandible (Neaux et al., 2021a). Our analyses suggest that this shape differentiation is due to the size of the seeds rather than their hardness. This

supports previous assertions that food resources of smaller particle size require enhanced bite force for oral processing (Lucas, 2004). Mandibular morphological changes associated with high and repeated bite force are therefore not necessarily associated with significant seed hardness. Our results on mandibular morphology are slightly different from the findings of a recent DMTA on the same specimens (Louail et al., 2021) underlining the interest of combining different proxies (e.g. mandibular morphology, dental microwear texture, gross toothwear, enamel biogeochemical composition) in future studies for a more comprehensive assessment of the diet of extant taxa as well as paleodietary reconstructions.

### **Acknowledgments**

The authors thank R. Marquet, notably for preparing pigs' mandibles after slaughter and the staff from the GenESI experimental unit. This study was funded by the ANR project Diet-Scratches (ANR-17-CE27-0002-02, PIs: G. Merceron and S. Ferchaud; French Agency for Research), the ALIHOM project (project n°210389, Nouvelle-Aquitaine region, France, PI: G. Merceron) and the Ministère de l'Enseignement supérieur, de la Recherche et de l'Innovation (France). D. Neaux was funded by the ANR project Domexp (ANR-13-JSH3-0003-01, PI: T. Cucchi), the programme Emergence (SU-19-3-EMRG-02, PI: T. Cucchi), and the LabEx ANR-10-LABX-0003-BCDiv, in the programme 'Investissements d'avenir' (ANR-11-IDEX-0004-02). The authors thank J.-R. Boisserie, A. Francisco, F. Guy, J. E. Martin, A. Souron and K. Uno for discussion regarding the project Diet-Scratches, as well as G. Reynaud and L. Painault (PALEVOPRIM, Poitiers, France) for administrative guidance. We thank two anonymous reviewers for their valuable comments on an earlier draft of this work.

### **Data accessibility statement**

All the codes and data necessary to reproduce this work are freely available at:  
<https://doi.org/10.5281/zenodo.5549914>

## References

- Adams, D. C., Collyer, M., & Kaliontzopoulou, A. (2019). geomorph: Geometric morphometric analyses of 2D/3D landmark data (Version 3.1.2).
- Anapol, F., & Lee, S. (1994). Morphological adaptation to diet in platyrrhine primates. *American Journal of Physical Anthropology*, 94, 239–261.
- Anderson, P. S., Renaud, S., & Rayfield, E. J. (2014). Adaptive plasticity in the mouse mandible. *BMC Evolutionary Biology*, 14(1), 85.
- Arbour, J. H., Curtis, A. A., & Santana, S. E. (2019). Signatures of echolocation and dietary ecology in the adaptive evolution of skull shape in bats. *Nature Communications*, 10(1), 2036.
- Beecher, R. M., & Corruccini, R. S. (1981). Effects of dietary consistency on craniofacial and occlusal development in the rat. *The Angle Orthodontist*, 51(1), 61–69.
- Brassard, C., Merlin, M., Monchâtre-Leroy, E., Guintard, C., Barrat, B., Callou, C., Cornette, R., & Herrel, A. (2020). How does masticatory muscle architecture covary with mandibular shape in domestic dogs? *Evolutionary Biology*, 47(2), 133–151.
- Bouvier, M., & Hylander, W. L. (1981). Effect of bone strain on cortical bone structure in macaques (*Macaca mulatta*). *Journal of Morphology*, 167(1), 1–12.
- Cerling, T. E., Mbuja, E., Kirera, F. M., Manthi, F. K., Grine, F. E., Leakey, M. G., ... Uno, K. T. (2011). Diet of *Paranthropus boisei* in the early Pleistocene of East Africa. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(23), 9337–9341.
- Collyer, M. L., Sekora, D. J., & Adams, D. C. (2015). A method for analysis of phenotypic change for phenotypes described by high-dimensional data. *Heredity*, 115(4), 357–365.
- Cornette, R., Tresset, A., & Herrel, A. (2015). The shrew tamed by Wolff's law: Do functional constraints shape the skull through muscle and bone covariation? *Journal of Morphology*, 276(3), 301–309.

- Daegling, D. J. (1992). Mandibular morphology and diet in the genus *Cebus*. *International Journal of Primatology*, 13(5), 545–570
- Davis, M., & Pineda-Munoz, S. (2016). The temporal scale of diet and dietary proxies. *Ecology and Evolution*, 6(6), 1883–1897.
- Delprete, C., & Sesana, R. (2014). Mechanical characterization of kernel and shell of hazelnuts: Proposal of an experimental procedure. *Journal of Food Engineering*, 124, 28–34.
- Dinu, A. (2009). The action of the masticatory muscles and cranial changes in pigs as results of domestication. *Documenta Praehistorica*, 36, 207–218.
- Fabre, A.-C., Perry, J. M. G., Hartstone-Rose, A., Lowie, A., Boens, A., & Dumont, M. (2018). Do Muscles Constrain Skull Shape Evolution in Strepsirrhines? *The Anatomical Record*, 301(2), 291–310.
- Frost, H. M. (2001). From Wolff's law to the Utah paradigm: Insights about bone physiology and its clinical applications. *The Anatomical Record*, 262(4), 398–419.
- Ercisli, S., Ozturk, I., Kara, M., Kalkan, F., Seker, H., Duyar, O., & Erturk, Y. (2011). Physical properties of hazelnuts. *International Agrophysics*, 25(2), 115–121.
- Evin, A., Cucchi, T., Cardini, A., Strand Vidarsdottir, U., Larson, G., & Dobney, K. (2013). The long and winding road: Identifying pig domestication through molar size and shape. *Journal of Archaeological Science*, 40(1), 735–743.
- Gailer, J. P., Calandra, I., Schulz-Kornas, E., & Kaiser, T. M. (2016). Morphology is not destiny: discrepancy between form, function and dietary adaptation in bovid cheek teeth. *Journal of Mammalian Evolution*, 23(4), 369–383.
- Grine, F. E., & Daegling, D. J. (2017). Functional morphology, biomechanics and the retrodiction of early hominin diets. *Comptes Rendus Palevol*, 16(5), 613–631.
- Gunz, P., & Mitteroecker, P. (2013). Semilandmarks: A method for quantifying curves and surfaces. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*, 24(1), 103–109.

- Herring, S. W. (1976). The dynamics of mastication in pigs. *Archives of Oral Biology*, 21(8), 473–480.
- Jangi, A. N., Mortazavi, S. A., Tavakoli, M., Ghanbari, A., Tavakolipour, H., & Haghayegh, G. H. (2011). Comparison of mechanical and thermal properties between two varieties of barley (*Hordeum vulgare* L.) grains. *Australian Journal of Agricultural Engineering*, 2(5), 132–139.
- Jolly, C. J. (1970). The seed-eaters: A new model of hominid differentiation based on a baboon analogy. *Man*, 5(1), 5–26.
- Kalkan, F., Kara, M., Bastaban, S., & Turgut, N. (2011). Strength and frictional properties of popcorn kernel as affected by moisture content. *International Journal of Food Properties*, 14(6), 1197–1207.
- Kamaluddin, S.N., Tanaka, M., Wakamori, H., Nishimura, T. & Ito, T. (2019). Phenotypic plasticity in the mandibular morphology of Japanese macaques: captive-wild comparison. *Royal Society Open Science*, 10(7), 181382.
- Kay, R. F. (1985). Dental evidence for the diet of *Australopithecus*. *Annual Review of Anthropology*, 14, 315–341.
- Kiliaridis, S., Mejersjö, C., & Thilander, B. (1989). Muscle function and craniofacial morphology: A clinical study in patients with myotonic dystrophy. *European Journal of Orthodontics*, 11(2), 131–138.
- Kinzey, W. G. (1992). Dietary and dental adaptations in the Pitheciinae. *American Journal of Physical Anthropology*, 88(4), 499–514.
- Kovarovic, K., Aiello, L. C., Cardini, A., & Lockwood, C. A. (2011). Discriminant function analyses in archaeology: Are classification rates too good to be true? *Journal of Archaeological Science*, 38(11), 3006–3018.

- Lambert, J. E., Chapman, C. A., Wrangham, R. W., & Conklin-Brittain, N. L. (2004). Hardness of cercopithecine foods: Implications for the critical function of enamel thickness in exploiting fallback foods. *American Journal of Physical Anthropology*, 125(4), 363–368.
- Lieberman, D. E., Krovitz, G. E., Yates, F. W., Devlin, M., & St. Claire, M. (2004). Effects of food processing on masticatory strain and craniofacial growth in a retrognathic face. *Journal of Human Evolution*, 46(6), 655–677.
- Liem, K. F. (1980). Adaptive significance of intra- and interspecific differences in the feeding repertoires of cichlid fishes. *American Zoologist*, 20(1), 295–314.
- Louail, M., Ferchaud, S., Souron, A., Walker, A. E. C., & Merceron, G. (2021). Dental microwear textures differ in pigs with overall similar diets but fed with different seeds. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 572, 110415.
- Lucas, P. W. (2004). *Dental functional morphology: How teeth work*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Marcé-Nogué, J., Püschel, T. A., & Kaiser, T. M. (2017). A biomechanical approach to understand the ecomorphological relationship between primate mandibles and diet. *Scientific Reports*, 7(1), 8364.
- Markowski, M., Majewska, K., Kwiatkowski, D., Malkowski, M., & Burdylo, G. (2010). Selected geometric and mechanical properties of barley (*Hordeum vulgare* L.) grain. *International Journal of Food Properties*, 13(4), 890–903.
- Marshall, A. J., Boyko, C. M., Feilen, K. L., Boyko, R. H., & Leighton, M. (2009). Defining fallback foods and assessing their importance in primate ecology and evolution. *American Journal of Physical Anthropology*, 140(4), 603–614.
- Meloro, C., Cáceres, N. C., Carotenuto, F., Sponchiado, J., Melo, G. L., Passaro, F., & Raia, P. (2015). Chewing on the trees: Constraints and adaptation in the evolution of the primate mandible. *Evolution*, 69(7), 1690–1700.

- Menegaz, R., Baier, D., Metzger, K., Herring, S., & Brainerd, E. (2015). XROMM analysis of tooth occlusion and temporomandibular joint kinematics during feeding in juvenile miniature pigs. *The Journal of Experimental Biology*, 218.
- Neaux, D., Blanc, B., Ortiz, K., Locatelli, Y., Laurens, F., Baly, I., ... Cucchi, T. (2021a). How changes in functional demands associated with captivity affect the skull shape of a wild boar (*Sus scrofa*). *Evolutionary Biology*, 48, 27–40.
- Neaux, D., Blanc, B., Ortiz, K., Locatelli, Y., Schafberg, R., Herrel, A., ... Cucchi, T. (2021b). Constraints associated with captivity alter craniomandibular integration in wild boar. *Journal of Anatomy*, 239(2), 489–497.
- Neaux, D., Sansalone, G., Lecompte, F., Haruda, A., Schafberg, R., & Cucchi, T. (2020). Examining the effect of feralization on craniomandibular morphology in pigs, *Sus scrofa* (Artiodactyla: Suidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 131(4), 870–879.
- Norconk, M. A., & Veres, M. (2011). Physical properties of fruit and seeds ingested by primate seed predators with emphasis on sakis and bearded sakis. *The Anatomical Record*, 294(12), 2092–2111.
- Ödman, A., Mavropoulos, A., & Kiliaridis, S. (2008). Do masticatory functional changes influence the mandibular morphology in adult rats. *Archives of Oral Biology*, 53(12), 1149–1154.
- Peterson, A., Abella, E. F., Grine, F. E., Teaford, M. F., & Ungar, P. S. (2018). Microwear textures of *Australopithecus africanus* and *Paranthropus robustus* molars in relation to paleoenvironment and diet. *Journal of Human Evolution*, 119, 42–63.
- Potts, R. (2004). Paleoenvironmental basis of cognitive evolution in great apes. *American Journal of Primatology*, 62, 209–228.
- R Core Team. (2019). R: A language and environment for statistical computing (Version 3.1.2). Vienna, Austria.



- Raia, P., Carotenuto, F., Meloro, C., Piras, P., & Pushkina, D. (2010). The Shape of Contention: Adaptation, History, and Contingency in Ungulate Mandibles. *Evolution*, 64(5), 1489–1503.
- Rak, Y. (1978). The functional significance of the squamosal suture in *Australopithecus boisei*. *American Journal of Physical Anthropology*, 49(1), 71–78.
- Rak, Y., & Hylander, W. L. (2008). What else is the tall mandibular ramus of the robust australopiths good for? In C. Vinyard, M. J. Ravosa, & C. Wall (Eds.), *Primate Craniofacial Function and Biology* (pp. 431–442). Boston, MA: Springer US.
- Ramdarshan, A., Blondel, C., Brunetière, N., Francisco, A., Gautier, D., Surault, J., & Merceron, G. (2016). Seeds, browse, and tooth wear: a sheep perspective. *Ecology and Evolution*, 6(16), 5559–5569.
- Ravosa, M. J., Scott, J. E., McAbee, K. R., Veit, A. J., & Fling, A. L. (2015). Chewed out: an experimental link between food material properties and repetitive loading of the masticatory apparatus in mammals. *PeerJ*, 3: e1345.
- Renaud, S., & Auffray, J.-C. (2009). Adaptation and plasticity in insular evolution of the house mouse mandible. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 48(2), 138–150.
- Robinson, J. T. (1954). Prehominid dentition and hominid evolution. *Evolution*, 8(4), 324–334.
- Robinson, B. W., & Wilson, D. S. (1998). Optimal foraging, specialization, and a solution to Liem's paradox. *American Naturalist*, 151, 223–235.
- Rohlf, F. J., & Slice, D. (1990). Extensions of the procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Biology*, 39(1), 40–59.
- Ross, C. F., & Iriarte-Diaz, J. (2014). What does feeding system morphology tell us about feeding? *Evolutionary Anthropology*, 23(3), 105–120.

- Ross, C. F., Iriarte-Diaz, J., & Nunn, C. L. (2012). Innovative approaches to the relationship between diet and mandibular morphology in primates. *International Journal of Primatology*, 33(3), 632–660.
- Schlager, S., & Jefferis, G. (2020). Morpho: Calculations and visualisations related to geometric morphometrics.
- Schley, L., & Roper, T. J. (2003). Diet of wild boar *Sus scrofa* in Western Europe, with particular reference to consumption of agricultural crops. *Mammal Review*, 33(1), 43–56.
- Schulz, E., Piotrowski, V., Clauss, M., Mau, M., Merceron, G., & Kaiser, T. M. (2013). Dietary Abrasiveness Is Associated with Variability of Microwear and Dental Surface Texture in Rabbits. *PLOS ONE*, 8(2), e56167.
- Scott, J. E., McAbee, K. R., Eastman, M. M., & Ravosa M. J. (2014). Experimental perspective on fallback foods and dietary adaptations in early hominins. *Biological Letters*, 10(1), 20130789.
- Scott, R. S., Teaford, M. F., & Ungar, P. S. (2012). Dental microwear texture and anthropoid diets. *American Journal of Physical Anthropology*, 147(4), 551–579.
- Scott, R. S., Ungar, P. S., Bergstrom, T. S., Brown, C. A., Grine, F. E., Teaford, M. F., & Walker, A. (2005). Dental microwear texture analysis shows within-species diet variability in fossil hominins. *Nature*, 436(7051), 693–695.
- Sella-Tunis, T., Pokhojaev, A., Sarig, R., O'Higgins, P., & May, H. (2018). Human mandibular shape is associated with masticatory muscle force. *Scientific Reports*, 8(1), 6042.
- Smith, A. L., Benazzi, S., Ledogar, J. A., Tamvada, K., Pryor Smith, L. C., Weber, G. W., ... Strait, D. S. (2015). The feeding biomechanics and dietary ecology of *Paranthropus boisei*. *Anatomical Record*, 298(1), 145–167.

- Tamagnini, D., Meloro, C., Raia, P., & Maiorano, L. (2021). Testing the occurrence of convergence in the craniomandibular shape evolution of living carnivorans. *Evolution*, 75(7), 1738–1752.
- Taylor, A. B. (2006). Diet and mandibular morphology in african apes. *International Journal of Primatology*, 27(1), 181.
- Tran, T. L., deMan, J. M., & Rasper, V. F. (1981). Measurement of corn kernel hardness. *Canadian Institute of Food Science and Technology Journal*, 14(1), 42–48.
- Turnbull, W. D. (1970). Mammalian masticatory apparatus. *Fieldiana Geology*, 18:1, 49–356.
- Tütken, T., Kaiser, T. M., Vennemann, T., & Merceron, G. (2013). Opportunistic feeding strategy for the earliest old world hypsodont equids: Evidence from stable isotope and dental wear proxies. *PLOS ONE*, 8(9), e74463.
- Ungar, P. S., Grine, F. E., & Teaford, M. F. (2008). Dental microwear and diet of the Plio-Pleistocene hominin *Paranthropus boisei*. *PLOS ONE*, 3(4), e2044.
- Ungar, P. S., & Sponheimer, M. (2011). The Diets of Early Hominins. *Science*, 334(6053), 190–193.
- van Casteren, A., Wright, E., Kupczik, K., & Robbins, M. M. (2019). Unexpected hard-object feeding in Western lowland gorillas. *American Journal of Physical Anthropology*, 170(3), 433–438.
- van Casteren, A., Strait, D. S., Swain, M. V., Michael, S., Thai, L. A., Philip, S. M., ... Lucas, P. W. (2020). Hard plant tissues do not contribute meaningfully to dental microwear: Evolutionary implications. *Scientific Reports*, 10(1), 582.
- von Cramon-Taubadel, N. (2011). Global human mandibular variation reflects differences in agricultural and hunter-gatherer subsistence strategies. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(49), 19546–19551.

Ward, S. C., & Molnar, S. (1980). Experimental stress analysis of topographic diversity in early hominid gnathic morphology. *American Journal of Physical Anthropology*, 53(3), 383–395.

Wiley, D., Amenta, N., Alcantara, D., Ghosh, D., Kil, Y. J., Delson, E., ... O'Neill, R. (2005). Evolutionary Morphing. *Proceedings of IEEE Visualization 2005*, 431–438. Minneapolis, MN: IEEE.

Wolff, J. (1986). *The Law of Bone Remodelling*. Berlin, Germany: Springer-Verlag.

Wroe, S., Ferrara, T. L., McHenry, C. R., Curnoe, D., & Chamoli, U. (2010). The craniomandibular mechanics of being human. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 277(1700), 3579–3586.

Zelditch, M. L., Ye, J., Mitchell, J. S., & Swiderski, D. L. (2017). Rare ecomorphological convergence on a complex adaptive landscape: Body size and diet mediate evolution of jaw shape in squirrels (Sciuridae). *Evolution*, 71(3), 633–649.

### 3.5. Discussion et perspectives

Dans ce chapitre, nous nous sommes intéressés à l'impact de la consommation de différents types de graines à travers une approche multi-échelle sur trois indicateurs cranio-mandibulaires dentaires : les textures de micro-usure dentaire, la méso-usure (ou topographie) dentaire et la morphologie de la mandibule. Les graines ayant probablement été une ressource importante pour les hominines, nous avons exploré l'impact de trois types de graines qui se distinguent par leur taille, leur dureté, leur rigidité, ainsi que par leurs teneurs en silice, en lignine et en cellulose. Ces graines ont été consommées par des porcs en cours de croissance pendant quelques mois seulement, simulant ainsi la durée potentielle de la consommation d'aliments de repli, probablement en lien avec la saisonnalité (A. J. Marshall et al., 2009). D'une façon générale, nos résultats montrent que la consommation de ces différentes graines, en complément d'une alimentation similaire constituée de farine de céréales, a un impact aussi bien sur l'abrasion dentaire (les textures de micro-usure comme la méso-usure) que sur la morphologie de la mandibule. Puisque les textures de micro-usure dentaire sont étroitement liées aux propriétés des aliments consommés, et qu'elles reflètent ici uniquement la période de consommation des graines, nous nous attendions à observer des différences plus ou moins prononcées en fonction de l'alimentation. En revanche, la morphologie de la mandibule est le reflet d'une pluralité de facteurs sur toute la durée de vie de l'individu (Ross et al., 2012; Ross & Iriarte-Diaz, 2014; M. Davis & Pineda Munoz, 2016). Cette étude souligne donc également un rôle crucial de la consommation de graines sur le remodelage de la mandibule chez les porcs juvéniles, même en quantités modérées dans leur alimentation. La topographie des dents usées (ou méso-usure) reflète également les différents régimes alimentaires malgré une consommation de graines sur une période relativement courte (de 1 à 3 mois environ).

Nos observations diffèrent légèrement selon l'indicateur considéré, soulignant ainsi l'importance de combiner plusieurs indicateurs cranio-mandibulaires dentaires pour une meilleure compréhension des habitudes alimentaires de taxons fossiles. Néanmoins, sur chacun des trois indicateurs, ce sont les porcs qui ont consommé les plus petites graines qui se distinguent le plus des autres groupes. Ces résultats suggèrent ainsi des contraintes particulières pour consommer des petites graines de dureté et de rigidité modérées, et formant un bol alimentaire constitué de nombreuses

particules, plutôt que pour consommer des grosses graines dures. En lien avec de précédents travaux, la consommation d'une grande quantité de petites graines (telles que des graines de graminées et de carex) semble nécessiter des forces de grande ampleur et répétées pour briser l'enveloppe des graines et les broyer efficacement (Lucas, 2004; van Casteren et al., 2020). Si davantage d'études sont nécessaires pour explorer plus en détails l'abrasion dentaire des hominines, nos résultats expérimentaux chez le porc tendent ainsi à soutenir les études précédentes qui suggèrent que la morphologie mandibulaire unique de *Paranthropus* ne reflète pas nécessairement une spécialisation vers un régime alimentaire à base d'objets durs (e.g. Daegling & Grine, 2017).

### **3.5.1. Impact de la consommation de différentes graines sur les textures de micro-usure dentaire**

L'analyse des textures de micro-usure dentaire montre que la consommation de différentes graines génère des abrasions dentaires différentes. Ce sont principalement des paramètres liés au relief des surfaces qui permettent de distinguer les groupes alimentaires, et non les paramètres SSFA fréquemment employés tels que la complexité et l'anisotropie. En particulier, nos résultats soulignent que les mesures de distribution et de dispersion (quartiles, coefficients d'asymétrie et d'aplatissement, écart-type, 25 % des valeurs minimales et maximales) des paramètres texturaux issus de la norme ISO 25178 contribuent le plus à cette distinction. À l'inverse, les valeurs centrales (moyenne et médiane), ainsi que les valeurs globales mesurées sans sous-échantillonnage de la surface, y contribuent peu. Ces observations font donc écho aux études qui utilisent l'approche en 2D : tenir compte de quelques traces spécifiques, qui peuvent être dissimulées dans le signal moyen, peut permettre de mieux discriminer des groupes alimentaires différents (e.g. Solounias & Semprebon, 2002; Merceron et al., 2005). L'approche de sous-échantillonnage développée par Francisco et al. (2018a; 2018b) et employée ici permet également de tenir compte de ces structures spécifiques. Grâce à l'interface développée par Thiery et al. (en préparation), cette routine sera largement accessible à la communauté. Nos résultats démontrent également l'importance de tenir compte des résultats non seulement sur les facettes écrasantes (phase II) mais également sur les facettes coupantes (phase I) pour affiner les distinctions entre groupes alimentaires, en particulier sur des dents relativement peu usées.

Par ailleurs, nos résultats indiquent une distinction plus nette des porcs ayant consommé des grains d'orge par rapport aux autres groupes. Ces grains sont plus durs et plus rigides que les grains de maïs, mais moins durs et moins rigides que les noisettes avec leur coque. Cette distinction ne semble donc pas directement liée à la dureté des particules. En outre, les textures de surface des porcs ayant consommé des noisettes (les graines les plus dures) ressemblent davantage aux porcs n'ayant consommé que de la farine qu'aux autres groupes. Par contre, les grains d'orge sont les plus petits et les plus densément représentés dans le bol alimentaire comparés aux grains de maïs et aux noisettes. Ainsi, en lien avec de précédents travaux, il semble que la taille des ressources consommées, et donc également la densité des particules dans le bol alimentaire, joue un rôle crucial sur l'abrasion dentaire (Lucas, 2004; van Casteren et al., 2020). L'intégration des porcs nourris avec des proportions plus faibles de graines dans leur alimentation, ainsi que de ceux nourris avec une quantité plus importante de noisettes, confirme les tendances observées : la consommation de grosses graines dures – quoiqu'en proportions plus faibles que les grains d'orge – génère une micro-abrasion dentaire similaire à celle observée suite à la consommation de farine uniquement, tandis que la consommation de nombreux petits grains d'orge tend à générer une micro-usure dentaire caractéristique.

### **3.5.2. Impact de la consommation de différentes graines sur la méso-usure dentaire**

Nos résultats sur la méso-usure (ou topographie des dents usées) de ces mêmes porcs indiquent également une abrasion dentaire spécifique suite à la consommation des plus petits grains. À l'inverse, les porcs nourris avec des noisettes entières ou des grains de maïs présentent des méso-usures dentaires similaires à celle des porcs nourris uniquement avec de la farine. En particulier, ceux ayant consommé des grains d'orge présentent des prémolaires déciduales qui conservent davantage de reliefs et d'outils que celles des trois autres groupes, comme reflété par des valeurs plus élevées sur la pente, le RFI et l'OPCR. En lien avec de précédentes études (Lucas, 2004; van Casteren et al., 2020), notre hypothèse est que la mastication d'aliments de petite taille nécessite des forces répétées pour briser les enveloppes de ces graines, nombreuses dans le bol alimentaire. En outre, nous supposons une plus grande proportion de mouvements transverses pour broyer efficacement ces graines – par ailleurs modérément dures et

rigides – que pour les graines de plus grosse taille, ceci indépendamment de leur dureté. À l'inverse des nombreux petits grains d'orge, seuls quelques mouvements seraient ainsi nécessaires pour écraser et fragmenter les plus grosses graines, et potentiellement principalement à travers des mouvements verticaux. Ceci pourrait contribuer à expliquer non seulement des valeurs de pente et de relief plus faibles suite à la consommation des plus gros grains, mais également une abrasion plus prononcée des outils dentaires, notamment sur les bords des cuspidés. D'ailleurs, plusieurs auteurs ont suggéré que les ébréchures d'émail résultent plutôt de la consommation d'items durs et larges plutôt que de petits items (Lucas et al., 2008; Lawn & Lee, 2009; Strait et al., 2013).

La baisse de la complexité à mesure de l'usure de la dent est surprenante car les études précédentes montrent plutôt une augmentation de ces paramètres, suggérant ainsi une plus grande efficacité des dents usées (Pampush, Spradley, et al., 2016; Pampush et al., 2018; Li et al., 2020). Toutefois, Pampush et al. (2018) ont également montré que l'OPCR diminue après un certain degré d'usure chez les primates *Allouata*. Davantage d'études expérimentales, ou sur des taxons dont on connaît bien l'alimentation, permettraient de mieux comprendre le comportement de ce paramètre au fur et à mesure de l'usure des dents.

Cette première analyse de la topographie de dents usées de porcs en alimentation contrôlée ouvre des perspectives intéressantes pour étudier l'impact spécifique d'un certain type d'aliment sur la méso-usure dentaire. Si les porcs utilisés dans cette étude présentent des degrés d'usure relativement similaires, il serait intéressant d'explorer plus précisément la relation entre le degré d'usure et les paramètres topographiques en fonction du régime alimentaire chez ces porcs expérimentaux. Les M1 étaient toutes en éruption quelques semaines avant la mort et présentent donc déjà quelques traces d'abrasion qui sont potentiellement différentes selon l'aliment mastiqué, en témoignent les différences observées sur les textures de micro-usure dentaire des M1 (Louail et al., 2021). En outre, les molaires supérieures des porcs ayant consommé des noisettes présentent des pentes et des reliefs plus faibles que celles des autres groupes, en particulier des groupes ayant consommé des grains de maïs ( $p < 0,05$  avec les deux tests post-hoc). Il serait donc pertinent d'inclure également les M2 dans les analyses



puisqu'elles sont en cours d'éruption et ne présentent pas encore de signe d'abrasion ; elles ne devraient donc pas présenter de différence significative entre les groupes alimentaires.

### **3.5.3. Impact de la consommation de différentes graines sur la morphologie de la mandibule**

L'analyse de morphométrie géométrique réalisée sur les mandibules de ces mêmes porcs expérimentaux montre également des différences significatives suite à la consommation de différentes graines pendant moins de 3 mois. Cette étude souligne ainsi l'importante plasticité de la mandibule chez les porcs juvéniles, comme cela a déjà été démontré sur des souris (Renaud et al., 2010; Anderson et al., 2014). Nos résultats montrent notamment que les porcs ayant consommé des petits grains, non seulement d'orge mais également de maïs, présentent des mandibules caractérisées par des corps mandibulaires plus écartés, un angle gonial plus réduit et un ramus plus haut et droit que les porcs ayant consommé des noisettes ou les contrôles. De telles morphologies ont plutôt été associées à des forces masticatrices importantes et répétées, notamment pour consommer des aliments durs (e.g. Anderson et al., 2014; Sella-Tunis et al., 2018; Neaux et al., 2021). A nouveau, on constate ici aussi que les variations les plus significatives ne semblent pas liées directement à la dureté des graines mais plutôt à leur taille, et donc également à leur densité dans le bol alimentaire. Au sein des hominines, les paranthropes sont caractérisés par des mandibules robustes, présentant notamment un angle gonial réduit et un ramus plus haut et plus droit (Rak & Hylander, 2008). En lien avec de précédents travaux (e.g. Daegling & Grine, 2017), nos observations issues d'expérimentation en alimentation contrôlée suggèrent que ce type de morphologie ne reflète pas nécessairement une adaptation vers une consommation importante de ressources dures. À l'inverse, elle pourrait plutôt refléter une alimentation constituée principalement de petits items, comme cela a été proposé par quelques auteurs (Jolly, 1970; van Casteren et al., 2020). Cependant, la topographie de leurs dents post-canines est caractérisée par des surfaces occlusales très planes. En ce sens, elle semble se distinguer de celle observée sur les prémolaires des porcs nourris avec les plus petites graines. Ces résultats ne sont toutefois pas comparables directement et davantage d'études sont nécessaires pour explorer la méso-usure des hominines anciens.

Au vu des variations observées sur la morphologie de la mandibule suite à la consommation des petites graines, il serait intéressant d'explorer si cela a également un impact sur le développement et la morphologie des dents qui sont en cours de formation et/ou d'éruption. En effet, on peut s'attendre à ce que les contraintes associées à la mastication de petits items, qui impactent ici la morphologie mandibulaire, jouent également un rôle sur le développement dentaire ou encore sur les différentes structures du crâne. Jusqu'à présent, si de nombreuses études se sont intéressées aux facteurs génétiques modulant le développement dentaire (e.g. Jernvall, 2000; Jernvall & Jung, 2000; Jernvall & Thesleff, 2000; Salazar-Ciudad & Jernvall, 2002; Townsend et al., 2005, 2012; Hlusko et al., 2016), très peu ont exploré l'effet de facteurs environnementaux sur la morphologie et le développement dentaire (Kolakowski & Bailit, 1981; Gaur & Kumar, 2012; Townsend et al., 2012; Riga et al., 2013).

## **Chapitre 4 : Usure dentaire et consommation d'herbacées monocotylédones et dicotylédones : apports de l'approche expérimentale**

### **4.1. Introduction**

Plusieurs clades de mammifères du Cénozoïque ont acquis des phénotypes dentaires généralement considérés comme reflétant des adaptations à une consommation accrue de plantes herbacées, en particulier de graminées de milieux secs et ouverts (Madden, 2014). Des couronnes dentaires hautes, hypsodontes, sont observées chez les ruminants (e.g. Janis, 2008; Damuth & Janis, 2011), certains suidés montrent un allongement important de leurs molaires, associé à différents degrés d'hypsodontie (e.g. Harris & White, 1979; Souron, 2017), et un émail épais est observé chez certaines espèces d'hominines (e.g. Lucas et al., 2008). Ces morphologies dentaires permettraient notamment une meilleure résistance à l'abrasion et/ou une fragmentation plus efficace des aliments, et contribueraient ainsi à augmenter la longévité de la dent (Janis & Fortelius, 1988; Hummel et al., 2011). Ces dernières décennies, l'impact respectif des particules de silice endogènes – les phytolithes des plantes – sur l'abrasion dentaire et celui des particules minérales exogènes, qui sont davantage consommées par les animaux qui se nourrissent près du sol, ont fait l'objet de nombreux débats (e.g. Baker et al., 1959; Walker et al., 1978; Mainland, 2003; Sanson et al., 2007, 2017; Damuth & Janis, 2011; Rabenold & Pearson, 2011, 2014; Lucas et al., 2013, 2014, 2014; Xia et al., 2015; Daegling et al., 2016; Karne et al., 2016; Merceron et al., 2016; Hua et al., 2020; Rodriguez-Rojas et al., 2020; Schulz-Kornas et al., 2020). Néanmoins, on sait que l'émail peut être usé par des matériaux plus mous (Boyde, 1984) et il est aujourd'hui largement admis que les phytolithes jouent également un rôle crucial sur l'usure dentaire.

Les plantes herbacées, en particulier les herbacées monocotylédones telles que les graminées, sont souvent riches en phytolithes – des particules de silice amorphe microscopiques et dures qui précipitent principalement dans les parties aériennes des plantes – tandis que les plantes dicotylédones

sont généralement plus pauvres en silice (Epstein, 1999; Hodson et al., 2005; Piperno, 2006). Cette forte teneur en silice des herbacées monocotylédones leur confère un caractère plus abrasif et rigide que les autres plantes (Massey et al., 2006; Strömberg et al., 2016; Nawaz et al., 2019). Elles sont néanmoins très diversifiées sur leur teneur en silice mais également sur leurs propriétés structurales et mécaniques – et ceci qu’il s’agissent d’herbacées monocotylédones ou dicotylédones (Hodson et al., 2005; Brightly et al., 2020). Les plantes herbacées peuvent donc avoir un impact différent sur les comportements masticatoires et l’abrasion dentaire indépendamment des particules exogènes. Plusieurs études expérimentales (*in-vitro* et *in-vivo*) se sont intéressées à l’effet de la consommation d’herbacées plus ou moins abrasives – abrasivité le plus souvent estimée à partir de la teneur en silice – sur la micro-usure dentaire (e.g. Schulz, Piotrowski, et al., 2013; Calandra et al., 2016; Daegling et al., 2016; Merceron et al., 2016; Winkler et al., 2019a, 2021; Martin et al., 2020; Schulz-Kornas et al., 2020). D’une façon générale, celles-ci montrent que les textures de micro-usure sont liées à l’abrasivité de l’alimentation. En particulier, une récente étude sur des brebis en alimentation contrôlée indique que les micro-usures reflètent les concentrations en silice endogène, qui diffèrent entre une herbacée monocotylédone et une herbacée dicotylédone, et que les différents signaux (de type pousseur et brouteur, respectivement) ne sont pas masqués par l’ajout de particules minérales exogènes (Merceron et al., 2016). Ainsi, toutes ces études suggèrent un rôle crucial des propriétés endogènes de l’alimentation sur l’abrasion dentaire, et donc sur la sélection des phénotypes dentaires.

La consommation de plantes herbacées coriaces et abrasives est l’une des hypothèses avancées pour expliquer la sélection des phénotypes cranio-mandibulaires et dentaires robustes au sein de la lignée humaine, en particulier chez les paranthropes est-africains (Ungar et al., 2008, 2010; Cerling et al., 2011; Lee-Thorp, 2011; Rabenold & Pearson, 2011). En contradiction avec l’hypothèse d’une alimentation spécialisée sur les ressources dures (J. T. Robinson, 1954; Kay, 1981; Wood & Strait, 2004), les micro-usures dentaires chez ce taxon n’indiqueraient pas de consommation d’aliments durs comme cela est observé sur les primates actuels (Ungar et al., 2008). De plus, la composition en isotopes stables du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) de l’émail dentaire indique une part majoritaire de plantes en  $\text{C}_4$ , donc possiblement des graminées (van der Merwe et al., 2008; Cerling et al., 2011). Celles-ci représentent en effet la majorité

des plantes qui utilisent une photosynthèse en C<sub>4</sub>. Toutefois, d'autres plantes herbacées utilisent ce type de photosynthèse, et leurs propriétés physiques et mécaniques sont variées et également liées à des facteurs environnementaux (Katz et al., 2018; Brightly et al., 2020). Chez *P. boisei*, le signal isotopique  $\delta^{13}\text{C}$  très élevé suggère une part importante de plantes monocotylédones, mais leurs textures de micro-usure (plutôt peu anisotropes, peu complexes et peu hétérogènes) n'indiquent pas de consommation de ressources particulièrement abrasives ou coriaces (comme observé chez un animal qui consomme principalement des graminées). Leur schéma général de micro-abrasion dentaire, associé au  $\delta^{13}\text{C}$ , est donc différent de ceux observés sur les primates actuels (Ungar et al., 2008, 2010). Cela peut être dû à la morphologie particulière du système masticateur des hominines, notamment la présence de surfaces occlusales planes sans crêtes d'émail tranchantes, telles qu'observées sur les primates folivores ou graminivores, ce qui limiterait les forces de cisaillement en particulier chez les taxons robustes (Ungar et al., 2010; Cerling et al., 2011; Rabenold & Pearson, 2011). De plus, la consommation occasionnelle de plantes herbacées en tant que ressources de repli (ciblées en périodes de pénurie alimentaire) et/ou la consommation de plantes herbacées moins abrasives qu'attendu pour un tel signal  $\delta^{13}\text{C}$  est également envisageable pour expliquer de telles micro-usures dentaires (Ungar et al., 2008; Rabenold & Pearson, 2011). Il apparaît donc crucial de mieux comprendre comment la consommation de plantes herbacées aux propriétés physiques diverses, et en proportions diverses, impacte l'abrasion dentaire non seulement les textures de micro-usure, mais également la méso-usure.

À notre connaissance, notre étude est la première qui s'intéresse à des animaux bunodontes ayant reçu une alimentation contrôlée composée de différentes plantes herbacées plus ou moins abrasives. De plus, dans cette étude, nous avons testé l'effet, sur l'abrasion dentaire, de différentes proportions d'une herbacée aux caractéristiques mécaniques similaires à celles des plantes potentiellement ciblées par les hominines comme ressource de repli : de la luzerne (*Medicago sativa*), une plante herbacée dicotylédone (ou « *forb* » en anglais), et de la canne à sucre (*Saccharum* sp.), une herbacée monocotylédone caractérisée par des tiges longues, larges et fibreuses. Dans ce chapitre, j'ai considéré deux indicateurs dentaires : les textures de micro-usure, qui reflètent une courte période avant la mort, et la topographie ou méso-usure, qui reflète une plus longue période (M. Davis & Pineda Munoz,

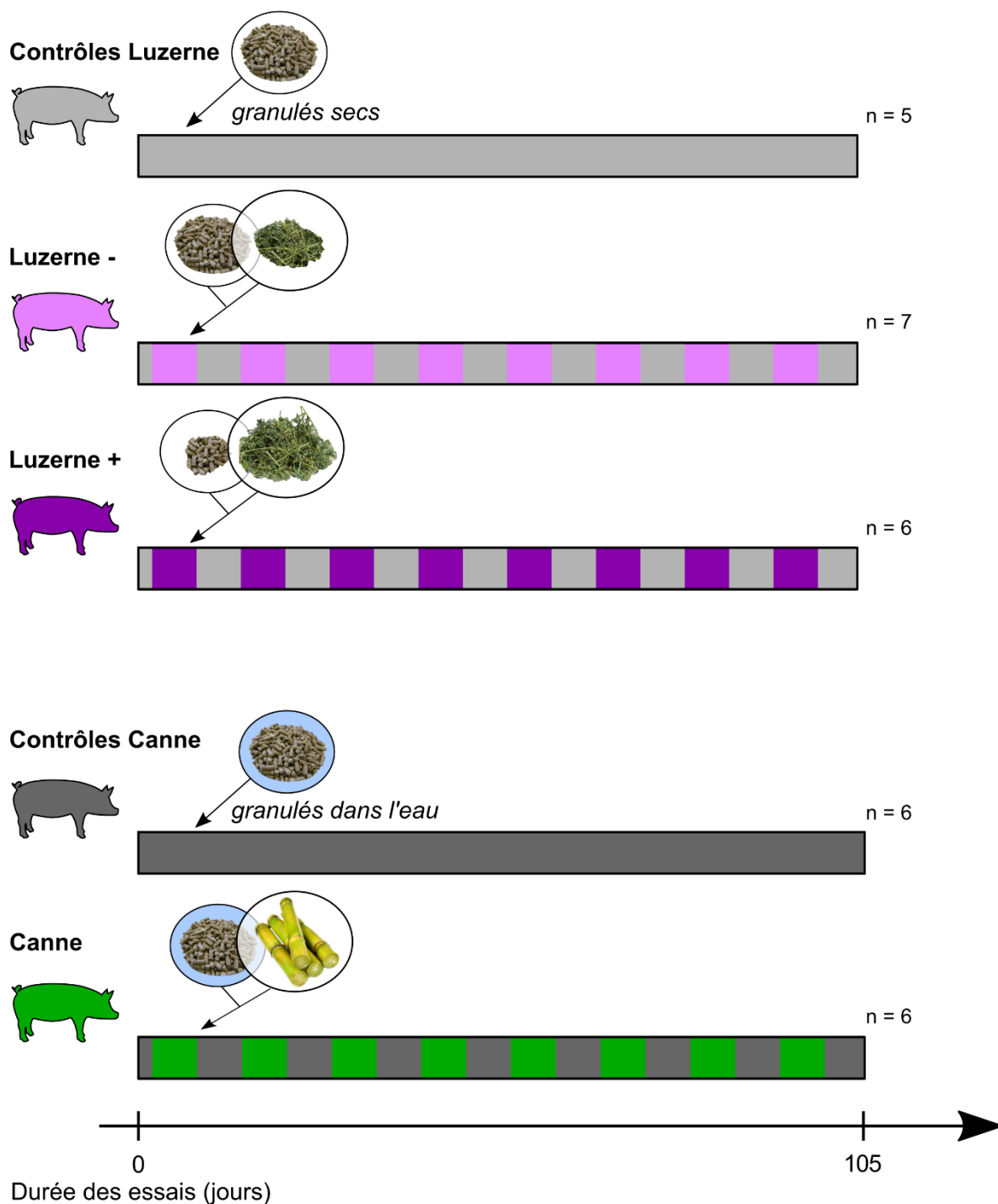
2016). Si le premier est couramment utilisé en paléontologie et a fait l'objet de nombreuses études expérimentales (voir références citées dans les chapitres 1 et 2), le second indicateur connaît un développement plus récent (Berthaume et al., 2020) et seules quelques études se sont intéressées à évaluer comment des changements de topographie induits par l'usure peuvent refléter des alimentations différentes (Bunn & Ungar, 2009; Venkataraman et al., 2014; Renaud & Ledevin, 2017; Pampush et al., 2018; Li et al., 2020; Rannikko et al., 2020). Les principaux objectifs de cette étude sont donc de tester si les variations d'abrasion dentaire reflètent la consommation de ces deux types de plantes herbacées et/ou en différentes proportions, non seulement sur les textures de micro-usure mais également sur la méso-usure dentaire.

## 4.2. Matériel et Méthodes

### 4.2.1. Matériel

Cette étude a porté sur un total de 30 porcs domestiques juvéniles (*Sus scrofa*) nourris avec deux plantes herbacées différentes et en proportions différentes. Ces porcs sont répartis en deux essais, incluant les porcs « contrôles » associés à chacun de ces essais (Figure 4.1). Trois groupes sont associés à l'essai « luzerne » : 5 porcs nourris avec des granulés secs uniquement (« Contrôles luzerne »), 7 porcs nourris avec la même quantité de granulés et de la luzerne (*Medicago sativa*) à volonté (« Luzerne - »), et 6 porcs nourris avec 85 % de la précédente ration en granulés et de la luzerne à volonté (« Luzerne + »). La consommation de luzerne a été estimée à environ 70g par jour pour le groupe « Luzerne - » et à environ 280g pour le groupe « Luzerne + ». Ces estimations moyennes correspondent à la différence de masse, mesurée chaque jour, entre la ration fournie à volonté et la part restante dans les auges. Cet essai « luzerne » est issu d'un projet expérimental différent de celui associé au projet DIET-Scratches (projet Casdar SECALIBIO piloté par l'Institut technique de l'agriculture biologique, Initiative Bio Bretagne et la Chambre d'Agriculture des Pays de la Loire : « améliorer l'autonomie protéique et aller vers une alimentation bio » ; <https://wiki.itab-lab.fr/alimentation/?SecAlibio>). Nous avons jugé pertinent de les inclure dans la présente étude. Enfin, deux groupes sont associés à l'essai « canne à

sucré » : 6 porcs nourris uniquement avec des granulés dans l'eau (« Contrôles Canne »), et 6 porcs nourris avec la même quantité de granulés et de la canne à sucre (*Saccharum* sp.) à volonté (« Canne »). La quantité de canne à sucre mastiquée a été estimée à environ 4kg par jour (une partie importante est mastiquée puis recrachée par les porcs pour consommer le sucre uniquement). Cette estimation moyenne correspond à la différence de masse, mesurée chaque jour, entre la ration totale de canne (fournie à volonté) et la part restante non-consommée (seules les tiges non-mastiquées sont considérées dans la part restante). L'essai « luzerne » a été mené dans l'unité expérimentale GenESI de l'INRAE à Lusignan et l'essai « canne à sucre » dans l'unité de recherche INRAE de Guadeloupe. Tous les porcs de l'essai « luzerne » sont issus de croisements « Large white » × « Piétrain », tandis que les porcs de l'essai « canne à sucre » sont pour moitié de race « Large white » et pour moitié de race « Créole ». Tous les porcs ont reçu leur alimentation dédiée pendant 105 jours. Les porcs de l'essai « luzerne » ont été abattus à l'âge de 182 jours et ceux de l'essai « canne à sucre » à 265 jours (Figure 4.1). Malgré des âges d'abattage différents, les dernières prémolaires déciduales supérieures sont complètement éruptées vers l'âge d'un mois et demi, et tous les porcs présentent des degrés d'usure similaires. Toutefois, compte-tenu des alimentations de base différentes, des quantités différentes d'herbacées consommées, ainsi que des différentes races utilisées, les comparaisons entre les lots des deux essais sont donc à nuancer. Tous les porcs ont été élevés en intérieur sur caillebotis et avaient accès à une auge individuelle.



**Figure 4.1.** Conception expérimentale du modèle « herbacées » incluant des porcs nourris avec de la luzerne ou de la canne à sucre. Groupes de l'essai « luzerne » : Contrôles Luzerne (100 % granulés secs, gris clair), Luzerne - (100 % granulés secs + luzerne à volonté, rose), Luzerne + (85 % granulés secs + luzerne à volonté, violet). Groupes de l'essai « canne à sucre » : Contrôles Canne (100 % granulés dans l'eau, gris foncé), Canne (100 % granulés dans l'eau + canne à sucre à volonté, vert).



#### 4.2.2. Caractéristiques et propriétés physiques des aliments consommés

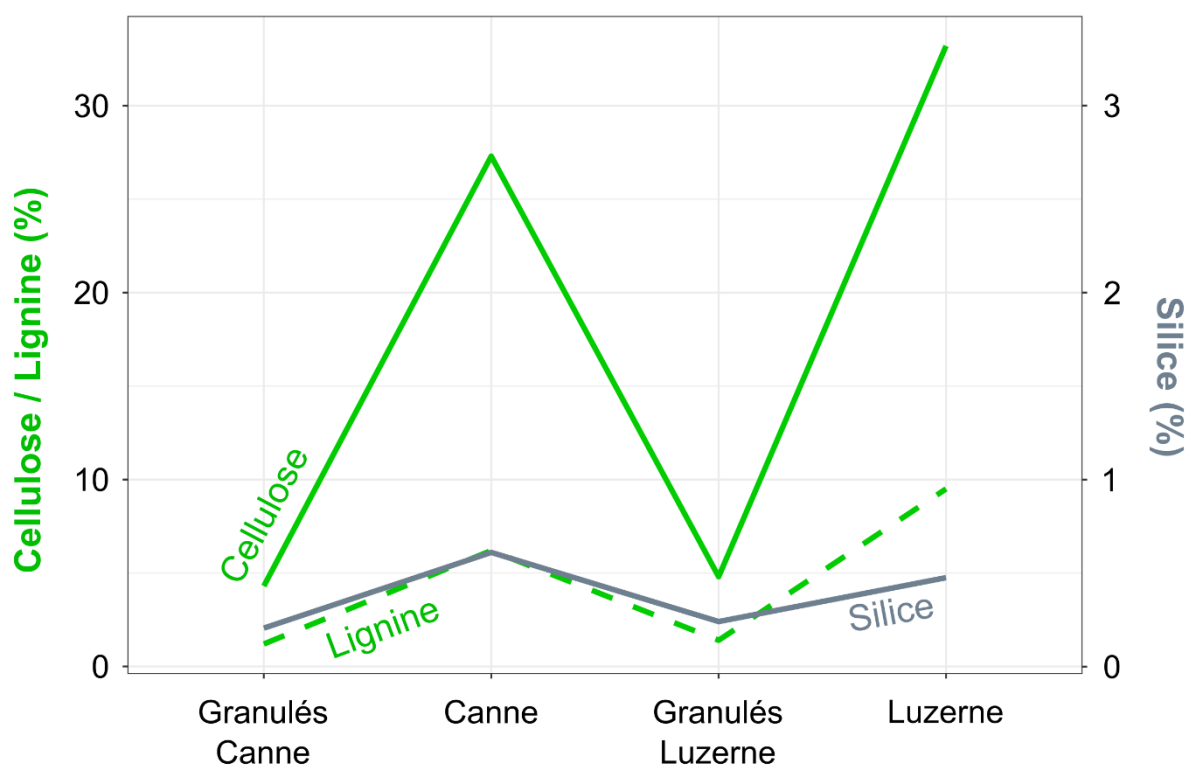
Les granulés consommés par les porcs des essais « luzerne » et « canne à sucre » sont parmi les principaux aliments destinés à la nutrition animale dans les élevages modernes. Il s'agit d'aliments agglomérés (foin, herbes, céréales, ... ainsi que des sels minéraux et des vitamines) généralement sous forme de petits morceaux cylindriques. Les porcs de l'essai « luzerne » les ont consommés secs tandis que ceux de l'essai « canne à sucre » les ont consommés ramollis dans l'eau. La luzerne a été donnée sous forme de foin et était donc consommée sèche. La canne à sucre a été donnée fraîche et coupée en morceaux d'environ 20 à 30 cm de long. Nous avons fait estimer la composition en silice, cellulose et lignine de ces différents aliments par le laboratoire extérieur LABOCEA (Tableau 4.1, Figure 4.2). Nous n'avons pu faire analyser qu'un seul échantillon par aliment, or on peut s'attendre à une variabilité potentiellement importante au sein des aliments.

**Tableau 4.1.** Teneurs (%) en silice, en cellulose et en lignine des granulés consommés par les porcs de l'essai « canne à sucre » (« Granulés Canne »), des granulés consommés par les porcs de l'essai « luzerne » (« Granulés Luzerne »), de la canne à sucre et de la luzerne.

Aliments	Silice (%)	Cellulose (%)	Lignine (%)
Granulés Canne	0,2050	4,3	1,20
Canne	0,6100	27,3	6,20
Granulés Luzerne	0,2400	4,8	1,40
Luzerne	0,4750	33,2	9,50

Les teneurs (%) en silice, en cellulose et en lignine des granulés donnés aux porcs de l'essai « canne à sucre » sont très similaires de celles des granulés donnés aux porcs de l'essai « luzerne ». Elles sont plus faibles que celles quantifiées sur la luzerne ou sur la canne à sucre (Tableau 4.1, Figure 4.2). La luzerne contient davantage de cellulose et de lignine que la canne à sucre, mais moins de silice. Malheureusement, nous n'avons pas été en mesure de quantifier les propriétés mécaniques de ces aliments de façon comparable et les données de la littérature sont très variables selon la méthode

employée (Galedar, Jafari, et al., 2008; Galedar, Tabatabaeefar, et al., 2008; Taghijarah et al., 2011; Hemmatian et al., 2012; Sureshkumar & Jesudas, 2015). De plus, le taux d'humidité – qui varie d'un aliment à l'autre, et pour un même aliment en fonction de son développement ou de la durée et des conditions de stockage avant nourrissage – joue un rôle important sur les propriétés mécaniques des plantes, et donc sur l'abrasion dentaire (Winkler, Schulz-Kornas, Kaiser, De Cuyper, et al., 2019). Nous pouvons toutefois retenir des précédentes observations que la luzerne est peu riche en silice et riche en lignine, mais elle est ici très sèche et donc probablement peu résistante au cisaillement (« *shear strength* », liée à la rigidité des matériaux ; Galedar, Jafari, et al., 2008; Shah et al., 2017). La canne à sucre est quant à elle modérément riche en silice et lignine, très fibreuse et consommée fraîche, donc probablement plus abrasive et plus rigide que la luzerne.



**Figure 4.2.** Proportions de silice (gris), cellulose (trait plein vert) et lignine (trait pointillé vert) dans les aliments consommés par les porcs du modèle « herbacées » : granulés de l'essai « canne à sucre » (« Granulés Canne »), Canne, granulés de l'essai « luzerne » (« Granulés Luzerne ») et Luzerne. Les analyses ont été réalisées par le laboratoire extérieur LABOCEA sur 1 échantillon pour chaque aliment.

### 4.2.3. Analyse des textures de micro-usure dentaire

J'ai réalisé l'analyse texturale des prémolaires déciduales supérieures de ces cinq groupes de porcs, et étudié à la fois une facette coupante et une facette écrasante sur chacune des 30 prémolaires. Une zone de dimension  $200 \times 200 \mu\text{m}$  ( $1551 \times 1551$  pixels) est extraite sur chacune des surfaces scannées au microscope confocal « TRIDENT ». Les méthodes traditionnelles d'analyse de textures de micro-usure dentaire, SSFA et STA, ont été appliquées ici (voir détails chapitre 2). Deux jeux de données ont donc été acquis. Dans un premier temps, nous avons étudié les paramètres SSFA : complexité (Asfc), anisotropie (epLsar), hétérogénéité de la complexité (9, 36 ou 81 cellules : HASfc9, HASfc36 et HASfc81) et volume de remplissage textural (*coarse Textural fill volume* ou Tfv). Ce dernier paramètre est pris en compte dans cette étude en raison des résultats contradictoires observés par Scott (2012) et Merceron et al. (2016) sur la relation entre ce paramètre et la quantité de biosilice consommée. Dans un second temps, nous avons étudié les paramètres de la norme ISO 25178 décrivant la hauteur, le volume, l'aire, la complexité et l'orientation des textures de surfaces (Sp, Sv, Sz, Sa, Ssk, Sku, Sdr, Str, S5v, Sda, Sha, Sdv, Vmp, Vmc, Vvc, Vvv ; voir détails chapitre 2).

### 4.2.4. Analyse de la topographie dentaire

La topographie dentaire des porcs des essais « luzerne » (« Contrôles Luzerne », « Luzerne - » et « Luzerne + ») et « canne à sucre » (« Contrôles canne » et « Canne ») a été étudiée en collaboration avec Ghislain Thiery. Deux stagiaires de Licence 3 ont également participé cette étude. Nous nous sommes intéressés aux dernières prémolaires déciduales (dP4), usées, et aux premières molaires (M1), très peu usées, inférieures et supérieures. Nous nous focaliserons sur des comparaisons entre dents supérieures d'une part et entre dents inférieures d'autre part. En effet, nous avons montré dans le chapitre 3 que combiner les dents inférieures et supérieures dans les analyses peut masquer le potentiel discriminatoire des paramètres topographiques. Les paramètres topographiques mesurés dans cette étude sont : la pente, le relief (RFI), la courbure (ARC et DNE) et la complexité (OPCR). Ces paramètres ainsi

que la procédure d'acquisition et de traitement des surfaces sont présentés plus en détail dans le chapitre 2.

#### **4.2.5. Analyses statistiques**

Les analyses statistiques ont été réalisées sur les groupes de l'essai « canne à sucre » d'une part et sur ceux de l'essai « luzerne » d'autre part. Une transformation Box-Cox, par essai, a été préalablement appliquée aux données de micro-usure dentaire afin de respecter les conditions de validité des analyses de variance (normalité des résidus et homogénéité des variances). Les groupes de l'essai « canne à sucre » ont été comparés en utilisant des tests t de Student sur chacun des paramètres de micro-usure dentaire sur les facettes écrasantes d'une part, et sur les facettes coupantes d'autre part. Les groupes de l'essai « luzerne » ont été comparés en appliquant des analyses de variance (ANOVAs) puis des tests de comparaisons multiples (Tukey HSD et Fisher LSD, moins conservateur que le premier) sur chacun des paramètres de micro-usure dentaire sur les facettes écrasantes d'une part, et sur les facettes coupantes d'autre part. Des tests alternatifs non-paramétriques (Mann-Whitney et Kruskal-Wallis) ont été réalisés pour les paramètres qui ne respectent pas les conditions de validité des analyses paramétriques (Annexe 3 : Tableaux S1 à S9).

Les analyses statistiques sur les paramètres de topographie dentaire ont été réalisées uniquement sur les prémolaires car il est peu probable que la topographie des premières molaires, très peu usées, reflète les différents régimes alimentaires. Des tests t de Student ont été réalisés sur chaque paramètre afin de mettre en évidence des différences significatives entre les deux groupes de l'essai « canne à sucre » (Tableau 4.5). Des ANOVAs ont été réalisées sur les trois groupes de l'essai « luzerne » (Tableau 4.6) et ont été suivies par des tests de comparaisons multiples (Tableau 4.7) lorsque significatives : test de Tukey HSD (plus conservateur) et de Fisher LSD (moins conservateur).

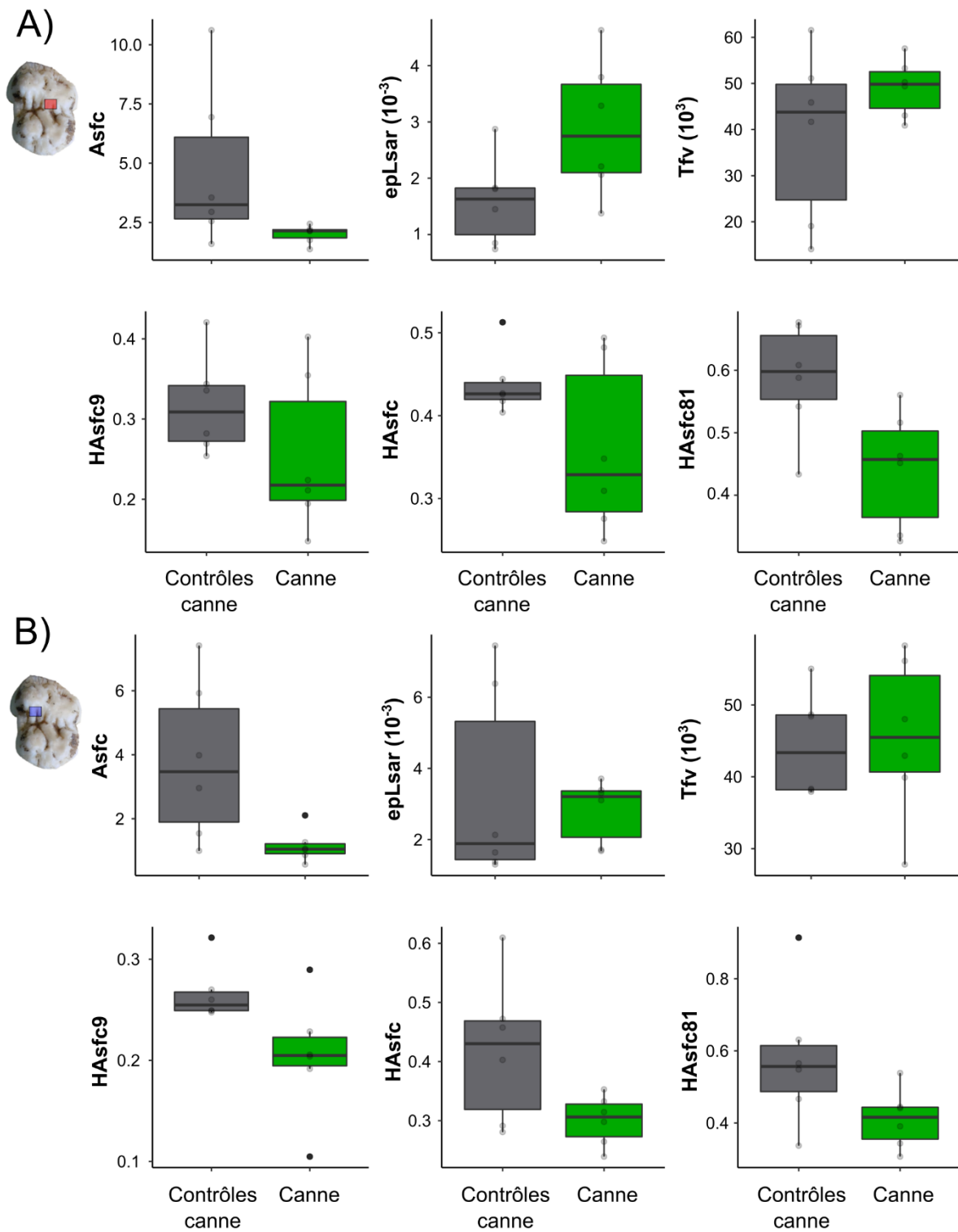
## 4.3. Résultats

### 4.3.1. Variations de micro-usures dentaires suite à la consommation de plantes herbacées diverses

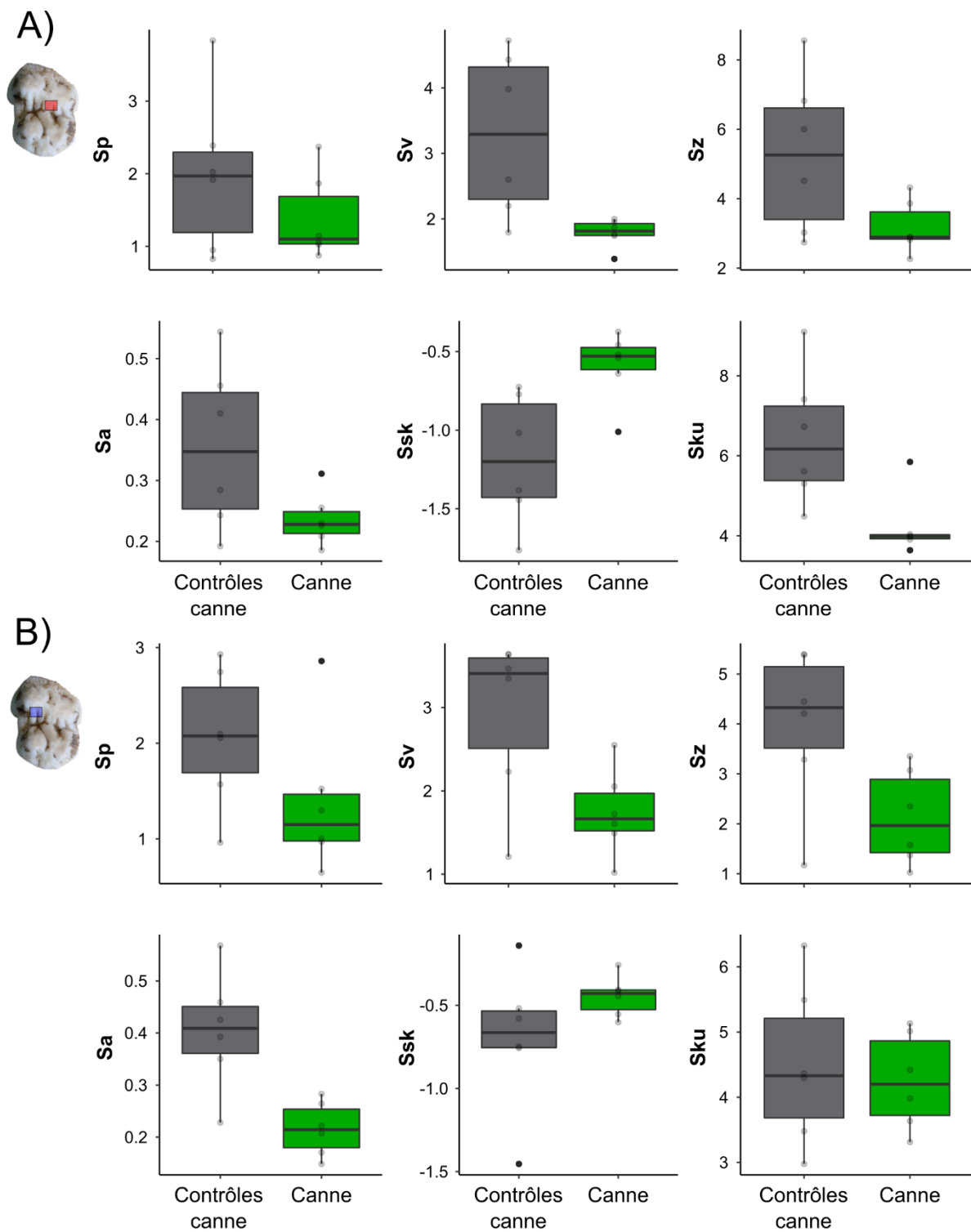
Les résultats sont donc décrits en procédant essai par essai. L'ensemble des données brutes est présenté dans les tableaux S13 et S14 (Annexe 3).

#### 1) Essai « canne à sucre » :

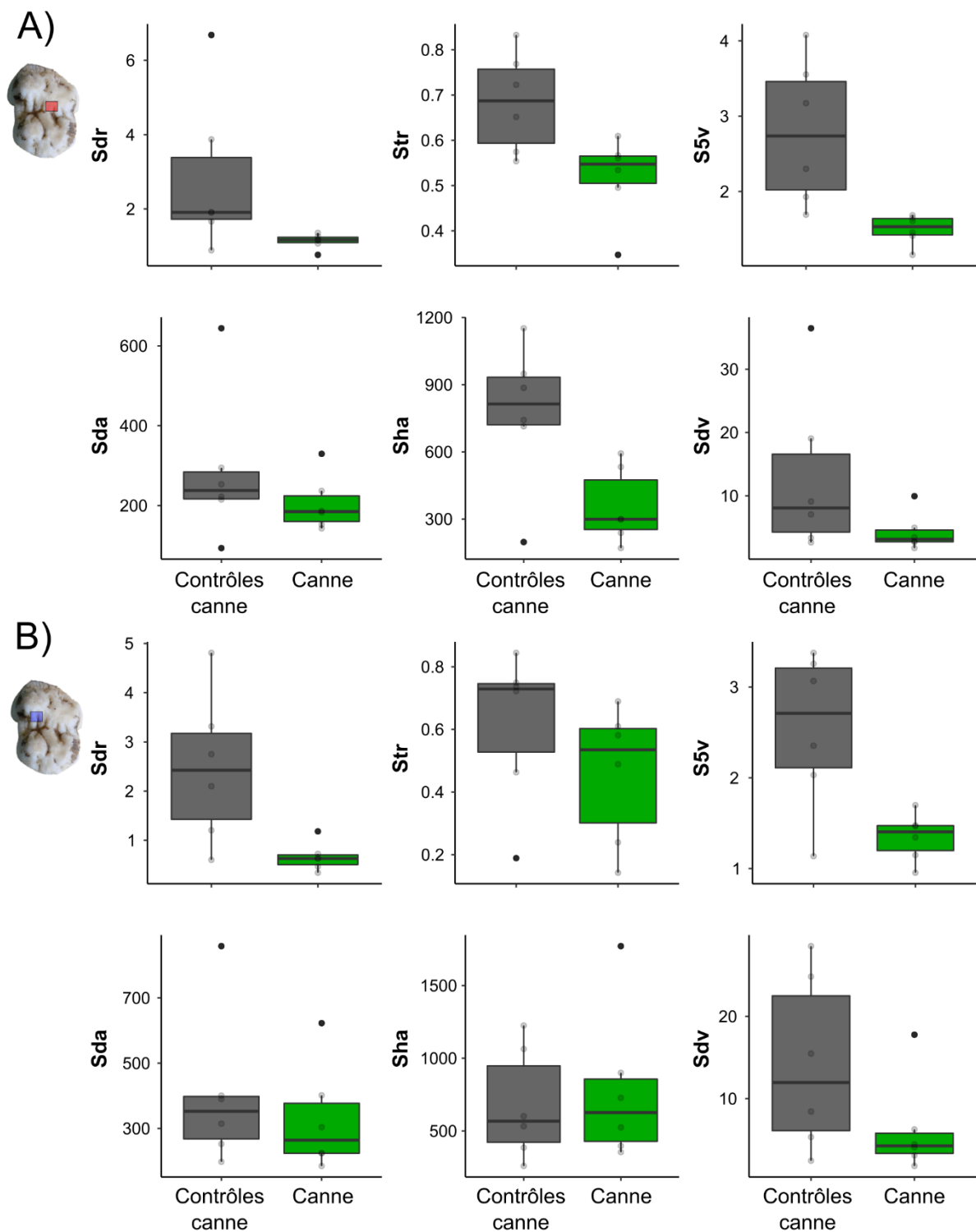
Au sein de l'essai « canne à sucre », on constate que la consommation quotidienne et répétée de canne a généré des textures qui se distinguent assez nettement sur certains paramètres. Le groupe « Canne » présente des surfaces d'usure généralement moins complexes et plus anisotropes que les contrôles (Figure 4.3 ; Tableau 4.2). L'anisotropie est significativement plus élevée sur les facettes écrasantes, et la complexité est significativement plus faible sur les facettes coupantes (Tableau 4.2). Elles tendent également à être plus homogènes (Figure 4.3 ; Tableau 4.2). Les valeurs de Tfv sont similaires entre les porcs nourris avec la canne à sucre et leurs contrôles. Les paramètres de complexité (Sdr) et d'isotropie (Str) issus de la norme ISO 25178 reflètent les mêmes différences entre ces deux groupes, avec une distinction plus nette au niveau de la complexité (Figure 4.5). En effet, des différences significatives sont observées sur le paramètre Sdr aussi bien sur les facettes écrasantes que les facettes coupantes, mais uniquement sur les facettes écrasantes pour le paramètre Str (Tableau 4.2). De plus, les porcs nourris avec de la canne à sucre montrent, d'une manière générale, des valeurs plus faibles pour les paramètres de hauteur ou de volume (Figures 4.4 et 4.6 ; Tableau 4.2), ce qui indique des surfaces moins rugueuses que les contrôles. Enfin, les valeurs mesurées sur les porcs nourris avec de la canne sont généralement moins dispersées que pour leurs contrôles, en particulier sur la complexité des surfaces et sur les paramètres issus de la norme ISO 25178 (Figures 4.3 à 4.6).



**Figure 4.3.** Distributions des valeurs des paramètres SSFA (Asfc, epLsar, Tfv, HAsfc9, HAsfc, HAsfc81) sur les facettes écrasantes (A) et coupantes (B) des porcs de l'essai « canne à sucre » : Contrôles canne (100 % granulé mouillés, gris foncé) et Canne (100 % granulé mouillés + canne à sucre à volonté, vert).

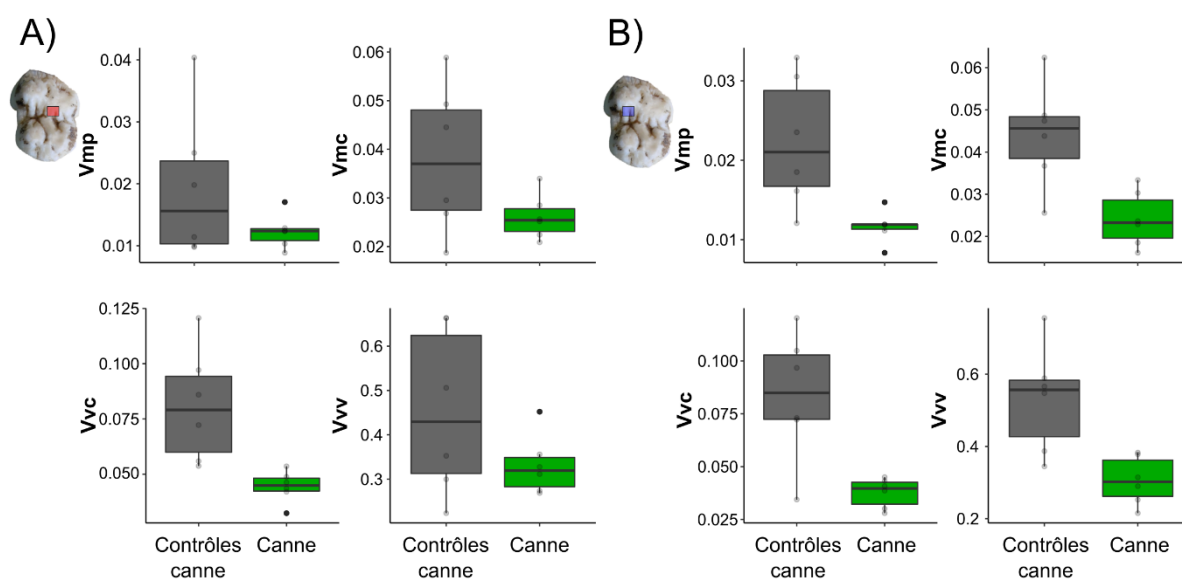


**Figure 4.4.** Distributions des valeurs des paramètres ISO 25178 liés à la hauteur (Sp, Sv, Sz, Sa, Ssk, Sku) sur les facettes écrasantes (A) et coupantes (B) des porcs de l'essai « canne à sucre » : Contrôles canne (100 % granulés mouillés, gris foncé) et Canne (100 % granulés mouillés + canne à sucre à volonté, vert).



**Figure 4.5.** Distributions des valeurs des paramètres ISO 25178 liés à la complexité, l'orientation, l'aire (Sdr, Str, S5v, Sda, Sha, Sdv) sur les facettes écrasantes (A) et coupantes (B) des porcs de l'essai « canne à sucre » : Contrôles canne (100 % granulés mouillés, gris foncé) et Canne (100 % granulés mouillés + canne à sucre à volonté, vert).





**Figure 4.6.** Distributions des valeurs des paramètres ISO 25178 liés au volume ( $V_{mp}$ ,  $V_{mc}$ ,  $V_{vc}$ ,  $V_{vv}$ ) sur les facettes écrasantes (A) et coupantes (B) des porcs de l'essai « canne à sucre » : Contrôles canne (100 % granulés mouillés, gris foncé) et Canne (100 % granulés mouillés + canne à sucre à volonté, vert).

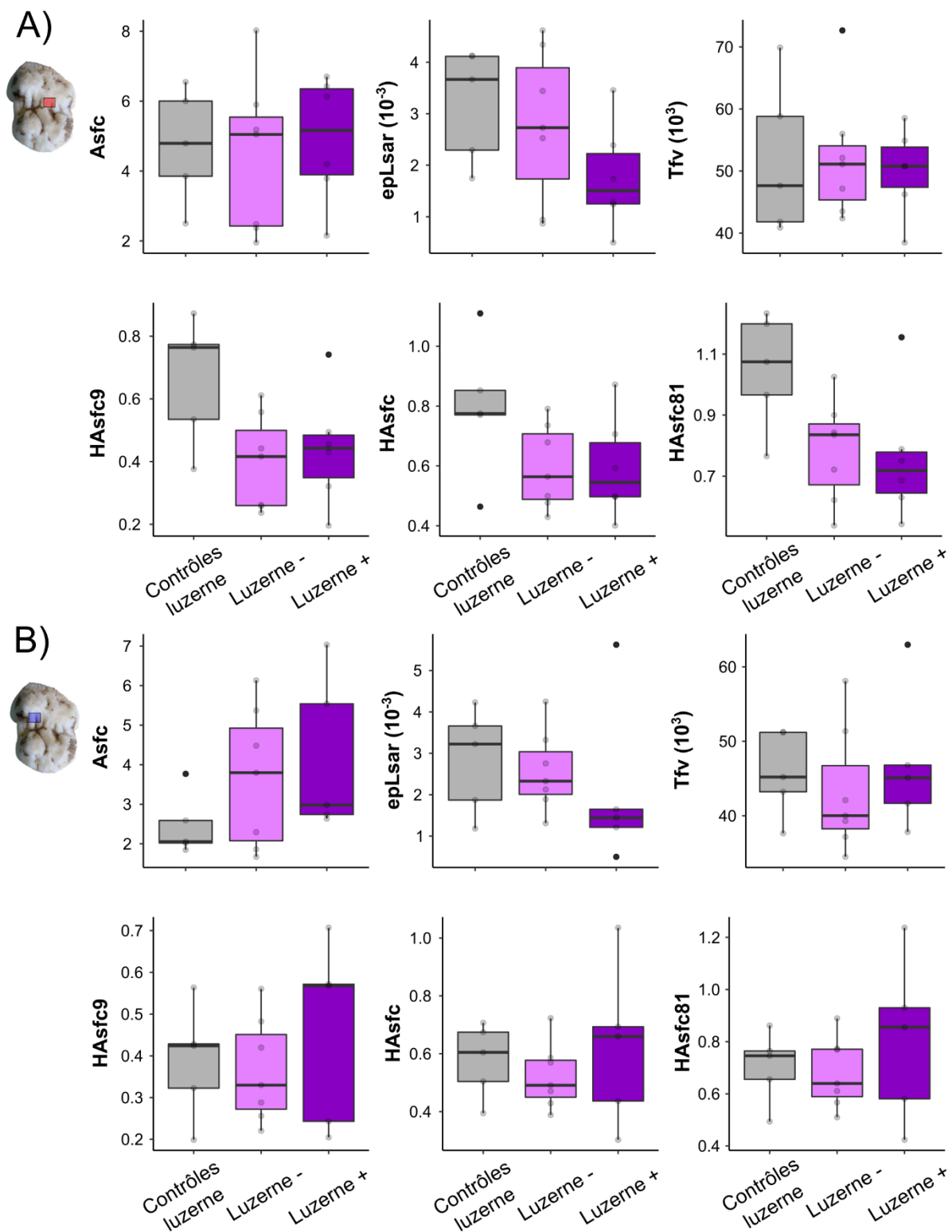
**Tableau 4.2.** Paramètres SSFA et ISO 25178 discriminants sur les facettes écrasantes (phase II) et coupantes (phase I) des porcs de l'essai « canne à sucre » suite aux tests t de Student. Les paramètres discriminants suite aux tests non-paramétriques sont indiqués en italique.

	<b>Paramètres discriminants</b>
<b>Facettes coupantes</b>	Asfc, Sz, Sa, Sdr, S5v, Vmc, Vvc, <i>HAsfc9</i> , <i>Vmp</i> , <i>Vvv</i>
<b>Facettes écrasantes</b>	epLsar, HAsfc81, Sv, Ssk, Sku, Sdr, Str, S5v, Sha, Vvc, Vvv

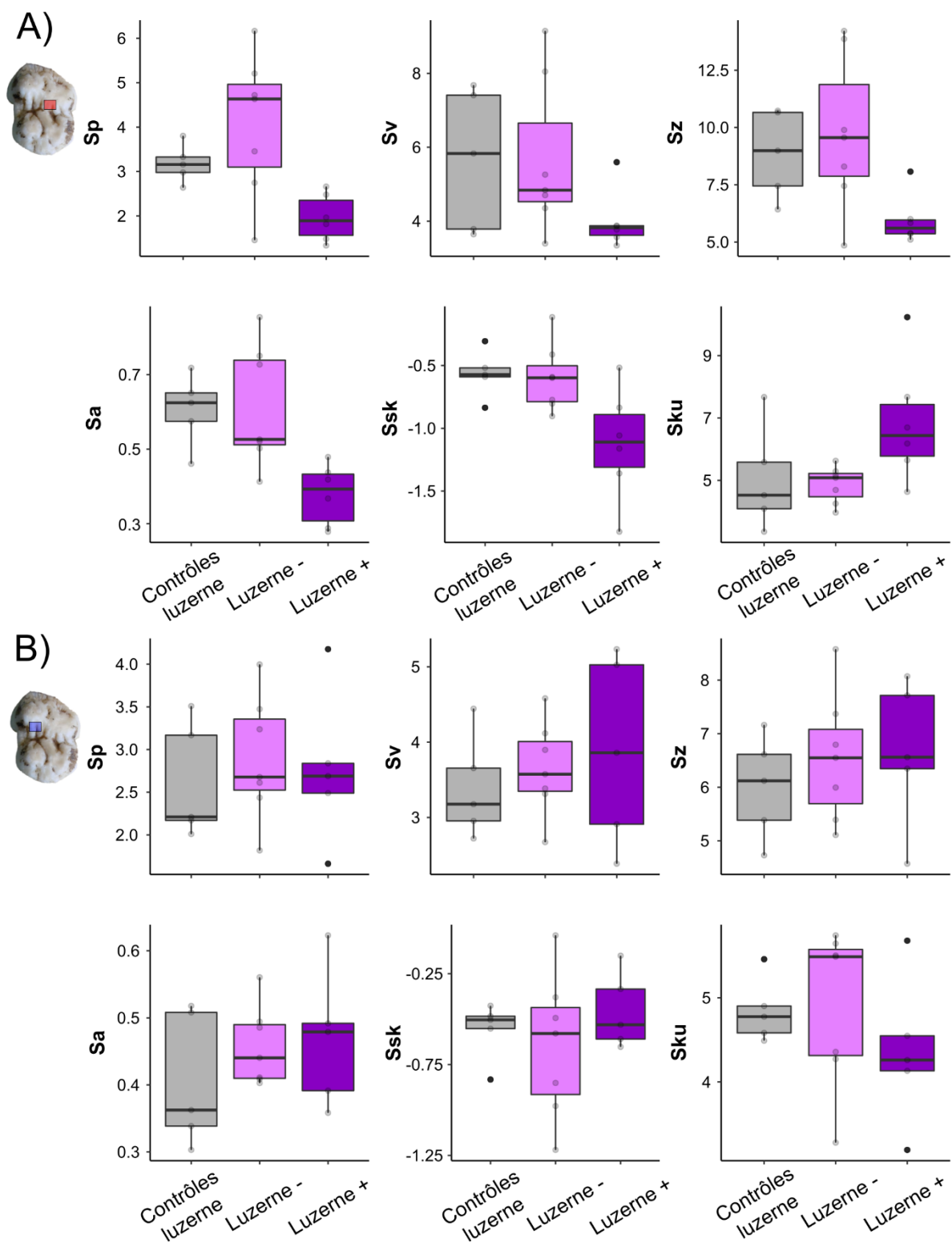
## 2) Essai « luzerne » :

Au sein de l'essai « luzerne », la consommation d'une plante herbacée en supplément des granulés semble également générer des facettes écrasantes plus homogènes que la seule consommation de granulés (Figure 4.7). Toutefois, aucune différence significative n'est observée (Tableau 4.3) et cette tendance n'est pas observée sur les facettes coupantes (Figure 4.7). La complexité semble globalement

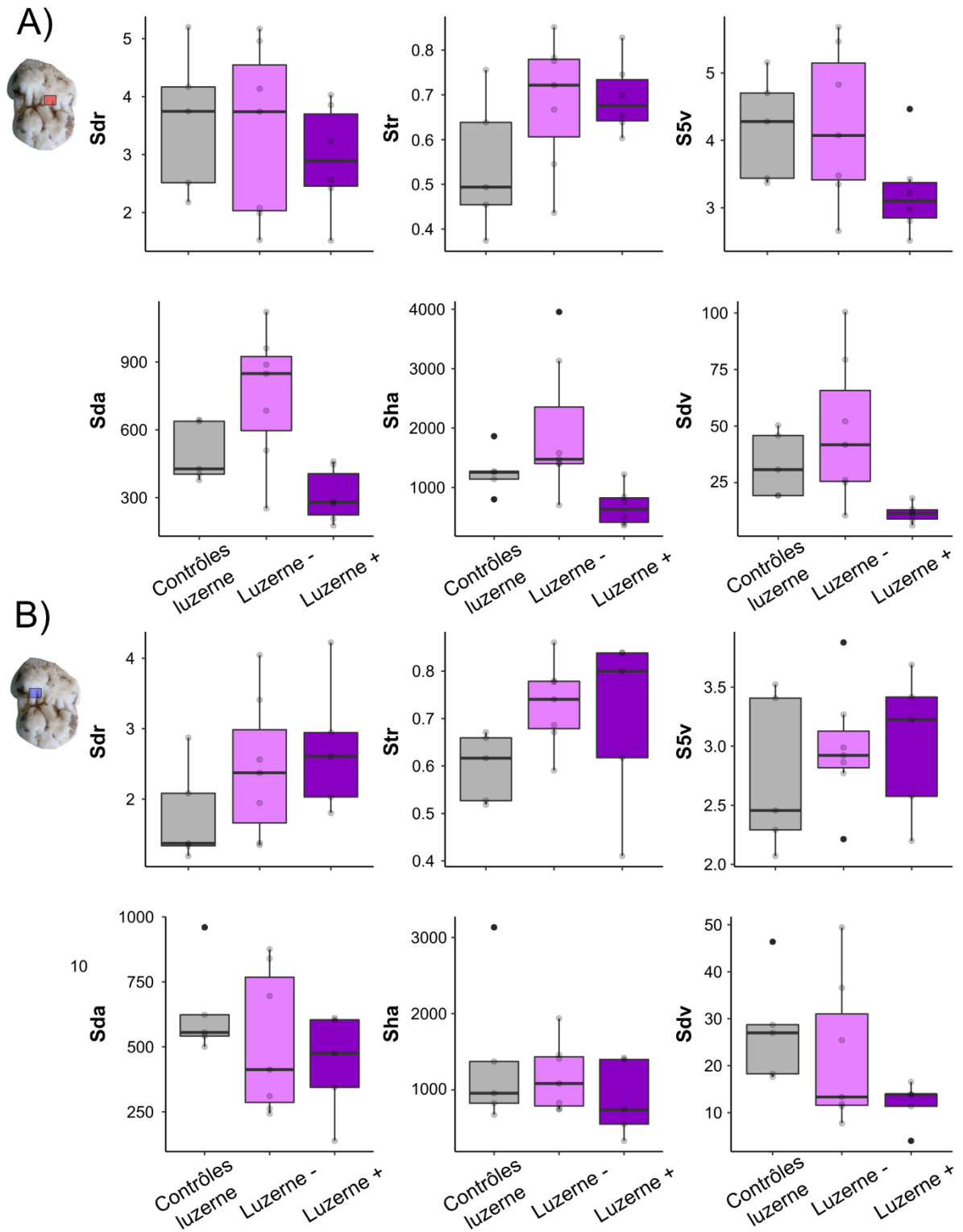
assez similaire sur les trois groupes, en particulier sur les facettes écrasantes (Figure 4.7). Concernant l'anisotropie, on constate ici que la consommation d'une quantité croissante de luzerne tend à générer des facettes de moins en moins anisotropes (Figure 4.7). Toutefois, aucune différence significative n'est mise en évidence (Tableau 4.3). Le paramètre ISO 25178 liés à l'isotropie (Str) ne reflètent pas cette tendance vers des facettes moins anisotropes (Figure 4.9). Similairement à ce qui est observé pour les porcs de l'essai « canne à sucre », ceux nourris avec le plus de luzerne présentent généralement des valeurs plus faibles sur les paramètres de hauteur, d'aire et de volume que leurs contrôles, en particulier sur les facettes écrasantes (Figures 4.8 à 4.10 ; Tableau 4.3), ce qui indique également des surfaces moins rugueuses. Les porcs nourris avec le moins de luzerne (environ 60 g par jour) sont plus variables et ne reflètent pas systématiquement les tendances observées sur les porcs nourris avec environ 280 g de luzerne par jour, probablement en raison de la très faible quantité de luzerne consommée par ce groupe « Luzerne - » (soit environ 2 % du poids sec du bol alimentaire).



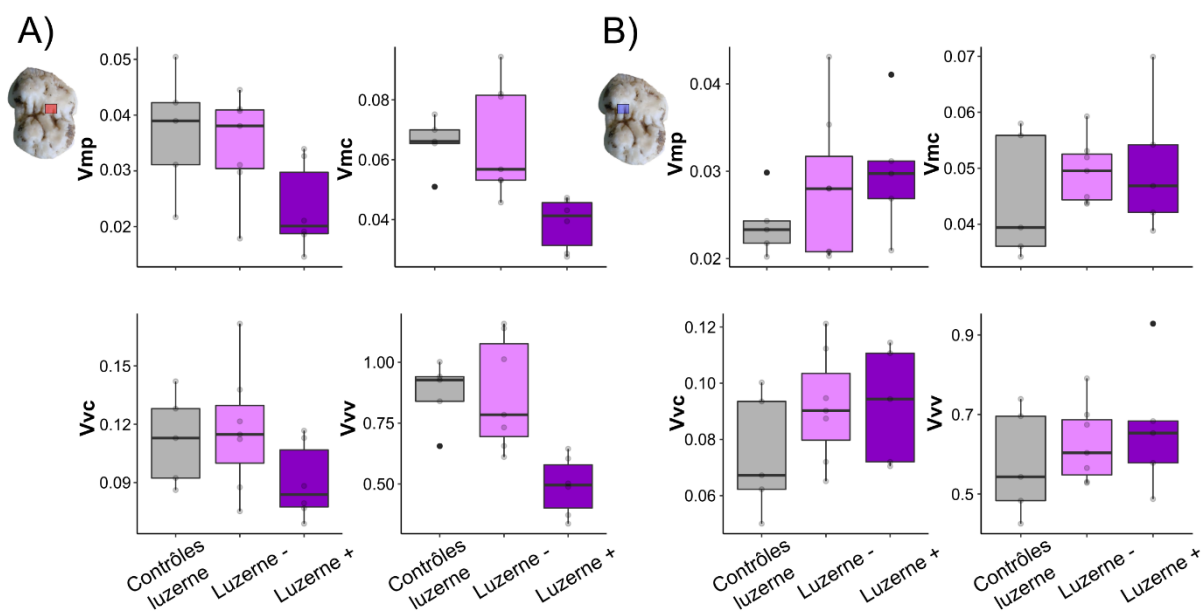
**Figure 4.7.** Distributions des valeurs des paramètres SSFA (Asfc, epLsar, Tfv, HAsfc9, HAsfc, HAsfc81) sur les facettes écrasantes (A) et coupantes (B) des porcs de l'essai « luzerne » : Contrôles luzerne (100 % granulés secs, gris clair), Luzerne- (100 % granulés secs + luzerne à volonté, rose), Luzerne+ (85 % granulés secs + luzerne à volonté, violet).



**Figure 4.8.** Distributions des valeurs des paramètres ISO 25178 liés à la hauteur (Sp, Sv, Sz, Sa, Ssk, Sku) sur les facettes écrasantes (A) et coupantes (B) des porcs de l'essai « luzerne » : Contrôles luzerne (100 % granulés secs, gris clair), Luzerne- (100 % granulés secs + luzerne à volonté, rose), Luzerne+ (85 % granulés secs + luzerne à volonté, violet).



**Figure 4.9.** Distributions des valeurs des paramètres ISO 25178 liés à la complexité, l'orientation, l'aire (Sdr, Str, S5v, Sda, Sha, Sdv) sur les facettes écrasantes (A) et coupantes (B) des porcs de l'essai « luzerne » : Contrôles luzerne (100 % granulés secs, gris clair), Luzerne- (100 % granulés secs + luzerne à volonté, rose), Luzerne+ (85 % granulés secs + luzerne à volonté, violet).



**Figure 4.10.** Distributions des valeurs des paramètres ISO 25178 liés au volume (Vmp, Vmc, Vvc, Vvv) sur les facettes écrasantes (A) et coupantes (B) des porcs de l'essai « luzerne » : Contrôles luzerne (100 % granulés secs, gris clair), Luzerne- (100 % granulés secs + luzerne à volonté, rose), Luzerne+ (85 % granulés secs + luzerne à volonté, violet).

**Tableau 4.3.** Paramètres SSFA et ISO 25178 discriminants sur les facettes écrasantes (phase II) des porcs de l'essai « luzerne » suite aux tests de comparaisons multiples. Les paramètres discriminants à la fois avec un test HSD et un test LSD sont indiqués en gras. Les paramètres discriminants suite aux tests non-paramétriques sont indiqués en italique.

	Contrôles luzerne	Luzerne -	Luzerne +
Contrôles luzerne			
Luzerne -			
Luzerne +	<b>Sz, Sa, Ssk, Sha, Sdv,</b> <b>Vmc, Vvc,</b>	<b>Sz, Sa, Ssk, Sda, Sha,</b> <b>Sdv, Vmc, Vvc, Sp</b>	

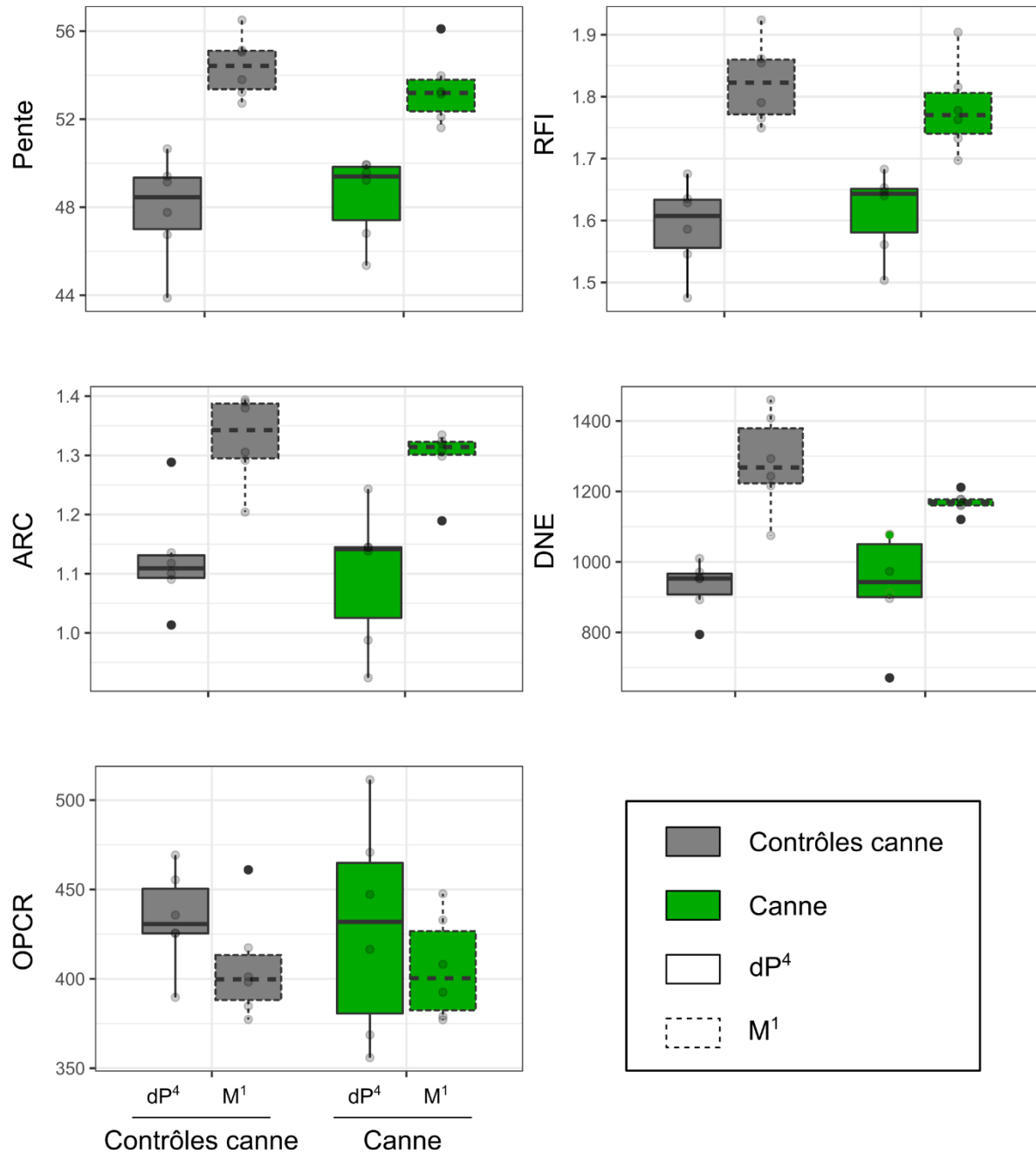
#### 4.3.2. Variations de topographie dentaire suite à la consommation de plantes herbacées diverses

Nous avons également étudié la topographie dentaire des lots des essais « luzerne » et « canne à sucre ». Ces résultats préliminaires sont présentés d'abord sur les porcs des lots de l'essai « canne à sucre » (Figures 4.11 et 4.12) puis sur ceux des lots de l'essai « luzerne » (Figures 4.13 et 4.14). L'ensemble des données brutes est présenté dans les tableaux S15 et S16 (Annexe 3).

1) Essai « canne à sucre » :

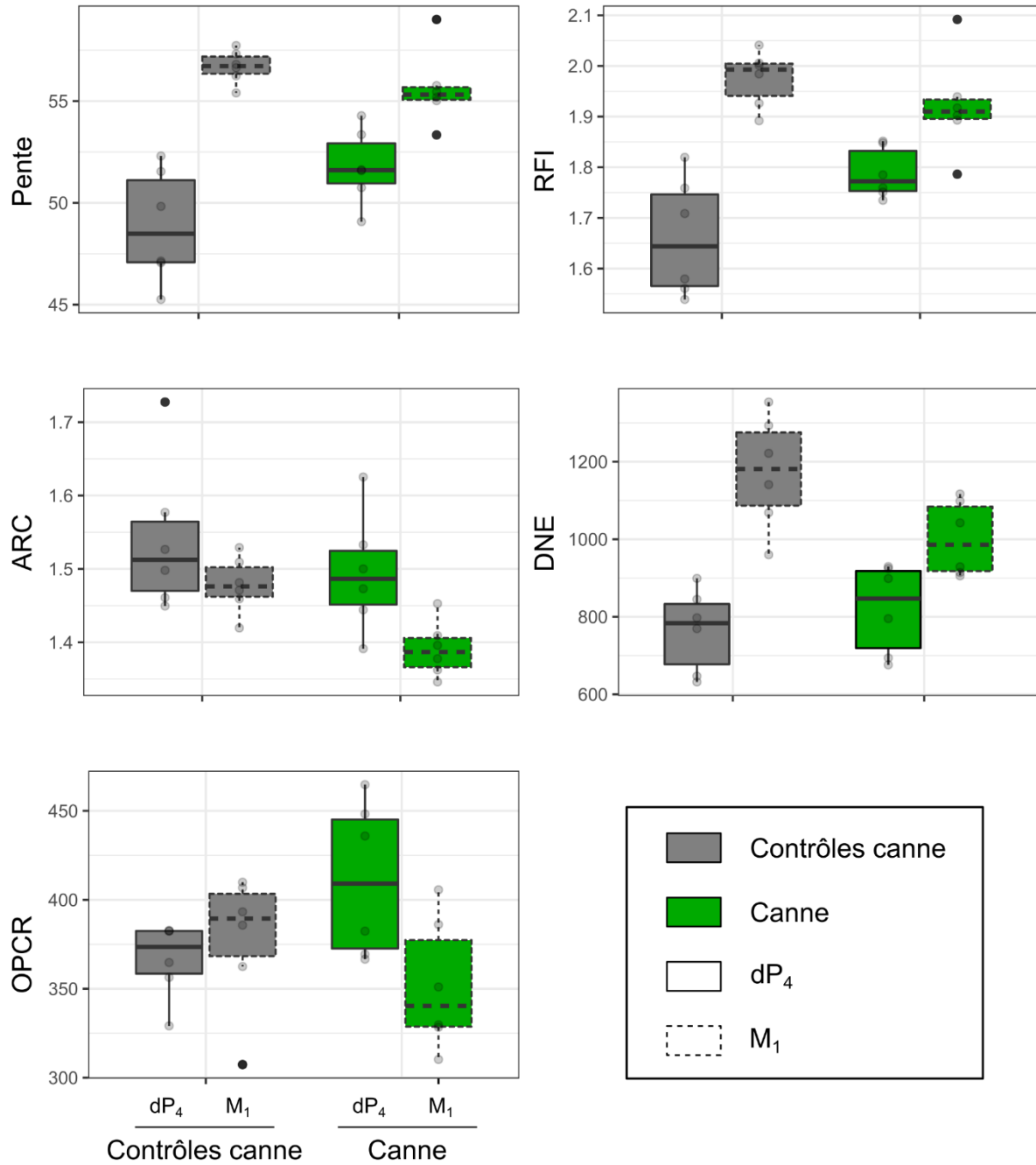
Au sein de l'essai « canne à sucre », on observe que les molaires présentent des pentes et des reliefs (RFI) plus élevés que les prémolaires déciduales (Figures 4.11 et 4.12), ce qui est attendu puisque les molaires sont très peu usées. De plus, sur ces deux paramètres, les valeurs sont moins dispersées sur les molaires que sur les prémolaires. Concernant le tranchant (ARC) et la courbure (DNE) des surfaces, ils diminuent sur les prémolaires supérieures par rapport aux molaires (Figure 4.11) ; à l'inverse, seule la DNE diminue sur les prémolaires inférieures et l'ARC augmente (Figure 4.12). La complexité (OPCR) tend à augmenter sur les prémolaires par rapport aux molaires, en particulier chez les porcs nourris avec de la canne à sucre ; les dents inférieures des contrôles présentent quant à eux des valeurs similaires.

D'une manière générale, les valeurs de pente et de RFI sont similaires entre les deux groupes de porcs sur les prémolaires supérieures (Figure 4.11). En revanche, sur les prémolaires inférieures, les porcs nourris avec de la canne à sucre semblent conserver des pentes et un relief plus important que les contrôles (Figure 4.12). Bien que non-significatifs, les tests de Student montrent en effet des tendances sur la pente et le RFI des  $dP^4$  ( $p = 0,06$  et  $p = 0,05$ , respectivement ; Tableau 4.4). Les groupes ne se distinguent pas sur l'ARC et la DNE. Sur la complexité des surfaces (OPCR), celle-ci est plus élevée aussi bien sur les prémolaires que sur les molaires chez les consommateurs de canne. Chez les contrôles, seules les prémolaires supérieures présentent des complexités plus élevées que les molaires. Ainsi, l'OPCR tend à distinguer les prémolaires inférieures des consommateurs de canne à sucre de celles des contrôles ( $p = 0,06$  ; Tableau 4.4).



**Figure 4.11.** Diagrammes en boîte des paramètres de topographie dentaire liés au relief, à la courbure et à la complexité calculés sur la totalité de la surface des premières molaires supérieures (M1, trait pointillé) et des dernières prémolaires déciduales supérieures (dP4, trait plein) sur les groupes de l'essai « canne à sucre ». Relief : Pente, RFI (indice de relief) ; Courbure : ARC (courbure moyenne standardisée), DNE (énergie normale de Dirichlet) ; Complexité : OPCR (comptage des patchs occlusaux après rotation). Groupes alimentaires : Contrôle canne (en gris) et Canne (en vert).





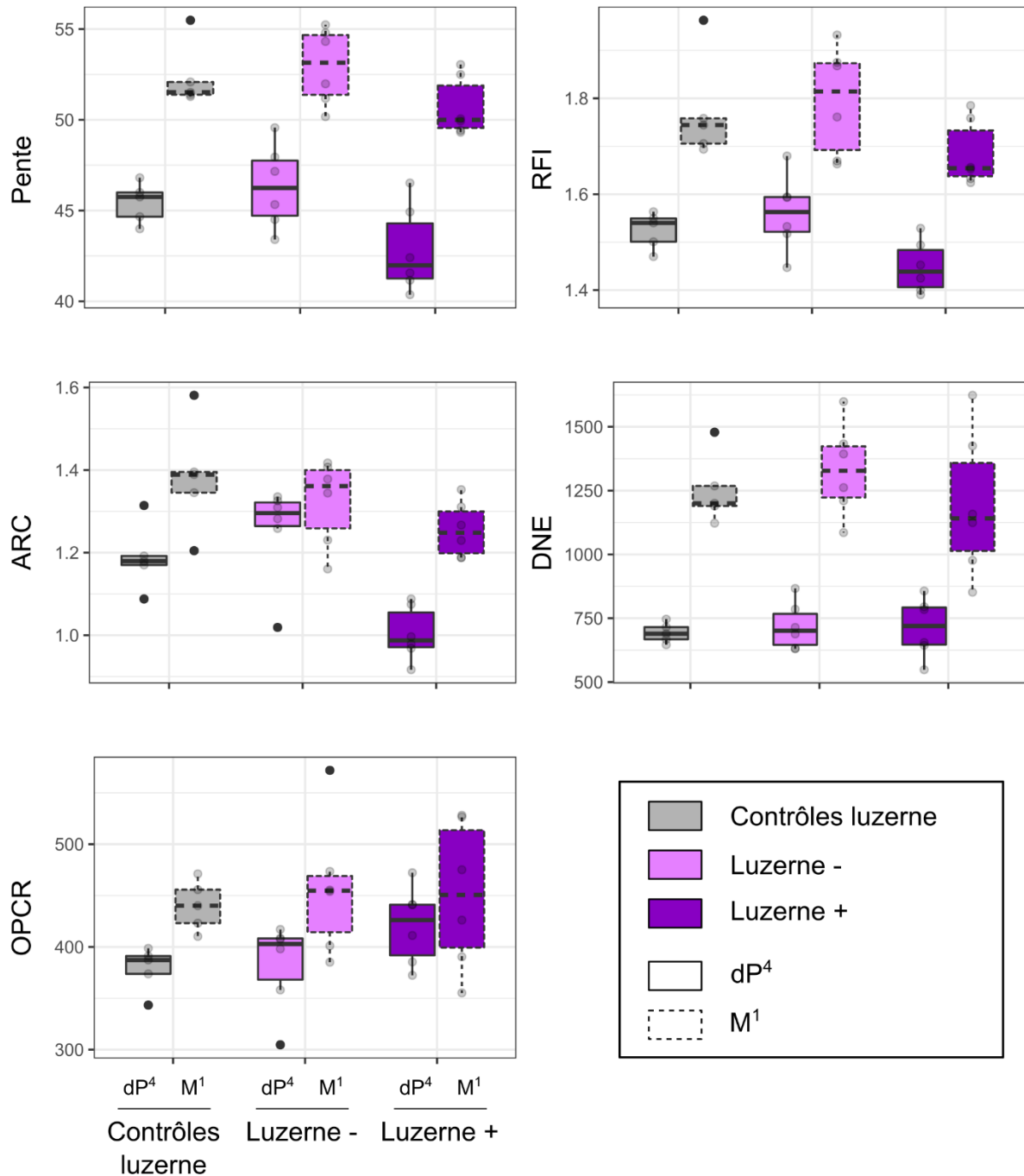
**Figure 4.12.** Diagrammes en boîte des paramètres de topographie dentaire liés au relief, à la courbure et à la complexité calculés sur la totalité de la surface des premières molaires inférieures (M1, trait pointillé) et des dernières prémolaires déciduales inférieures (dP4, trait plein) sur les groupes de l'essai « canne à sucre ». Relief : Pente, RFI (indice de relief) ; Courbure : ARC (courbure moyenne standardisée), DNE (énergie normale de Dirichlet) ; Complexité : OPCR (comptage des patchs occlusaux après rotation). Groupes alimentaires : Contrôle canne (en gris) et Canne (en vert).

**Tableau 4.4.** Résultats des tests t de Student réalisés sur les prémolaires supérieures et inférieures des groupes de l'essai « canne à sucre » pour chaque paramètre topographique.

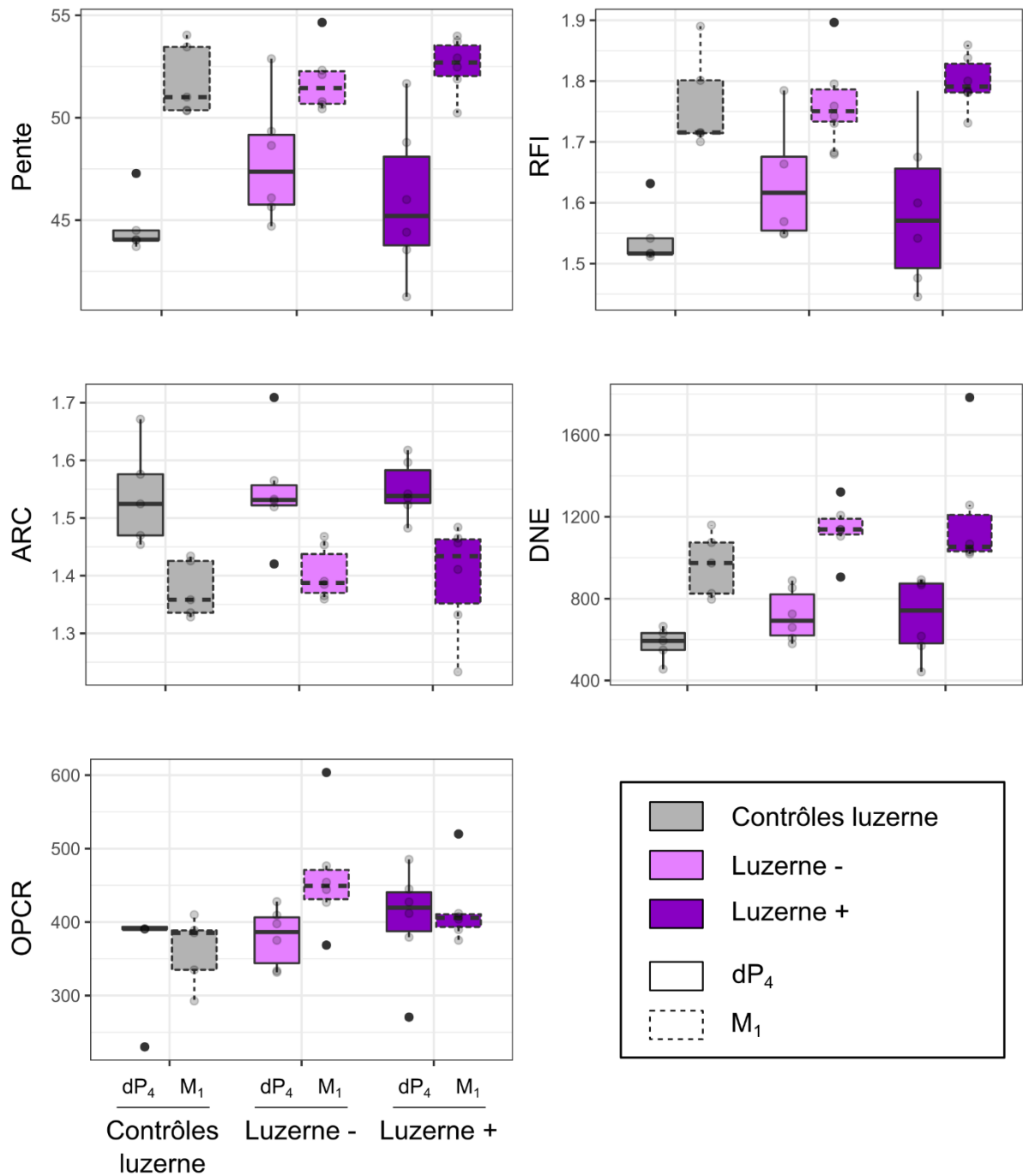
		<b>Paramètre</b>	<b>df</b>	<b>T</b>	<b>P</b>
<b>Canne à sucre</b>	dP <sup>4</sup> (supérieures)	Pente	9,54	0,43	0,68
		RFI	9,96	0,58	0,58
		ARC	9,38	-0,45	0,66
		DNE	7,39	0,08	0,94
		OPCR	-0,19	7,03	0,86
	dP <sub>4</sub> (inférieures)	Pente	2,13	8,68	0,06
		RFI	2,45	6,78	0,05
		ARC	-0,86	9,44	0,42
		DNE	0,85	9,95	0,41
		OPCR	2,27	7,28	0,06

2) Essai « luzerne » :

Au sein de l'essai « luzerne », les prémolaires présentent également des valeurs de pente et de RFI moins élevées que les molaires (Figures 4.13 et 4.14). D'une façon générale, les prémolaires semblent également présenter des valeurs plus dispersées que pour les molaires sur chacun des paramètres topographiques. De la même façon qu'au sein des groupes de l'essai « canne à sucre », on observe que l'ARC et la DNE sont plus faibles sur les dP<sup>4</sup> que sur les M<sup>1</sup> (Figure 4.13) ; à l'inverse, seule la DNE diminue sur les dP<sub>4</sub> et l'ARC augmente (Figure 4.14). Les groupes « Contrôles » et « Luzerne - » présentent globalement des valeurs assez similaires sur les prémolaires supérieures et inférieures pour l'ensemble des paramètres topographiques (Figures 4.13 et 4.14), ce qui est attendu compte tenu de la faible quantité de luzerne consommée par le groupe « Luzerne - ». Le groupe nourri avec le plus de luzerne présentent également des valeurs assez similaires aux deux autres groupes sur la DNE et l'OPCR (Figures 4.13 et 4.14). Néanmoins, il se distingue des autres groupes par des pentes et des reliefs significativement plus bas sur les dP<sup>4</sup> que pour les deux autres groupes (Figure 4.13, Tableaux 4.5 et 4.6). Ils présentent également des valeurs de tranchant significativement plus basses sur les prémolaires déciduales par rapport aux autres groupes (Figure 4.13, Tableaux 4.5 et 4.6).



**Figure 4.13.** Diagrammes en boîte des paramètres de topographie dentaire liés au relief, à la courbure et à la complexité calculés sur la totalité de la surface des premières molaires supérieures (M1, trait pointillé) et des dernières prémolaires déciduales supérieures (dP4, trait plein) sur les groupes de l'essai « luzerne ». Relief : Pente, RFI (indice de relief) ; Courbure : ARC (courbure moyenne standardisée), DNE (énergie normale de Dirichlet) ; Complexité : OPCR (comptage des patches occlusaux après rotation). Groupes alimentaires : Contrôles luzerne (en gris), Luzerne – (en rose) et Luzerne + (en violet).



**Figure 4.14.** Diagrammes en boîte des paramètres de topographie dentaire liés au relief, à la courbure et à la complexité calculés sur la totalité de la surface des premières molaires inférieures (M1, trait pointillé) et des dernières prémolaires déciduales inférieures (dP<sub>4</sub>, trait plein) sur les groupes de l'essai « luzerne ». Relief : Pente, RFI (indice de relief) ; Courbure : ARC (courbure moyenne standardisée), DNE (énergie normale de Dirichlet) ; Complexité : OPCR (comptage des patchs occlusaux après rotation). Groupes alimentaires : Contrôles luzerne (en gris), Luzerne - (en rose) et Luzerne + (en violet).

**Tableau 4.5.** Résultats des analyses de variance réalisées sur les prémolaires supérieures et inférieures des groupes de l'essai « luzerne » pour chaque paramètre topographique.

		Paramètre		df	Somme des carrés	Carré moyen	F	P
<b>Luzerne</b>	dP4 supérieures	<b>Pente</b>	Effet	2	39,38	19,69	4,57	<b>0,03</b>
			Résidus	14	60,29	4,31		
		<b>RFI</b>	Effet	2	0,04	0,02	5,23	<b>0,02</b>
			Résidus	14	0,05	0,00		
		<b>ARC</b>	Effet	2	0,20	0,10	11,88	<b>9,64e-4</b>
	Résidus		14	0,12	0,01			
	DNE	Effet	2	2079	1040	0,13	0,88	
		Résidus	14	116469	8319			
	OPCR	Effet	2	6191	3095	2,35	0,13	
		Résidus	14	18438	1317			
dP4 inférieures	Pente	Effet	2	28,37	14,19	1,58	0,24	
		Résidus	14	125,50	8,96			
	RFI	Effet	2	0,02	0,01	1,12	0,35	
		Résidus	14	0,14	0,01			
	ARC	Effet	2	0,00	0,00	0,02	0,98	
Résidus		14	0,09	0,01				
DNE	Effet	2	65150	32575	1,55	0,25		
	Résidus	14	294013	21001				
OPCR	Effet	2	5158	2579	0,64	0,54		
	Résidus	14	56372	4027				

**Tableau 4.6.** Résultats des tests de comparaisons multiples suite aux analyses de variance significatives sur les prémolaires supérieures des groupes de l'essai « luzerne » pour la pente, le RFI et l'ARC. Tests de Tukey HSD (au-dessus de la diagonale) et de Fisher LSD (sous la diagonale).

LSD	HSD	Contrôles luzerne	Luzerne -	Luzerne +
Contrôles luzerne				ARC (p = 0,01)
Luzerne -				Pente (p = 0,03), RFI (p = 0,02), ARC (p = 0,001)
Luzerne +		ARC (p = 0,005)	Pente (p = 0,01), RFI (p = 0,007), ARC (p = 0,0003)	

## 4.4. Discussion

Cette étude menée sur des porcs nourris avec deux types de plantes herbacées et en différentes proportions apporte de nouveaux éléments pour mieux comprendre leur impact sur l'abrasion dentaire, que ce soit sur la micro-usure ou la méso-usure. Si les interprétations et les implications présentées ci-dessous sont nuancées en raison de différences (alimentations de base différentes, âge des individus, quantités des herbacées consommées) entre les essais expérimentaux, ces résultats soulèvent des perspectives intéressantes pour améliorer nos inférences paléo-écologiques, aussi bien grâce à l'analyse des textures de micro-usure dentaire que grâce à l'analyse de la topographie ou méso-usure dentaire.

### 4.4.1. Variations des textures de micro-usure dentaire suite à la consommation d'herbacées diverses

Cette étude montre que la consommation de luzerne, même en faibles quantités (< 10 % du poids sec du bol alimentaire quotidien), tend à générer des surfaces d'usure qui se distinguent de celles observées sur les porcs nourris uniquement avec des granulés. En particulier, bien qu'on observe un chevauchement important des valeurs sur les facettes écrasantes, le groupe nourri avec le plus de luzerne tend à montrer des surfaces écrasantes et coupantes plus isotropes que les « Contrôles luzerne », ce qui est attendu suite à la consommation d'une herbacée dicotylédone plutôt riche en cellulose et lignine et pauvre en silice (Figure 4.2). Ces résultats sont donc cohérents avec des surfaces d'usure plus isotropes chez les animaux qui consomment davantage de plantes herbacées dicotylédones (e.g. Ungar et al., 2007; Scott, 2012; Merceron et al., 2014, 2016). De plus, une précédente étude expérimentale réalisée sur des cochons d'inde nourris avec différents fourrages (à hauteur de 100 % de leur alimentation) frais et séchés montre que la consommation de luzerne séchée tend à générer des surfaces légèrement plus isotropes que la luzerne fraîche (Winkler, Schulz-Kornas, Kaiser, De Cuyper, et al., 2019). Cela contribuerait à expliquer une telle baisse de l'anisotropie ( $epLsar$ ) sur les porcs nourris avec le plus de luzerne (en faible proportion mais séchée) par rapport aux porcs nourris uniquement avec des granulés. Par ailleurs, si la complexité des surfaces est similaire entre les trois groupes sur les facettes écrasantes, elle tend à

augmenter avec la consommation de luzerne sur les facettes coupantes (Figure 4.3), ce qui est attendu suite à la consommation de ce type d'herbacée. Enfin, les porcs nourris avec le plus de luzerne présentent généralement des facettes écrasantes moins rugueuses que les contrôles. De précédentes études ont suggéré que la mastication de plantes dicotylédones (arborées comme herbacées) génère un bol alimentaire constitué de particules moins allongées et plus compactes que pour les monocotylédones, ce qui peut entraîner un effet de polissage sur les surfaces d'usure (reflété par des paramètres de hauteur et de volume plus faibles) du fait d'une augmentation de l'attrition (Calandra, 2011; Schulz, Calandra, et al., 2013; Winkler, Schulz-Kornas, Kaiser, De Cuyper, et al., 2019).

Les porcs du groupe « canne » ont consommé une quantité très importante de canne au quotidien. La consommation répétée de cette plante herbacée, sous forme de grandes et grosses tiges fibreuses, a généré des surfaces d'usure peu complexes, peu rugueuses et anisotropes. Nous nous attendions à observer des surfaces plus anisotropes chez les consommateurs de canne à sucre que chez les contrôles puisque celle-ci est très fibreuse et est plus riche en silice que les granulés. Par ailleurs, il est attendu que des forces de cisaillement répétées pour la mastication d'une herbacée très fibreuse et riche en silice aient contribué à une baisse de la complexité et de la rugosité, au même titre qu'à l'augmentation de l'anisotropie. Une précédente étude expérimentale sur des cochons d'inde montre que la consommation de bambou – une plante herbacée monocotylédone aux caractéristiques physiques et mécaniques semblables à celle de la canne à sucre – génère des surfaces d'usure plutôt rugueuses (Winkler, Schulz-Kornas, Kaiser, De Cuyper, et al., 2019). Si cette différence de rugosité suite à la consommation de bambou et suite à la consommation de canne pourrait s'expliquer par le fait que nous avons utilisé deux taxons très différents, un taux de lignine plus important dans le bambou que dans la canne pourrait également y contribuer. En effet, il est d'environ 6 % pour la canne à sucre (dans cette étude), tandis qu'il est d'environ 16 % dans le bambou (dans l'étude de Winkler et al., 2019a). Par conséquent, le schéma général de micro-usure observé ici suite à la consommation de canne à sucre (complexité plutôt faible et anisotropie élevée) est cohérent avec ceux largement observés sur les animaux qui consomment principalement des plantes herbacées coriaces et abrasives (e.g. Ungar et al., 2007, 2010; J. R. Scott, 2012; R. S. Scott et al., 2012; Merceron et al., 2014, 2016; Souron et al., 2015 ;

voir également chapitre 6). En outre, ce schéma est également similaire à celui observé chez les pandas actuels (*Ailuropoda melanoleuca*) qui se nourrissent quasi-exclusivement de bambous (Donohue et al., 2013).

Il est important de noter que les groupes alimentaires présentés sont issus de deux procédures expérimentales différentes. Tous les porcs étudiés ici ont reçu des granulés, mais ils ont été consommés secs par les porcs de l'essai « luzerne » et mouillés par les porcs de l'essai « canne à sucre ». Ainsi, malgré des teneurs similaires en silice, lignine et cellulose des deux types de granulés (Figure 4.2), les comparaisons entre groupes issus des différents essais sont limitées par ce biais. Par ailleurs, les aliments ont été donnés dans des états différents : la luzerne était sèche tandis que la canne à sucre était donnée fraîche. De plus, les quantités des herbacées consommées ne sont pas précisément connues car elles n'étaient pas déterminées en amont des essais. Les herbacées étaient en effet données à volonté, en supplément de la ration de granulés. Seul le groupe « Luzerne + » était rationné en granulés à 85 % par rapport aux contrôles ; les autres porcs ont tous reçu la même quantité de granulés. Les estimations réalisées par l'unité expérimentale ont montré que la luzerne n'a été consommée qu'en faibles quantités (< 10 % du poids sec du bol alimentaire), contrairement à la canne à sucre qui a été consommée en grande quantité (environ 4 kg par jour), très probablement en raison d'une forte appétence pour le sucre. Les comparaisons entre les porcs de l'essai « luzerne » et ceux de l'essai « canne à sucre » sont donc nécessairement limitées. Malgré ces facteurs qui varient entre les lots des deux essais, nous notons tout de même des tendances inverses selon le type d'herbacée consommée (dicotylédone ou monocotylédone) qui sont cohérentes avec la littérature : la consommation d'une herbacée monocotylédone a plutôt généré des surfaces anisotropes et peu complexes par rapport aux contrôles, tandis que la consommation d'une herbacée dicotylédone – même en petite quantité – a plutôt généré des surfaces isotropes et complexes. La consommation des deux types d'herbacées, mais plus particulièrement l'herbacée monocotylédone, semble globalement générer des surfaces plus homogènes. A l'exception du paramètre Tfv qui ne diffère pas selon le type d'herbacée consommée dans notre étude, les mêmes tendances ont en effet été observées non seulement sur des brebis en alimentation contrôlée (Merceron et al., 2016) mais également sur des ongulés et des primates sauvages (e.g. Ungar et al., 2007,



2010; J. R. Scott, 2012; R. S. Scott et al., 2012; Merceron et al., 2014). Nos résultats basés sur des expérimentations paraissent donc soutenir les interprétations précédentes sur des spécimens sauvages actuels. Cependant, ils soulignent également que de nombreux facteurs peuvent intervenir dans la formation des textures de micro-usure dentaire et doivent donc être pris en compte dans les inférences paléo-écologiques.

#### **4.4.2. Variations de la méso-usure dentaire suite à la consommation d'herbacées diverses**

Nous avons également analysé la topographie, ou méso-usure, dentaire des lots des essais « luzerne » et « canne à sucre ». Pour cela, nous avons comparé les observations obtenues sur les premières molaires, très peu usées, à celles obtenues sur les prémolaires usées. Pour les lots nourris avec de la luzerne, seuls la pente et le relief diffèrent entre les groupes alimentaires sur les prémolaires supérieures : la consommation de luzerne chez les porcs, dès lors qu'elle représente environ 8 % du poids sec du bol alimentaire, génère des usures plus planes que chez les porcs nourris uniquement avec des granulés. Comme précisé ci-dessus, la consommation de luzerne a pu entraîner un effet de polissage dû à davantage de contacts entre dents antagonistes (Calandra, 2011; Schulz, Calandra, et al., 2013; Winkler, Schulz-Kornas, Kaiser, De Cuyper, et al., 2019). Si ces contacts résultent de davantage de mouvements verticaux (i.e. dorso-ventraux) que transverses afin de fragmenter efficacement une herbacée peu abrasive et peu rigide – tel que reflété par des anisotropies plus faibles –, on peut donc s'attendre à une usure plus plane des surfaces dentaires. En outre, la luzerne séchée nécessite probablement moins de forces de cisaillement pour être réduite en morceaux avant d'être ingérée que de la luzerne fraîche et humide. En effet, si la rigidité de la plante est négativement liée à son taux d'humidité (Shah et al., 2017; Winkler, Schulz-Kornas, Kaiser, De Cuyper, et al., 2019), on suppose ici qu'un taux d'humidité excessivement faible lié au séchage rapide après la fauche (ici, le foin de luzerne) mène à des plantes plutôt cassantes. Néanmoins, les dents inférieures ne présentent pas cette tendance vers une usure plus plane (des prémolaires) suite à la consommation de luzerne.

Contrairement à la luzerne, la mastication répétée de la canne à sucre ne génère pas des usures plus planes par rapport aux contrôles. En particulier, si les valeurs de pente et de RFI sont similaires entre les deux lots de l'essai « canne à sucre » sur les prémolaires supérieures, elles sont plus élevées sur les prémolaires inférieures des porcs ayant consommé la canne. Par ailleurs, la consommation de canne semble tendre à générer une méso-usure dentaire plus complexe et donc caractérisée par davantage d'outils (fissures, crénulations, ...), comme reflété par des valeurs plus élevées d'OPCR sur les prémolaires que sur les molaires. Néanmoins, les porcs « contrôles » ayant consommé uniquement des granulés présentent des OPCR plus élevées sur les prémolaires inférieures que sur les molaires inférieures, mais plus faibles ou similaires sur les prémolaires supérieures que sur les molaires supérieures. Une récente étude réalisée sur des suidés actuels et fossiles montre que les troisièmes molaires (usées) des phacochères (*Ph. africanus* dans leur étude) – pisseurs spécialisés – sont caractérisées par une angularité et une complexité plus importante que celles des autres taxons actuels (Rannikko et al., 2020). La conservation de pentes et de reliefs plus importants suite à la consommation d'une herbacée fibreuse et riche en silice, associés à l'augmentation de la complexité, pourrait refléter une augmentation du nombre d'outils sur les surfaces occlusales pour mastiquer efficacement une quantité importante d'herbacées coriaces et abrasives au quotidien. Davantage d'études permettraient de vérifier ces observations expérimentales, notamment sur des taxons sauvages actuels consommant une quantité importante d'herbacées (par exemple, les phacochères), en explorant les relations entre comportements alimentaires (et masticatoires), les propriétés physiques et mécaniques des ressources effectivement consommées et les changements de topographie dentaire entre dents usées et non-usées.

Par conséquent, bien qu'il soit difficile de comparer les méso-usures dentaires entre les porcs de l'essai « luzerne » et ceux de l'essai « canne à sucre », on observe tout de même des tendances inverses selon le type d'herbacée consommée mais aussi probablement selon le taux d'humidité de la plante consommée. En particulier, la consommation d'une faible quantité de luzerne séchée génère des usures planes, potentiellement en lien avec un phénomène d'attrition plus marqué, tandis que la consommation d'une quantité importante de canne à sucre génère des usures dentaires qui conservent des pentes et des reliefs importants. De plus, l'usure dentaire générée par la consommation de canne à

sucre complexifie la surface occlusale en augmentant le nombre d'outils pour mastiquer efficacement la canne à sucre c'est-à-dire pour la percer, la cisailer, la broyer.

Si la topographie dentaire a principalement été étudiée sur des molaires non-usées, quelques études se sont intéressées à évaluer comment des changements de topographie induits par l'usure peuvent refléter des alimentations différentes (Bunn & Ungar, 2009; Venkataraman et al., 2014; Pampush, Spradley, et al., 2016; Pampush et al., 2018; Yamashita et al., 2016; Renaud & Ledevin, 2017; Li et al., 2020; Rannikko et al., 2020). Ici, nous avons exploré les changements des paramètres de topographie dentaire entre les molaires très peu usées et les prémolaires usées sur des groupes de porcs expérimentaux nourris avec différentes plantes herbacées. Comme discuté dans le chapitre 3, une des perspectives de ce projet est d'évaluer précisément la relation entre les changements de topographie dentaire et l'usure dentaire, par exemple en considérant un indicateur direct du degré d'usure tel que le degré d'exposition de la dentine (voir chapitre 3). Par ailleurs, une autre perspective est de s'intéresser précisément à la topographie des zones d'usure sur les surfaces occlusales, et non sur l'ensemble de la dent. Ainsi, Ghislain Thiery avait développé dans le cadre d'un autre projet une méthode d'extraction automatique des pentes les plus faibles sur les surfaces dentaires (la surface représentée par les zones de pentes  $> 30^\circ$ ). Ces zones les plus horizontales n'intègrent donc pas les pentes abruptes des cuspidés mais intègrent davantage les zones les plus usées de la dent, notamment sur les sommets des cuspidés. Néanmoins, si l'extraction automatique des zones de pentes les plus faibles représente une avancée importante pour extraire automatiquement les zones d'usure sur les surfaces occlusales afin de quantifier précisément leur topographie sans tenir compte de l'ensemble de la surface, cette approche présente plusieurs limites. D'une part, de nombreuses zones d'usure présentent des pentes avec des degrés  $> 30^\circ$  et ne sont donc pas prises en compte dans l'analyse, et certaines zones non-usées sur les surfaces occlusales peuvent également présenter des pentes  $< 30^\circ$  sans toutefois être usées telles que les fonds des bassins occlusaux ; elles sont alors incluses dans la surface de « low slope ». D'autre part, la morphologie dentaire initiale, non-usée, diffère entre taxons/populations, ce qui introduirait un biais important si l'on utilise le même seuil de pente pour les différent(e)s taxons/populations. Prenons par exemple le cas d'une comparaison entre différents taxons de primates incluant des paranthropes, qui

présentent des cuspides très basses et arrondies (e.g. Kay, 1985), et des théropithèques, qui présentent des cuspides hautes (e.g; Jablonski et al., 2008). Une autre approche pour quantifier la topographie des zones usées uniquement pourrait être d'identifier et d'extraire manuellement les zones d'usure sur les surfaces dentaires, à la manière de la méthode *Occlusal Fingerprint Analysis* (Kullmer et al., 2009; Harty et al., 2022). Cette approche propose également une quantification des schémas de macro-usure dentaire en mesurant notamment l'aire et l'inclinaison des facettes d'usure en fonction de la phase (i.e. de cisaillement ou de broyage) pendant laquelle elles sont le plus mobilisées.

## 4.5. Conclusions

D'une façon générale, les schémas d'abrasion dentaire observés sur les porcs nourris avec différentes plantes herbacées sont cohérents avec les précédentes études et diffèrent selon le type de plante consommée. Les herbacées dicotylédones, plutôt pauvres en silice et riches en lignine, tendent à générer des textures isotropes, plutôt complexes et peu rugueuses. Cette faible rugosité pourrait être associée à un certain degré de polissage des surfaces en raison d'une abrasion et/ou d'une attrition plus importante. À l'inverse, la consommation d'une herbacée monocotylédone très fibreuse et riche en silice génère des textures plutôt anisotropes, peu complexes et peu rugueuses. Elle ne semble pas associée à une usure plus importante des surfaces, mais génère plutôt une méso-usure dentaire complexe. Nos résultats expérimentaux démontrent donc que la consommation d'une quantité importante d'herbacées monocotylédones très fibreuses génère une abrasion dentaire spécifique.

Cette étude souligne l'intérêt d'explorer à la fois les textures de micro-usure dentaire et la topographie, ou méso-usure, dentaire pour inférer des régimes alimentaires et des écologies passées. Plusieurs auteurs considèrent que certains taxons de primates et suidés pliocènes et pléistocènes présentent des adaptations à une part croissante de plantes herbacées coriaces et abrasives dans leur alimentation. En particulier, certains suidés africains, tels que *Notochoerus* et *Kolpochoerus*, montrent des molaires de plus en plus allongées, hypsodontes et multicuspidées (Harris & White, 1979; Souron, 2017) et certains taxons d'hominines présentent un épaissement de leur émail dentaire,

particulièrement chez le genre *Paranthropus* (Grine & Martin, 1988; Lucas et al., 2008). Toutefois, les données issues de différents indicateurs paléo-écologiques sont parfois en désaccord et leurs écologies passées restent peu comprises (e.g. Ungar & Sponheimer, 2011; Souron, 2017 et voir chapitre 1). Etudier les schémas d'abrasion dentaire de ces taxons, à lumière de ces résultats expérimentaux et en combinant à la fois l'étude des textures de micro-usure et l'analyse de la méso-usure, permettrait d'améliorer nos inférences écologiques chez ces taxons. En lien avec les observations présentées dans ce chapitre, l'analyse des spécimens fossiles de *Kolpochoerus* de la Formation de Shungura suggère que ceux-ci consommaient des plantes herbacées, probablement des graminées et/ou des cypéracées compte-tenu de leur signal en isotopes stables du carbone, mais plutôt peu coriaces et abrasives telles que des plantes herbacées fraîches et en milieu humide (voir chapitre 7). L'analyse de la topographie dentaire en fonction de l'usure chez ce taxon permettrait d'apporter de nouveaux éléments pour tester cette hypothèse (voir Ranniko et al., 2020 sur des troisièmes molaires usées bien qu'ils n'aient pas pris en compte les différents degrés d'usure dans leurs analyses).

## **Chapitre 5 : Enregistrement de faibles variations d'alimentation**

### **C<sub>4</sub> dans l'émail dentaire : approche expérimentale**

#### **5.1. Introduction**

Explorer les variations isotopiques de certains éléments chimiques conservés dans les tissus biologiques d'organismes éteints contribue à retracer leurs écologies (régimes alimentaires, positions trophiques, habitats, dispersions, ...), et donc à reconstruire des environnements passés (Clementz, 2012; Bocherens & Drucker, 2013). De telles études apportent ainsi des informations pour mieux comprendre quelles pressions environnementales, en lien notamment avec l'alimentation, ont pu jouer un rôle sur la sélection de certaines morphologies cranio-mandibulaires et dentaires chez les mammifères. De nombreux auteurs considèrent par exemple l'hypsodontie chez les ruminants comme une adaptation à une consommation accrue de d'herbacées monocotylédones abrasives, tel que cela est reflété par des compositions en isotopes stables du carbone indiquant une consommation de plus en plus importante de ce type de plantes depuis les 10 derniers Ma (Damuth & Janis, 2011; Uno et al., 2011; Madden, 2014). Au sein de la lignée humaine, les études isotopiques soulignent également un fort accroissement de la part de ces plantes dans l'alimentation à la fin du Pliocène et au début du Pléistocène, et en particulier au sein du taxon robuste est-africain *Paranthropus boisei* (Sponheimer & Lee-Thorp, 1999b; van der Merwe et al., 2008; Lee-Thorp et al., 2010, p. 2010; Cerling et al., 2011; Cerling, Manthi, et al., 2013; Sponheimer et al., 2013; Wynn et al., 2020). Plusieurs auteurs ont proposé que la consommation de ces herbacées monocotylédones, riches en silice et abrasives, pourrait expliquer la sélection des phénotypes cranio-mandibulaires et dentaires robustes (Ungar et al., 2008; Cerling et al., 2011; Rabenold & Pearson, 2011). En outre, ces études indiquent une diversité de régimes alimentaires au sein des hominines et des proportions variées d'herbacées monocotylédones, allant d'une alimentation principalement C<sub>3</sub> (e.g. feuilles, fruits d'arbres et herbacées dicotylédones) à une alimentation principalement C<sub>4</sub> (e.g. herbacées monocotylédones), en passant par une alimentation plutôt mixte C<sub>3</sub>/C<sub>4</sub> dans un cadre tropical africain (voir chapitre 1). La consommation de ces plantes C<sub>4</sub> comme aliments de repli par certains hominines pourrait contribuer au partitionnement de niches entre

taxons contemporains. Toutefois, les mécanismes d'intégration du signal isotopique restent à explorer plus en détail afin d'améliorer nos inférences sur les habitudes alimentaires des hominines et leur impact sur la sélection des phénotypes cranio-mandibulaires et dentaires (e.g. Quinn, 2019).

La biogéochimie isotopique se base principalement sur les abondances relatives, naturelles, de différents isotopes d'un même élément chimique. Parmi les isotopes stables, ceux de l'azote ( $^{15}\text{N}$ ,  $^{14}\text{N}$ ), de l'oxygène ( $^{18}\text{O}$ ,  $^{16}\text{O}$ ) et en particulier du carbone ( $^{13}\text{C}$ ,  $^{12}\text{C}$ ) ont été largement utilisés en paléontologie et en archéologie (e.g. Ericson et al., 1981; Bocherens et al., 1994, 1996; Lee-Thorp et al., 1994; Zazzo et al., 2000; Balasse et al., 2002, 2006, 2018; Harris & Cerling, 2002; Boisserie et al., 2005; Cerling et al., 2011; Cerling, Manthi, et al., 2013; Uno et al., 2011; Cucchi et al., 2016; Frémondeau et al., 2012; Negash et al., 2020). Depuis la fin des années 1970 (DeNiro & Epstein, 1978; J. C. Vogel, 1978; van der Merwe, 1982), la composition en isotopes stables du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) dans les tissus animaux est particulièrement étudiée car, d'une façon générale, les plantes terrestres qu'ils consomment présentent naturellement des valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  différentes en fonction du type de photosynthèse qu'elles réalisent. Les valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  sont mesurées en tenant compte du rapport entre la concentration en isotope lourd ( $^{13}\text{C}$ ) et en isotope léger ( $^{12}\text{C}$ ) dans les tissus. Les plantes  $\text{C}_3$  (qui réalisent une photosynthèse dont le premier composé organique formé à partir du  $\text{CO}_2$  atmosphérique est une molécule à 3 carbones, et fixent préférentiellement le  $^{12}\text{C}$ ) présentent un signal  $\delta^{13}\text{C}$  très négatif avec une valeur moyenne autour de -27 ‰ (Cerling et al., 1998; Kohn, 2010). Les plantes  $\text{C}_4$  (qui réalisent une photosynthèse dont le premier composé organique est à 4 carbones, et sont plus enrichies en  $^{13}\text{C}$ ) présentent un signal  $\delta^{13}\text{C}$  moyen plus élevé autour de -12,5 ‰. Il existe également des plantes de type CAM (*Crassulacean Acid Metabolism* ou métabolisme acide crassulacéen), les plantes grasses principalement mais également beaucoup d'épiphytes, qui présentent en moyenne des signaux intermédiaires entre les plantes  $\text{C}_3$  et les plantes  $\text{C}_4$  (Cerling et al., 1998; J. D. Marshall et al., 2007). Les plantes  $\text{C}_3$  sont pour la plupart des arbres et des buissons mais également des herbacées dicotylédones, et se retrouvent notamment en milieu équatorial et tempéré. Les plantes  $\text{C}_4$  sont pour la plupart des plantes herbacées monocotylédones, en particulier des graminées, que l'on retrouve dans des milieux plus ouverts et plus arides (Pearcy & Ehleringer, 1984). Schématiquement, les premières sont davantage consommées par les animaux

brouteurs (i.e. qui consomment des plantes arborées) tandis que les secondes sont davantage consommées par les pisseurs (mais il existe de nombreux animaux pisseurs d'herbacées C<sub>3</sub>) ; les tissus animaux enregistrent ainsi des signaux  $\delta^{13}\text{C}$  différents selon la proportion de plantes C<sub>3</sub> et C<sub>4</sub> consommées (Bocherens & Drucker, 2013). La composition en isotopes stables du carbone mesurée dans les tissus biologiques constitue donc un éco-indicateur privilégié pour retracer les régimes alimentaires (Ben-David & Flaherty, 2012; Clementz, 2012).

L'émail est principalement ciblé dans le registre fossile pour les reconstructions alimentaires et environnementales parce qu'il est très compact, presque complètement minéralisé, et donc moins soumis à la diagenèse que d'autres tissus tels que la dentine ou l'os (Wang & Cerling, 1994; Kohn & Cerling, 2002). De plus, une fois minéralisé, l'émail dentaire, acellulaire, n'est pas remodelé au cours de la vie de l'individu (Smith, 1998). Les valeurs isotopiques du carbone enregistrées dans la bioapatite constituant l'émail reflètent donc celles des aliments consommés pendant la période de formation de la dent échantillonnée. La bioapatite, notamment sa fraction carbonatée (CO<sub>3</sub>) sur laquelle le  $\delta^{13}\text{C}$  est mesuré, est enrichie en <sup>13</sup>C par rapport à l'alimentation. Connaître précisément le facteur d'enrichissement ( $\epsilon^*$ ) entre l'alimentation et la bioapatite de l'émail est donc essentiel pour retracer les préférences alimentaires. Plusieurs études ont été menées dans cet objectif, certaines sur des animaux sauvages ou en liberté dont l'alimentation est relativement bien connue et d'autres dans le cadre d'expérimentations en alimentation contrôlée (Lee-Thorp et al., 1989; Cerling & Harris, 1999; Balasse, 2002; Passey, Robinson, et al., 2005; Warinner & Tuross, 2009, 2010; Zazzo et al., 2010; Codron et al., 2018; Tejada-Lara et al., 2018). Néanmoins, celles-ci ont principalement porté sur des taxons d'herbivores (ruminants et non-ruminants). Jusqu'à présent, seulement trois études en alimentation contrôlée se sont intéressées au porc, et sans tenir compte de l'effet de proportions variées d'alimentation C<sub>4</sub> (Passey, Robinson, et al., 2005; Warinner & Tuross, 2009, 2010 ; voir également Howland et al., 2003 sur la bioapatite et le collagène de l'os).

Ces dernières années, plusieurs études ont questionné la valeur du facteur d'enrichissement ( $\epsilon^*$ ) ainsi que les valeurs moyennes de  $\delta^{13}\text{C}$  mesurées pour les plantes C<sub>3</sub> et C<sub>4</sub> qui sont utilisées pour estimer la part de ressources en C<sub>4</sub> dans l'alimentation globale des hominines (Tejada-Lara et al., 2018; Quinn,



2019; Malone et al., 2021). La plupart des études ont pris en compte un facteur d'enrichissement compris entre 12 et 14 ‰ mais quelques auteurs ont suggéré de tenir compte de valeurs plus faibles (Kellner & Schoeninger, 2007; Malone et al., 2021). Si un facteur d'enrichissement plus faible indiquerait une part plus importante de plantes C<sub>4</sub>, ces nouvelles estimations seraient peu différentes et indiqueraient également une consommation importante et croissante de plantes C<sub>4</sub> (Sponheimer et al., 2022). Il reste toutefois important de mieux comprendre la variabilité du fractionnement isotopique, en particulier chez un taxon omnivore, pour une meilleure interprétation des signaux isotopiques enregistrés dans l'émail dentaire. Entre autres facteurs, le fractionnement isotopique entre l'alimentation et les tissus est impacté par la physiologie du système digestif et peut l'être également par la masse corporelle de l'animal (Passey, Robinson, et al., 2005; Codron et al., 2018; Tejada-Lara et al., 2018). Il est donc essentiel de développer un modèle expérimental basé sur un taxon omnivore tel que le porc pour une meilleure interprétation des variations du signal  $\delta^{13}\text{C}$  mesurées dans l'émail dentaire de taxons omnivores. Si nous ne prétendons pas transposer les observations faites sur les porcs domestiques aux hominines fossiles, ce modèle expérimental permettra notamment de mieux appréhender la variabilité qui peut exister, en termes de fractionnement isotopique, entre individus d'une même espèce vivant dans un même habitat, voire la variabilité au sein d'un même individu.

Dans le cadre de cette étude, nous avons testé si la composition en isotopes stables du carbone dans l'émail dentaire reflète des proportions différentes de ressources en C<sub>4</sub> (0, 10, 20, 40, 60 et 80 %) dans l'alimentation de porcs domestiques juvéniles en alimentation contrôlée, et notamment s'il est possible de détecter des différences de seulement 10-20 % d'alimentation C<sub>4</sub>. À notre connaissance, il s'agit de la première étude expérimentale testant une gamme aussi importante de proportions d'alimentation C<sub>4</sub> sur un organisme omnivore. Nous avons prélevé un échantillon d'émail relativement large à la base des couronnes dentaires des deuxièmes molaires inférieures (M<sub>2</sub>) afin de cibler un émail formé après le début de l'alimentation C<sub>4</sub>. Nous avons quantifié le facteur d'enrichissement ( $\epsilon^*$ ) entre la composition en isotopes stables du carbone de l'alimentation et celle de la bioapatite de l'émail. Un autre groupe de porcs nourris avec une alimentation C<sub>4</sub> (40, 60 et 80 %) mais sur de courtes durées et plusieurs semaines après le début de la formation de couronne dentaire a également été étudié.

## 5.2. Matériel & Méthodes

### 5.2.1. Procédures expérimentales

Un total de 50 spécimens a été réparti en 10 lots expérimentaux. Parmi ces dix lots, six ont reçu une alimentation contrôlée de l'âge de 75 jours à l'âge de 200 ou 230 jours (les femelles sont abattus un mois après les mâles en raison de leur poids moins élevé au même âge), et quatre ont reçu une alimentation contrôlée de l'âge de 155 jours à l'âge de 188 ou 218 jours. Les lots sont donc divisés en deux groupes selon la durée de consommation : les six premiers lots décrits sont inclus dans le groupe « longues durées » tandis que les quatre derniers lots décrits sont inclus dans le groupe « courtes durées » (Figure 5.1). Au sein du groupe « longues durées », cinq lots ont reçu une alimentation contrôlée à hauteur de 10, 20, 40, 60 et 80 % de maïs C<sub>4</sub> pendant 125 ou 155 jours (respectivement, mâles et femelles ; Figure 5.1) en supplément d'une farine de céréales C<sub>3</sub> (composée de blé, d'orge, de triticale et de soja). A l'exception du lot nourri avec 40 % de C<sub>4</sub> qui a reçu un mélange de farine et de grains de maïs (20 % + 20 % ; « \*40 % »), tous les lots ont reçu l'apport en maïs sous forme de farine. Le sixième lot inclus dans ce groupe est un lot témoin nourri uniquement avec de la farine C<sub>3</sub>. Au sein du groupe « courtes durée », les quatre lots considérés ont également reçu une alimentation à hauteur de 40 % (20 % farine et 20 % grains de maïs ; « \*40 % »), 40 %, 60 % ou 80 % (farine uniquement) de C<sub>4</sub> (Figure 5.1). En revanche, ceux-ci ont reçu leur alimentation dédiée pendant seulement 33 ou 63 jours (respectivement, mâles et femelles) à partir de l'âge de 155 jours.

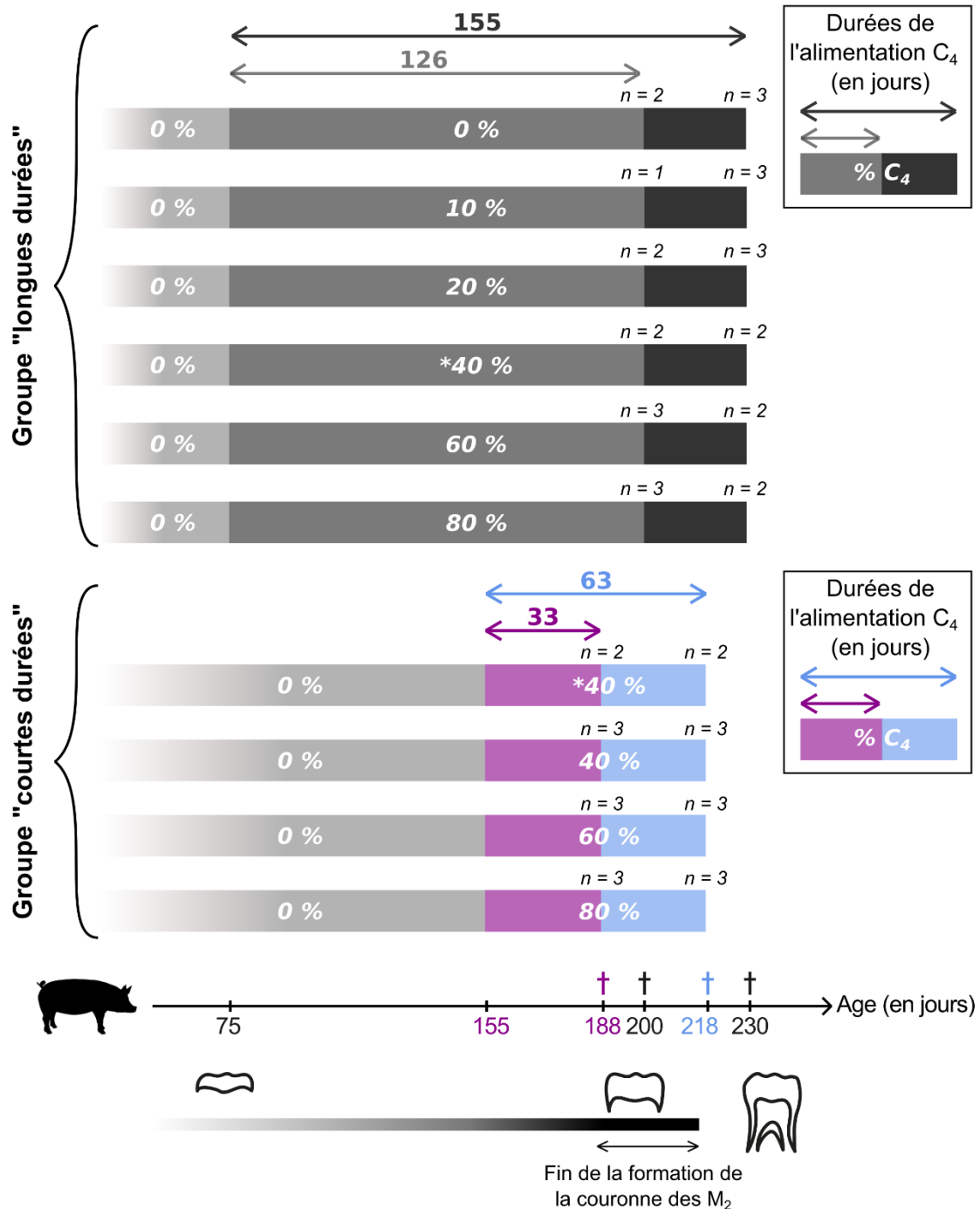
Tous les porcs considérés dans cette étude ont été sevrés vers l'âge de 45 jours. Tous les animaux ont ensuite reçu une alimentation composée à 100 % de farine de céréales C<sub>3</sub>, constituée de 90 % d'un mélange de blé, orge et triticale (ou « BOT ») et de 10 % de tourteau de soja, jusqu'au changement de régime. Les porcs du groupe témoin ont reçu cette même alimentation jusqu'à leur abattage. Les porcs avec un apport en farine C<sub>4</sub> ont reçu leur alimentation dédiée jusqu'à leur dernier jour de vie. Ces porcs ont donc été nourris avec la farine de céréales C<sub>3</sub> à hauteur de 20 à 90 % de leur alimentation quotidienne, mais les proportions du mélange BOT et du tourteau de soja dans la farine C<sub>3</sub> varient légèrement entre les groupes alimentaires en raison des normes prévues par l'industrie agro-alimentaire. Ces différentes

proportions sont précisées dans le Tableau 5.1. L'alimentation et l'eau de boisson étaient fournies *ad libitum*. Tous les porcs disposaient d'auges individuelles.

Compte-tenu de l'âge à partir duquel les porcs ont reçu l'alimentation C<sub>4</sub>, qui diffère entre les cinq premiers lots décrits (changement à l'âge de 75 jours) et les quatre derniers (changement à 155 jours), ces deux groupes de lots expérimentaux sont donc traités indépendamment ci-dessous (groupe « longues durées » et groupe « courtes durées », respectivement).

**Tableau 5.1.** Détail des alimentations données à chaque lot de porcs expérimentaux des groupes « longues durées » (porcs nourris de 75 jours à 200 ou 230 jours ; 6 lots) et « courtes durées » (porcs nourris de 155 jours à 188 ou 218 jours ; 4 lots) à partir du changement de régime alimentaire. Les proportions de chaque aliment sont données en pourcentages (%) du poids sec du bol alimentaire quotidien. Mélange BOT : mélange « blé, orge, triticale ».

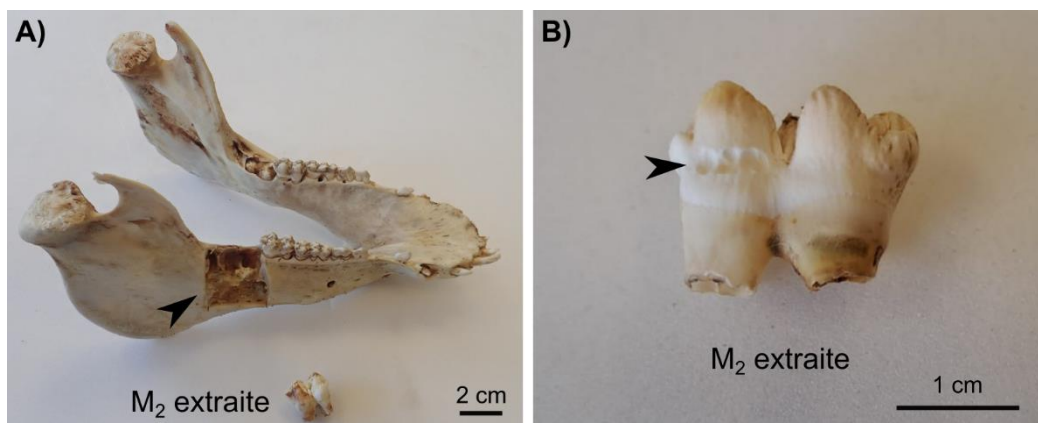
Groupe	Lot	Farine C <sub>3</sub>		Maïs C <sub>4</sub>	
		Mélange BOT	Tourteau de soja	Farine	Grains
« longues durées »	Témoins (0 %)	90	10	0	0
	10 %	75	15	10	0
	20 %	60	20	20	0
	*40 %	40	20	20	20
	60 %	40	0	60	0
	80 %	20	0	80	0
« courtes durées »	*40 %	50	10	20	20
	40 %	50	10	40	0
	60 %	30	10	60	0
	80 %	10	10	80	0



**Figure 5.1.** Procédures expérimentales des porcs nourris avec de la farine de maïs C<sub>4</sub> à hauteur de 0 à 80 % du bol alimentaire. Groupe « longues durées » en gris : porcs nourris avec 0, 10, 20, 40\* (20 % farine + 20 % grains), 60 et 80 % de farine C<sub>4</sub> de l'âge de 75 jours et jusqu'à l'abattage à 200 ou 230 jours. Groupe « courtes durées » en violet et bleu : porcs nourris avec 40\* (20 % farine + 20 % grains), 40 (farine uniquement), 60 et 80 % de farine C<sub>4</sub> de l'âge de 155 jours et jusqu'à l'abattage à 188 (en violet) ou 218 (en bleu) jours. La durée totale de l'alimentation C<sub>4</sub> est indiquée au-dessus des flèches. Tous les porcs ont reçu une alimentation 100 % C<sub>3</sub> (0 % C<sub>4</sub>) avant le début des essais (à 75 jours pour le groupe « longues durées » et à 155 jours pour le groupe « courtes durées »). La fin de la formation de la couronne des M<sub>2</sub> se situe entre 6 et 7 mois (180-210 jours ; McCance et al., 1961; Robinson et al., 1987; Magnell & Carter, 2007).

### 5.2.2. Prélèvements d'émail, analyses des isotopes stables du carbone et traitement statistique

La deuxième molaire inférieure ( $M_2$ ) gauche ou droite, en cours d'éruption, a été extraite de la mandibule de chaque individu (Figure 5.2). Les couronnes des  $M_2$  se forment à partir de 1 ou 2 mois (30-60 jours), et la fin de leur maturation se situe entre 6 et 7 mois (autour de 180-210 jours ; Figure 5.1) chez le porc domestique (McCance et al., 1961; C. Robinson et al., 1987; Magnell & Carter, 2007). De plus, le début de l'éruption dentaire étant visible sur la totalité des individus étudiés (voir Figure 5.2), nous avons supposé que l'émail dentaire des  $M_2$  était mûre. Nous avons pu réaliser, a posteriori, des observations préliminaires en microscopie optique sur une  $M_2$  d'un porc âgé de 218 jours afin d'évaluer le degré de minéralisation de l'émail prélevé (dans le cadre d'une collaboration initiée à l'été 2022 avec Xavier Milhet ; voir section 5.3.1). Nous n'avons pas étudié les premières molaires car la formation de leurs couronnes dentaires débute *in utero* et s'achève autour de 2-3 mois seulement.



**Figure 5.2.** Procédure d'échantillonnage de l'émail dentaire pour les analyses en isotopes stables du carbone sur un porc domestique. A) Mandibule et deuxième molaire inférieure ( $M_2$ ) droite extraite. La flèche indique l'endroit où la  $M_2$  a été extraite. Echelle : 2 cm. B)  $M_2$  droite extraite et localisation du prélèvement d'émail (flèche) à la base de la couronne dentaire. Echelle : 1 cm.

Chaque molaire a été préalablement nettoyée par abrasion. Sur chaque molaire, un prélèvement d'émail d'environ 2 mm de large et 5-6 mm de long a été réalisé à la base de la couronne dentaire (bord lingual ou buccal) et perpendiculairement à l'axe de croissance de la dent (Figure 5.2). Les prélèvements

ont été réalisés au laboratoire PALEVOPRIM en utilisant une micro-perceuse (Dremel®) avec un foret diamanté. Les analyses isotopiques des échantillons d'émail ont été réalisées par Kevin Uno et son équipe du laboratoire Lamont Doherty Earth Observatory (Etats-Unis). Les procédures d'analyse suivent celles décrites en détail dans Uno et al. (2018). La teneur en carbone 13, ou  $\delta^{13}\text{C}$ , est exprimée en parties pour mille (‰) par rapport au standard V-PDB (*Vienna-Pee Dee Belemnite*). Elle est calculée à partir de la formule suivante :

$$\delta^{13}\text{C} = (\text{R}_{\text{échantillon}} / \text{R}_{\text{standard}} - 1) \times 1000$$

$\text{R}_{\text{échantillon}}$  et  $\text{R}_{\text{V-PDB}}$  correspondent au rapport  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  de l'échantillon et du standard V-PDB, respectivement.

Les dénominations «  $\delta^{13}\text{C}_{\text{émail}}$  », «  $\delta^{13}\text{C}_{\text{aliment}}$  » et «  $\delta^{13}\text{C}_{\text{alimentation}}$  » désignent, respectivement, les compositions en isotopes stables du carbone mesurées dans l'émail dentaire des porcs, celles mesurées dans l'un des aliments types donnés aux porcs (mélange BOT, tourteau de soja et maïs) et celles estimées pour l'alimentation globale de chaque lot expérimental. Les facteurs de fractionnement ( $\alpha$ ) puis d'enrichissement ( $\varepsilon^*$ ) moyens au sein des groupes ont été quantifiés grâce aux formules suivantes (Cerling & Harris, 1999; Craig, 1954) :

$$\alpha = (1000 + \delta^{13}\text{C}_{\text{émail}}) / (1000 + \delta^{13}\text{C}_{\text{alimentation}})$$

et

$$\varepsilon^* = \alpha - 1 = (1000 + \delta^{13}\text{C}_{\text{émail}}) / (1000 + \delta^{13}\text{C}_{\text{alimentation}}) - 1$$

Le facteur d'enrichissement ( $\varepsilon^*$ ) est multiplié par 1000 et exprimé en ‰. Nous avons mesuré les valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  des trois aliments type donnés aux porcs ( $\delta^{13}\text{C}_{\text{aliment}}$ ) : le mélange BOT (constituant 50 à 90 % de la farine de céréales C<sub>3</sub>), le tourteau de soja (constituant 15 à 50 % de la farine de céréales C<sub>3</sub>) et le maïs (constituant 100 % de l'alimentation C<sub>4</sub>). Les valeurs de  $\delta^{13}\text{C}_{\text{aliment}}$  du maïs ont été mesurées sur les grains de maïs après les avoir finement broyés (pilon et mortier). Nous avons estimé les valeurs moyennes de  $\delta^{13}\text{C}$  de l'alimentation globale ( $\delta^{13}\text{C}_{\text{alimentation}}$ ) pour chacun des lots étudiés en tenant compte

des proportions de chaque aliment (BOT, tourteau de soja et maïs) au sein de l'alimentation quotidienne et de leurs valeurs de  $\delta^{13}\text{C}_{\text{aliment}}$  respectives (voir Tableaux 5.1 et 5.2).

Une régression linéaire est réalisée uniquement sur les six premiers lots décrits (nourris à partir de 75 jours) afin de mesurer la qualité de la relation entre la proportion de  $\text{C}_4$  dans l'alimentation et le signal  $\delta^{13}\text{C}$  enregistré dans l'émail dentaire de ces porcs ( $\delta^{13}\text{C}_{\text{émail}}$ ).

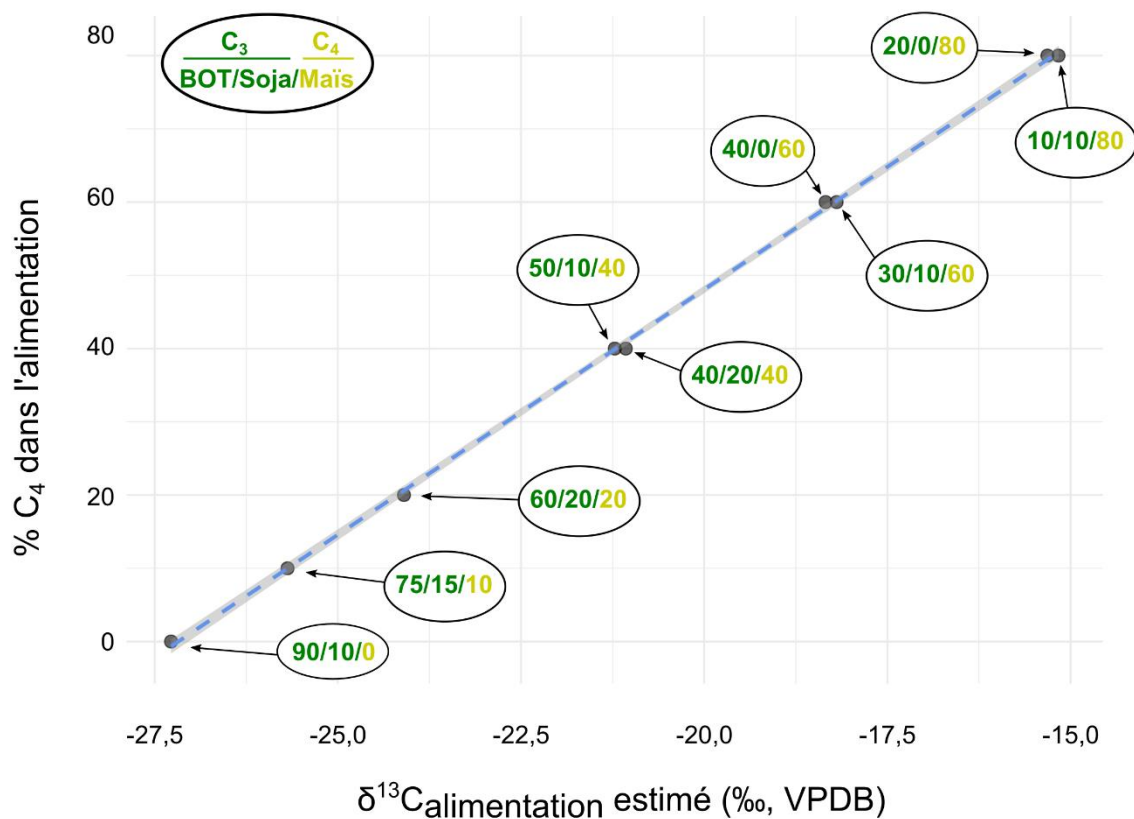
## 5.3. Résultats et discussion

### 5.3.1. Estimations du $\delta^{13}\text{C}_{\text{alimentation}}$ des différents régimes expérimentaux

Les valeurs moyennes (et écarts-types) de  $\delta^{13}\text{C}$  mesurées sur les trois types d'aliments donnés aux porcs ( $\delta^{13}\text{C}_{\text{aliment}}$ ) sont présentées dans le Tableau 5.2. Le mélange BOT constitue l'un des deux aliments constituant la farine  $\text{C}_3$ . Il présente un  $\delta^{13}\text{C}_{\text{BOT}}$  moyen de  $-27,4 \text{ ‰}$  et est donc très proche de la valeur modale des plantes  $\text{C}_3$  (Cerling et al., 1998; Kohn, 2010). Le tourteau de soja, second aliment constituant la farine  $\text{C}_3$ , présente un  $\delta^{13}\text{C}_{\text{soja}} = -25,9 \text{ ‰}$ . Par conséquent, les valeurs de  $\delta^{13}\text{C}_{\text{alimentation}}$  estimées sont très similaires entre les lots nourris avec la même quantité de maïs  $\text{C}_4$  malgré des proportions variables de mélange BOT et de tourteau de soja dans la farine  $\text{C}_3$  (Figure 5.3). L'écart-type plus élevé sur le mélange BOT s'explique probablement par le fait qu'il contient un mélange de trois aliments différents (blé, orge et triticales). Les estimations du  $\delta^{13}\text{C}_{\text{alimentation}}$  pour chaque lot expérimental, qui tiennent compte des proportions et valeurs moyennes de  $\delta^{13}\text{C}_{\text{aliment}}$  de chaque aliment type (Tableaux 5.1 et 5.2), sont indiquées dans le Tableau 5.3.

**Tableau 5.2.** Valeurs moyennes de  $\delta^{13}\text{C}$  (‰, VPDB) et écarts-types mesurés sur les trois types d'aliments donnés aux porcs en différentes proportions : le mélange BOT (blé, orge et triticale) et le tourteau de soja constituant la farine de céréales  $\text{C}_3$  ; le maïs  $\text{C}_4$ .

Aliment	n	$\delta^{13}\text{C}_{\text{aliment}}$ (‰, VPDB)	Ecart-type (‰)
Farine $\text{C}_3$ : Mélange BOT	3	-27,4	0,2
Farine $\text{C}_3$ : Tourteau de soja	3	-25,9	0,1
Aliment $\text{C}_4$ : Maïs	3	-12,3	0,1



**Figure 5.3.** Relation entre la proportion (%) d'alimentation  $\text{C}_4$  et les valeurs de  $\delta^{13}\text{C}_{\text{alimentation}}$  (‰, VPDB) estimées pour chaque lot expérimental à partir des valeurs mesurées de  $\delta^{13}\text{C}_{\text{aliment}}$  et des proportions différentes de mélange BOT (blé, orge, triticale ;  $\delta^{13}\text{C}_{\text{BOT}} = -27,4$  ‰) et de tourteau de soja ( $\delta^{13}\text{C}_{\text{soja}} = -25,9$  ‰) dans la farine  $\text{C}_3$  ainsi que de farine de maïs  $\text{C}_4$  ( $\delta^{13}\text{C}_{\text{maïs}} = -12,3$  ‰). Les proportions (%) de chaque aliment type sont précisées pour chaque lot expérimental sous la forme « BOT/Soja/Maïs » ; en vert pour les aliments  $\text{C}_3$  (BOT, soja), en jaune pour le maïs  $\text{C}_4$  (farine + grains).



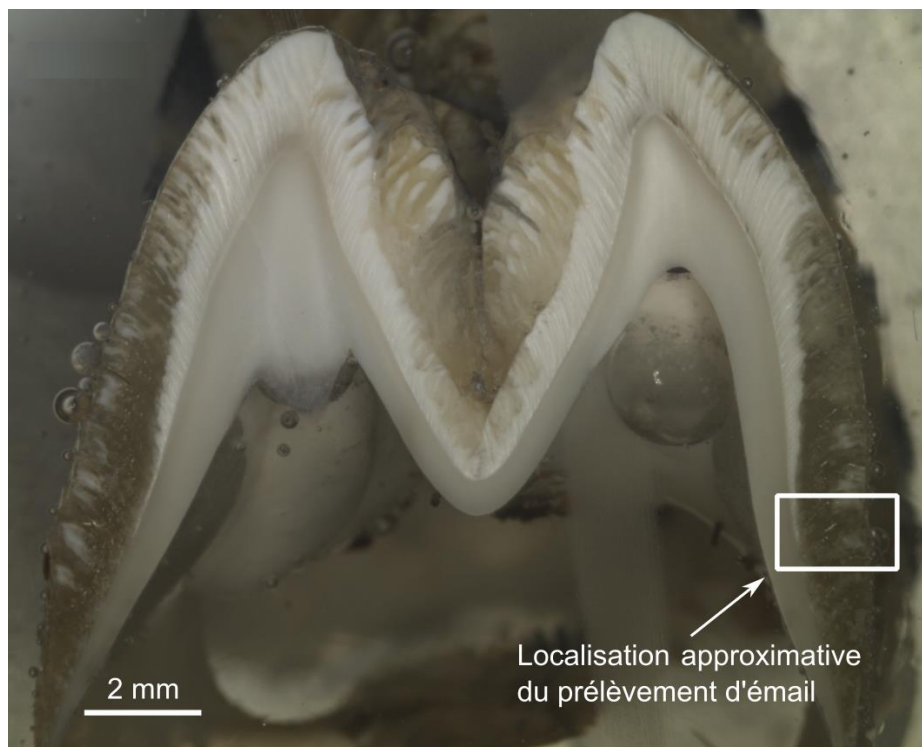
**Tableau 5.3.** Valeurs moyennes de  $\delta^{13}\text{C}_{\text{alimentation}}$  de chaque lot expérimental (‰, VPDB) des groupes « longues durées » et « courtes durées ». Les valeurs de  $\delta^{13}\text{C}_{\text{alimentation}}$  sont estimées à partir des mesures de  $\delta^{13}\text{C}_{\text{aliment}}$  réalisées sur les trois aliments types (mélange BOT, tourteau de soja et maïs) indépendamment les uns des autres (Tableau 5.2), et des proportions de chaque aliment type (Tableau 5.1). Les valeurs moyennes des facteurs de fractionnement ( $\alpha$ ) et d'enrichissement ( $\varepsilon^*$ ) sont calculées en tenant compte des valeurs moyennes de  $\delta^{13}\text{C}_{\text{émail}}$  pour chaque lot.

Groupe	Lot	$\delta^{13}\text{C}_{\text{alimentation}}$ estimé (‰, VPDB)	$\delta^{13}\text{C}_{\text{émail}}$ mesuré (‰, VPDB)	$\alpha$	$\varepsilon^*$
« longues durées »	Contrôles (0 %)	-27,3	-14,7 ± 0,3	1,013	13,0
	10 %	-25,7	-13,1 ± 0,2	1,013	12,9
	20 %	-24,1	-11,8 ± 0,2	1,013	12,6
	*40 %	-21,1	-9,0 ± 0,4	1,012	12,3
	60 %	-18,3	-7,4 ± 0,4	1,011	11,2
	80 %	-15,3	-5,7 ± 0,1	1,010	9,8
« courtes durées » : 63 jours	*40 %	-21,2	-10,4 ± 0,3	1,011	11,0
	40 %	-21,2	-11,0 ± 0,1	1,010	10,5
	60 %	-18,2	-8,8 ± 0,6	1,010	9,5
	80 %	-15,2	-6,9 ± 0,4	1,008	8,5
« courtes durées » : 33 jours	*40 %	-21,2	-11,8 ± 0,4	1,010	9,7
	40 %	-21,2	-11,6 ± 0,5	1,010	9,9
	60 %	-18,2	-9,8 ± 0,6	1,009	8,6
	80 %	-15,2	-8,9 ± 0,5	1,006	6,3

### 5.3.2. Etat de minéralisation de l'émail des $M_2$ : observations préliminaires

Le développement de l'émail est un processus progressif et discontinu qui se fait en deux phases principales : une phase de sécrétion ou d'apposition, pendant laquelle la matrice organique (faiblement minéralisée) est déposée ; puis une phase de maturation (minéralisation) progressive et prolongée, plus ou moins longue selon les taxons (et l'épaisseur de l'émail) et qui suit une géométrie différente de celle de l'apposition. La minéralisation progresse alors du sommet des cuspides, au niveau des surfaces occlusales, jusqu'au niveau du collet. En outre, la matrice déposée au niveau de la jonction émail-dentine (en une très fine couche) est généralement minéralisée très rapidement, alors que le processus est plus long sur les couches plus externes de l'émail (Suga, 1982; Robinson et al., 1995; Blumenthal et al.,

2014; Trayler & Kohn, 2017). Dans le cadre de cette étude, nous avons pu réaliser, a posteriori, des observations préliminaires en microscopie optique sur une coupe d'une M<sub>2</sub> d'un porc âgé de 218 jours. Celles-ci montrent une minéralisation incomplète de l'émail : si les zones les plus apicales paraissent globalement minéralisées, celles situées plus près du collet semblent très peu voire pas minéralisées (Figure 5.4). Il est donc important de noter que l'émail prélevé à la base des couronnes des M<sub>2</sub> était immature pour la majorité, si ce n'est la totalité, des échantillons.



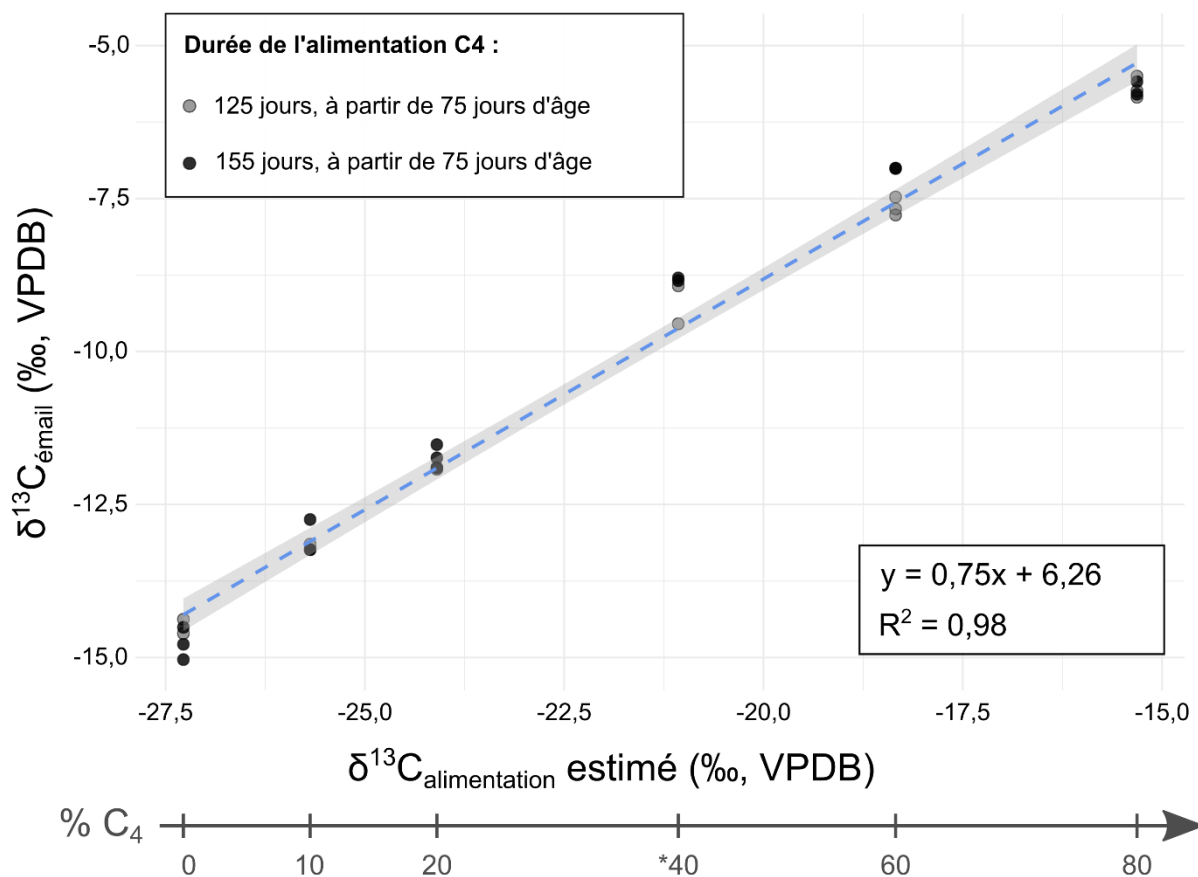
**Figure 5.4.** Observation au microscope optique d'une coupe d'une deuxième molaire inférieure d'un porc domestique âgé de 218 jours incluse dans de la résine (réalisée à l'Institut Pprime avec Xavier Milhet et Amélie Caradec) et localisation approximative du prélèvement d'émail (rectangle blanc). On observe une minéralisation incomplète de l'émail.

### 5.3.3. Variations du $\delta^{13}\text{C}_{\text{email}}$ suite à des proportions variées d'alimentation $\text{C}_4$ sur de longues durées

Les résultats obtenus sur les six lots de porcs nourris entre l'âge de 75 et 200 ou 230 jours (groupe « longues durées ») avec une alimentation  $\text{C}_4$  en proportions variées (de 0 à 80 %) montrent une forte relation linéaire positive (Pearson :  $R^2 = 0,98$  ;  $p < 2e-16$ ) entre les valeurs estimées de  $\delta^{13}\text{C}_{\text{alimentation}}$  (et donc la proportion de  $\text{C}_4$ ) et les valeurs de  $\delta^{13}\text{C}_{\text{email}}$  (Tableau 5.4, Figure 5.5). Si cette forte relation linéaire était attendue au vu des précédentes études (Passey, Robinson, et al., 2005; Warinner & Tuross, 2009), il s'agit ici, à notre connaissance, de la première étude expérimentale testant une gamme aussi importante de proportions d'alimentation  $\text{C}_4$  chez des porcs domestiques. Malgré les deux âges d'abattage différents, on observe une variabilité intra-lot plutôt faible (coefficients de variation situés entre 1,4 et 4,9 %) et les valeurs isotopiques des six lots se distinguent nettement, y compris ceux nourris avec seulement 0, 10 et 20 % d'aliment  $\text{C}_4$ . Par ailleurs, si les porcs nourris avec 40 % de maïs sous forme de farine et de grains présentent un coefficient de variation relativement élevé (3,9 %), celui mesuré au sein des porcs nourris avec 60 % de farine uniquement est plus élevé (4,9 %), ce qui suggère une intégration similaire du signal isotopique de l'alimentation dans l'émail dentaire, qu'il s'agisse de farine ou de grains de maïs.

**Tableau 5.4.** Compositions en isotopes stables du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) mesurées dans la bioapatite de l'émail des porcs expérimentaux du groupe « longues durées », nourris avec 0, 10, 20, 40, 60 et 80 % de maïs C<sub>4</sub> à partir de l'âge de 75 jours et jusqu'à 200 ou 230 jours.

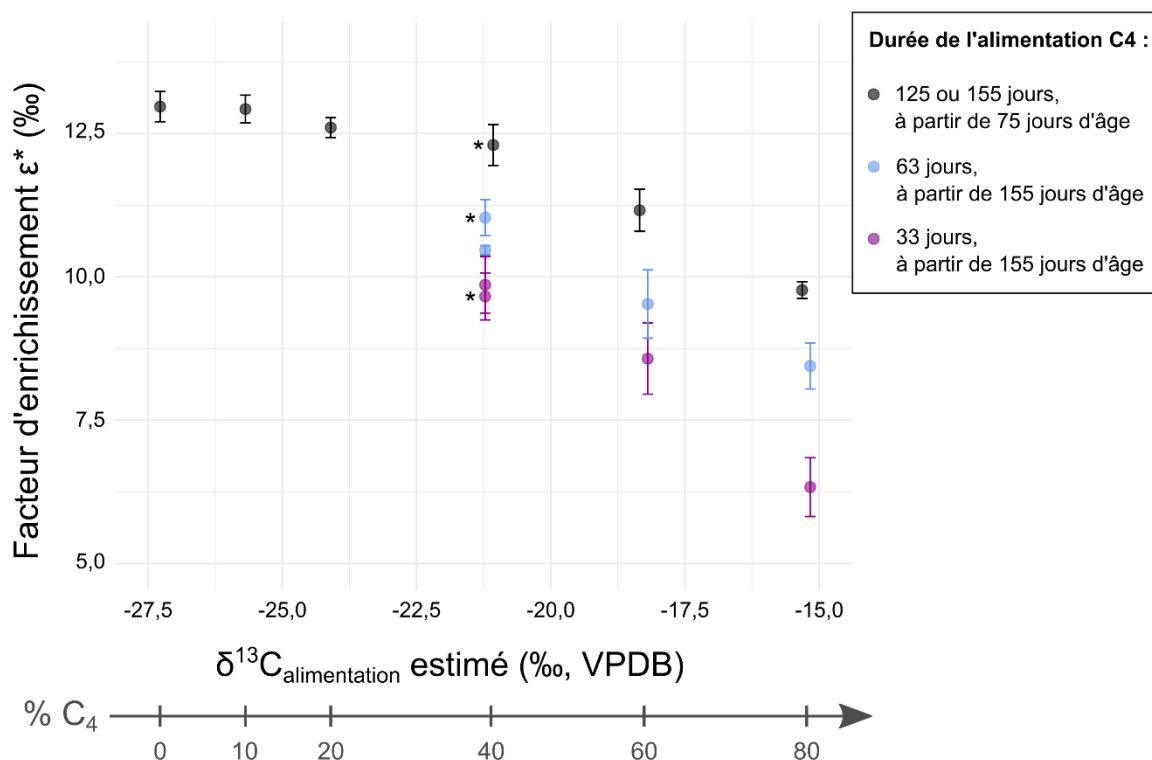
% C <sub>4</sub>	Spécimen	Durée de l'alimentation C <sub>4</sub> (en jours)	Age à l'abattage (en jours)	$\delta^{13}\text{C}_{\text{émail}}$ (‰)
0	810756	0	229	-15,0
	810768	0	201	-14,4
	810792	0	200	-14,6
	810827	0	228	-14,8
	810839	0	228	-14,5
10	810779	155	230	-13,2
	810744	155	230	-13,2
	810750	126	201	-13,2
	810724	155	230	-12,7
20	810774	126	201	-11,9
	810749	126	201	-11,9
	810726	155	230	-11,9
	810723	155	230	-11,7
	810784	155	230	-11,5
*40	810725	155	230	-8,8
	810733	126	201	-8,9
	810770	155	230	-8,8
	810782	126	201	-9,6
60	111333	126	203	-7,8
	111441	126	203	-7,5
	111471	126	203	-7,7
	111489	155	237	-7,0
	111541	155	237	-7,0
80	111419	126	203	-5,5
	111442	126	203	-5,7
	111452	155	237	-5,6
	111455	126	203	-5,9
	111457	155	237	-5,8



**Figure 5.5.** Relation entre le  $\delta^{13}\text{C}_{\text{alimentation}}$  estimé et le  $\delta^{13}\text{C}_{\text{émail}}$  mesuré chez six lots de porcs nourris avec 0, 10, 20, \*40 (farine + grains), 60 et 80 % de C<sub>4</sub> entre l'âge de 75 jours et 200 ou 230 jours. Régression linéaire :  $p < 2\text{e-}16$ , intervalle de confiance à 95 %.

Le facteur d'enrichissement ( $\epsilon^*$ ) a été calculé sur chacun des lots expérimentaux (Figure 5.6, Tableau 5.3). Celui mesuré sur les porcs du lot témoin (100 % C<sub>3</sub>) est en moyenne de 13 ‰. Il correspond donc aux valeurs mesurées précédemment pour *Sus scrofa* par Passey, Robinson, et al. (2005;  $\epsilon^*$  estimé sur les incisives), et est inférieur à celui observé par Warinner et Tuross (2009;  $\epsilon^*$  estimé à 14,5 ‰ d'après leurs valeurs publiées, sur les canines). Néanmoins, on constate ici que le facteur d'enrichissement diminue à mesure de l'augmentation de la quantité de C<sub>4</sub> consommée. Il diminue d'abord progressivement jusqu'à 40 % de C<sub>4</sub>, puis plus fortement pour des proportions de C<sub>4</sub> plus élevées (Figure 5.6). En effet, il est situé entre 12,3 et 13,0 ‰ pour les lots nourris avec 40 % ou moins d'alimentation C<sub>4</sub>, puis est situé autour de 11,2 ‰ chez les lots nourris avec 60 % de C<sub>4</sub> et inférieur à 10 ‰ chez les lots nourris avec 80 %. Ces porcs ayant tous le même âge et tous reçu leur alimentation C<sub>4</sub>

sur la même période de vie, nos observations suggèrent que le signal isotopique enregistré dans l'émail dentaire est d'autant plus « atténué » que l'organisme fait face à un changement de régime alimentaire marqué par une différence de  $\delta^{13}\text{C}$  importante (i.e. entre l'ancien et le nouveau régime). Une hypothèse alternative, et non-exclusive, serait qu'une alimentation constituée de plantes  $\text{C}_4$  n'est pas assimilée de la même façon qu'une alimentation constituée de plantes  $\text{C}_3$ . Passey et al. (2005) ont également observé un facteur d'enrichissement plus faible au sein des porcs nourris avec une alimentation  $\text{C}_4$ , mais leurs observations résultent sans doute du fait qu'ils ont reçu (par erreur) une alimentation  $\text{C}_3$  pendant au moins une semaine. Dans l'étude de Warinner et Tuross (2009), les proportions de maïs reçues par les deux groupes de porcs étudiés sont très similaires (23 et 29 % de maïs) et, si le facteur d'enrichissement baisse très légèrement avec l'augmentation de maïs (respectivement,  $\epsilon^* = 14,6 \text{ ‰}$  et  $\epsilon^* = 14,4 \text{ ‰}$ ), cette différence ne semble pas significative. Dans l'étude de Howland et al. (2003), l'animal nourri avec une alimentation type 100 %  $\text{C}_3$  présente le facteur d'enrichissement le plus élevé ( $\epsilon^* = 12,4 \text{ ‰}$ ) mais celui nourri avec une alimentation type 100 %  $\text{C}_4$  présente le deuxième facteur le plus élevé ( $\epsilon^* = 11,4 \text{ ‰}$ ) ; les porcs nourris avec des alimentations mixtes présentent des valeurs plus faibles qui ne semblent pas liées à la quantité de  $\text{C}_4$  consommée ( $\epsilon^*$  entre 8,9 ‰ et 10,8 ‰). Néanmoins, si les auteurs ont considéré une gamme de proportions d'alimentation  $\text{C}_4$  similaire à la nôtre, ils ont mesuré le  $\delta^{13}\text{C}$  sur la bioapatite de l'os et n'ont étudié qu'un individu par régime expérimental. Enfin, l'étude de Zazzo et al. (2010), bien que réalisée sur des ovins, montre également des différences entre des animaux nourris avec une alimentation  $\text{C}_3$  ou  $\text{C}_4$  (voir également Balasse, 2002 sur des bovins). Par conséquent, il semble pertinent de mener davantage d'études pour tester l'hypothèse selon laquelle le temps d'intégration de la signature isotopique d'un nouveau régime alimentaire est d'autant plus long lorsque ce régime est très différent (isotopiquement) du précédent, ce qui pourrait notamment être dû à un stress physiologique lié au changement de régime. Par ailleurs, il serait également intéressant de tester l'hypothèse d'une assimilation préférentielle de ressources présentant des compositions isotopiques différentes, et donc un facteur d'enrichissement différent selon le type de ressource  $\text{C}_3$  ou  $\text{C}_4$  consommée (Passey et al., 2005 ; Hummel et al., 2006 ; Codron et al., 2011).



**Figure 5.6.** Relation entre le facteur d'enrichissement  $\epsilon^*$  (moyenne  $\pm$  écart-type ; exprimé en ‰) et le  $\delta^{13}C_{\text{alimentation}}$  calculé pour chaque lot expérimental en fonction de la durée de l'alimentation C4 (groupe « longues durées » en noir ; groupe « courtes durées » : 63 jours en bleu, 33 jours en violet). Les points marqués d'un astérisque indiquent les groupes nourris avec du maïs sous forme de farine et de grains (50/50).

### 5.3.4. Proportions variées d'alimentation C4 sur de courtes durées et variations du $\delta^{13}C_{\text{émail}}$

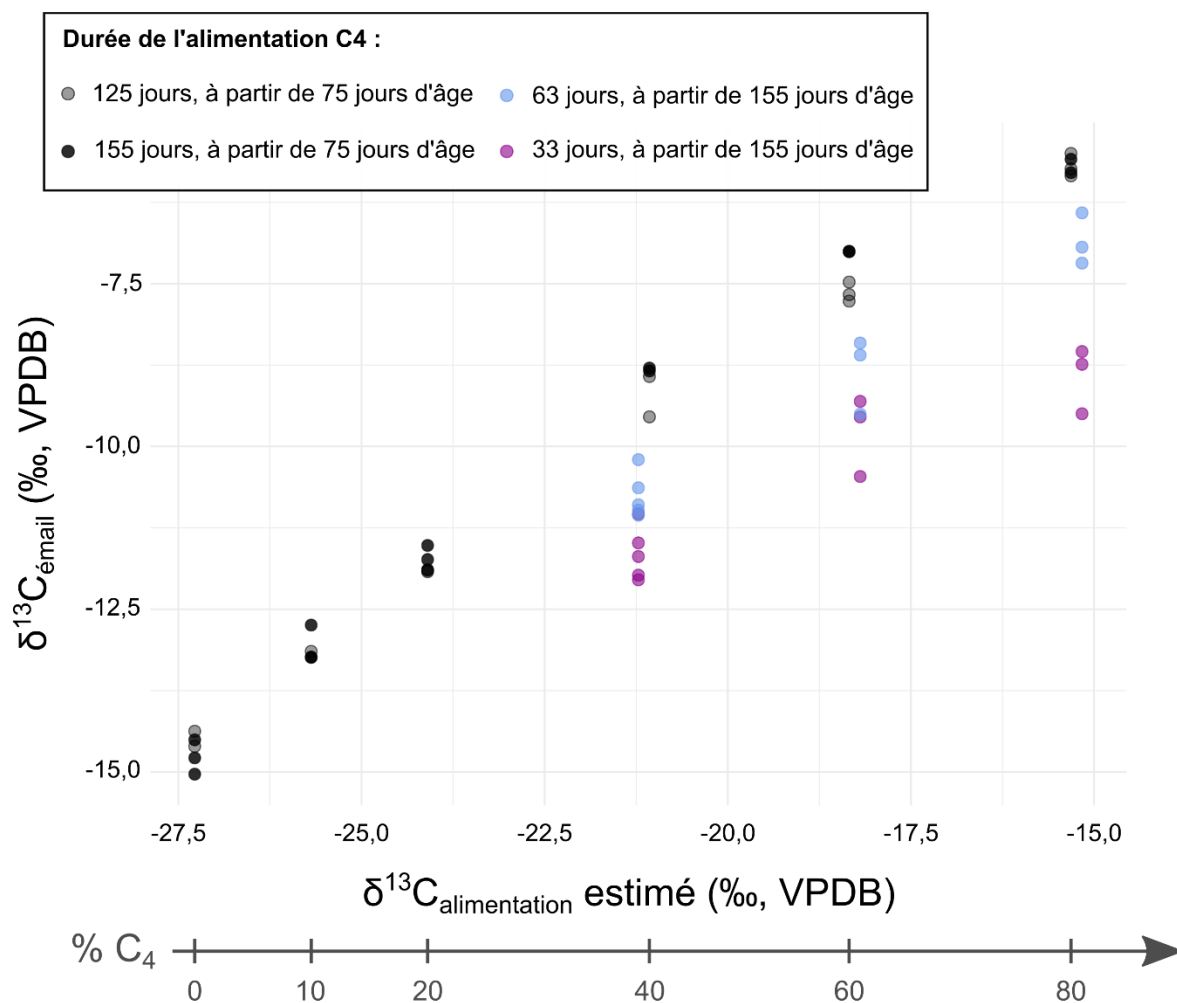
Les quatre autres lots considérés dans cette étude ont été nourris à partir de l'âge de 155 jours et pendant seulement 33 ou 63 jours. Tous les porcs du groupe « courtes durées » présentent des valeurs isotopiques plus faibles que celles mesurées sur les porcs du groupe « longues durées » (Tableau 5.5, Figure 5.7). De plus, si les porcs du groupe « longues durées » montrent une faible variabilité intra-lot, ceux du groupe « courtes durées » sont quant à eux plus dispersés (coefficients de variation entre 0,7 et 6,6 %) et présentent une nette distribution bimodale en fonction de la durée de l'alimentation. En effet, les porcs nourris avec du C4 pendant 63 jours ont des valeurs systématiquement plus élevées que ceux nourris avec les mêmes proportions mais pendant 33 jours (Figure 5.7). Ainsi, les porcs nourris avec 40 % de C4 pendant 33 jours présentent des valeurs de  $\delta^{13}C_{\text{émail}}$  similaires à celles des porcs nourris avec 20

% de C<sub>4</sub> pendant une longue durée et dès le début de la formation de l'émail, tandis que ceux nourris avec cette même proportion mais pendant 63 jours sont intermédiaires entre les porcs nourris avec 20 % et 40 % de C<sub>4</sub> pendant une longue durée et dès le début de la formation de l'émail. Les porcs nourris avec 80 % pendant 33 jours présentent des valeurs de  $\delta^{13}\text{C}_{\text{émail}}$  similaires à celles des porcs nourris avec 40 % de C<sub>4</sub> pendant une longue durée et dès le début de la formation de l'émail. Par conséquent, ces résultats montrent que l'âge au changement de régime (donc en lien avec le stade de maturation de l'émail) a un impact important sur l'intégration du signal isotopique de l'alimentation dans l'émail dentaire, et donc sur les valeurs mesurées de  $\delta^{13}\text{C}_{\text{émail}}$ . De plus, ils montrent que la durée du changement alimentaire (et/ou le stade de maturation de l'émail prélevé et analysé) a également un impact sur les valeurs mesurées de  $\delta^{13}\text{C}_{\text{émail}}$ . Dans leur étude, Zazzo et al. (2010) soulignent que l'atténuation du signal isotopique (qui résulte notamment de la minéralisation prolongée) est inversement proportionnelle à la durée d'exposition à une alimentation C<sub>4</sub>. Ici, on constate également que les valeurs mesurées de  $\delta^{13}\text{C}_{\text{émail}}$  sont d'autant plus faibles que les porcs ont reçu leur alimentation sur une courte durée. D'autres facteurs ont également pu impacter cette atténuation.



**Tableau 5.5.** Compositions en isotopes stables du carbone mesurées dans la bioapatite de l'émail ( $\delta^{13}\text{C}_{\text{émail}}$ ) des porcs expérimentaux nourris avec 40, 60 et 80 % de maïs  $\text{C}_4$  de l'âge de 155 jours à 188 ou 218 jours.

% $\text{C}_4$	Spécimen	Durée de l'alimentation $\text{C}_4$ (en jours)	Age à l'abattage (en jours)	$\delta^{13}\text{C}_{\text{émail}}$
40* (farine + grains)	970294	33	187	-11,5
	970313	33	187	-12,1
	970267	63	218	-10,6
	970312	63	217	-10,2
40 (farine)	970289	33	187	-11,0
	970260	33	188	-12,0
	970275	33	187	-11,7
	970292	63	217	-11,0
	970310	63	217	-10,9
	970276	63	217	-11,1
60 (farine)	970308	33	187	-9,6
	970290	33	187	-10,5
	970280	33	187	-9,3
	970264	63	218	-8,6
	970297	63	217	-8,4
	970277	63	217	-9,5
80 (farine)	970261	33	188	-8,5
	970282	33	187	-8,7
	970291	33	187	-9,5
	970265	63	218	-7,9
	970288	63	217	-6,9
	970311	63	217	-6,4



**Figure 5.7.** Relation entre la proportion (en %) d'aliment C<sub>4</sub> (farine de maïs) dans le bol quotidien et le signal en isotopes stables du carbone  $\delta^{13}\text{C}_{\text{émail}}$  chez six groupes de porcs nourris avec 0 à 80 % de C<sub>4</sub> à partir de 75 jours d'âge et pendant 125 ou 155 jours (en noir), ainsi que trois groupes de porcs nourris avec 40 (n = 10), 60 (n = 6) et 80 % (n = 6) de C<sub>4</sub> à partir de 155 jours d'âge et pendant 33 (en violet) ou 63 jours (en bleu).

Tous les porcs étudiés ici étaient âgés entre 6,5 et 7,5 mois, et toutes les molaires échantillonnées étaient en cours d'éruption. L'émail prélevé n'était pas complètement mature sur une partie des dents, si ce n'est la totalité – a fortiori puisqu'il a été prélevé à la base des couronnes dentaires, dans l'objectif de cibler un émail formé bien après le changement de régime alimentaire (Figure 5.4). Compte-tenu de la minéralisation progressive et discontinue de l'émail, chaque prélèvement intègre à la fois une partie minéralisée rapidement lors du dépôt de la matrice ainsi qu'une partie minéralisée progressivement lors de la maturation de l'émail (étape plus ou moins longue selon l'espèce considérée). De plus,

l'échantillonnage (relativement large à la base de la couronne) et sa géométrie (perpendiculaire à l'axe de croissance de la dent) a probablement généré une atténuation du signal enregistré par rapport à celui de l'alimentation en raison d'un moyennage de signaux isotopiques enregistrés dans des couches d'émail formées avant et après le changement de régime (Passey & Cerling, 2002; Balasse, 2003; Hoppe et al., 2004; Zazzo et al., 2005, 2010, 2012; Tafforeau et al., 2007). Il serait donc intéressant de compléter cette étude par une approche d'échantillonnage en série, le long des couronnes dentaires, afin d'avoir un suivi plus fin de l'évolution des valeurs de  $\delta^{13}\text{C}_{\text{émail}}$  après le changement de régime. Pour cela, l'approche d'échantillonnage la plus fine nécessite de connaître précisément l'angle d'apposition de la matrice et celui de la maturation afin de prélever de l'émail reflétant, autant que possible, la même période de temps. Les prélèvements pourraient être réalisés directement sur des coupes dentaires.

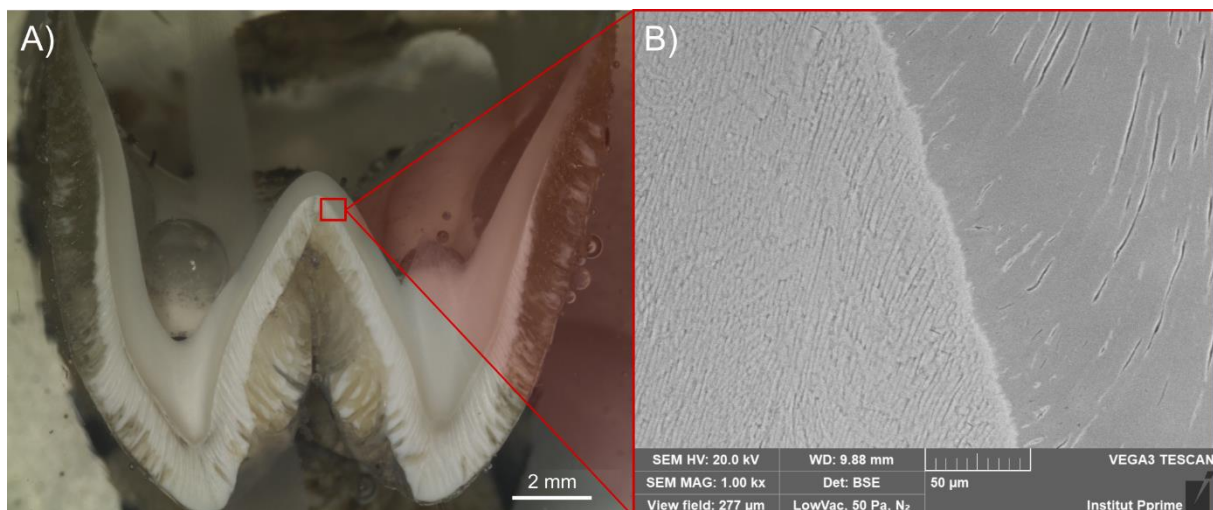
## **5.4. Perspectives**

Afin d'explorer les questions soulevées ci-dessus dans l'objectif de contribuer à mieux comprendre les facteurs à l'origine des variations des valeurs de  $\delta^{13}\text{C}_{\text{émail}}$ , deux collaborations sont envisagées et/ou en cours de réalisation.

### **5.4.1. Explorer les schémas de sécrétion et de maturation de l'émail chez les porcs domestiques**

La première approche consistera à quantifier le degré de minéralisation à travers les différentes couches d'émail, ainsi qu'à explorer sa structure en fonction des différents âges d'abattage pour mieux comprendre le processus de minéralisation (sécrétion et maturation) de l'émail dans les molaires des porcs domestiques. Une collaboration avec Xavier Milhet a été initiée en juin 2022 afin de réaliser des analyses d'imagerie en électrons rétrodiffusés (ou BSE, *Backscattered electron imaging* ; Figure 5.8). De nombreuses études ont en effet montré l'efficacité de cette méthode d'imagerie pour quantifier le degré de minéralisation de l'émail dentaire sur des zones très localisées ainsi que pour détecter des faibles différences de densité (e.g. Boyde & Jones, 1983; Gomez & Boyde, 1994; Kierdorf et al., 1997;

Blumenthal et al., 2014). Des tests préliminaires seront réalisés en fin d'année 2022 pour évaluer la faisabilité des analyses et la fiabilité des résultats. S'ils sont convaincants, nous mènerons alors les analyses complètes sur un minimum de 6 individus par date d'abattage. Des données d'imagerie microtomographique (micro CT-scan) pourraient également être complémentaires à des analyses BSE (voir notamment Yang et al., 2020). En parallèle de cette étude, un projet d'histologie dentaire chez ces porcs est mené par Antoine Souron dans l'objectif d'évaluer le processus de maturation de l'émail, son rythme et sa durée, sa géométrie, ainsi que la variabilité inter- et intra-dent (voir aussi Kierdorf et al., 2019). L'ensemble de ces analyses nous permettra de mieux comprendre le schéma de maturation de l'émail afin d'améliorer la procédure d'échantillonnage, et surtout d'évaluer dans quelle mesure le processus de minéralisation impacte les signaux enregistrés dans l'émail dentaire.



**Figure 5.8.** Observations microscopiques préliminaires d'une coupe d'une M<sub>2</sub> d'un porc domestique âgé de 218 jours (réalisées à l'Institut Pprime avec Xavier Milhet et Amélie Caradec). A) Microscopie optique (la dent est orientée cuspides vers le bas) et localisation approximative de la zone (B) étudiée (carré rouge). B) Zone analysée par microscopie électronique à balayage (MEB) associée à un détecteur d'électrons rétrodiffusés (BSE ; pression partielle) montrant la structure de l'émail (à gauche, globalement minéralisé) et de la dentine (à droite, avec migration des odontoblastes).

#### 5.4.2. Explorer et calibrer les variations intra-dentaires du $\delta^{13}\text{C}$

La deuxième approche, en collaboration avec Kevin Uno et Deming Yang (post-doctorant l'Université de l'Utah-Salt Lake City, USA), visera à réaliser des analyses sériées le long des couronnes dentaires. À notre connaissance, aucune étude ne s'est jusqu'à présent intéressée aux variations intra-dent du  $\delta^{13}\text{C}$  dans des molaires de porcs en alimentation contrôlée. L'objectif sera donc d'évaluer plus précisément l'impact de l'âge au changement de régime (i.e. du stade de maturation de l'émail), de la durée du changement de régime voire également de la proportion d'alimentation  $\text{C}_4$ , sur l'intégration du signal isotopique dans l'émail.

Compte-tenu de l'atténuation et du décalage des valeurs mesurées de  $\delta^{13}\text{C}$  dans l'émail dentaire par rapport à celles éprouvées par l'animal durant la formation de sa dent (Passey & Cerling, 2002; Balasse, 2003; Zazzo et al., 2005, 2010; Podlesak et al., 2008), plusieurs auteurs ont proposé des modèles mathématiques pour estimer les variations non-atténuées de  $\delta^{13}\text{C}$ . De telles approches permettent alors de retracer plus précisément des variations saisonnières éprouvées par l'animal au cours de sa vie (Passey & Cerling, 2002; Passey, Cerling, et al., 2005; Zazzo et al., 2012; Green et al., 2018; Uno et al., 2020; Yang et al., 2020). Le modèle inverse proposé par Passey et Cerling (2005) nécessite des dents à croissance continue qui présentent un taux de maturation constant, et pour lesquelles la maturation se fait juste après le dépôt de la matrice et suivant la même géométrie que celle de l'apposition de la matrice. Les molaires des porcs ne remplissent pas ces conditions mais les canines des mâles, à croissance continue, remplissent globalement les conditions nécessaires pour appliquer le modèle inverse (Yang et al., 2020). Comparer les valeurs non-atténuées des canines à celles mesurées sur les molaires apporterait un éclairage sur l'atténuation du signal dans les molaires des porcs domestiques (Yang et al., 2020). En outre, nous pourrions également les comparer à celles mesurées sur les canines des femelles (qui ne sont pas à croissance continue mais ont un émail fin probablement rapidement minéralisé après son dépôt), et tester un potentiel effet du sexe sur l'atténuation du signal dans les molaires.

Par ailleurs, une précédente analyse réalisée par Deming Yang sur la canine d'un porc nourri avec 40 % de  $\text{C}_4$  à partir de l'âge de 120 jours montre un décalage d'environ 1 ‰ des valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$



(ou au sein de) populations ou taxons, il est indispensable de mener davantage d'études pour améliorer notre connaissance des facteurs à l'origine des variations des signaux enregistrés dans l'émail. Celles-ci contribueront à affiner nos inférences écologiques à partir des données fossiles, en particulier concernant des changements rapides d'alimentation liés à la saisonnalité ainsi que des différences relativement subtiles entre populations ou taxons.

## **Chapitre 6 : Consommation de vertébrés et d'invertébrés, usure dentaire et composition biogéochimique : approche expérimentale**

### **6.1. Introduction**

La consommation de matières animales au sein de la lignée humaine, et son impact sur les adaptations morphologiques, physiologiques et comportementales, est l'une des questions les plus débattues dans la communauté (e.g. Domínguez-Rodrigo & Pickering, 2017). Si les données disponibles sont lacunaires pour les premiers représentants du genre *Homo* (ici, *Homo habilis* et *H. rudolfensis*), cette consommation accrue de matières animales a traditionnellement été associée aux premières utilisations d'outils en pierre taillée datés à partir de 2,6 Ma, et plus particulièrement après 2,0 Ma (de Heinzelin et al., 1999; Domínguez-Rodrigo et al., 2005; Blumenschine & Pobiner, 2006; voir également McPherron et al., 2010; Domínguez-Rodrigo et al., 2012), ainsi qu'à une réduction des dents post-canines (McHenry & Coffing, 2000; Ungar, 2012) et un accroissement de la taille du cerveau et de la masse corporelle, en particulier chez *H. erectus (sensu lato)* à partir d'environ 2,0 Ma (Foley & Lee, 1991; Aiello & Wheeler, 1995; Antón et al., 2014). Toutefois, une récente étude a largement remis en question cette hypothèse selon laquelle une carnivorie croissante aurait joué un rôle clé dans l'histoire évolutive d'*H. erectus*, en montrant notamment que celle-ci serait sans doute liée à un biais d'échantillonnage du registre fossile (Barr et al., 2022). De plus, il existe des incertitudes sur les auteurs des plus anciennes industries lithiques (3,3 Ma au Kenya : Harmand et al., 2015 ; 2,6 Ma en Éthiopie : Semaw et al., 1997 ; Braun et al., 2019), parce qu'elles précèdent l'émergence du genre *Homo* ou sont contemporaines à la fois des premiers représentants du genre *Homo*, des paranthropes et aussi de certains australopithèques comme *Au. garhi* (e.g. Semaw et al., 2003; Boissarie et al., 2008). Si le débat reste ouvert sur l'importance d'une carnivorie croissante dans l'évolution du genre *Homo*, la consommation – au moins occasionnelle – de matières animales est une caractéristique partagée par l'ensemble des grands singes. Les chimpanzés et les humains sont en effet les primates catarrhiniens qui consomment le plus de vertébrés et d'invertébrés (McGrew, 2014; Watts, 2020) et il est donc raisonnable de supposer



que les premiers hominines consommaient occasionnellement des matières animales. En particulier, celles-ci ont pu jouer le rôle de ressources de repli pour certains taxons d'hominines plus que d'autres, ce qui contribuerait alors au partitionnement de niches écologiques entre taxons contemporains.

Par conséquent, il est crucial d'être en mesure de détecter la consommation de proportions faibles et modérées de matières animales dans le registre fossile pour contribuer à ces questionnements, en particulier grâce à des indicateurs qui reflètent ce qui était réellement consommé (tels que la composition biogéochimique de l'émail ou la micro-usure dentaire). Par ailleurs, être en mesure d'identifier le type de matières animales consommées (i.e. vertébrées ou invertébrées) permettrait d'affiner nos interprétations des différentes stratégies alimentaires au sein des hominines anciens. Jusqu'à présent, l'azote n'étant que très rarement conservé au-delà d'environ 100 000 ans (Koch, 2007), ce sont principalement les compositions isotopiques en calcium ( $\delta^{44/42}\text{Ca}$ ) qui ont été utilisées pour inférer des positions trophiques dans le registre fossile (e.g. Clementz et al., 2003; Balter et al., 2012; Martin et al., 2015, 2018, 2020). Les quelques études biogéochimiques réalisées sur des taxons d'hominines suggèrent une part importante de matières animales dans l'alimentation du genre *Homo* en Afrique du sud et orientale contrairement aux autres taxons d'hominines (Balter et al., 2012; J. E. Martin et al., 2020). Cependant, davantage d'études sont nécessaires pour mieux comprendre les processus physiologiques impactant le fractionnement isotopique du calcium dans les tissus (Tacail et al., 2014; Hassler et al., 2021). Utiliser d'autres indicateurs paléo-écologiques en complément, tels que l'usure dentaire, pourrait permettre d'apporter de nouveaux éléments pour inférer des régimes alimentaires passés. Toutefois, ici encore, l'impact de la consommation de matières animales sur l'abrasion dentaire a été peu étudié, et principalement sur des taxons carnivores (van Valkenburgh et al., 1990; Silcox & Teaford, 2002; Goillot et al., 2009; Peigné et al., 2009; Schubert et al., 2010; DeSantis et al., 2012, 2013; DeSantis & Haupt, 2014; M. A. Purnell et al., 2013; Jones & DeSantis, 2016; Stuhlträger et al., 2019, 2021; Winkler, Schulz-Kornas, Kaiser, & Tütken, 2019; Adams et al., 2020). Il reste donc peu compris, en particulier chez les omnivores.

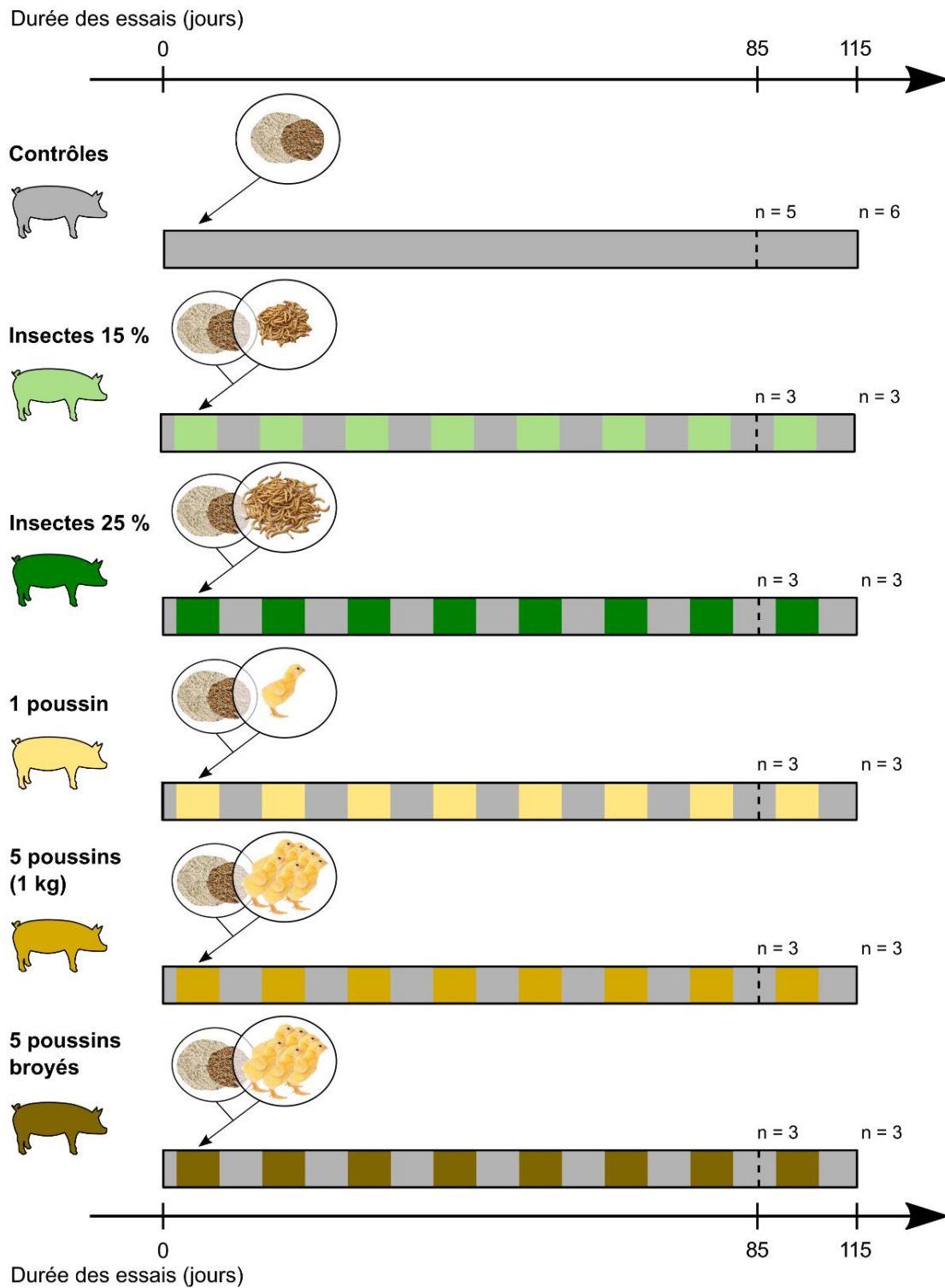
Dans le cadre de cette étude, nous avons exploré l'impact de la consommation de différentes proportions de matières animales vertébrées et invertébrées sur les textures de micro-usure dentaire des

porcs en proportions faibles et modérées. L'objectif était non seulement de tester si le signal enregistré sur l'abrasion dentaire permet de détecter la consommation de matières animales, et en particulier la consommation de différentes matières animales, mais également d'évaluer l'impact d'une consommation croissante de matières animales. Nous avons également réalisé une étude préliminaire pour explorer les variations du  $\delta^{44/42}\text{Ca}$  chez les porcs nourris avec les proportions les plus importantes de matières animales, en collaboration avec Jérémy Martin (chargé de recherche au Laboratoire de Géologie de Lyon : Terre Planètes Environnement). L'objectif était ici de tester si le signal enregistré dans l'émail dentaire permet de distinguer des porcs nourris avec des invertébrés de porcs nourris avec des vertébrés.

## **6.2. Matériel et méthodes**

### **6.2.1. Procédures expérimentales**

Un total de 41 porcs répartis en 6 alimentations différentes a été considéré dans cette étude. Tous les porcs ont reçu une alimentation de base composée de farine de céréales et de tourteau de soja. Le groupe « Contrôles » ( $n = 11$ ) n'a consommé que de la farine de céréales. Les cinq autres groupes ont reçu, en plus de l'aliment de base, soit des insectes (larves de Tenebrionidae) à hauteur de 15 % ( $n = 6$ ) et 25 % ( $n = 6$ ) du poids sec du bol alimentaire quotidien, soit des cadavres de poussins à hauteur de 1 (soit environ 6 % de l'alimentation,  $n = 6$ ) ou 5 (soit environ 25 % de l'alimentation,  $n = 6$ ) poussins entiers par jour, ou 5 poussins broyés par jour ( $n = 6$  ; Figure 6.1). Tous les porcs ont reçu leur alimentation dédiée pendant une période de 85 ou 115 jours précédant la mort (pour les mâles et les femelles, respectivement). Tous les porcs ont été abattus à l'âge de 200 ou 230 jours (Figure 6.1).



**Figure 6.1.** Procédures expérimentales du modèle « matières animales » incluant des porcs nourris avec des invertébrés et des vertébrés. Groupes : Contrôles (100 % farine de céréales ; gris, n = 11), Insectes 15 % (85 % farine de céréales + 15 % larves ; vert clair, n = 6), Insectes 25 % (75 % farine de céréales + 25 % larves ; vert foncé, n = 6), 1 poussin (90 % farine de céréales + 1 poussin ; jaune clair, n = 6), 5 poussins (90 % farine de céréales + 5 poussins ; jaune foncé, n = 6), 5 poussins broyés (90 % farine de céréales + 5 poussins broyés ; marron, n = 6).

### **6.2.2. Analyse des textures de micro-usure dentaire**

Les dernières prémolaires déciduales (dP4) supérieures ont été considérées pour l'analyse texturale. J'ai mesuré des paramètres texturaux SSFA et ISO 25178 sur une facette écrasante et une facette coupante de chacune des prémolaires. Les paramètres SSFA sont : la complexité (Asfc), l'anisotropie (epLsar) et l'hétérogénéité (HAsfc81 ; ici, calculée sur 81 sous-surfaces). Les paramètres ISO 25178 sont liés à la hauteur, l'orientation, la complexité, l'aire et le volume des surfaces : Vmp, Vmc, Vvc, Vvv, Ssk, Sku, Sp, Sv, Sz, Sa, Str, Sdr, S5v, Sha, Sda et Sdv. Le protocole détaillé de l'analyse texturale ainsi que les descriptions de ces paramètres sont présentés dans le chapitre 2.

### **6.2.3. Analyses statistiques**

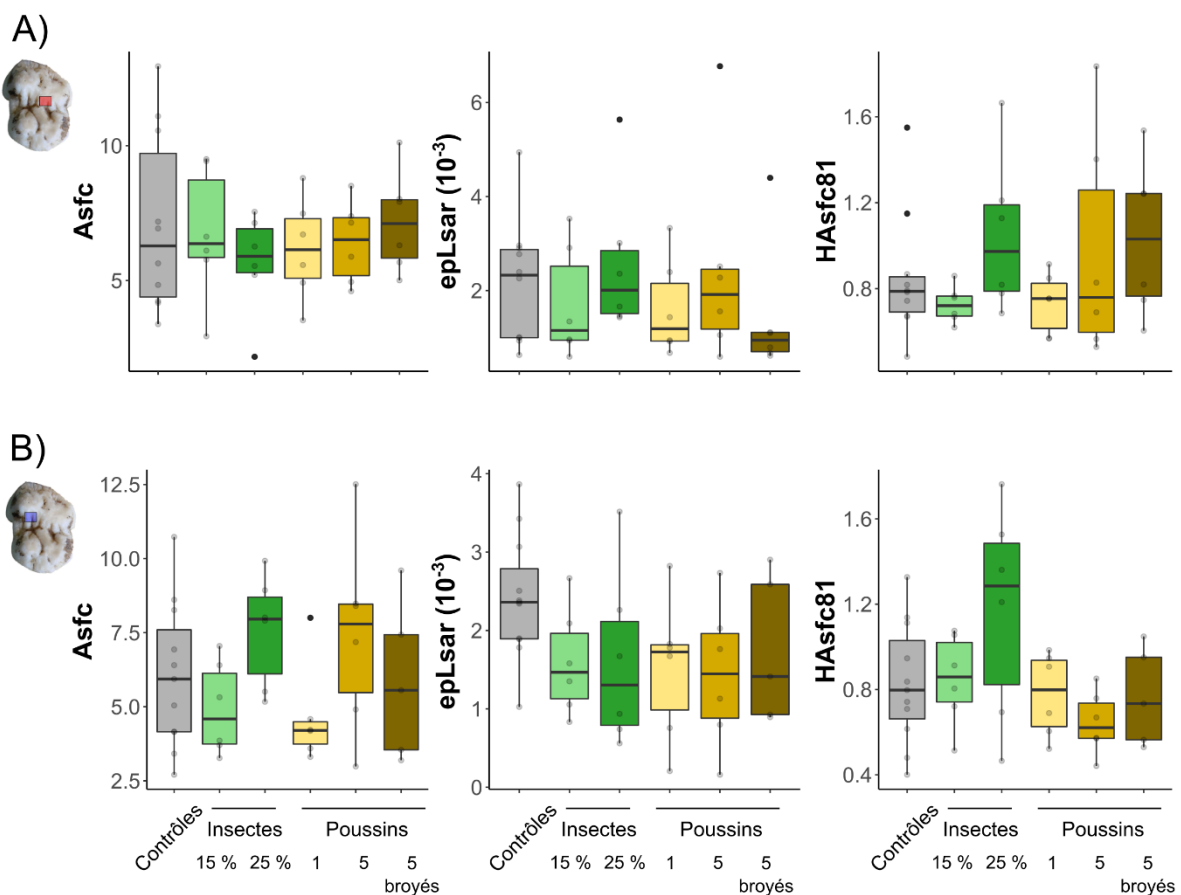
Les données ont été transformées (Box-Cox) afin de respecter les conditions de normalité des résidus et d'égalité des variances nécessaires à l'analyse de variance (ANOVA). Des tests de comparaisons multiples de Tukey HSD et de Fisher LSD (moins conservateur que le premier) sont réalisés suite aux ANOVAs significatives pour mettre en évidence les différences entre groupes 2 à 2. Des analyses non-paramétriques de Kruskal-Wallis sont réalisées sur les paramètres qui ne respectent pas les conditions de validité (epLsar, Sda, Sha et Vvv sur les facettes écrasantes ; Sz, Sdv et Vmp sur les facettes coupantes). Tous les résultats sont présentés dans le Tableau 6.1 et les Tableaux S1 à S4 (Annexe 4). Les statistiques descriptives sont présentées dans les Tableaux S5 et S6 (Annexe 4).

## **6.3. Résultats et discussion**

### **6.3.1. Impact de la consommation de matières animales sur les textures de micro-usure dentaire**

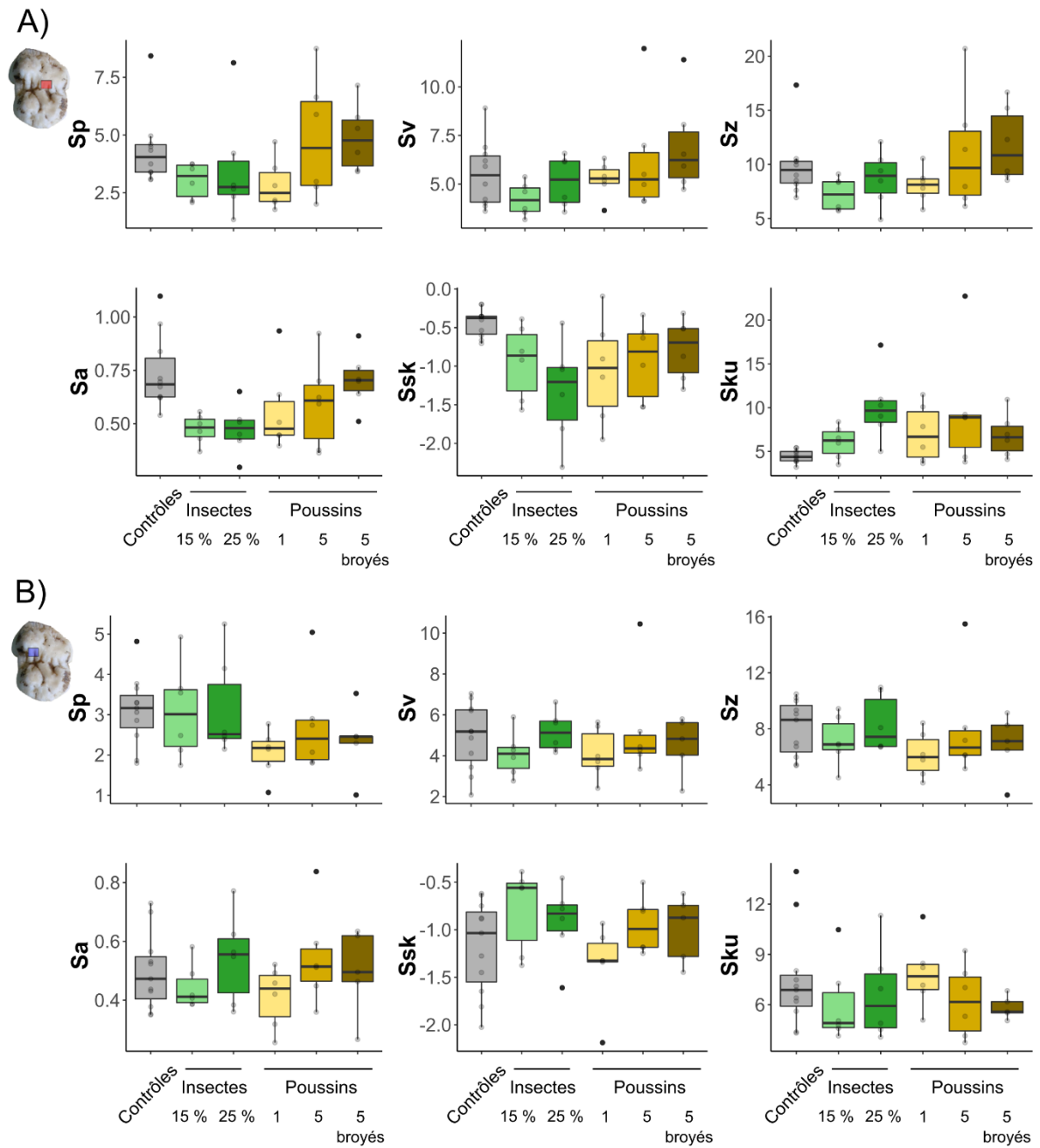
D'une façon générale, on observe des chevauchements importants des valeurs des paramètres SSFA et ISO entre les groupes alimentaires, et en particulier sur les facettes coupantes (Figures 6.2 à 6.5). En effet, si quelques différences significatives sont mises en évidence sur les facettes écrasantes

(Tableau 6.1, Annexe 4 : Tableaux S1 et S2), aucune n'est observée sur les facettes coupantes (Annexe 4 : Tableaux S3 et S4). Aucun des paramètres SSFA considérés ne reflètent la consommation de matières animales de façon significative. Si une baisse de l'anisotropie est observée sur les facettes coupantes des porcs nourris avec des matières animales par rapport aux contrôles (Figure 6.2), les groupes ne se distinguent pas (Annexe 4 : Tableau S3) et cette tendance n'est observée ni sur les facettes écrasantes (Figure 6.2), ni sur le paramètre Str qui quantifie également l'orientation des marques sur les surfaces (Figure 6.3). Les principales différences observées entre les groupes nourris avec des matières animales et les contrôles portent sur des paramètres ISO 25178 liés au volume et à la distribution des hauteurs sur les surfaces, et plus particulièrement sur les facettes écrasantes (Tableau 6.1 et Annexe 4 : Tableau S1).

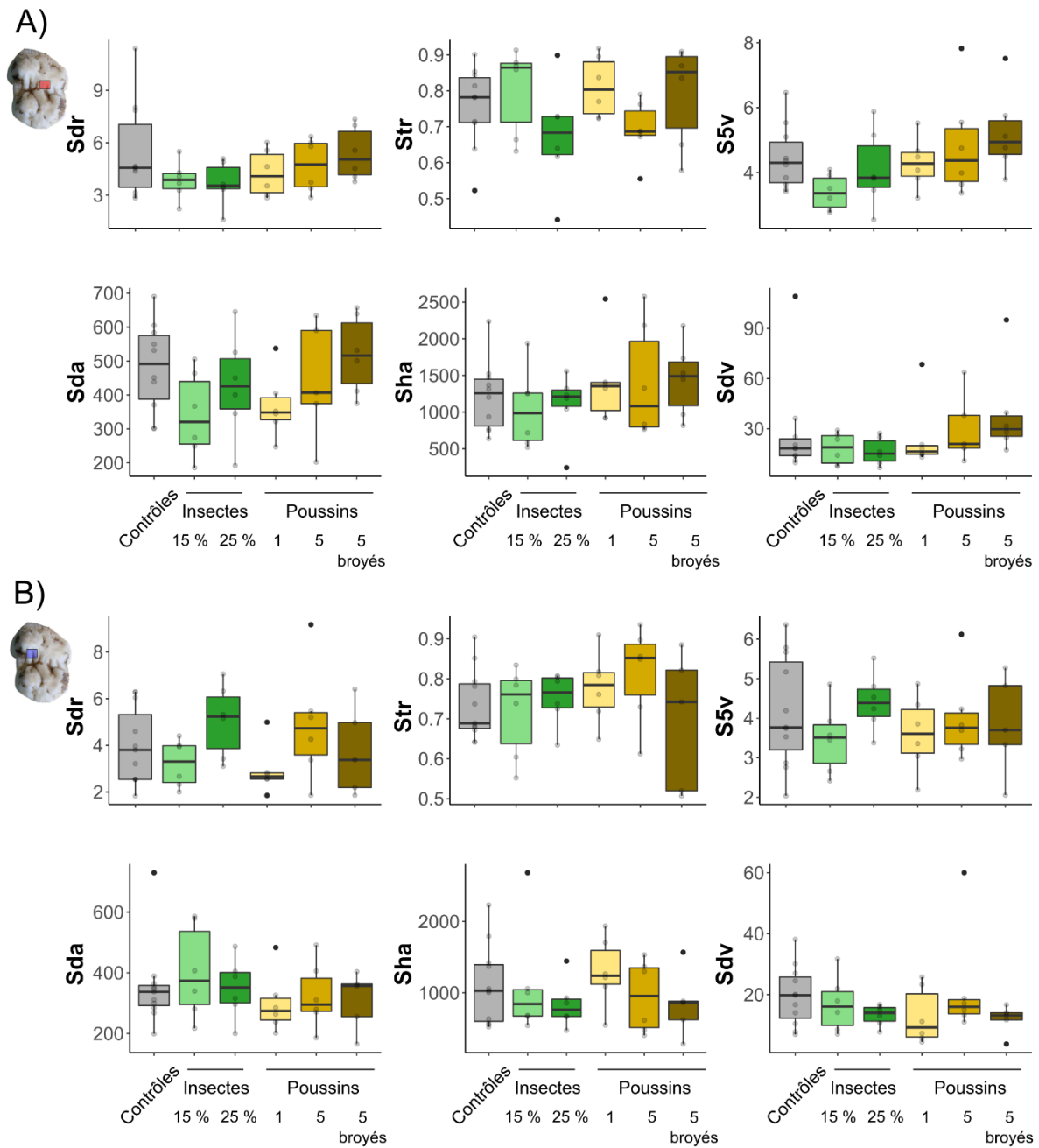


**Figure 6.2.** Distributions des valeurs des paramètres SSFA (Asfc, epLsar, HAsfc81) sur les facettes écrasantes (A) et coupantes (B) des porcs nourris avec des matières animales invertébrées et vertébrées. Groupes : Contrôles (gris), Insectes 15 % (vert clair), Insectes 25 % (vert foncé), 1 poussin (jaune clair), 5 poussins (jaune foncé) et 5 poussins broyés (marron).

Les groupes nourris avec des matières animales présentent généralement des valeurs plus faibles que les contrôles sur les paramètres liés au volume (Figure 6.5), indiquant plutôt des vallées plus étroites et moins profondes que chez les contrôles. Néanmoins, les valeurs se recoupent et seuls les groupes nourris avec des insectes diffèrent significativement du groupe « Contrôle » au niveau du paramètre  $V_{mc}$  suite aux deux tests post-hoc (Tableau 6.1). Les paramètres  $S_{sk}$  et  $S_{ku}$  qui quantifient la distribution des hauteurs tendent également à distinguer les porcs nourris avec des matières animales des contrôles sur les facettes écrasantes. En effet, le groupe contrôle présente plutôt des surfaces avec une distribution symétrique des hauteurs autour du plan moyen, comme reflété par des valeurs proches de 0 pour le paramètre  $S_{sk}$ . À l'inverse, les porcs nourris avec des matières animales présentent généralement des valeurs plus faibles, indiquant une distribution des hauteurs plutôt au-dessus du plan moyen (Figure 6.2). Le paramètre  $S_{ku}$  lié à l'aplatissement des surfaces semble également distinguer les porcs nourris avec des matières animales des contrôles : ces derniers montrent une distribution plutôt normale des hauteurs, suggérant des surfaces assez uniformes avec à la fois des zones pointues et indentées, tandis que les premiers présentent généralement une distribution moins uniforme et des hauteurs en pointe ( $S_{ku}$  très supérieur à 3 ; Figure 6.2). Ici encore, les valeurs se recoupent et seul le groupe « Insectes 25 % » diffère significativement du groupe « Contrôle » sur ces paramètres  $S_{sk}$  et  $S_{ku}$  suite aux deux tests post-hoc (Tableau 6.1). Une représentation schématique de ces états de surface différents au niveau de l'asymétrie est présentée dans la Figure 6.6.

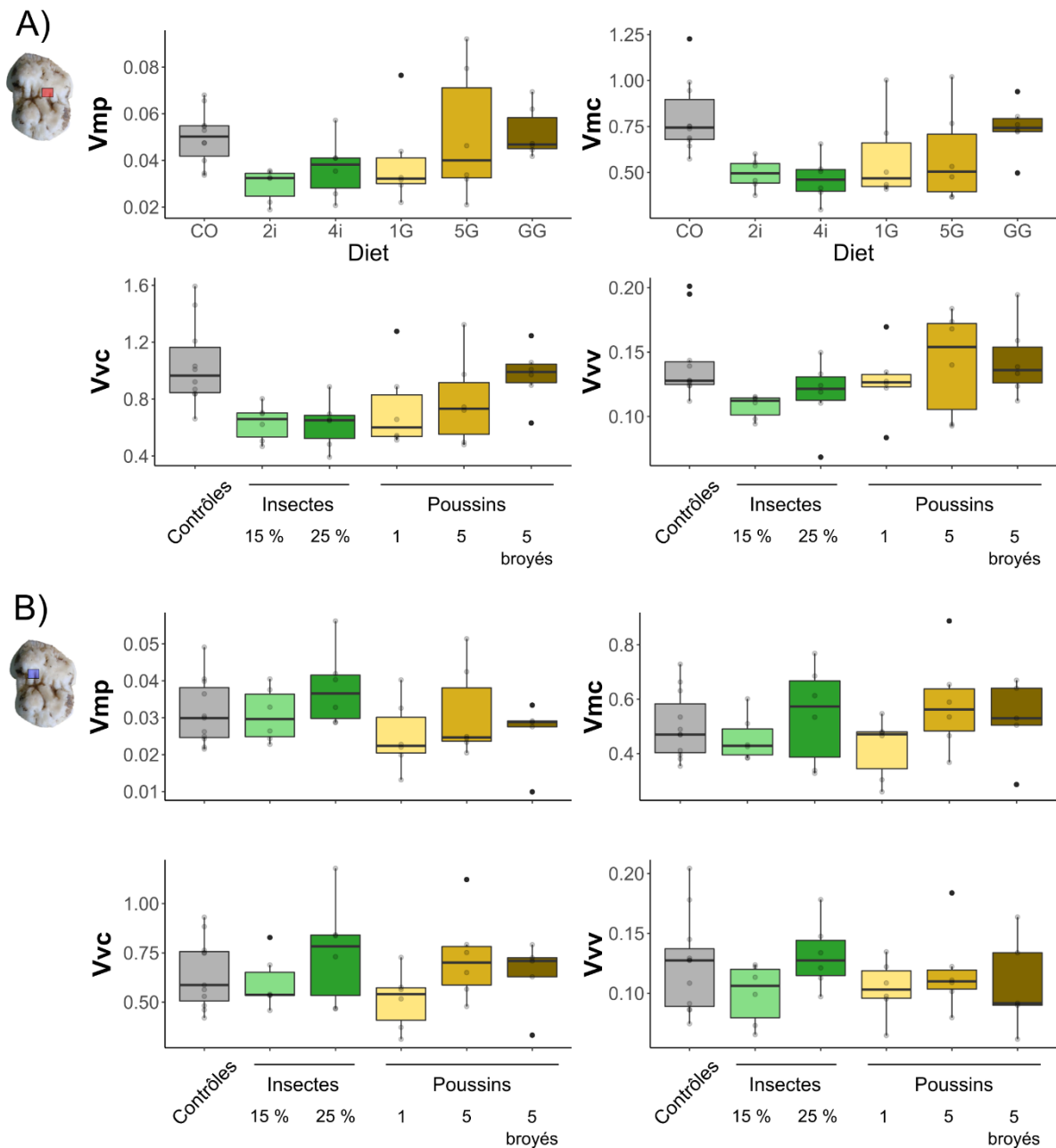


**Figure 6.3.** Distributions des valeurs des paramètres ISO 25178 liés à la hauteur (Sp, Sv, Sz, Sa, Ssk, Sku) sur les facettes écrasantes (A) et coupantes (B) des porcs nourris avec des matières animales invertébrées et vertébrées. Groupes : Contrôles (gris), Insectes 15 % (vert clair), Insectes 25 % (vert foncé), 1 poussin (jaune clair), 5 poussins (jaune foncé) et 5 poussins broyés (marron).



**Figure 6.4.** Distributions des valeurs des paramètres ISO 25178 liés à la complexité, l'orientation, l'aire (Sdr, Str, S5v, Sda, Sha, Sdv) sur les facettes écrasantes (A) et coupantes (B) des porcs nourris avec des matières animales invertébrées et vertébrées. Groupes : Contrôles (gris), Insectes 15 % (vert clair), Insectes 25 % (vert foncé), 1 poussin (jaune clair), 5 poussins (jaune foncé) et 5 poussins broyés (marron).





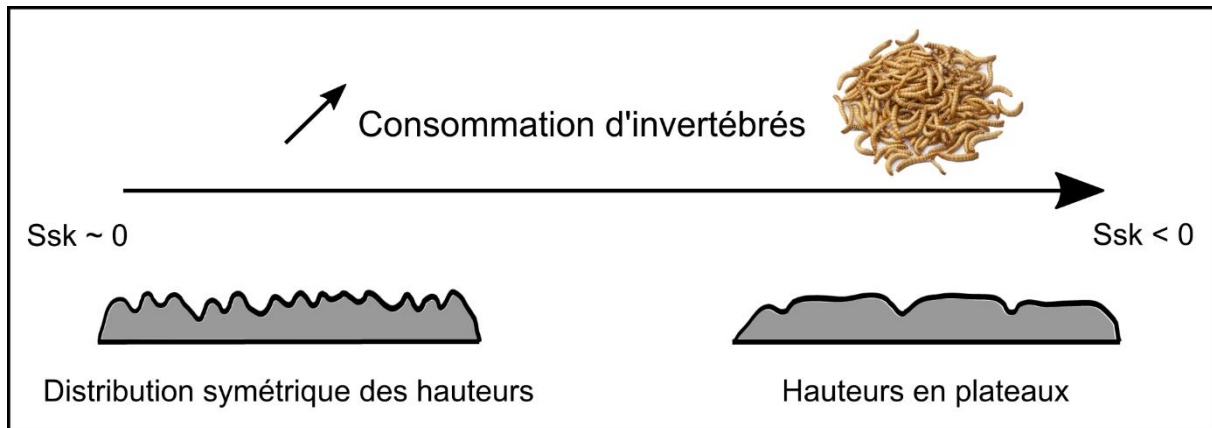
**Figure 6.5.** Distributions des valeurs des paramètres ISO 25178 liés au volume (Vmp, Vmc, Vvc, Vvw) sur les facettes écrasantes (A) et coupantes (B) des porcs nourris avec des matières animales invertébrées et vertébrées. Groupes : Contrôles (gris), Insectes 15 % (vert clair), Insectes 25 % (vert foncé), 1 poussin (jaune clair), 5 poussins (jaune foncé) et 5 poussins broyés (marron).

**Tableau 6.1.** Résultats des tests de comparaisons multiples entre les six groupes alimentaires sur les paramètres discriminants sur les facettes écrasantes. Les paramètres en gras sont significatifs à la fois avec un test de Tukey HSD et un test de Fisher LSD.

	Contrôles	Insectes 15 %	Insectes 25 %	1 poussin	5 poussins
Contrôles					
Insectes 15 %	<b>Sa, Ssk, Vmc, Vvc</b>				
Insectes 25 %	<b>Sa, Ssk, Sku, Vmc, Vvc</b>				
1 poussin	Sa, Ssk, Vmc, Vvc				
5 poussins	Sa, Sku, Vmc, Vvc				
5 poussins broyés	Ssk, Sku	Sa, Vmc, Vvc	Sa, Vmc, Vvc		

Ainsi, si la consommation de proportions modérées de matières animales semble avoir un effet limité sur les textures de micro-usure dentaire, quelques paramètres ISO liés au volume et à la distribution des hauteurs sur les surfaces sont ici significativement impactés par la consommation de vertébrés et d'invertébrés (alors même que la cuticule des larves est moins dure et cassante que celle des adultes). Ces paramètres suggèrent soit une abrasion moins importante des surfaces suite à l'ingestion de matières animales et/ou suite à l'ingestion d'une quantité moindre de phytolithes (qui sont présents dans la farine de céréales comme aliment de base), soit une abrasion par polissage qui générerait davantage de plateaux sur les surfaces, comme reflété par le paramètre Ssk indiquant un nombre plus élevé de points hauts (Figure 6.6). Jusqu'à présent, la plupart des études de micro-usure dentaire se sont intéressées à des taxons herbivores, et seuls quelques auteurs ont exploré les variations chez des espèces carnivores et insectivores (van Valkenburgh et al., 1990; Silcox & Teaford, 2002; Goillot et al., 2009; Peigné et al., 2009; Schubert et al., 2010; DeSantis et al., 2012, 2013; DeSantis & Haupt, 2014; Purnell et al., 2013; Jones & DeSantis, 2016; Stuhlträger et al., 2019, 2021; Winkler et al., 2019b, 2022; Adams et al., 2020). L'une d'entre elles, réalisée sur des chauve-souris, montre que les paramètres Ssk et Vmc sont impactés par la consommation de différents types d'invertébrés : les espèces qui se nourrissent de proies plutôt dures tendent à présenter des surfaces d'usure avec des vallées plus larges et plus profondes

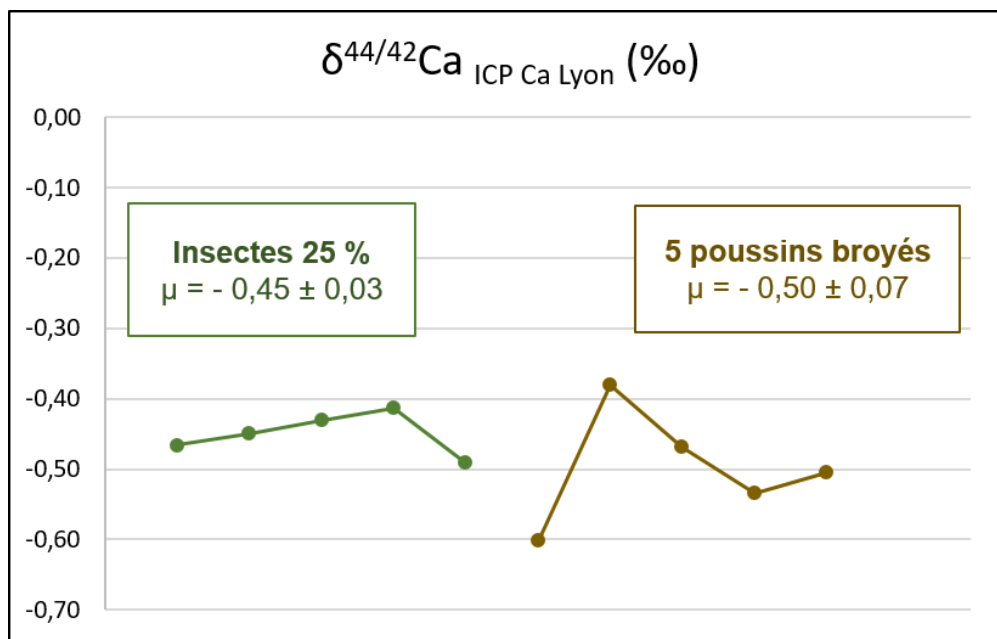
que les espèces qui se nourrissent de proies molles telles que les vers de terre (M. A. Purnell et al., 2013). De la même façon, Winkler et al. (2019b) observent une augmentation des valeurs du paramètre  $V_{mc}$  entre les jeunes spécimens de *Varanus niloticus* et les spécimens adultes, qui pourrait refléter une transition d'une alimentation insectivore chez les jeunes vers alimentation plus durophage (plutôt malacophage) chez les adultes. Un récent travail expérimental sur des rats montre d'ailleurs que la consommation d'insectes à l'état adulte, donc constitués d'un exosquelette riche en chitine, génère des surfaces de micro-usure plus complexes et plus rugueuses (valeurs plus élevées des paramètres de volume et de hauteur) que la consommation de larves (Winkler et al., 2022). Dans notre étude, les insectes sont mous car à l'état larvaire, donc sans la cuticule rigide des formes adultes, et les deux groupes nourris avec des insectes présentent des valeurs plus faibles sur les paramètres liés au volume des surfaces. Quant aux poussins, ils sont très jeunes, leurs os sont élastiques (observations réalisées avec Ghislain Thiery sur les poussins après dissection) et sont fréquemment avalés sans être mâchés par les porcs, ce qui pourrait expliquer des valeurs faibles également. En outre, Winkler et al. (2022) observent que la consommation de poussins a généré des surfaces de micro-usure semblables à celles observées suite à la consommation de larves d'insectes : peu complexes et peu rugueuses. Néanmoins, nous observons ici que le groupe ayant consommé des poussins broyés sous forme de saucisson, et qui a effectivement mastiqué le saucisson, présente généralement des valeurs plus élevées que les groupes nourris avec des insectes sur les paramètres liés au volume, probablement dues à la présence de morceaux d'os. Nos résultats semblent donc cohérents avec ces précédentes études et il est intéressant de noter que même la consommation de 25 % de larves a eu un impact sur les textures de micro-usures. Notre étude suggère toutefois la nécessité de prendre également en compte d'autres indicateurs pour détecter des proportions faibles ou modérées de matières animales dans l'alimentation.



**Figure 6.6.** Représentation schématique, sous forme de profils, des états de surface différents suite à la consommation d'invertébrés en termes d'asymétrie des hauteurs ( $S_{sk}$ ). A gauche : la consommation de farine de céréales uniquement génère plutôt des surfaces avec une distribution symétrique des hauteurs ( $S_{sk} \sim 0$ ). A droite : la consommation d'invertébrés génère des états de surface significativement différents avec de nombreux points hauts produisant des plateaux ( $S_{sk} < 0$ ).

### 6.3.2. Variations du de $\delta^{44/42}\text{Ca}$ dans l'émail dentaire suite à l'ingestion de matières animales : étude préliminaire

Nous avons également réalisé des analyses préliminaires pour quantifier le  $\delta^{44/42}\text{Ca}$  dans l'émail dentaire des porcs nourris avec les proportions les plus élevées de matières animales (« Insectes 25 % » et « 5 poussins broyés »). Ces analyses ont été réalisées par Jeremy Martin au Laboratoire de Géologie de Lyon : Terre Planètes Environnement (UMR 5276). La poudre d'émail a été prélevée à la base de la couronne dentaire des deuxièmes molaires inférieures. Les résultats obtenus montrent que les deux groupes présentent des valeurs similaires de  $\delta^{44/42}\text{Ca}$ , avec une moyenne autour de 0,45 et 0,50 ‰ pour les groupes « Insectes 25 % » et « 5 poussins broyés », respectivement (Figure 6.7).

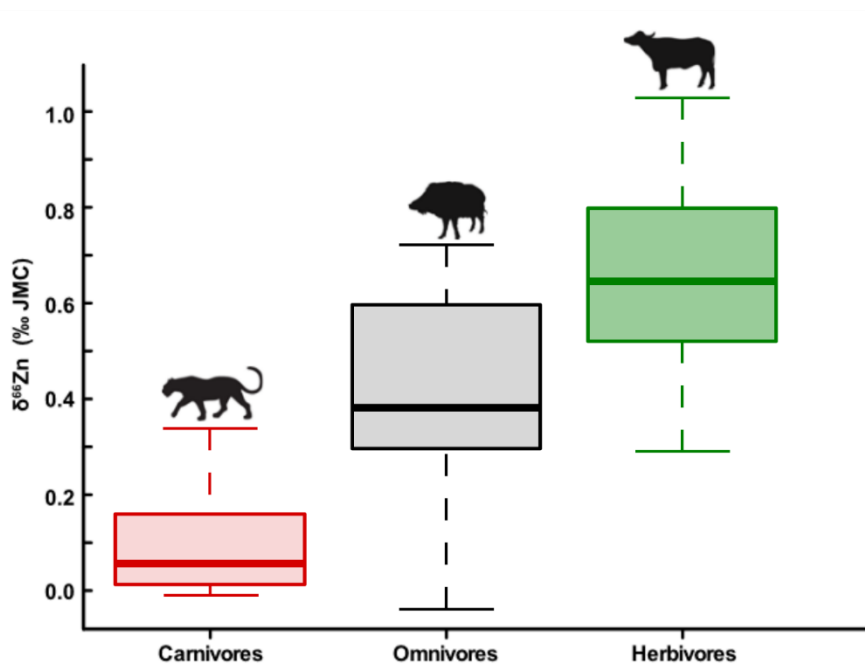


**Figure 6.7.** Distributions des valeurs de  $\delta^{44/42}\text{Ca}$  dans l'émail dentaire des porcs nourris avec 25 % d'insectes (vert foncé, n = 5) ou 5 poussins broyés (marron, n = 5) par jour, moyenne ( $\mu$ ) et écart-type. Les prélèvements d'émail ont été réalisés à la base des couronnes dentaires des deuxièmes molaires inférieures. Les analyses des poudres d'émail ont été réalisées par Jérémy Martin (chargé de recherche CNRS) au Laboratoire de Géologie de Lyon : Terre Planètes Environnement (UMR 5276).

Ces résultats suggèrent que le signal en calcium enregistré dans l'émail dentaire ne permet pas de distinguer des alimentations relativement similaires mais qui diffèrent d'environ 25 % sur le type d'apport animal, invertébré ou vertébré. Les porcs nourris avec de la farine de céréales uniquement n'ayant pas été analysés, la capacité de cet indicateur à détecter un apport animal (qu'il soit vertébré ou invertébré) dans l'alimentation reste à explorer. Il est important de rappeler ici que les porcs considérés dans cette étude ont reçu des compléments alimentaires au quotidien qui contiennent une certaine dose de Ca (comme prévu par les normes de l'industrie agro-alimentaire, bien que ces porcs nourris avec des matières animales n'aient pas intégré la chaîne alimentaire). L'apport en Ca provenant de ces compléments a pu tendre à homogénéiser le signal enregistré dans leur émail dentaire. Par ailleurs, les teneurs en Ca des différents aliments donnés aux porcs ne sont pas connues à ce jour car les analyses ont été très largement retardées par la crise sanitaire et par des restructurations dans le laboratoire lyonnais.

## 6.4. Perspectives

Si les résultats préliminaires obtenus sur le  $\delta^{44/42}\text{Ca}$  dans l'émail dentaire ne sont pas concluants, d'autres indicateurs biogéochimiques pourraient être explorés sur ces porcs expérimentaux afin de mieux comprendre leur comportement suite à l'ingestion de différents type de matières animales et en différentes proportions. Tout d'abord, de récentes études suggèrent que la composition en isotopes du zinc ( $\delta^{66}\text{Zn}$ ) permet d'inférer des niveaux trophiques aussi bien parmi les communautés de mammifères marins que continentaux (Jaouen et al., 2013, 2016a, 2016b). Les carnivores sont généralement appauvris en isotopes lourds ( $^{66}\text{Zn}$ ) par rapport aux herbivores, notamment parce qu'ils ne consomment pas, ou peu, de molécules végétales (les phytates) qui inhibent l'absorption du zinc chez les herbivores (Lønnerdal, 2000). Ainsi, bien qu'il existe un important recoupement des valeurs de  $\delta^{66}\text{Zn}$ , les carnivores présentent des valeurs inférieures à celles des herbivores (Jaouen et al., 2016a, 2016b; Bourgon et al., 2020 ; voir aussi Figure 6.8). Les taxons omnivores, quant à eux, présentent des valeurs intermédiaires entre les carnivores et les herbivores, et très dispersées, ce qui pourrait refléter des proportions variées de matières animales dans leur alimentation (Bourgon et al., 2020). Les porcs expérimentaux présentés dans ce chapitre, nourris avec des invertébrés et des vertébrés et en différentes proportions, sont pertinents pour explorer cette hypothèse, non seulement sur l'émail dentaire mais également sur l'os et la dentine. Par ailleurs, la préservation du signal isotopique du Zn dans des dents fossilisées a récemment été démontrée, ce qui renforce le potentiel de cet indicateur pour contribuer à reconstruire des régimes alimentaires et des réseaux trophiques passés (Bourgon et al., 2020; McCormack et al., 2022).



**Figure 6.8.** Dispersions des valeurs de  $\delta^{66}\text{Zn}$  dans l'émail dentaire de spécimens fossiles de carnivores (rouge), d'omnivores (noir) et d'herbivores (vert) provenant de la grotte de Tam Hay Marklot, au Laos, datée entre environ 40 et 13 000 ans. Adaptée d'après Bourgon et al. (2020).

La teneur en isotopes du magnésium ( $\delta^{26}\text{Mg}$ ) pourrait également être explorée sur les porcs en alimentation contrôlée. De récentes études réalisées sur des taxons actuels indiquent en effet qu'il existe des différences sur les valeurs de  $\delta^{26}\text{Mg}$  selon le niveau trophique (J. E. Martin et al., 2014; J. E. Martin, Vance, et al., 2015). Bien que non démontré, il est probable que le Mg se préserve assez bien au cours du temps, en particulier dans des écosystèmes terrestres (Weber et al., 2021). Enfin, il serait également intéressant d'explorer la teneur en azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ) dans les acides aminés dans le collagène. Une technique récente basée sur la composition en isotopes stables d'acides aminés individuels et spécifiques (« *amino acid compound-specific nitrogen isotope analysis* ») semble fournir de nouvelles informations pour retracer des réseaux trophiques dans l'Ancien (McClelland & Montoya, 2002; Chikaraishi et al., 2011, 2014; Pollierer et al., 2019; Tejada-Lara et al., 2021; Larsen et al., 2022). Par exemple, une récente étude, réalisée sur des taxons actuels et des paresseux fossiles, suggère que la valeur relative de  $\delta^{15}\text{N}$  entre les acides aminés glutamate (Glu) et phénylalanine (Phe) reflètent des positions trophiques chez les mammifères (Tejada-Lara et al., 2021). En effet, certains acides aminés dits « trophiques », tels que

le Glu, diffèrent dans leurs valeurs de  $\delta^{15}\text{N}$  en fonction de la composition de l'alimentation. À l'inverse, certains acides aminés dits « sources », tels que la Phe, présentent des valeurs de  $\delta^{15}\text{N}$  qui ne diffèrent pas (ou de façon négligeable) selon la composition de l'alimentation. La différence de  $\delta^{15}\text{N}$  entre le Glu (trophique) et la Phe (source) est d'autant plus importante que l'organisme est à un niveau trophique élevé (O'Connell, 2017; Tejada-Lara et al., 2021). Davantage d'études sont nécessaires pour évaluer si cette méthode permet de distinguer des taxons omnivores consommant plutôt des insectes de taxons consommant plutôt des vertébrés (Tejada-Lara et al., 2021). Des analyses de  $\delta^{15}\text{N}$  directement sur la bioapatite devraient également être menées dans la mesure où les résultats sont plus facilement transférables au registre fossile africain. Les porcs du projet DIET-Scratches présentés dans ce chapitre semblent pertinents pour explorer la capacité de différents indicateurs à détecter la consommation spécifique de ressources animales.



1 **Chapitre 7 : Nouvelles perspectives sur les habitudes alimentaires**  
2 **des *Kolpochoerus* de la Formation de Shungura (basse vallée de**  
3 **l'Omo, Éthiopie) à travers les textures de micro-usures dentaires**

4

5

6 **Résumé :**

7 Au cours du Néogène et du Quaternaire, les suidés africains montrent une tendance vers des  
8 morphologies dentaires considérées comme reflétant des adaptations à une herbivorie croissante,  
9 notamment chez le genre *Kolpochoerus*. Ils présentent un allongement des molaires et des cuspides  
10 supplémentaires, associé à un certain degré d'hypsodontie, suggérant une consommation croissante  
11 d'herbes abrasives. Cependant, les changements morphologiques importants ne semblent pas associés  
12 avec l'augmentation de la consommation de plantes en C<sub>4</sub>, telles que les herbes, comme le montrent les  
13 analyses des isotopes stables du carbone. De plus, leurs changements morphologiques contrastent avec  
14 ceux observés chez les ruminants pousseurs, ce qui suggère qu'ils ont été favorisés par des facteurs  
15 différents. Jusqu'à présent, seules quelques études ont appliqué l'analyse des textures de micro-usure  
16 dentaire (DMTA), qui renseigne sur les propriétés mécaniques de l'alimentation, sur des spécimens de  
17 *Kolpochoerus*. De plus, aucune étude ne s'est encore intéressée aux *Kolpochoerus* de la Formation de  
18 Shungura (vallée inférieure de l'Omo, Éthiopie) qui constitue l'enregistrement stratigraphique et  
19 paléontologique le plus complet du Pliocène supérieur au Pléistocène inférieur en Afrique de l'Est.

20 Ici, nous avons étudié les textures de micro-usure dentaire au sein de quatre genres de suidés  
21 actuels ayant des régimes alimentaires contrastés : les taxons herbivores *Phacochoerus* et *Hylochoerus*,  
22 et les omnivores *Potamochoerus* et *Sus*. Nos résultats montrent que leurs schémas de micro-usure  
23 dentaire reflètent leurs différentes habitudes alimentaires, et montrent des différences entre le  
24 phacochère commun et le phacochère du désert. Nous avons ensuite appliqué la DMTA sur 68  
25 spécimens non-altérés de *Kolpochoerus* provenant de la Formation de Shungura, allant des Membres C  
26 à L et représentant une période d'environ 2,9 Ma à 1,0 Ma. D'une façon générale, leurs textures de

27 micro-usure différent de celles de tous les suidés actuels, et montrent une faible anisotropie, complexité  
28 et hétérogénéité, des Membres C à L. En lien avec de précédentes études, et en accord avec un apport  
29 important d'alimentation C<sub>4</sub>, nous proposons que leurs DMT reflètent probablement une forte  
30 composante herbivore, mais avec des préférences pour les plantes herbacées courtes, molles et peu  
31 abrasives. Globalement, cette étude contribue à une meilleure compréhension de l'écologie des suidés  
32 actuels et fossiles.

33

34           **New insights on feeding habits of *Kolpochoerus* from the**  
35           **Shungura Formation (Lower Omo Valley, Ethiopia) using dental**  
36           **microwear textures**

37

38

39   **Abstract :**

40

41   During the Neogene and the Quaternary, African Suidae show a trend towards dental  
42   morphologies considered as reflecting adaptations to increasing herbivory, notably in the genus  
43   *Kolpochoerus*. They tend to show elongated molars with extra cusps, associated with some  
44   degree of hypsodonty, suggesting an increasing consumption of abrasive grasses. However, the  
45   strong morphological changes are not synchronous with the increasing consumption of C<sub>4</sub>  
46   plants, such as grasses, as reflected from stable carbon isotope analyses. To date, only few  
47   studies have applied Dental Microwear Texture Analysis (DMTA), which provides knowledge  
48   on the mechanical properties of the diet, on extinct *Kolpochoerus*. Moreover, none has yet  
49   focused on specimens from the Shungura Formation (Lower Omo Valley, Ethiopia) which is  
50   the most complete stratigraphic and paleontological record from the Late Pliocene to Early  
51   Pleistocene in eastern Africa.

52           Here, we investigated dental microwear textures (DMT) among four extant suid genera  
53   with contrasted diets: herbivorous *Phacochoerus* and *Hylochoerus*, and omnivorous  
54   *Potamochoerus* and *Sus*. Our results show that DMT reflect the different dietary habits of extant  
55   suids, and might reflect differences between the common and the desert warthog. We then  
56   applied DMTA on 68 non-altered specimens of *Kolpochoerus* from the Shungura Formation  
57   ranging from Member C to Member L, representing a period from ca. 2.9 Ma to 1.0 Ma. We  
58   observe that the microwear pattern of *Kolpochoerus* differ from all extant suids, showing on

59 average low anisotropy, complexity and heterogeneity, from Member C to L. Nonetheless,  
60 some similarities with *Phacochoerus* are observed. In line with previous studies, and congruent  
61 with important C<sub>4</sub> inputs, we argue that their DMT likely reflect a strong herbivory component  
62 but with preferences on short, soft and low-abrasive herbaceous plants. Overall, this study  
63 contributes to a better understanding of the ecology of extant and fossil suids.

64

65 **1. INTRODUCTION**

66 Reconstructing past dietary habits among mammals is crucial for a better  
 67 comprehension of the environmental conditions in which extinct species lived, and how they  
 68 shared ecological resources (Andrews et al., 1979; Fortelius et al., 2002). It also helps  
 69 understanding the potential selective pressures that drove dental phenotypes. Indeed, mammals  
 70 generally exhibit teeth that are adapted to their diet, optimizing not only efficient processing of  
 71 food items but also durability against wear (Hiemae, 2000). With the expansion of grasslands  
 72 during the Neogene and the Quaternary, mammals with dental morphologies adapted to the  
 73 consumption of large amount of abrasive grasses, such as high-crowned molars, have become  
 74 more and more abundant (Janis, 2008). The evolutionary history of African Suidae, a rapidly  
 75 evolving clade, also show this trend towards dental morphologies that are assumed to be  
 76 adapted to increasing herbivory. These characteristics appear multiple times in several suid  
 77 genera and most likely result of convergent evolution (Harris & White, 1979; Souron, Boisserie,  
 78 et al., 2015). This is particularly observed during the Late Pliocene and the Pleistocene in both  
 79 *Metridiochoerus-Phacochoerus* and *Kolpochoerus* lineages, which are commonly represented  
 80 in faunal assemblages (Rannikko et al., 2017; Lazagabaster et al., 2018). Thus, in addition to  
 81 their relevance for biostratigraphic reconstructions (White & Harris, 1977; Cooke, 2007), suids  
 82 also have a potential for paleoenvironmental reconstructions (Harris & Cerling, 2002; Bishop  
 83 et al., 2006; Lazagabaster, 2019). However, the elongated molars displayed by African suids,  
 84 with extra cusps in the distal part, contrast with the ones observed among grazing ruminants,  
 85 which rather exhibit hypsodont molars and relatively short mesio-distally (e.g. Janis, 2008;  
 86 Madden, 2014). Although both these dental innovations have been linked to increasing  
 87 herbivory, elongated molars are probably associated with improved efficiency for fragmenting  
 88 small foods whereas hypsodont molars are rather linked to increased tooth durability against  
 89 wear (Lucas, 2004; Souron, 2017). Besides, changes in third molar length and height are not

90 similar nor synchronous in the different suid clades. For example, in *Kolpochoerus*, we mostly  
91 observe an increase in molar length rather than in molar height. Moreover, asynchronous  
92 changes in dental morphology and stable carbon composition, notably in *Kolpochoerus*,  
93 highlight the need for further investigation of suids' paleoecology through a multi-proxy  
94 approach in order to better understand which factors favored the selection of such dental  
95 morphologies (Souron, 2017).

96         The extinct genus *Kolpochoerus* has a promising potential to contribute to a better  
97 understanding of the relationships between morphological evolution, dietary changes and  
98 environmental changes. Indeed, it is one of the most abundant suid taxa with a wide geographic  
99 distribution, and one of the most diverse, notably in terms of feeding habits (Harris & White,  
100 1979; Brunet & White, 2001; Bishop et al., 2006; Haile-Selassie & Simpson, 2013; Souron,  
101 2012). Particularly, fossils from the Shungura Formation have played an important role in our  
102 comprehension of African environments during the Plio-Pleistocene, notably to inform the  
103 evolutionary context of the human lineage. The Shungura Formation is located in the Lower  
104 Omo Valley in southwestern Ethiopia. It is the most complete stratigraphic and paleontological  
105 record from the Late Pliocene to Early Pleistocene in Eastern Africa, with sediments spanning  
106 almost continuously from ca. 3.6 to ca. 1.0 Ma (de Heinzelin, 1983). It is subdivided into 12  
107 members: Basal, A to H and J to L, whose ages were determined according to the underlying  
108 tuff (Feibel et al., 1989). Since the early 1930s, the Shungura Formation has been intensively  
109 surveyed through several research expeditions by C. Arambourg (Arambourg, 1934, 1943), F.  
110 Howell (Omo Research Expedition; Howell, 1968), the International Omo Research Expedition  
111 (IORE; Coppens, 1975) and the Omo Group Research Expedition (OGRE; Boisserie et al.,  
112 2008). It has yielded thousands of fossil vertebrate specimens, including bovids, primates and  
113 suids, as well as numerous lithic artefacts. On average, suids represent 12 % of the Shungura  
114 faunal remains (Alemseged et al., 2007), including a large proportion of *Kolpochoerus*

115 specimens, almost all attributed to the *K. limnetes/aff. paiceae* lineage (Souron et al., in prep)  
116 and *K. afarensis* at the base of the sequence (Souron, 2012). In the *K. limnetes/ aff. paiceae*  
117 lineage, the progressive enlargement of third molars from about 2.7 Ma, along with an  
118 increasing complexity, has been related to a specialization toward a grazing diet (Harris &  
119 White, 1979; H. Cooke, 1985; Kullmer, 1999). Later studies on stable carbon isotopic  
120 compositions are congruent with the hypothesis of a strong herbivory component in the diet  
121 (Harris & Cerling, 2002; Bibi et al., 2013; Negash et al., 2020). However, the strong  
122 morphological changes are not synchronous with the increasing consumption of C<sub>4</sub> plants that  
123 are mostly graminoids, such as grasses and sedges. At Shungura, a notable shift toward a C<sub>4</sub>-  
124 dominated diet is observed from Member B to C (Bibi et al., 2013; Negash et al., 2020) whereas  
125 we observe rather progressive dental morphological changes, with a shift at about 1.5 Ma and  
126 then much more derived species (Souron, 2012). In addition, two recent studies suggested that  
127 *Kolpochoerus* more likely had a less abrasive diet than typical grazing suids and might have  
128 favored more mesic habitats (Rannikko et al., 2020; Yang et al., 2022). Thus, more studies are  
129 needed for a better comprehension of *Kolpochoerus* paleoecology.

130         Because dietary proxies record the diet over different timescales, it is not surprising that  
131 dental morphology and enamel stable carbon composition do not reflect similar dietary habits  
132 (Davis & Pineda Munoz, 2016). As already pointed out for extinct African suids (Souron,  
133 2017), it is crucial to have a more integrative approach combining different and complementary  
134 paleoecological proxies to improve inferences of past diets, and then to better understand the  
135 relationships between diet, morphology and environmental constraints. Among paleoecological  
136 proxies, dental microwear is highly dependent on the physical properties of masticated food  
137 items (e.g. Lucas et al., 2013, 2014; Daegling et al., 2016; Merceron et al., 2016), and records  
138 the diet over a short timescale, few weeks or months before death (Teaford & Oyen, 1989;  
139 Teaford et al., 2017, 2021; Winkler et al., 2020). In recent years, Dental Microwear Texture

140 Analysis (DMTA) has proved its efficiency in detecting dietary differences between species  
141 (e.g. R. S. Scott et al., 2006, 2012; J. R. Scott, 2012; Schulz et al., 2013; Merceron, et al., 2021;  
142 Hullot et al., 2021), as well as small variations within species or populations (Merceron et al.,  
143 2010, 2014; Berlioz et al., 2017; Percher et al., 2017). Thus, this methodology has been widely  
144 employed to infer past dietary habits (Ungar et al., 2008, 2017; Berlioz et al., 2018; Blondel et  
145 al., 2018, 2022; Martin et al., 2018; Merceron et al., 2018, 2021; Hullot et al., 2021).  
146 Nevertheless, to date, only few studies applied DMTA on extant or extinct suids (Souron,  
147 Merceron, et al., 2015; Ungar et al., 2017; Yamada et al., 2018, 2021; Lazagabaster, 2019;  
148 Louail et al., 2021) and none has yet focused on DMT of *Kolpochoerus* specimens from the  
149 Shungura Formation.

150 To fill this gap, we propose here the first study that measures the DMT variations on a  
151 large sample of extant suids and extinct *Kolpochoerus* from the Shungura Formation, including  
152 specimens from Member C to L. First, we expand the extant DMT baselines developed by  
153 Souron et al. (2015) and Lazagabaster (2019) by including larger samples of African suids  
154 (particularly *Hylochoerus*). We aim at investigating the DMT variations in modern suids with  
155 different dietary habits. We also discuss inter-specific differences among *Phacochoerus* and  
156 *Potamochoerus*, as well intra-specific differences among Eurasian wild *Sus scrofa*. Then, in  
157 light of the patterns observed on extant suids, we aim at investigating the DMT variations in  
158 specimens attributed to the *Kolpochoerus limnetes/aff. paiceae* lineage through the Shungura  
159 sequence in order to contribute to our knowledge of their past dietary habits. Although dental  
160 morphology and stable carbon isotopic compositions point towards an increased herbivory,  
161 their asynchronous changes lead us to expect that *Kolpochoerus* specimens do not necessarily  
162 reflect a grazing diet as reflected by DMT through the sequence.

163

## 164 **2. MATERIAL**



## 165 **2.1. Extant suid sample and their dietary habits**

166 We considered a total of 102 extant wild specimens, including four suid genera:  
 167 *Hylochoerus* (*H. meinertzhageni*, n = 21), *Phacochoerus* (n = 23; n = 9 for *Ph. africanus* and n  
 168 = 14 for *Ph. aethiopicus*), *Potamochoerus* (n = 33; n = 15 for *Po. porcus* and n = 18 for *Po.*  
 169 *larvatus*) and *Sus* (*S. scrofa*, n = 25). Among the *Sus* sample, we included two wild boar  
 170 populations from Chizé in France (n = 6) and from the Białowieża Forest in Poland (n = 19).  
 171 Both areas are closed mixed forest but the former is characterized by an oceanic climate whereas  
 172 the latter has a much more continental climate with limited human impact. The specimens were  
 173 housed in the following institutions: Musée Royal de l’Afrique Centrale, Tervuren, Belgium  
 174 (MRAC); Polish Academy of Sciences in Białowieża, Poland (MRI PAS); The Authority for  
 175 Research and Conservation of Cultural Heritage, Museum of Comparative Anatomy, Addis  
 176 Ababa, Ethiopia (MCA); Museo Zoologico dell’Università di Firenze, Italy (MZUF);  
 177 Naturhistorisches Museum Basel, Switzerland (NMB) and Institut National de Recherche pour  
 178 l’Agriculture, l’Alimentation et l’Environnement, France (INRAE). Taxinomic identifications  
 179 at the specific level were verified both based on the craniomandibular and dental morphology  
 180 of the specimens and on their geographical origin. Specimen numbers and their geographic  
 181 provenience are provided in the Supplementary Material (Table S1).

182 None of the extant suid specimens are associated to individual dietary data (such as  
 183 stomach contents or field observations), but the dietary habits of these extant taxa have been  
 184 largely investigated – although the genus *Hylochoerus* and the desert warthogs are less known.  
 185 Extant wild genera *Sus* and *Potamochoerus* are generalized omnivorous and eat a wide array of  
 186 food items such as fruits, seeds, leaves, grasses, barks, underground storage organs (USOs),  
 187 fungi, animal matter, agricultural crops, feces, as well as human garbage or inorganic matter.  
 188 Their dietary habits vary greatly depending on the geographic area, the seasonality and food  
 189 availability (*Sus*: Giménez-Anaya et al., 2008; Keuling et al., 2017; *Potamochoerus*: Skinner et

190 al., 1976; Breytenbach & Skinner, 1982; Seydack, 1990, 2017; Harris & Cerling, 2002; Melletti  
 191 et al., 2017). These omnivorous species display molars that are bunodont and brachyodont, in  
 192 contrast to *Phacochoerus* and *Hylochoerus*. The former has very elongated and hypsodont third  
 193 molars with numerous cusps or pillars, and the former shows a bunolophodont pattern and  
 194 moderately hypsodont molars (Souron, 2017; Lazagabaster et al., 2021 ; see also Figure 1). Few  
 195 extant wild suid genera are considered as herbivorous: *Phacochoerus* in particular and  
 196 *Hylochoerus* to a lesser extent. These taxa mainly feed on fibrous vegetal matter, such as grasses  
 197 and herbaceous plant species, and incorporate fruits and roots in their diet to a lesser extent  
 198 (*Phacochoerus*: Harris & Cerling, 2002; Treydte et al., 2006; Butynski & de Jong, 2017; de  
 199 Jong & Butynski, 2017; Edossa et al., 2021; *Hylochoerus*: D’Huart, 1978; Harris & Cerling,  
 200 2002; Cerling & Viehl, 2004; d’Huart & Kingdon, 2013; Reyna-Hurtado et al., 2017).  
 201 *Phacochoerus* is the more specialized of these suids, feeding mostly on short, green, tropical  
 202 grasses and consuming all plant parts, including underground storage organs. *Hylochoerus* has  
 203 been less studied than the three other genera, but previous work suggests it is more likely an  
 204 herbivorous mixed feeder (e.g. d’Huart & Kingdon, 2013; Souron et al., 2015). In contrast to  
 205 other suids, the rooting behavior in *Hylochoerus* is strongly reduced and the portion of  
 206 subterranean foods is low.

207

## 208 **2.2. *Kolpochoerus* sample from Shungura**

209 We analyzed a total of 68 specimens from the Shungura Formation that belong to the  
 210 extinct genus *Kolpochoerus* and that do not show any apparent alteration (see section 3.2). All  
 211 specimens are attributed to the *K. limnetes/aff. paiceae* lineage. The sample includes specimens  
 212 from members C (n = 12), E (n = 13), F (n = 8), Lower G (n = 15), H (n = 4), J (n = 4) and L (n  
 213 = 12), representing a time period from ca. 2.9 Ma to 1.0 Ma. We discarded members B, D and

214 Upper G for which only one or two specimens were studied. Specimen numbers and their  
215 stratigraphic provenance are provided in the Supplementary Material (Table S2).

216

### 217 **3. METHODS**

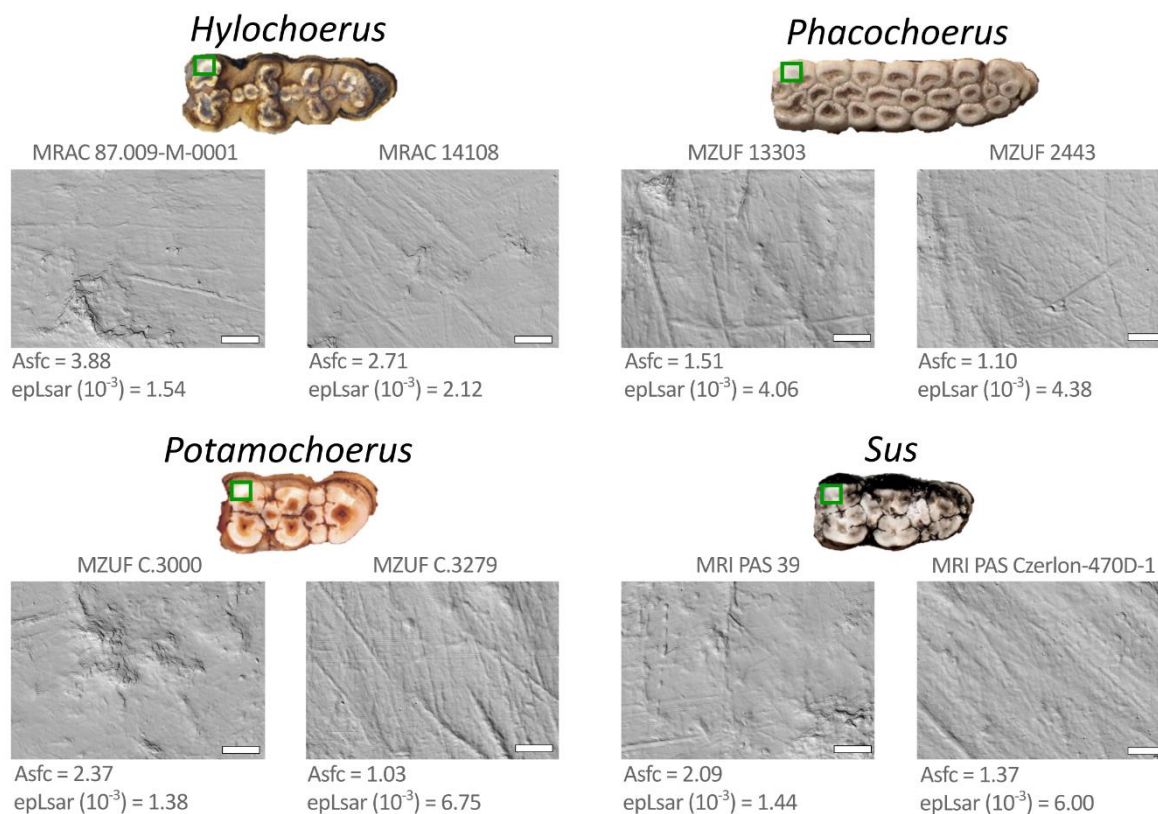
#### 218 **3.1. Surface acquisition and processing**

219 We considered wear facets associated with the shearing phase I of mastication. All  
220 suitable upper and lower first, second and third molars were included in this study. Each facet  
221 was molded with polyvinylsiloxane (Regular Body President, ref. 6015 - ISO 4823, medium  
222 consistency, polyvinylsiloxane addition-type, Coltene Whaledent). For each specimen, all  
223 suitable non-overlapping worn areas on shearing facets were scanned in order to encompass  
224 intra-facet variability. We scanned one to fourteen surfaces for each specimen. Each surface  
225 was scanned as flat as possible using “TRIDENT”, a white-light confocal profilometer Leica  
226 DCM8 with a 100x objective housed at the PALEVOPRIM lab, CNRS and University of  
227 Poitiers, France (Numerical aperture = 0.90; Working distance = 0.9 mm; Leica Microsystems).  
228 Each scanned surface was pre-processed using LeicaMap v8.0 (Leica Microsystems;  
229 MountainsMap, Digital Surf). Non-measured points (< 3 %) were filled with a smooth shape  
230 (Laplacian filter) calculated from neighboring points. We applied a morphological filter to  
231 remove artifacts such as aberrant peaks (Merceron et al., 2016) and surfaces were then leveled.  
232 A  $140 \times 100 \mu\text{m}$  ( $1086 \times 776$  pixels) leveled area was automatically generated at the center of  
233 each surface. In case of adhering dirt particles, the extracted area was shifted aside to get the  
234 particles out of the field of selection. In the worst case, we manually erased the particles using  
235 a user-defined contour and replaced with a smooth shape calculated from neighboring points.

236

#### 237 **3.2. Procedure for selecting wear surfaces of extinct *Kolpochoerus***

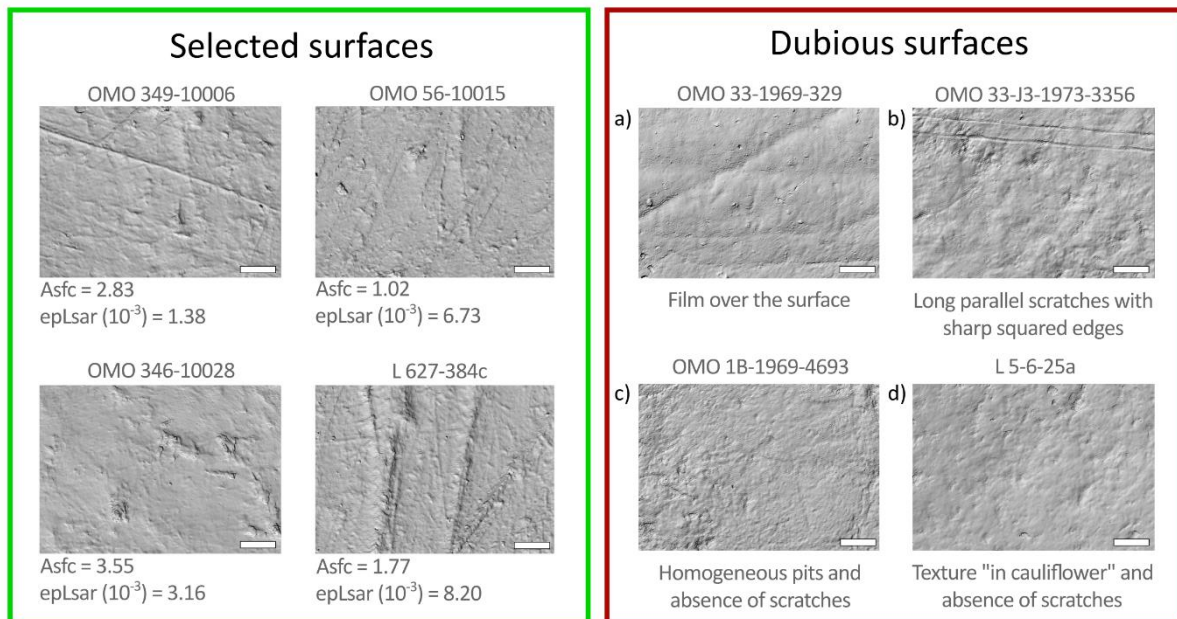
238 We explored the diversity of surfaces textures among extant suid taxa as a baseline for  
 239 selecting wear surfaces of *Kolpochoerus* specimens without apparent, or potential, taphonomic  
 240 alterations. Figure 1 shows the variability of surface textures within extant suid taxa, being more  
 241 or less complex and more or less anisotropic (see 3.3. for details on texture parameters).



242  
 243 **Figure 1.** Photosimulations of shearing facets on extant suid genera illustrating the diversity within taxa in terms  
 244 of complexity (Asfc) and anisotropy (epLsar). The green squares on molars of each taxon indicate the location of  
 245 a shearing facet. Scalebar: 20  $\mu\text{m}$ .

246  
 247 Moreover, potentially altered surfaces of extinct *Kolpochoerus* were identified, and  
 248 discarded, using the following characteristics (see also Weber et al., 2021): a) presence of a thin  
 249 film over the surface that masks the microwear marks; b) long and parallel scratches that run  
 250 over the surface and with sharp squared edges; c) textures with homogeneous small pits and no  
 251 visible scratch and/or d) homogeneous texture with a “cauliflower-like” appearance and no  
 252 visible scratch. Figure 2 shows an example of each of these characteristics, as well as the  
 253 variability of unaltered surfaces within extinct *Kolpochoerus*.

## *Kolpochoerus*



254  
 255 **Figure 2.** Photosimulations of shearing facets on extinct *Kolpochoerus*. Selected surfaces (left) show relatively  
 256 heterogeneous texture with pits and scratches of different sizes and different orientations. Dubious surfaces (right)  
 257 were discarded when they show: a) a thin film over the surface that masks the dietary marks; b) long and parallel  
 258 scratches that run over the surface and with sharp squared edges; c) a homogeneous texture with pits of similar  
 259 size and an absence of scratch; d) a texture showing a “cauliflower-like” aspect and an absence of scratch. The  
 260 green square on the molar of *Kolpochoerus* indicates the location of a shearing facet. Scalebar: 20  $\mu\text{m}$ .

261

### 262 3.3. Acquisition of textural parameters

263 Prior to the acquisition of textural parameters, a second-order least square polynomial  
 264 surface (PS2) was subtracted from each surface to remove the concavity or convexity of dental  
 265 facets. We considered three Scale Sensitive Fractal Analysis (SSFA) parameters for this study  
 266 (calculated using LeicaMap v8.0): Area-scale fractal complexity (Asfc), exact proportion of  
 267 Length-scale anisotropy of relief (epLsar (Sfrax) in LeicaMap v8.0) and Heterogeneity of Area-  
 268 scale fractal complexity (HAsfc36, calculated through  $6 \times 6$  blocks in this study). Complexity  
 269 (Asfc) measures the surface roughness at a given scale. Anisotropy (epLsar) quantifies the  
 270 orientation concentration of surface roughness. Heterogeneity of complexity (HAsfc36)

271 measures the variation of complexity of subsampled parts of the surface. Detailed descriptions  
272 of these parameters can be found in Scott et al. (2006). For each parameter, we considered the  
273 mean value of all scanned surfaces per individual (see Tables S1 and S2). As a complement to  
274 the Figures presented in the main text, we provide boxplots of SSFA parameters for each extant  
275 suid and *Kolpochoerus* samples as Supplementary (see Figures S1 to S3).

276

### 277 **3.4. Stable carbon isotopic values of extant suids and extinct *Kolpochoerus* from Shungura**

278 All stable carbon isotopic values on enamel bioapatite of extant African suids and  
279 extinct *Kolpochoerus* from the Shungura Formation were compiled from the literature. We used  
280 the recently published compilation on extant African suids from Lazagabaster et al. (2021),  
281 which is available online as supplementary material (see references herein). To our knowledge,  
282 no data are available on modern wild and/or free-ranging *Sus scrofa*. All data on *Kolpochoerus*  
283 from the Shungura Formation were compiled using two recent studies by Bibi et al. (2013) and  
284 Negash et al. (2020).

285

### 286 **3.5. Statistical analyses**

287 All statistical analyses were conducted in the R statistical environment (R Core Team,  
288 2020, v4.0.3). We performed analyses of variance (one-way ANOVAs) on each SSFA  
289 parameter to detect significant differences between extant taxa and *Kolpochoerus* by members  
290 (Table S3). The data were box-cox transformed prior to the analyses to meet the assumptions  
291 of homoscedasticity and normal distributions of the residual errors. Then, we conducted two  
292 post-hoc tests for multiple comparisons (package “agricolae”) to determine the sources of  
293 significant variations: Tukey’s Honest Significant Difference (HSD) and Fisher’s Least  
294 Significant Difference (LSD, less conservative than HSD) tests (Tables S4 and S5). An

295 alternative non-parametric Kruskal-Wallis test was run for one parameter (epLsar) that did not  
296 meet the assumptions of normality of residuals (Table S6), and followed with a post-hoc Dunn's  
297 test (package "dunn.test"; Table S7). We also conducted an ANOVA to detect significant  
298 differences between extant *Hylochoerus*, *Ph. africanus*, *Ph. aethiopicus*, *Po. larvatus*, *Po.*  
299 *porcus* and the two *Sus scrofa* populations (see Table S8 for descriptive statistics and Table S9  
300 for ANOVA results), followed with both HSD and LSD post-hoc tests (Tables S10 and S11).

301

## 302 4. RESULTS

### 303 4.1. DMTA among extant suid taxa

304 *Phacochoerus* exhibits, on average, the most anisotropic surfaces when compared to  
305 other extant suid taxa (Figure 3, Tables 1, 2 and S5). Mean epLsar value is significantly higher  
306 than in omnivorous *Potamochoerus* and *Sus* ( $p < 0.02$ , Tables 2 and S5), but do not significantly  
307 differ from *Hylochoerus*. *Potamochoerus* and *Sus* are similar in anisotropy and show the lowest  
308 values. In terms of complexity, we observe that *Sus* shows the highest values among our sample  
309 of extant suids. However, significant differences with the three other taxa are targeted with LSD  
310 post-hoc tests ( $p < 0.03$ , Tables 2 and S6), not HSD tests. *Potamochoerus* tend to exhibit  
311 shearing surfaces that are slightly more complex than *Hylochoerus* and *Phacochoerus*. When  
312 looking at the heterogeneity of complexity (here, HASfc36; Figure 3), we observe that  
313 *Phacochoerus* is significantly lower than all other taxa ( $p < 0.03$ , Tables 2 and S7), and strongly  
314 differ from *Sus* ( $p < 0.001$ , Table 2 and S7). *Hylochoerus* and *Potamochoerus* tend to show  
315 intermediate HASfc36 values between *Sus* and *Phacochoerus*, but do not significantly differ  
316 from our *Sus* sample. Summary statistics for the extant suid genera analyzed in this study are  
317 presented in Table 1.

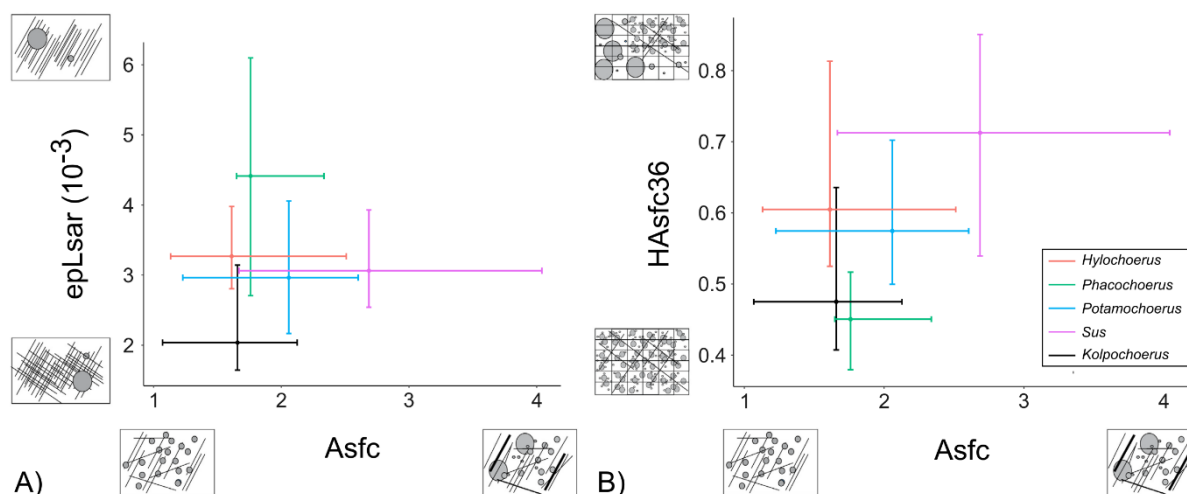
318 **Table 1.** Descriptive statistics (mean, SD: standard deviation, median, Q1: first quartile, Q3: third quartile, range) of dental microwear texture parameters for extant suid taxa  
 319 and extinct *Kolpochoerus* through the Shungura sequence (members C, E, F, lower G, H, J and L).

	Extant				<i>Kolpochoerus</i>							
	<i>Hylochoerus</i> (N = 21)	<i>Phacochoerus</i> (N = 23)	<i>Potamochoerus</i> (N = 33)	<i>Sus</i> (N = 25)	Total (N = 68)	Member C (N = 12)	Member E (N = 13)	Member F (N = 8)	Member Lower G (N = 15)	Member H (N = 4)	Member J (N = 4)	Member L (N = 12)
<b>Asfc</b>												
Mean	2.26	2.20	2.34	3.46	1.78	2.10	1.37	1.46	1.70	2.48	1.75	2.00
(SD)	(1.95)	(1.37)	(1.45)	(2.48)	(1.00)	(1.05)	(0.63)	(0.93)	(0.85)	(2.04)	(0.71)	(1.09)
Median	1.61	1.76	2.06	2.69	1.66	1.83	1.36	1.26	1.82	1.70	1.84	1.82
(Q1, Q3)	(1.13, 2.51)	(1.65, 2.34)	(1.23, 2.60)	(1.67, 4.04)	(1.07, 2.13)	(1.54, 2.55)	(0.87, 1.63)	(0.84, 1.67)	(1.05, 2.08)	(1.12, 3.06)	(1.48, 2.11)	(1.36, 2.20)
Range	0.55 - 8.55	0.85 - 6.50	0.82 - 5.77	1.08 - 10.48	0.63 - 5.42	0.78 - 4.68	0.69 - 2.84	0.66 - 3.51	0.63 - 3.43	1.07 - 5.43	0.82 - 2.52	0.90 - 5.00
<b>epLsar (x10<sup>-3</sup>)</b>												
Mean	3.60	4.39	3.17	3.12	2.45	2.41	2.12	2.35	3.19	2.15	2.48	2.07
(SD)	(1.21)	(1.77)	(1.42)	(1.20)	(1.25)	(1.26)	(1.07)	(1.23)	(1.49)	(0.10)	(1.70)	(0.90)
Median	3.27	4.41	2.96	3.06	2.04	2.14	2.05	2.19	2.81	1.79	1.83	1.89
(Q1, Q3)	(2.81, 3.98)	(2.71, 6.10)	(2.17, 4.06)	(2.54, 3.93)	(1.65, 3.14)	(1.35, 3.27)	(1.26, 2.43)	(1.67, 3.06)	(2.29, 3.99)	(1.68, 2.26)	(1.63, 2.69)	(1.74, 2.57)
Range	1.61 - 6.61	1.83 - 7.28	0.76 - 5.94	1.19 - 5.89	0.51 - 6.10	0.88 - 4.69	0.90 - 4.56	0.56 - 4.05	0.67 - 6.10	1.41 - 3.63	1.26 - 4.98	0.51 - 3.99
<b>HAsfc36</b>												
Mean	0.65	0.46	0.63	0.75	0.53	0.46	0.49	0.65	0.64	0.42	0.42	0.53
(SD)	(0.21)	(0.13)	(0.21)	(0.30)	(0.19)	(0.22)	(0.15)	(0.19)	(0.20)	(0.09)	(0.15)	(0.13)
Median	0.61	0.45	0.58	0.71	0.48	0.41	0.45	0.67	0.57	0.41	0.37	0.49
(Q1, Q3)	(0.53, 0.81)	(0.38, 0.52)	(0.50, 0.70)	(0.54, 0.85)	(0.41, 0.64)	(0.35, 0.47)	(0.43, 0.49)	(0.46, 0.77)	(0.50, 0.78)	(0.35, 0.48)	(0.34, 0.44)	(0.46, 0.57)
Range	0.33 - 1.13	0.28 - 0.79	0.33 - 1.17	0.36 - 1.67	0.25 - 1.09	0.25 - 1.09	0.27 - 0.84	0.44 - 0.95	0.37 - 1.07	0.33 - 0.51	0.31 - 0.63	0.38 - 0.80

320



321



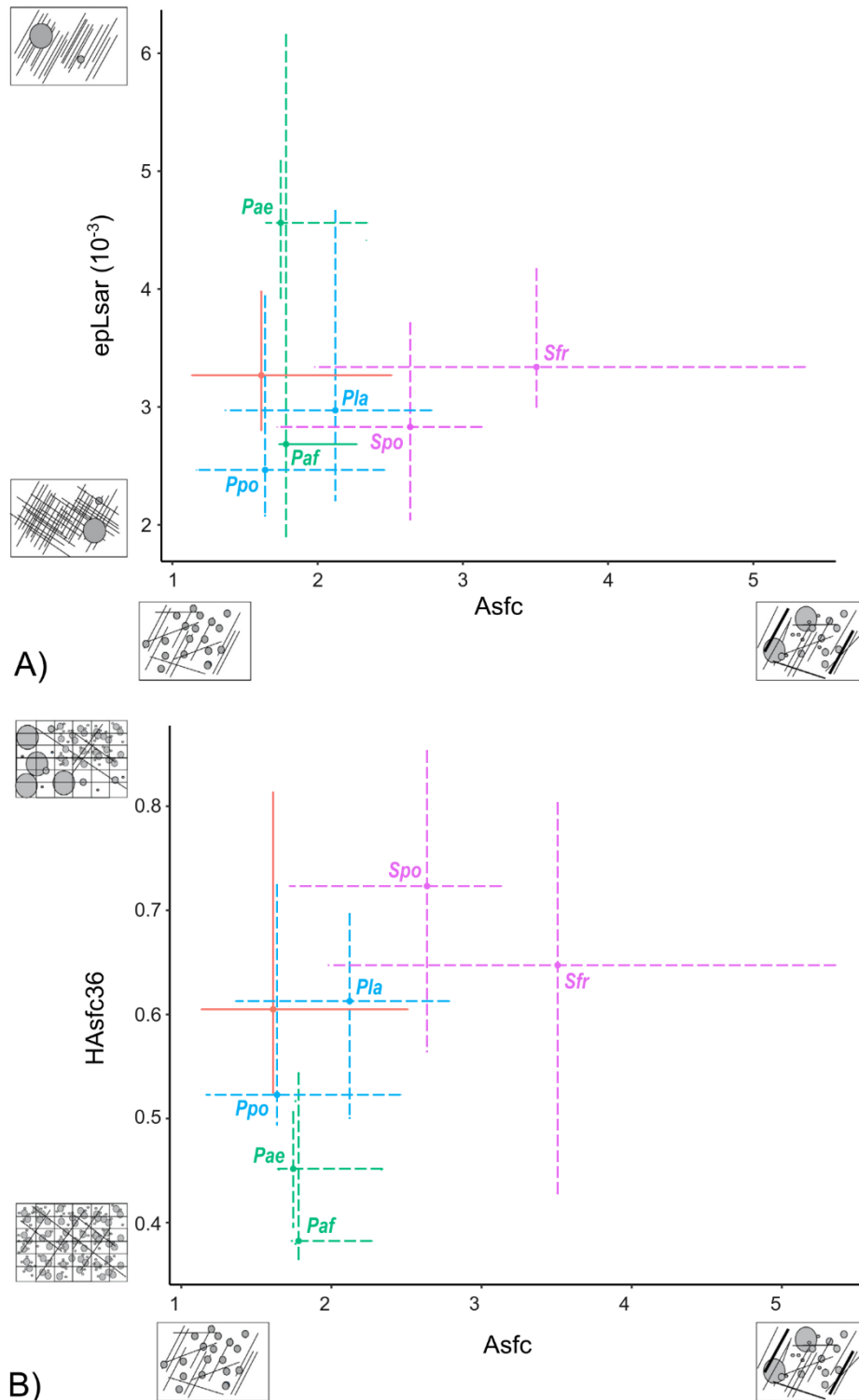
322

323 **Figure 3.** Biplots of SSFA parameters on extant suid genera *Phacochoerus* (n = 23, green), *Hylochoerus* (n = 21,  
 324 orange), *Potamochoerus* (n = 33, blue) and *Sus* (n = 25, pink), and extinct *Kolpochoerus* (n = 68, black). A) Biplot  
 325 of complexity (Asfc) and anisotropy (epLsar); B) Biplot of complexity (Asfc) and heterogeneity of complexity  
 326 (HAsfc36). Median values are indicated and bars represent the range between first and third quartiles.

327

328 We also observe some differences within the genera *Potamochoerus* and *Phacochoerus*, as well  
 329 as intra-specific differences within *Sus scrofa* (Figure 4). These differences concern the anisotropy  
 330 (epLsar) and the heterogeneity (HAsfc36) of surface textures, not the complexity (Asfc; Table S9).  
 331 Notably, common warthogs (*Ph. africanus*) exhibit much less anisotropic wear surfaces than desert  
 332 warthogs (*Ph. aethiopicus*) although they do not significantly differ (Table S10), and they fall within  
 333 the range observed for omnivorous taxa (Figure 4, Table S8). They even exhibit a median epLsar value  
 334 below the ones measured for the two *Sus scrofa* populations and the one of *Po. larvatus*. Consequently,  
 335 we observe no significant difference in epLsar between *Ph. africanus* and the other suid samples (Table  
 336 S10). *Potamochoerus* species slightly differ with *Po. larvatus* showing more anisotropic, more complex  
 337 and more heterogeneous surfaces than *Po. porcus* (Figure 4), but differences are not significant (Tables  
 338 S10 and S11). At last, the two wild boar populations also slightly differ (though not significantly; Tables  
 339 S10 and S11) with the wild boars from France showing on average more complex, more anisotropic and  
 340 less heterogeneous wear surfaces than wild boars from the Białowieża Forest in Poland (Figure 4).

341



342

343 **Figure 4.** Biplots of SSFA parameters on extant *Phacochoerus* (green dotted lines), *Hylochoerus* (orange solid  
 344 line), *Potamochoerus* (blue dotted lines) and *Sus* (pink dotted lines) showing inter- and intra-specific variations:  
 345 *Ph. aethiopicus* (*Pae*, n = 14), *Ph. africanus* (*Paf*, n = 9), *Po. larvatus* (*Pla*, n = 18), *Po. porcus* (*Ppo*, n = 15), *S.*  
 346 *scrofa* from Poland (*Spo*, n = 19), *S. scrofa* from France (*Sfr*, n = 6). A) Biplot of complexity (Asfc) and anisotropy  
 347 (epLsar); B) Biplot of complexity (Asfc) and heterogeneity of complexity (HAsfc36). Median values are indicated  
 348 and bars represent the range between first and third quartiles.

349

#### 350 **4.2. Comparisons between extinct *Kolpochoerus* from Shungura and extant suids**

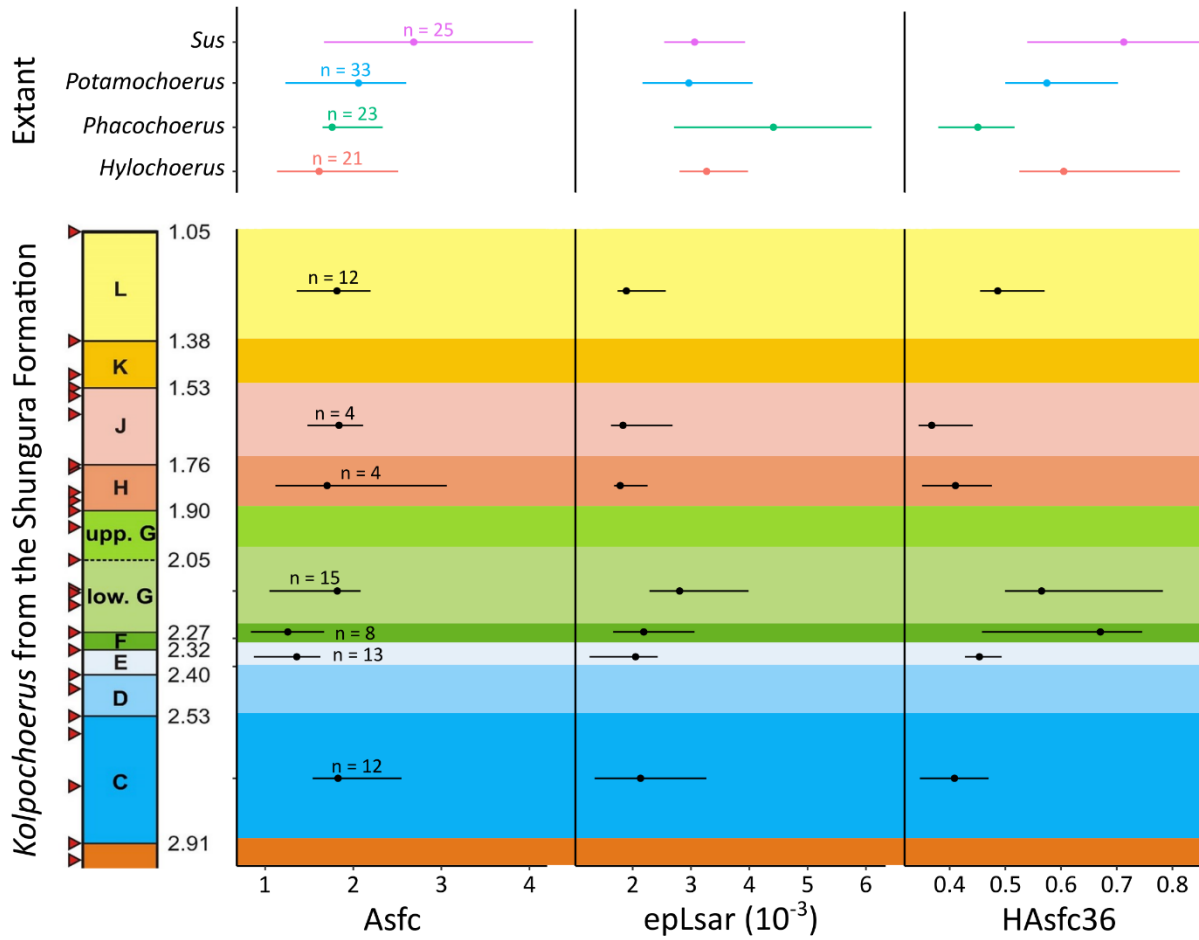
351 On average, *Kolpochoerus* specimens from Shungura show low values of complexity  
352 and anisotropy compared to extant taxa (Figure 3, Tables 1 and 2). In terms of complexity, they  
353 are more similar to herbivorous genera *Phacochoerus* and *Hylochoerus*, and tend to be well  
354 distinct from *Sus* (Figure 3, Tables 2 and S6). Regarding anisotropy, they show the lowest  
355 values and only partly overlap the values observed on extant suids. Indeed, about half of the  
356 *Kolpochoerus* specimens show anisotropy values that are lower than the first quartile of each  
357 extant suid samples (Figure 3). They are well distinct from *Phacochoerus* (Figure 3, Tables 2  
358 and S5). When looking at the heterogeneity of complexity, *Kolpochoerus* specimens also show  
359 low values on average and are similar to *Phacochoerus*. However, while *Phacochoerus* strongly  
360 differ from the three other extant taxa, *Kolpochoerus* specimens show some surfaces that are  
361 more heterogeneous than *Phacochoerus* and overlap with the three other taxa. Still,  
362 *Kolpochoerus* differ from *Sus*, which has the highest values (Figure 3, Tables 2 and S7).  
363 Summary statistics of the total sample of extinct *Kolpochoerus* are provided in Table 1.

364

#### 365 **4.3. DMTA among *Kolpochoerus* through the Shungura sequence**

366 Through the sequence, we observe that *Kolpochoerus* tend to be more complex in  
367 member C than in members E and F (Figure 5, Tables 1 and 2). From members F to H, the  
368 complexity tends to increase progressively and then stabilizes from members H to L, with less  
369 dispersed values in the last two members. Nevertheless, no significant difference between  
370 members is detected with both post-hoc tests. Compared to extant suids, specimens from  
371 members E, F and Lower G show significantly less complex surfaces than *Sus* ( $p < 0.03$  with  
372 both post-hoc tests, Tables 2 and S6). Regarding the anisotropy, although it progressively

373 increases from members C to Lower G, specimens show low values, notably in members H, J  
374 and L. Through the sequence, specimens from Lower G have slightly more anisotropic surfaces  
375 than those from all other members (Figure 5, Tables 1 and 2), but they only significantly differ  
376 from members E and L ( $p < 0.02$ ). Compared to extant taxa, *Kolpochoerus* from all members  
377 except Lower G strongly differ from herbivorous *Phacochoerus* ( $p < 0.02$ , Tables 2 and S5).  
378 They also show less anisotropic surfaces than *Hylochoerus*, except in members Lower G and J  
379 ( $p < 0.02$ , Tables 2 and S5). Only specimens from members E and L show even less anisotropic  
380 surfaces than omnivorous genera *Sus* and *Potamochoerus* ( $p < 0.02$ , Tables 2 and S5). When  
381 looking at HAsfc36, we observe increasing values from Member C to Member E, then a  
382 decrease from Member F to Member J, and again higher values in Member L. The most  
383 heterogeneous surfaces are found in Members F and Lower G (Figure 5, Tables 1 and 2).  
384 Overall, tests did not reveal any significant differences between members. Generally, when  
385 compared to extant suids, *Kolpochoerus* are more similar to *Phacochoerus* in HAsfc36. In  
386 member C, they significantly differ from the three other extant genera ( $p < 0.03$  with both post-  
387 hoc tests, Tables 2 and S7). In members E and J, they significantly differ from *Sus* only ( $p <$   
388  $0.05$  with both post-hoc tests, Tables 2 and S7). Altogether, despite some variations, DMTA  
389 parameters do not reveal substantial changes through the sequence.



390  
 391 **Figure 5.** Dental microwear texture SSFA parameters (Asfc: complexity, epLsar: anisotropy, and HASfc36:  
 392 heterogeneity of complexity) on extinct *Kolpochoerus* (black) through the different members of the Shungura  
 393 Formation. Median values are indicated and bars represent the range between first and third quartiles. Data on  
 394 extant suid genera *Phacochoerus* (green), *Hylochoerus* (orange), *Potamochoerus* (blue) and *Sus* (pink) are  
 395 indicated for comparison.

396 **Table 2.** Combined Tukey's HSD and Fisher's LSD post-hoc tests following one-way ANOVAs. Parameters in bold are significant ( $p < 0.05$ ) with both post-hoc tests. The  
 397 parameter *epLsar* is given in italic when significant with a dunn's test.

		Extant				<i>Kolpochoerus</i>						
		<i>Hylochoerus</i>	<i>Phacochoerus</i>	<i>Potamochoerus</i>	<i>Sus</i>	C	E	F	Lower G	H	J	L
Extant	<i>Hylochoerus</i>											
	<i>Phacochoerus</i>	<b>HAsfc36</b>										
	<i>Potamochoerus</i>		<i>epLsar</i> ; <b>HAsfc36</b>									
	<i>Sus</i>	Asfc	Asfc; <i>epLsar</i> ; <b>HAsfc36</b>	Asfc								
<i>Kolpochoerus</i>	C	<i>epLsar</i> ; <b>HAsfc36</b>	<i>epLsar</i>	<b>HAsfc36</b>	Asfc; <b>HAsfc36</b>							
	E	<i>epLsar</i> ; HAsfc36	Asfc; <i>epLsar</i>	Asfc; <i>epLsar</i> ; HAsfc36	Asfc; <i>epLsar</i> ; <b>HAsfc36</b>	Asfc						
	F	<i>epLsar</i>	Asfc; <i>epLsar</i> ; HAsfc36	Asfc	<b>Asfc</b>	HAsfc36	HAsfc36					
	Lower G		HAsfc36		<b>Asfc</b>	HAsfc36	<i>epLsar</i> ; HAsfc36					
	H	HAsfc36	<i>epLsar</i>	HAsfc36	HAsfc36			HAsfc36	HAsfc36			
	J	HAsfc36	<i>epLsar</i>	HAsfc36	<b>HAsfc36</b>			HAsfc36	HAsfc36			
	L	<i>epLsar</i>	<i>epLsar</i>	<i>epLsar</i>	Asfc; <i>epLsar</i> ; HAsfc36				<i>epLsar</i>			

398

399 **5. DISCUSSION**400 **5.1. Dental microwear textures and dietary habits in extant suid taxa**

401 Overall, this study shows that DMT variations among extant suid taxa, despite  
402 overlapping data, reflect differences in dietary habits as documented by field studies and  
403 previous ecological studies based on dental microwear or stable isotopes. These differences are  
404 mirrored in three commonly used SSFA parameters that describe the orientation of wear  
405 scratches, the surface roughness and the heterogeneity of surface roughness: anisotropy  
406 (epLsar), complexity (Asfc) and heterogeneity of complexity (HAsfc36), respectively.

407 The herbivorous taxon *Phacochoerus* strongly differ from the omnivorous *Sus*, showing  
408 on average the highest values in anisotropy and the lowest in heterogeneity of complexity, along  
409 with low surface complexity. High anisotropy values and low complexity have been  
410 documented among grazing mammals in previous studies (Ungar et al., 2007; J. R. Scott, 2012;  
411 Merceron et al., 2014). Thus, the DMT patterns observed on *Phacochoerus* reflect the large  
412 amount of fibrous items in its diet, mainly herbaceous monocots (Cumming, 1975, 2013; Harris  
413 & Cerling, 2002; Treydte et al., 2006; Butynski & de Jong, 2017; de Jong & Butynski, 2017).  
414 These results are congruent with previous dental microwear studies (Souron, Merceron, et al.,  
415 2015; Lazagabaster, 2019). The large dispersion of anisotropy values could reflect the  
416 seasonality of the diet, as it has been suggested that common warthogs may feed more on roots,  
417 barks and rhizomes during the dry season (Cumming, 1975, 2013; Souron et al., 2015; but see  
418 also Treydte et al., 2006 showing little evidence for such seasonal variations). In our  
419 *Phacochoerus* sample, common warthogs (*Ph. africanus*) show much less anisotropic wear  
420 surfaces compared to desert warthogs (*Ph. aethiopicus*; Figure 4). Although the ecology of the

421 desert warthog is largely unknown, these dissimilarities in DMT patterns might reflect subtle  
 422 differences in feeding habits and/or habitat between the two species. Indeed, a different timing  
 423 of third molar root development in desert warthogs could reflect an adaptation to a more  
 424 abrasive diet, and/or more exogenous particles, than common warthogs (Grubb & d’Huart,  
 425 2013), which could be related to higher anisotropy values in *Ph. aethiopicus*. In *Ph. africanus*,  
 426 the large dispersion in  $epLsar$ , associated with low median value, could reflect the predominant  
 427 consumption of graminoids but feeding preferences on short and fresh (i.e. less abrasive)  
 428 grasses (Butynski & de Jong, 2017; see also Francisco et al., 2018).

429 In contrast, the omnivorous genus *Sus* shows low anisotropy values and high values of  
 430 complexity and heterogeneity of complexity. This may reflect the lesser amount of fibrous  
 431 plants in its diet and greater proportion of fruits, USOs, animal matter, fungi. Wild boars show  
 432 significantly higher values in heterogeneity of complexity than *Phacochoerus*, which tend to  
 433 support the hypothesis that a more diversified diet leads to heterogeneous wear surfaces  
 434 (Souron, Merceron, et al., 2015; Ramdarshan et al., 2016; Merceron et al., 2018). High values  
 435 of heterogeneity, along with highly dispersed complexity values, might reflect the intra-specific  
 436 dietary variability among *Sus*, as well as seasonal variations in the diet (e.g. Keuling et al.,  
 437 2017). Moreover, highly dispersed values most likely reflect the fact that our sample includes  
 438 specimens from two different geographic areas in Poland and France, with different climates  
 439 (continental and oceanic, respectively) and slaughtering periods (spring and winter,  
 440 respectively) as well as differences in the access to agricultural crops or other anthropogenic  
 441 food supplies. The Białowieża Forest in Poland is one of the best-preserved forest in Europe  
 442 with limited human impact, and the Polish specimens contrast with the few individuals from  
 443 France. Notably, the latter show on average highly complex surfaces compared to specimens



444 from Poland (Figure 4). This could be partly related to a greater consumption of agricultural  
445 crops or other by-products of human activities, as previously observed in wild/free-ranging and  
446 stall-fed populations of *Sus* (Yamada et al., 2018; Louail et al., 2021, 2022). However, we  
447 cannot further test this due to the lack of precise data on feeding habits and habitat.

448         The other omnivorous taxon *Potamochoerus* is similar to *Sus* in terms of anisotropy, but  
449 intermediate between *Phacochoerus* and *Sus* when looking at complexity and heterogeneity of  
450 complexity. Although a previous study observed more similar DMT patterns between  
451 omnivorous *Potamochoerus* and *Sus* taxa (Souron, Merceron, et al., 2015), this is not  
452 unexpected as *Potamochoerus* might be less generalist and less opportunist than wild boars.  
453 Moreover, some *Po. larvatus* specimens in our sample come from a more open environment  
454 than the various ones characterizing this genus, and these specimens were not included in their  
455 study. It probably contributes to the differences between our study and theirs. A previous work  
456 observed different DMT patterns between *Po. larvatus* and *Po. porcus*, the former showing  
457 more anisotropic, less complex and less heterogeneous wear surfaces than the latter. The author  
458 suggested this could relate to differences in habitats, *Po. larvatus* inhabiting in general more  
459 open areas than *Po. porcus* (Lazagabaster, 2019). Here, we observe that *Po. larvatus* tend to  
460 show more anisotropic but also more complex and more heterogeneous wear surfaces than *Po.*  
461 *porcus*. Considering both our results, we suggest no, or minor, differences in their dietary  
462 habits, or negligible regarding their impact on DMT. Overall, our results show that the DMT  
463 patterns of *Potamochoerus* reflect the distinct dietary habits between them and herbivorous  
464 *Phacochoerus*, but it is unclear why they differ from the *Sus* sample. This could reflect a more  
465 versatile diet in terms of physical and mechanical properties among wild boars, which might  
466 face greater seasonal variation in food availability than *Potamochoerus* (see also Rannikko et

467 al., 2020). Observed similarities with *Hylochoerus* could partly relate to their common  
468 preference for forested habitats (Reyna-Hurtado et al., 2017), although they probably have a  
469 more diversified diet than *Hylochoerus* in terms of physical and mechanical properties. Here, it  
470 is worth noting that *Potamochoerus* do not show heterogeneous surfaces as would be expected  
471 for omnivores but are more similar to *Hylochoerus*.

472 Our results on DMT patterns of *Hylochoerus* are quite surprising because they do not  
473 reflect the strong herbivory component in their diet, as observed in previous dental microwear  
474 studies (Souron, Merceron, et al., 2015; Lazagabaster, 2019). They exhibit low complexity  
475 surfaces similarly to herbivorous *Phacochoerus*, but they also show less anisotropic and more  
476 heterogeneous surfaces. This suggest less amount of abrasive grasses in its diet than  
477 *Phacochoerus*, but this could also be partly explained by differences in mastication  
478 biomechanics between the two species. As suggested by Souron et al. (2015), the more  
479 heterogeneous surfaces could be related to less rooting behaviors (see also Louail et al., 2022)  
480 or a more diversified diet than in *Phacochoerus*. Even though the feeding ecology of  
481 *Hylochoerus* remains largely unknown, several studies have highlighted that this taxon does  
482 not feed predominantly on grasses and should rather be considered as an herbivorous mixed  
483 feeder or even a pure browser (Harris & Cerling, 2002; d'Huart & Kingdon, 2013; Souron,  
484 Merceron, et al., 2015). Notably, a previous work on stable carbon isotope composition of forest  
485 hog hair has shown that they consume very little C<sub>4</sub> grasses during the year, reaching only up  
486 to 20% grass in the diet at the beginning of the rainy season (Cerling & Viehl, 2004). Although  
487 it is unclear why DMT patterns of *Hylochoerus* are that similar to those of the omnivorous  
488 *Potamochoerus*, it is likely that they reflect a diet consisting of various herbaceous vegetation

489 in closed, forested habitats, probably including few and/or soft browse, as reflected by low  
490 complexity and much less abrasive foods than *Phacochoerus*.

491 We need further investigations for a better comprehension of the relationships between  
492 feeding ecology and dental microwear textures among extant suids. This implies the  
493 developmental of more precise referential, with detailed data that are directly related to each  
494 population. Nonetheless, our study shows that microwear patterns among extant suids reflect  
495 differences in dietary habits, which validates their use as an extant dental microwear baseline  
496 for comparisons with fossil data.

497

## 498 **5.2. Dental microwear textures of *Kolpochoerus* from Shungura: dietary perspectives**

499 We investigated dental microwear texture variations on extinct *Kolpochoerus* from the  
500 Shungura Formation. The total sample of *Kolpochoerus* shows DMT characterized by low  
501 values of complexity, anisotropy and heterogeneity of complexity. Thus, they tend to differ  
502 from all extant taxa. Although they resemble to *Phacochoerus* in Asfc and HAsfc, more  
503 specimens have lower Asfc and higher HAsfc values than in the warthog sample. More  
504 particularly, they strongly differ from *Phacochoerus* having the lowest anisotropy values,  
505 which suggest a very low amount of abrasive plants, such as grasses, in the diet of  
506 *Kolpochoerus*. These differences between *Phacochoerus* and *Kolpochoerus* are expected  
507 considering that the former is highly specialized. Still, our results appear to contrast with  
508 previous studies on dental morphology and stable carbon isotopic compositions of  
509 *Kolpochoerus*, which have related dental morphological changes, mainly molar enlargement,  
510 to increasing consumption of grasses. The following paragraphs will discuss 1) the unlikeness

511 that our dental microwear results on *Kolpochoerus* reflect a taphonomic alteration, and 2) the  
512 likelihood that DMT preserved a dietary signal reflecting a significant proportion of low-  
513 abrasive herbaceous plants.

514 The issue of potential taphonomic alterations in our *Kolpochoerus* sample arises because  
515 their DMT patterns differ from all extant suid taxa, particularly considering their very isotropic  
516 wear surfaces. Notably, samples from Members E (n = 13) and L (n = 12) significantly differ  
517 from all other extant taxa in this parameter. Unfortunately, the impact of taphonomic alterations  
518 (mechanical or chemical) on dental microwear remains largely unknown, as few studies have  
519 investigated this issue (K. D. Gordon, 1983, 1984; King et al., 1999; Böhm et al., 2019;  
520 Uzunidis et al., 2021; Weber et al., 2022). Only three of them have been conducted on non-  
521 human mammal teeth (Böhm et al., 2019; Uzunidis et al., 2021; Weber et al., 2022), and only  
522 two have considered standard and commonly used DMTA parameters (Böhm et al., 2019;  
523 Weber et al., 2022). Overall, all these studies observed slightly polished wear surfaces  
524 following tumbling experiments, but showed that the dietary signal is still preserved. One recent  
525 study pointed out that new abrasion marks following a tumbling experiment have a more  
526 isotropic distribution (Uzunidis et al., 2021). However, these authors used 2D low-  
527 magnification microwear analysis and not standard 3D textural parameters, and this trend is not  
528 confirmed by other studies (Böhm et al., 2019; Weber et al., 2022). Further studies are needed  
529 to better understand how texture parameters, notably epLsar, might be influenced by post-  
530 mortem alterations, particularly fluvial transport in sediments. To date, none of these works can  
531 be used to validate or invalidate the hypothesis of potential taphonomic alterations in our  
532 sample. In contrast, several elements strengthen our assumption that wear surfaces used in this  
533 study have preserved their dietary signal. Indeed, we first conducted a meticulous selection of

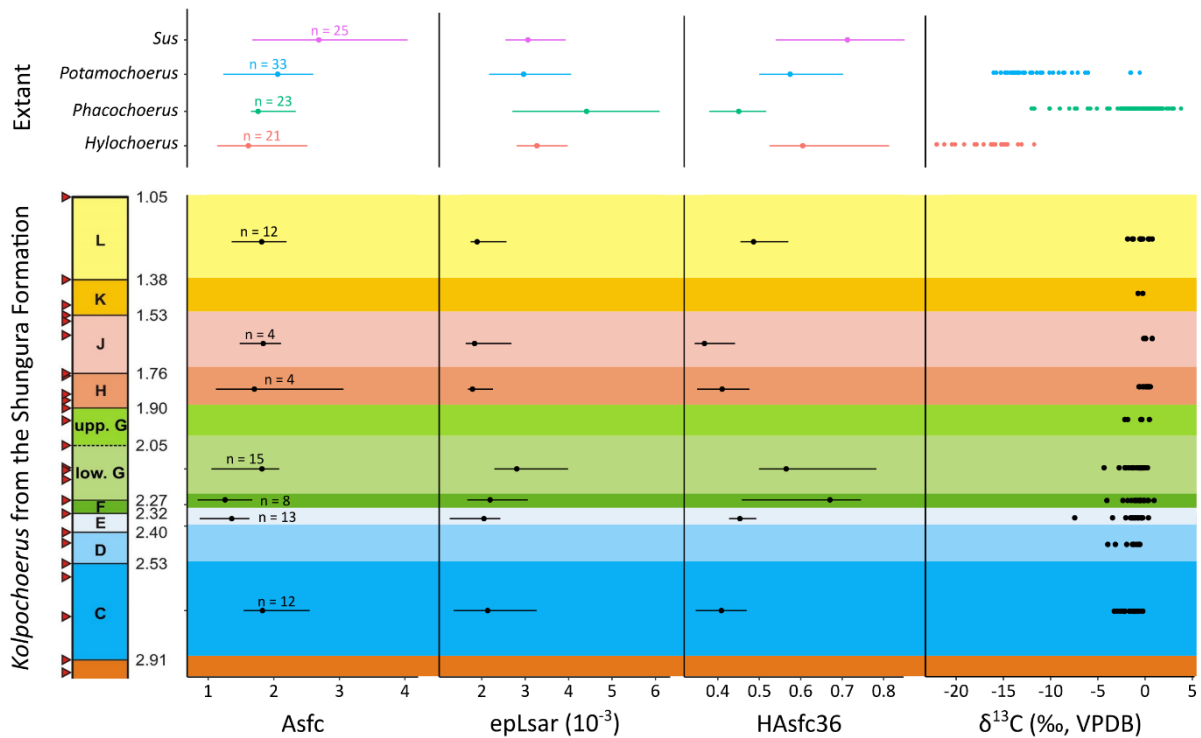
534 *Kolpochoerus* surfaces and discarded all specimens with evident post-mortem alterations, as  
535 well as dubious ones (see Figure 2 and Weber et al., 2021). We also calculated the mean values  
536 of several scanned microwear areas on the same (or similar) facet, which avoids including  
537 extreme values in our analysis. Overall, DMT parameters measured on *Kolpochoerus*  
538 specimens are still within the range of our extant suid baseline. Moreover, when comparing our  
539 results with previously published DMT data on other taxa from Shungura, it appears that they  
540 do not all show unexpected low anisotropy values as observed among *Kolpochoerus* (Blondel  
541 et al., 2018, 2022; Martin et al., 2018; Redae et al., in prep). It is unlikely that *Kolpochoerus*  
542 specimens would have been more impacted by post-mortem alterations than other taxa from the  
543 same site. At last, although the author focused on Pliocene specimens, previously published  
544 DMT data on *Kolpochoerus* from the Hadar Formation (Awash Valley, Ethiopia) also show  
545 this trend towards low anisotropy whereas it is not observed in all other suid taxa (Lazagabaster,  
546 2019). This reinforces our assumption that these low anisotropy values in our *Kolpochoerus*  
547 sample are not the results of a taphonomic process.

548         The DMT patterns of *Kolpochoerus* specimens analyzed in this study suggest substantial  
549 differences in dietary habits from extant suid taxa. They do not reflect the consumption of  
550 fibrous, abrasive plants as reflected in herbivorous *Phacochoerus*, neither the consumption of  
551 hard or brittle foods as reflected among omnivorous taxa. Although we observe a progressive  
552 increase in anisotropy from Member E to Lower G (both differ significantly; Figure 4, Table  
553 S5), values are still much lower than among *Phacochoerus* through all the sequence (except in  
554 Lower G). As such, DMT patterns of *Kolpochoerus* do not reflect a major change in the physical  
555 and mechanical properties of the diet through time that would reflect an increasing consumption  
556 of grasses, as suggested by dental morphological changes and elevated stable carbon

557 compositions. Nonetheless, regarding the heterogeneity of complexity (which is the only  
558 texture parameter that strongly distinguish the highly specialized species from the other suids),  
559 *Kolpochoerus* appear similar to *Phacochoerus* having on average low values. This could reflect  
560 a rather monotypic diet, similarly to extant *Phacochoerus*. Apart from Members F and Lower  
561 G (and L to a lesser extent; Figure 4, Table S7), *Kolpochoerus* seem more similar to  
562 *Phacochoerus* than to other extant suids. Thus, we suggest their overall DMT patterns likely  
563 reflect the consumption of herbaceous plants, but rather low abrasive grasses than fibrous ones.  
564 It could explain the overall isotropic wear surfaces in *Kolpochoerus*, conversely to the highly  
565 specialized *Phacochoerus*. Indeed, we have highlighted that numerous specimens of common  
566 warthogs have more isotropic wear surfaces (Figure 5), which might reflect their dietary  
567 preference for fresh, short, low-abrasive grasses. Moreover, preliminary observations by M.L.  
568 on experimental pigs indicate that increasing consumption of low-abrasive herbaceous plants  
569 leads to decreasing anisotropy. Thus, our results appear in line with the hypothesis of  
570 *Kolpochoerus* having feeding preferences for fresh grass shoots, probably in more mesic  
571 habitats compared to other extinct suid taxa (Harris & Cerling, 2002; Rannikko et al., 2017,  
572 2020; Yang et al., 2022). We propose that this dietary niche is reflected, at Shungura, in the  
573 combination of a progressive enlargement and complexity of third molars, a strong C<sub>4</sub> signal,  
574 together with DMT patterns reflecting low-abrasive foods (Figure 6).

575

576



577

578 **Figure 6.** A) Dental microwear texture parameters on extinct *Kolpochoerus* (black) through the different members  
 579 of the Shungura Formation (Asfc: complexity, epLsar: anisotropy, and HASfc36: heterogeneity of complexity).  
 580 Median values are indicated and error bars represent first and third quartiles. Data on extant suid genera  
 581 *Phacochoerus* (green), *Hylochoerus* (orange), *Potamochoerus* (blue) and *Sus* (pink) are indicated for comparison.  
 582 B) Enamel stable carbon isotopic compositions on *Kolpochoerus* through the same members of the Shungura  
 583 Formation and on modern African suids (δ<sup>13</sup>C ‰ VPDB; data compiled from Bibi et al., 2013 and Negash et al.,  
 584 2020 for *Kolpochoerus* and from the compilation available in Lazagabaster et al., 2021 for extant suids).

585

586 In *Kolpochoerus*, as previously pointed out, the elongation of third molars might be  
 587 related to increasing chewing efficiency as it multiplies the number of chewing sites (Souron,  
 588 2017; Yang et al., 2022). Whereas hypsodonty would be more associated to the abrasiveness of  
 589 the grasses, molar enlargement would be more related to the size of food items and mouthfuls.  
 590 It would thus give an advantage, among herbivorous suids that do not have a specialized  
 591 digestive physiology such as *Kolpochoerus*, for reducing as much as possible short grasses

592 (Lucas, 2004; Souron, 2017). Thus, dental morphological changes are still in line with feeding  
 593 preferences on short, low-abrasive grasses, as reflected by their DMT patterns. In addition, even  
 594 if the strong C<sub>4</sub> signal observed in *Kolpochoerus* resemble that of extant warthogs (Figure 6),  
 595 it does not necessarily reflect the consumption of abrasive grasses. It is largely assumed that  
 596 grasses possessing the C<sub>4</sub> photosynthetic pathway are high accumulators of silicon (Si), and  
 597 consequently are more abrasive than C<sub>3</sub> grasses or browse. However, a recent study has shown  
 598 that Si concentrations in C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> grasses are related to growth conditions (hot and dry  
 599 conditions promoting higher Si accumulation), not the photosynthetic pathway (Brightly et al.,  
 600 2020). Other studies have investigated the factors of Si accumulation in grasses, and they all  
 601 highlight a substantial role of growth conditions (e.g. Katz et al., 2014, 2018; Quigley et al.,  
 602 2017). Thus, while a strong C<sub>4</sub> signal likely reflects the consumption of herbaceous plants, it  
 603 does not indicate the abrasiveness of the diet (whereas DMT does). Past environmental  
 604 conditions, such as humidity and insolation, might have more impacted the physical properties  
 605 of the vegetation. Several studies have highlighted that while Pliocene and Pleistocene eastern  
 606 African sites show a general trend toward more open landscapes dominated by C<sub>4</sub> resources,  
 607 the Lower Omo Valley was composed of a mosaic of closed and wooded habitats, riverine  
 608 forests and open grasslands (e.g. Levin et al., 2011; Barr, 2015; Negash et al., 2015, 2020). This  
 609 implies that the Lower Omo Valley would have provided a diversity of habitats to exploit, with  
 610 the persistence of mesic conditions. All studies that analyzed stable oxygen isotopes in  
 611 *Kolpochoerus* in eastern African sites have shown low δ<sup>18</sup>O values compared to other extant  
 612 and extinct suid taxa, notably at Shungura (Harris & Cerling, 2002; Bedaso et al., 2010, 2013;  
 613 Bibi et al., 2013; Negash et al., 2020). On average, although values are not directly comparable,  
 614 they are more similar to extant taxa that inhabit closed environments (*Hylochoerus* and



615 *Potamochoerus*) and differ from warthogs that are less water dependent and live in open, arid  
616 habitats (Harris & Cerling, 2002). Moreover, *Kolpochoerus* tend to show lower  $\delta^{18}\text{O}$  values  
617 than contemporaneous *Metridiochoerus* from the same sites (Harris & Cerling, 2002; Bedaso  
618 et al., 2013; Patterson et al., 2019; see also Negash et al., 2020), suggesting they were more  
619 water dependent. This is supported by other studies that focused on relative abundances and  
620 dental topography of Plio-Pleistocene suids in the Turkana basin (Rannikko et al., 2017, 2020).  
621 Altogether, the combination of these different paleo-ecological proxies tend to support the  
622 hypothesis that *Kolpochoerus* favored closed habitats, such as at Shungura, with significant  
623 consumption of herbaceous plants but dietary preferences for short, soft and low-abrasive ones.

624

625 **Aknowledgements**

626 This research was conducted in the framework of the Omo Group Research Expedition  
627 (OGRE). We deeply thank the Authority for Research and Conservation of Cultural Heritage  
628 (ARCCH) for authorizing our field research and for granting us permission to sample suid  
629 dental remains from the Omo collections. We thank all the other people of OGRE who  
630 contributed to field work and fossil preparation. We also thank the curators of all visited  
631 institutions: Museo Zoologico dell'Università di Firenze (P. Agnelli); Muséum National  
632 d'Histoire Naturelle, Paris (J. Cuisin, C. Denys, C. Lefèvre, J. Lesur); Réserve de Chizé, Office  
633 National de la Chasse et de la Faune Sauvage (G. Van Laere); Musée Royal de l'Afrique  
634 Centrale (W. Van Neer, E. Gilissen, W. Wendelen); Naturmuseum Senckenberg of Frankfurt  
635 (G. Storch, J. Anger); Naturhistorisches Museum Basel (L. Costeur); **Authority for Research  
636 and Conservation of Cultural Heritage, Museum Comparative Anatomy (A. Girmaye)**; Museum  
637 of Vertebrate Zoology, University of California, Berkeley (C. Conroy). We thank A. Euriat and  
638 J. Surault for participating to the scanning of dental surfaces. We also are deeply grateful to I.  
639 Lazagabaster for providing us dental surfaces of extinct suids from Hadar and Kanapoi  
640 (published in 2019) for comparisons with data from Shungura. ML was funded by the ANR  
641 project Diet-Scratches (ANR-17-CE27-0002; French Agency for Research), the ALIHOM  
642 project (project n°210389, *Nouvelle-Aquitaine* region, France) and the *Ministère de  
643 l'Enseignement supérieur, de la Recherche et de l'Innovation* (France). AS was also funded by  
644 Fyssen postdoctoral grant and the University of California, Berkeley.

645

646

647 **References**

648 **References**

- 649 Alemseged, Z., Bobe, R., & Geraads, D. (2007). Comparability of fossil data and its significance for the  
650 interpretation of hominin environments. In R. Bobe, Z. Alemseged, & A. K. Behrensmeyer  
651 (Eds.), *Hominin Environments in the East African Pliocene: An Assessment of the Faunal  
652 Evidence* (pp. 159–181). Springer Netherlands. [https://doi.org/10.1007/978-1-4020-3098-7\\_7](https://doi.org/10.1007/978-1-4020-3098-7_7)
- 653 Andrews, P., Lord, J. M., & Evans, E. M. N. (1979). Patterns of ecological diversity in fossil and modern  
654 mammalian faunas. *Biological Journal of the Linnean Society*, *11*(2), 177–205.  
655 <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1979.tb00034.x>
- 656 Arambourg, C. (1934). Le Dinotherium des gisements de l’Omo (Abyssinie). *Bulletin de La Société  
657 Géologique de France*, *6*, 86.
- 658 Arambourg, C. (1943). Observations sur les Suidés fossiles du Pléistocène d’Afrique. *Bulletin Du  
659 Muséum National d’Histoire Naturelle*, *15*(6), 471–476.
- 660 Barr, W. A. (2015). Paleoenvironments of the Shungura Formation (Plio-Pleistocene: Ethiopia) based  
661 on ecomorphology of the bovid astragalus. *Journal of Human Evolution*, *88*, 97–107.  
662 <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2015.05.002>
- 663 Bedaso, Z. K., Wynn, J. G., Alemseged, Z., & Geraads, D. (2010). Paleoenvironmental reconstruction  
664 of the Asbole fauna (Busidima Formation, Afar, Ethiopia) using stable isotopes. *Geobios*, *43*(2),  
665 165–177. <https://doi.org/10.1016/j.geobios.2009.09.008>
- 666 Bedaso, Z. K., Wynn, J. G., Alemseged, Z., & Geraads, D. (2013). Dietary and paleoenvironmental  
667 reconstruction using stable isotopes of herbivore tooth enamel from middle Pliocene Dikika,  
668 Ethiopia: Implication for *Australopithecus afarensis* habitat and food resources. *Journal of  
669 Human Evolution*, *64*(1), 21–38. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2012.05.015>

- 670 Berlioz, E., Azorit, C., Blondel, C., Ruiz, M. S. T., & Merceron, G. (2017). Deer in an arid habitat:  
671 Dental microwear textures track feeding adaptability. *Hystrix, the Italian Journal of*  
672 *Mammalogy*, 28, 222–230. <https://doi.org/10.4404/hystrix-28.2-12048>
- 673 Berlioz, E., Kostopoulos, D. S., Blondel, C., & Merceron, G. (2018). Feeding ecology of  
674 *Eucladoceros ctenoides* as a proxy to track regional environmental variations in Europe during  
675 the early Pleistocene. *Comptes Rendus Palevol*, 17(4), 320–332.  
676 <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2017.07.002>
- 677 Bibi, F., Souron, A., Bocherens, H., Uno, K., & Boisserie, J.-R. (2013). Ecological change in the lower  
678 Omo Valley around 2.8 Ma. *Biology Letters*, 9(1), 20120890–20120890.  
679 <https://doi.org/10.1098/rsbl.2012.0890>
- 680 Bishop, L. C., King, T., Hill, A., & Wood, B. (2006). Palaeoecology of *Kolpochoerus heseloni* (= *K.*  
681 *limnetes*): A multiproxy approach. *Transactions of the Royal Society of South Africa*, 61(2),  
682 81–88. <https://doi.org/10.1080/00359190609519956>
- 683 Blondel, C., Merceron, G., Rowan, J., Surault, J., & Boisserie, J.-R. (2022). Dietary ecology of  
684 Reduncini (Bovidae) from the Shungura Formation, Lower Omo Valley, Ethiopia.  
685 *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 587, 110789.  
686 <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2021.110789>
- 687 Blondel, C., Rowan, J., Merceron, G., Bibi, F., Negash, E., Barr, W. A., & Boisserie, J.-R. (2018).  
688 Feeding ecology of Tragelaphini (Bovidae) from the Shungura Formation, Omo Valley,  
689 Ethiopia: Contribution of dental wear analyses. *Palaeogeography, Palaeoclimatology,*  
690 *Palaeoecology*, 496, 103–120. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2018.01.027>
- 691 Böhm, K., Winkler, D. E., Kaiser, T. M., & Tütken, T. (2019). Post-mortem alteration of diet-related  
692 enamel surface textures through artificial biostratinomy: A tumbling experiment using mammal  
693 teeth. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 518, 215–231.  
694 <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2019.01.008>

- 695 Boisserie, J.-R., Guy, F., Delagnes, A., Hlukso, L. J., Bibi, F., Beyene, Y., & Guillemot, C. (2008). New  
696 palaeoanthropological research in the Plio-Pleistocene Omo Group, Lower Omo Valley,  
697 SNNPR (Southern Nations, Nationalities and People Regions), Ethiopia. *Comptes Rendus*  
698 *Palevol*, 7(7), 429–439. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2008.07.010>
- 699 Breytenbach, G. J., & Skinner, J. D. (1982). Diet, feeding and habitat utilization by bushpigs  
700 *Potamochoerus porcus* Linnaeus. *South African Journal of Wildlife Research*, 12, 1–7.
- 701 Brightly, W. H., Hartley, S. E., Osborne, C. P., Simpson, K. J., & Strömberg, C. A. E. (2020). High  
702 silicon concentrations in grasses are linked to environmental conditions and not associated with  
703 C4 photosynthesis. *Global Change Biology*, 26(12), 7128–7143.  
704 <https://doi.org/10.1111/gcb.15343>
- 705 Brunet, M., & White, T. D. (2001). Deux nouvelles espèces de Suini (Mammalia, Suidae) du continent  
706 Africain (Éthiopie; Tchad). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series IIA - Earth*  
707 *and Planetary Science*, 332(1), 51–57. [https://doi.org/10.1016/S1251-8050\(00\)01492-0](https://doi.org/10.1016/S1251-8050(00)01492-0)
- 708 Butynski, T. M., & de Jong, Y. A. (2017). Common Warthog *Phacochoerus africanus* (Gmelin, 1788).  
709 In M. Melletti & E. Meijaard (Eds.), *Ecology, Conservation and Management of Wild Pigs and*  
710 *Peccaries* (1st ed., pp. 85–100). Cambridge University Press.  
711 <https://doi.org/10.1017/9781316941232.011>
- 712 Cerling, T. E., & Viehl, K. (2004). Seasonal diet changes of the forest hog (*Hylochoerus meinertzhageni*  
713 Thomas) based on the carbon isotopic composition of hair. *African Journal of Ecology*, 42(2),  
714 88–92. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.2004.00500.x>
- 715 Cooke, H. (1985). Plio-Pleistocene Suidae in relation to African hominid deposits. In *L'Environnement*  
716 *des Hominidés au Plio-Pléistocène* (Masson, pp. 101–117).
- 717 Cooke, H. B. S. (2007). Stratigraphic variation in Suidae from the Shungura Formation and some coeval  
718 deposits. In R. Bobe, Z. Alemseged, & A. K. Behrensmeyer (Eds.), *Hominin Environments in*

- 719 *the East African Pliocene: An Assessment of the Faunal Evidence* (pp. 107–127). Springer  
720 Netherlands. [https://doi.org/10.1007/978-1-4020-3098-7\\_5](https://doi.org/10.1007/978-1-4020-3098-7_5)
- 721 Coppens, Y. (1975). Évolution des hominidés et de leur environnement au cours du Plio-Pléistocène  
722 dans la basse vallée de l’Omo en Éthiopie. *Comptes Rendus de l’Académie Des Sciences Paris*,  
723 281(22), 1693–1696.
- 724 Cumming, D. H. M. (1975). *Field Study of the Ecology and Behaviour of Warthog*.
- 725 Cumming, D. H. M. (2013). *Phacochoerus africanus*. In J. Kingdon & M. Hoffmann (Eds.), *Mammals*  
726 *of Africa. Volume VI: Pigs, Hippopotamuses, Chevotain, Giraffes, Deer and Bovids*  
727 (Bloomsbury Publishing, pp. 54–60).
- 728 d’Huart, J. P. (1978). *Ecologie de l’hylochère (Hylochoerus meinertzhageni Thomas) au Parc national*  
729 *des Virunga. Exploration du Parc National des Virunga. Deuxième Série, Fascicule 25*.  
730 Fondation pour Favoriser les Recherches scientifiques en Afrique, Brussels.
- 731 d’Huart, J. P., & Kingdon, J. (2013). *Hylochoerus meinertzhageni*. In J. Kingdon & M. Hoffmann (Eds.),  
732 *Mammals of Africa. Volume VI: Pigs, Hippopotamuses, Chevotain, Giraffes, Deer and Bovids*  
733 (Bloomsbury Publishing, pp. 42–49).
- 734 Daegling, D. J., Hua, L.-C., & Ungar, P. S. (2016). The role of food stiffness in dental microwear feature  
735 formation. *Archives of Oral Biology*, 71, 16–23.  
736 <https://doi.org/10.1016/j.archoralbio.2016.06.018>
- 737 Davis, M., & Pineda Munoz, S. (2016). The temporal scale of diet and dietary proxies. *Ecology and*  
738 *Evolution*, 6(6), 1883–1897. <https://doi.org/10.1002/ece3.2054>
- 739 de Heinzelin, J. (1983). *The Omo Group. Archives of the International Omo Research Expedition* (Vol.  
740 85). Annales du Musée Royal de l’Afrtique Centrale, série 8, Sciences géologiques.
- 741 de Jong, Y. A., & Butynski, T. M. (2017). Desert Warthog *Phacochoerus aethiopicus* (Pallas, 1766). In  
742 M. Melletti & E. Meijaard (Eds.), *Ecology, Conservation and Management of Wild Pigs and*

- 743 *Peccaries* (1st ed., pp. 101–113). Cambridge University Press.  
744 <https://doi.org/10.1017/9781316941232.012>
- 745 Edossa, A., Bekele, A., & Debella, H. J. (2021). Diet preferences of common warthogs (*Phacochoerus*  
746 *africanus*) in Gassi and Haro Aba Diko controlled hunting areas, Western Ethiopia. *Global*  
747 *Ecology and Conservation*, 29, e01722. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2021.e01722>
- 748 Feibel, C. S., Brown, F. H., & McDougall, I. (1989). Stratigraphic context of fossil hominids from the  
749 Omo group deposits: Northern Turkana Basin, Kenya and Ethiopia. *American Journal of*  
750 *Physical Anthropology*, 78(4), 595–622. <https://doi.org/10.1002/ajpa.1330780412>
- 751 Fortelius, M., Eronen, J., Jernvall, J., Liu, L., Pushkina, D., Rinne, J., Tesakov, A., Vislobokova, I.,  
752 Zhang, Z., & Zhou, L. (2002). Fossil mammals resolve regional patterns of Eurasian climate  
753 change over 20 million years. *Evolutionary Ecology Research*, 4, 1005–1016.
- 754 Francisco, A., Brunetière, N., & Merceron, G. (2018). Gathering and Analyzing Surface Parameters for  
755 Diet Identification Purposes. *Technologies*, 6(3), 75.  
756 <https://doi.org/10.3390/technologies6030075>
- 757 Giménez-Anaya, A., Herrero, J., Rosell, C., Couto, S., & García-Serrano, A. (2008). Food habits of wild  
758 boars (*Sus scrofa*) in a mediterranean coastal wetland. *Wetlands*, 28(1), 197–203.  
759 <https://doi.org/10.1672/07-18.1>
- 760 Gordon, K. D. (1983). Taphonomy of dental microwear: Can fossil microwear be studied productively?  
761 *American Journal of Physical Anthropology*, 60(2), 200.
- 762 Gordon, K. D. (1984). Hominoid Dental Microwear: Complications in the Use of Microwear Analysis  
763 to Detect Diet. *Journal of Dental Research*, 63(8), 1043–1046.  
764 <https://doi.org/10.1177/00220345840630080601>
- 765 Grubb, P., & d’Huart, J. P. (2013). *Phacochoerus aethiopicus*. In J. Kingdon & M. Hoffmann (Eds.),  
766 *Mammals of Africa. Volume VI: Pigs, Hippopotamuses, Chevotain, Giraffes, Deer and Bovids*  
767 (Bloomsbury Publishing, pp. 51–53).

- 768 Haile-Selassie, Y., & Simpson, S. W. (2013). A new species of *Kolpochoerus* (Mammalia: Suidae) from  
769 the Pliocene of Central Afar, Ethiopia: Its Taxonomy and Phylogenetic Relationships. *Journal*  
770 *of Mammalian Evolution*, 20(2), 115–127. <https://doi.org/10.1007/s10914-012-9207-0>
- 771 Harris, J. M., & Cerling, T. E. (2002). Dietary adaptations of extant and Neogene African suids. *Journal*  
772 *of Zoology*, 256(1), 45–54. <https://doi.org/10.1017/S0952836902000067>
- 773 Harris, J. M., & White, T. D. (1979). Evolution of the Plio-Pleistocene African Suidae. *Transactions of*  
774 *the American Philosophical Society*, 69(2), 1. <https://doi.org/10.2307/1006288>
- 775 Hiiemae, K. M. (2000). CHAPTER 13—Feeding in Mammals. In K. Schwenk (Ed.), *Feeding* (pp. 411–  
776 448). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-012632590-4/50014-9>
- 777 Howell, C. (1968). Omo Research Expedition. *Nature*, 219(5154), Article 5154.  
778 <https://doi.org/10.1038/219567a0>
- 779 Hullot, M., Laurent, Y., Merceron, G., & Antoine, P.-O. (2021). Paleoeology of the Rhinocerotidae  
780 (Mammalia, Perissodactyla) from Béon 1, Montréal-du-Gers (late early Miocene, SW France):  
781 Insights from dental microwear texture analysis, mesowear, and enamel hypoplasia.  
782 *Palaeontologia Electronica*. <https://doi.org/10.26879/1163>
- 783 Janis, C. M. (2008). An Evolutionary History of Browsing and Grazing Ungulates. In I. J. Gordon & H.  
784 H. T. Prins (Eds.), *The Ecology of Browsing and Grazing* (Vol. 195, pp. 21–45). Springer Berlin  
785 Heidelberg. [https://doi.org/10.1007/978-3-540-72422-3\\_2](https://doi.org/10.1007/978-3-540-72422-3_2)
- 786 Katz, O., Lev-Yadun, S., & Bar, P. (2014). Do phytoliths play an antiherbivory role in southwest Asian  
787 Asteraceae species and to what extent? *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology*  
788 *of Plants*, 209(7), 349–358. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2014.03.010>
- 789 Katz, O., Lev-Yadun, S., & Bar, P. (2018). Plant Silicon and Phytolith Contents as Affected by Water  
790 Availability and Herbivory: Integrating Laboratory Experimentation and Natural Habitat  
791 Studies. *Silicon*, 10(5), 2387–2389. <https://doi.org/10.1007/s12633-015-9310-y>



- 792 Keuling, O., Podgórski, T., Monaco, A., Melletti, M., Merta, D., Albrycht, M., Genov, P. V., Gethöffer,  
793 F., Vetter, S. G., Jori, F., Scalera, R., & Gongora, J. (2017). Eurasian Wild Boar *Sus scrofa*  
794 (Linnaeus, 1758). In M. Melletti & E. Meijaard (Eds.), *Ecology, Conservation and Management*  
795 *of Wild Pigs and Peccaries* (1st ed., pp. 202–233). Cambridge University Press.  
796 <https://doi.org/10.1017/9781316941232.023>
- 797 King, T., Andrews, P., & Boz, B. (1999). Effect of taphonomic processes on dental microwear.  
798 *American Journal of Physical Anthropology*, 108(3), 359–373.  
799 [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1096-8644\(199903\)108:3<359::AID-AJPA10>3.0.CO;2-9](https://doi.org/10.1002/(SICI)1096-8644(199903)108:3<359::AID-AJPA10>3.0.CO;2-9)
- 800 Kullmer, O. (1999). Evolution of African Plio-Pleistocene Suids (Artiodactyla: Suidae) Based on Tooth  
801 Pattern Analysis. *Kaupia Darmstädter Beiträge Zur Naturgeschichte*, 9, 1–34.
- 802 Lazagabaster, I. A. (2019). Dental microwear texture analysis of Pliocene Suidae from Hadar and  
803 Kanapoi in the context of early hominin dietary breadth expansion. *Journal of Human*  
804 *Evolution*, 132, 80–100. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2019.04.010>
- 805 Lazagabaster, I. A., Cerling, T. E., & Faith, J. T. (2021). A Late Pleistocene third molar of *Hylochoerus*  
806 (Suidae, Mammalia) from Rusinga Island, Kenya: Paleoenvironmental implications and a note  
807 on the hypsodonty of African forest hogs. *Historical Biology*, 33(12), 3673–3685.  
808 <https://doi.org/10.1080/08912963.2021.1887861>
- 809 Lazagabaster, I. A., Souron, A., Rowan, J., Robinson, J. R., Campisano, C. J., & Reed, K. E. (2018).  
810 Fossil Suidae (Mammalia, Artiodactyla) from Lee Adoyta, Ledi-Geraru, lower Awash Valley,  
811 Ethiopia: Implications for late Pliocene turnover and paleoecology. *Palaeogeography,*  
812 *Palaeoclimatology,* *Palaeoecology*, 504, 186–200.  
813 <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2018.05.029>
- 814 Levin, N. E., Brown, F. H., Behrensmeyer, A. K., Bobe, R., & Cerling, T. E. (2011). Paleosol carbonates  
815 from the Omo Group: Isotopic records of local and regional environmental change in East

- 816 Africa. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 307(1–4), 75–89.  
817 <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2011.04.026>
- 818 Louail, M., Caner, L., Neaux, D., Ortiz, K., Locatelli, Y., & Cucchi, T. (2022). Identifying the Impact  
819 of Soil Ingestion on Dental Microwear Textures Using a Wild Boar Experimental Model.  
820 *Journal of Archaeological Method and Theory*. <https://doi.org/10.1007/s10816-022-09574-6>
- 821 Louail, M., Ferchaud, S., Souron, A., Walker, A. E. C., & Merceron, G. (2021). Dental microwear  
822 textures differ in pigs with overall similar diets but fed with different seeds. *Palaeogeography,*  
823 *Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 572, 110415. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2021.110415>
- 824 Lucas, P. W. (2004). *Dental Functional Morphology: How Teeth Work* (1st ed.). Cambridge University  
825 Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511735011>
- 826 Lucas, P. W., Casteren, A. van, Al-Fadhlah, K., Almusallam, A. S., Henry, A. G., Michael, S., Watzke,  
827 J., Reed, D. A., Diekwisch, T. G. H., Strait, D. S., & Atkins, A. G. (2014). The Role of Dust,  
828 Grit and Phytoliths in Tooth Wear. *Annales Zoologici Fennici*, 51(1–2), 143–152.  
829 <https://doi.org/10.5735/086.051.0215>
- 830 Lucas, P. W., Omar, R., Al-Fadhlah, K., Almusallam, A. S., Henry, A. G., Michael, S., Thai, L. A.,  
831 Watzke, J., Strait, D. S., & Atkins, A. G. (2013). Mechanisms and causes of wear in tooth  
832 enamel: Implications for hominin diets. *Journal of The Royal Society Interface*, 10(80),  
833 20120923. <https://doi.org/10.1098/rsif.2012.0923>
- 834 Madden, R. H. (2014). *Hypsodonty in Mammals: Evolution, Geomorphology and the Role of Earth*  
835 *Surface Processes*. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9781139003384>
- 836 Martin, F., Plastiras, C.-A., Merceron, G., Souron, A., & Boisserie, J.-R. (2018). Dietary niches of  
837 terrestrial cercopithecines from the Plio-Pleistocene Shungura Formation, Ethiopia: Evidence  
838 from Dental Microwear Texture Analysis. *Scientific Reports*, 8(1), 14052.  
839 <https://doi.org/10.1038/s41598-018-32092-z>

- 840 Melletti, M., Breuer, T., Huffman, B. A., Turkalo, A. K., Mirabile, M., & Maisels, F. (2017). Red River  
841 Hog *Potamochoerus porcus* (Linnaeus, 1758). In M. Melletti & E. Meijaard (Eds.), *Ecology,*  
842 *Conservation and Management of Wild Pigs and Peccaries* (1st ed., pp. 134–149). Cambridge  
843 University Press. <https://doi.org/10.1017/9781316941232.015>
- 844 Merceron, G., Berlioz, E., Vonhof, H., Green, D., Garel, M., & Tütken, T. (2021). Tooth tales told by  
845 dental diet proxies: An alpine community of sympatric ruminants as a model to decipher the  
846 ecology of fossil fauna. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, *562*, 110077.  
847 <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2020.110077>
- 848 Merceron, G., Colyn, M., & Geraads, D. (2018). Browsing and non-browsing extant and extinct  
849 giraffids: Evidence from dental microwear textural analysis. *Palaeogeography,*  
850 *Palaeoclimatology, Palaeoecology*, *505*, 128–139.  
851 <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2018.05.036>
- 852 Merceron, G., Escarguel, G., Angibault, J.-M., & Verheyden-Tixier, H. (2010). Can Dental Microwear  
853 Textures Record Inter-Individual Dietary Variations? *PLoS ONE*, *5*(3), e9542.  
854 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0009542>
- 855 Merceron, G., Hofman-Kamińska, E., & Kowalczyk, R. (2014). 3D dental microwear texture analysis  
856 of feeding habits of sympatric ruminants in the Białowieża Primeval Forest, Poland. *Forest*  
857 *Ecology and Management*, *328*, 262–269. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.05.041>
- 858 Merceron, G., Kallend, A., Francisco, A., Louail, M., Martin, F., Plastiras, C.-A., Thiery, G., &  
859 Boisserie, J.-R. (2021). Further away with dental microwear analysis: Food resource  
860 partitioning among Plio-Pleistocene monkeys from the Shungura Formation, Ethiopia.  
861 *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, *572*, 110414.  
862 <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2021.110414>
- 863 Merceron, G., Ramdarshan, A., Blondel, C., Boisserie, J.-R., Brunetière, N., Francisco, A., Gautier, D.,  
864 Milhet, X., Novello, A., & Pret, D. (2016). Untangling the environmental from the dietary: Dust

- 865 does not matter. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1838), 20161032.  
866 <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.1032>
- 867 Negash, E. W., Alemseged, Z., Bobe, R., Grine, F., Sponheimer, M., & Wynn, J. G. (2020). Dietary  
868 trends in herbivores from the Shungura Formation, southwestern Ethiopia. *Proceedings of the*  
869 *National Academy of Sciences*, 202006982. <https://doi.org/10.1073/pnas.2006982117>
- 870 Negash, E. W., Alemseged, Z., Wynn, J. G., & Bedaso, Z. K. (2015). Paleodietary reconstruction using  
871 stable isotopes and abundance analysis of bovids from the Shungura Formation of South Omo,  
872 Ethiopia. *Journal of Human Evolution*, 88, 127–136.  
873 <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2015.07.009>
- 874 Patterson, D. B., Braun, D. R., Allen, K., Barr, W. A., Behrensmeyer, A. K., Biernat, M., Lehmann, S.  
875 B., Maddox, T., Manthi, F. K., Merritt, S. R., Morris, S. E., O'Brien, K., Reeves, J. S., Wood,  
876 B. A., & Bobe, R. (2019). Comparative isotopic evidence from East Turkana supports a dietary  
877 shift within the genus *Homo*. *Nature Ecology & Evolution*, 3(7), 1048–1056.  
878 <https://doi.org/10.1038/s41559-019-0916-0>
- 879 Percher, A. M., Merceron, G., Nsi Akoue, G., Galbany, J., Romero, A., & Charpentier, M. J. (2017).  
880 Dental microwear textural analysis as an analytical tool to depict individual traits and  
881 reconstruct the diet of a primate. *American Journal of Physical Anthropology*, 165(1), 123–138.  
882 <https://doi.org/10.1002/ajpa.23337>
- 883 Quigley, K. M., Donati, G. L., & Anderson, T. M. (2017). Variation in the soil ‘silicon landscape’  
884 explains plant silica accumulation across environmental gradients in Serengeti. *Plant and Soil*,  
885 410(1–2), 217–229. <https://doi.org/10.1007/s11104-016-3000-4>
- 886 Ramdarshan, A., Blondel, C., Brunetière, N., Francisco, A., Gautier, D., Surault, J., & Merceron, G.  
887 (2016). Seeds, browse, and tooth wear: A sheep perspective. *Ecology and Evolution*, 6(16),  
888 5559–5569. <https://doi.org/10.1002/ece3.2241>

- 889 Rannikko, J., Adhikari, H., Karne, A., Žliobaitė, I., & Fortelius, M. (2020). The case of the grass-eating  
890 suids in the Plio-Pleistocene Turkana Basin: 3D dental topography in relation to diet in extant  
891 and fossil pigs. *Journal of Morphology*, 281(3), 348–364. <https://doi.org/10.1002/jmor.21103>
- 892 Rannikko, J., Žliobaitė, I., & Fortelius, M. (2017). Relative abundances and palaeoecology of four suid  
893 genera in the Turkana Basin, Kenya, during the late Miocene to Pleistocene. *Palaeogeography,*  
894 *Palaeoclimatology,* *Palaeoecology*, 487, 187–193.  
895 <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2017.08.033>
- 896 Reyna-Hurtado, R., d’Huart, J. P., & Turkalo, A. K. (2017). Forest Hog *Hylochoerus meinertzhageni*  
897 (Thomas 1904). In M. Melletti & E. Meijaard (Eds.), *Ecology, Conservation and Management*  
898 *of Wild Pigs and Peccaries* (1st ed., pp. 114–121). Cambridge University Press.  
899 <https://doi.org/10.1017/9781316941232.013>
- 900 Schulz, E., Calandra, I., & Kaiser, T. M. (2013). Feeding ecology and chewing mechanics in hoofed  
901 mammals: 3D tribology of enamel wear. *Wear*, 300(1), 169–179.  
902 <https://doi.org/10.1016/j.wear.2013.01.115>
- 903 Scott, J. R. (2012). Dental microwear texture analysis of extant African Bovidae. *Mammalia*, 76(2).  
904 <https://doi.org/10.1515/mammalia-2011-0083>
- 905 Scott, R. S., Teaford, M. F., & Ungar, P. S. (2012). Dental microwear texture and anthropoid diets.  
906 *American Journal of Physical Anthropology*, 147(4), 551–579.  
907 <https://doi.org/10.1002/ajpa.22007>
- 908 Scott, R. S., Ungar, P. S., Bergstrom, T. S., Brown, C. A., Childs, B. E., Teaford, M. F., & Walker, A.  
909 (2006). Dental microwear texture analysis: Technical considerations. *Journal of Human*  
910 *Evolution*, 51(4), 339–349. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2006.04.006>
- 911 Seydack, A. H. W. (1990). *Ecology of the bushpig Potamochoerus porcus Linn. 1758 in the Cape*  
912 *Province, South Africa* [Thesis, Stellenbosch: Stellenbosch University].  
913 <https://scholar.sun.ac.za:443/handle/10019.1/19406>

- 914 Seydack, A. H. W. (2017). Bushpig *Potamochoerus larvatus* (F. Cuvier, 1822). In M. Melletti & E.  
915 Meijaard (Eds.), *Ecology, Conservation and Management of Wild Pigs and Peccaries* (1st ed.,  
916 pp. 122–133). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781316941232.014>
- 917 Skinner, J. D., Breytenbach, G. J., & Maberly, C. (1976). Observations on the ecology and biology on  
918 the bushpig *Potamochoerus porcus* in the northern Transvaal. *South African Journal of Wildlife*  
919 *Research*, 6(2), 123–128. [https://journals.co.za/doi/pdf/10.10520/AJA03794369\\_3217](https://journals.co.za/doi/pdf/10.10520/AJA03794369_3217)
- 920 Souron, A. (2012). *Histoire évolutive du genre Kolpochoerus (Cetartiodactyla : Suidae) au Plio-*  
921 *Pléistocène en Afrique orientale*. [Thesis, University of Poitiers, France]
- 922 Souron, A. (2017). Diet and Ecology of Extant and Fossil Wild Pigs. In M. Melletti & E. Meijaard  
923 (Eds.), *Ecology, Conservation and Management of Wild Pigs and Peccaries* (1st ed., pp. 29–  
924 38). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781316941232.005>
- 925 Souron, A., Boisserie, J.-R., & White, T. D. (2015). A new species of the suid genus *Kolpochoerus* from  
926 Ethiopia. *Acta Palaeontologica Polonica*, 60(1), 79–96. <https://doi.org/10.4202/app.2012.0083>
- 927 Souron, A., Merceron, G., Blondel, C., Brunetière, N., Colyn, M., Hofman-Kamińska, E., & Boisserie,  
928 J.-R. (2015). Three-dimensional dental microwear texture analysis and diet in extant Suidae  
929 (Mammalia: Cetartiodactyla). *Mammalia*, 79(3). <https://doi.org/10.1515/mammalia-2014-0023>
- 930 Teaford, M. F., & Oyen, O. J. (1989). In vivo and in vitro turnover in dental microwear. *American*  
931 *Journal of Physical Anthropology*, 80(4), 447–460. <https://doi.org/10.1002/ajpa.1330800405>
- 932 Teaford, M. F., Ross, C. F., Ungar, P. S., Vinyard, C. J., & Laird, M. F. (2021). Grit your teeth and chew  
933 your food: Implications of food material properties and abrasives for rates of dental microwear  
934 formation in laboratory *Sapajus apella* (Primates). *Palaeogeography, Palaeoclimatology,*  
935 *Palaeoecology*, 110644. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2021.110644>
- 936 Teaford, M. F., Ungar, P. S., Taylor, A. B., Ross, C. F., & Vinyard, C. J. (2017). In vivo rates of dental  
937 microwear formation in laboratory primates fed different food items. *Biosurface and*  
938 *Biotribology*, 3(4), 166–173. <https://doi.org/10.1016/j.bsbt.2017.11.005>

- 939 Treydte, A. C., Bernasconi, S. M., Kreuzer, M., & Edwards, P. J. (2006). Diet of the Common Warthog  
940 (*Phacochoerus africanus*) on Former Cattle Grounds in a Tanzanian Savanna. *Journal of*  
941 *Mammalogy*, 87(5), 889–898. <https://doi.org/10.1644/05-MAMM-A-336R2.1>
- 942 Ungar, P. S., Abella, E. F., Burgman, J. H. E., Lazagabaster, I. A., Scott, J. R., Delezene, L. K., Manthi,  
943 F. K., Plavcan, J. M., & Ward, C. V. (2017). Dental microwear and Pliocene paleocommunity  
944 ecology of bovids, primates, rodents, and suids at Kanapoi. *Journal of Human Evolution*,  
945 S004724841730115X. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2017.03.005>
- 946 Ungar, P. S., Grine, F. E., & Teaford, M. F. (2008). Dental Microwear and Diet of the Plio-Pleistocene  
947 Hominin *Paranthropus boisei*. *PLoS ONE*, 3(4), e2044.  
948 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0002044>
- 949 Ungar, P. S., Merceron, G., & Scott, R. S. (2007). Dental Microwear Texture Analysis of Varswater  
950 Bovids and Early Pliocene Paleoenvironments of Langebaanweg, Western Cape Province,  
951 South Africa. *Journal of Mammalian Evolution*, 14(3), 163–181.  
952 <https://doi.org/10.1007/s10914-007-9050-x>
- 953 Uzunidis, A., Pineda, A., Jiménez-Manchón, S., Xafis, A., Ollivier, V., & Rivals, F. (2021). The impact  
954 of sediment abrasion on tooth microwear analysis: An experimental study. *Archaeological and*  
955 *Anthropological Sciences*, 13(8), 134. <https://doi.org/10.1007/s12520-021-01382-5>
- 956 Weber, K., Winkler, D. E., Schulz-Kornas, E., Kaiser, T. M., & Tütken, T. (2021). The good, the bad  
957 and the ugly – A visual guide for common post-mortem wear patterns in vertebrate teeth.  
958 *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 110577.  
959 <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2021.110577>
- 960 Weber, K., Winkler, D. E., Schulz-Kornas, E., Kaiser, T. M., & Tütken, T. (2022). Post-mortem enamel  
961 surface texture alteration during taphonomic processes—Do experimental approaches reflect  
962 natural phenomena? *PeerJ*, 10, e12635. <https://doi.org/10.7717/peerj.12635>

- 963 White, T. D., & Harris, J. M. (1977). Suid Evolution and Correlation of African Hominid Localities.  
964 *Science*, 198(4312), 13–21. <https://doi.org/10.1126/science.331477>
- 965 Winkler, D. E., Schulz-Kornas, E., Kaiser, T. M., Codron, D., Leichliter, J., Hummel, J., Martin, L. F.,  
966 Clauss, M., & Tütken, T. (2020). The turnover of dental microwear texture: Testing the” last  
967 supper” effect in small mammals in a controlled feeding experiment. *Palaeogeography,*  
968 *Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 557, 109930. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2020.109930>
- 969 Yamada, E., Hongo, H., & Endo, H. (2021). Analyzing historic human-suid relationships through dental  
970 microwear texture and geometric morphometric analyses of archaeological suid teeth in the  
971 Ryukyu Islands. *Journal of Archaeological Science*, 132, 105419.  
972 <https://doi.org/10.1016/j.jas.2021.105419>
- 973 Yamada, E., Kubo, M. O., Kubo, T., & Kohno, N. (2018). Three-dimensional tooth surface texture  
974 analysis on stall-fed and wild boars (*Sus scrofa*). *PLOS ONE*, 13(10), e0204719.  
975 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0204719>
- 976 Yang, D., Pisano, A., Kolasa, J., Jashashvili, T., Kibii, J., Gomez Cano, A. R., Viriot, L., Grine, F. E.,  
977 & Souron, A. (2022). Why the long teeth? Morphometric analysis suggests different selective  
978 pressures on functional occlusal traits in Plio-Pleistocene African suids. *Paleobiology*, 1–22.  
979 <https://doi.org/10.1017/pab.2022.11>
- 980



## **Chapitre 8 : Synthèse, perspectives et conclusion générale**

### **8.1. Synthèse**

#### **8.1.1. Mandibule, usure dentaire et consommation de graines : apports de l'approche expérimentale**

Dans le cadre de ce travail, nous avons montré que les textures de micro-usure dentaire reflètent les différentes graines consommées en quantités faibles à modérées (ici : noisette, maïs et orge), et que ces graines ont un impact sur le relief des surfaces. Les paramètres issus de la norme ISO 25178 ont permis, ici, de discriminer davantage les différents groupes que les paramètres SSFA. En particulier, ce sont les valeurs liées aux statistiques (moyenne, médiane, quartiles, ...) et à la distribution (asymétrie, aplatissement) des paramètres qui ont permis la meilleure discrimination (Louail et al., 2021). Cette étude a pu être réalisée grâce à l'application d'une routine de sous-échantillonnage des surfaces dentaires développée par Francisco et al. (2018; 2018), et bientôt accessible largement à la communauté (Thiery et al., en préparation). Par ailleurs, nous avons constaté l'importance de considérer les facettes issues des deux phases de la mastication (i.e. coupantes et écrasantes) pour une meilleure distinction des groupes alimentaires (voir également Percher, Merceron, et al., 2017; Martin et al., 2018; Merceron, Kallend, et al., 2021). Au-delà de la dureté des aliments consommés, la taille des graines – et donc leur densité dans le bol alimentaire – semble jouer un rôle important sur l'abrasion dentaire. En effet, l'analyse de la micro-usure dentaire comme celle de la topographie des dents usées montrent une distinction plus nette des porcs nourris avec les plus petites graines par rapport aux autres groupes. L'analyse de la morphologie mandibulaire de ces mêmes porcs, outre le fait qu'elle souligne à nouveau l'importante plasticité de la mandibule (e.g. Renaud et al., 2010), suggère également des contraintes particulières sur la mastication suite à la consommation de petites graines, denses dans le bol alimentaire (Neaux et al., 2022). En effet, ces porcs présentent des caractéristiques morphologiques généralement associées à des forces de mastication répétées. Ainsi, ce sont surtout les petites graines, modérément dures mais densément représentées dans le bol alimentaire, qui semblent générer le plus de contraintes

sur la mastication et l'abrasion dentaire. En lien avec de précédentes études (Jolly, 1970; Lucas, 2004; van Casteren et al., 2020), ces résultats soulignent l'importance de considérer la taille des aliments mastiqués pour mieux comprendre l'impact des propriétés physiques et mécaniques de l'alimentation sur la sélection des phénotypes cranio-mandibulaires et dentaires. Enfin, si la consommation de graines dures et cassantes est le plus souvent associée à des valeurs de complexité (Asfc) élevées (e.g. R. S. Scott et al., 2006, 2012), nous observons ici que ce paramètre n'est pas corrélé à la dureté des items mastiqués. Ces observations sont cohérentes avec de précédentes études (Calandra et al., 2012; Ramdarshan et al., 2016b; van Casteren et al., 2020). Elles suggèrent ainsi que l'absence de surfaces complexes ne peut permettre, à elle seule, d'écarter l'hypothèse d'une consommation au moins occasionnelle et/ou en quantité modérée de graines relativement dures. Les populations actuelles de théroprithèques peuvent consommer une proportion relativement importante de graines de graminées selon la saison et/ou le site étudié (Dunbar, 1977; Fashing et al., 2014; Jarvey et al., 2018). Bien que leurs profils de micro-abrasion dentaire reflètent globalement leur régime principalement constitué d'herbacées, peut-on détecter la consommation de tels items à travers leurs profils d'abrasion dentaire au vu de nos résultats expérimentaux ? Et dans quelle mesure d'autres types de petites graines, tels les pépins de fruits consommés par les mandrills (voir (Percher, Merceron, et al., 2017), génèrent des profils différents ? On s'attend à ce que différentes petites graines génèrent des surfaces différentes, et d'autant plus lorsqu'elles sont consommées en association avec différents items (fruits mûrs ou feuilles et tiges d'herbacées par exemple). Des études collaboratives sur le long terme de populations sauvages actuelles permettraient de tester ces hypothèses.

### **8.1.2. Usure dentaire et consommation d'herbacées monocotylédones et dicotylédones : apports de l'approche expérimentale**

Les essais réalisés sur les porcs nourris avec une herbacée dicotylédone ou monocotylédone montrent que la micro-usure comme la topographie des dents usées sont impactées différemment selon le type de plante consommée. En effet, la consommation d'une plante dicotylédone, peu riche en silice et riche en lignine (ici, la luzerne ; 0,5 % de silice et 10 % de lignine), a plutôt eu tendance à générer des

surfaces d'usure isotropes. À l'inverse, la consommation d'une herbacée monocotylédone légèrement plus riche en silice, moins riche en lignine et très fibreuse (ici, la canne à sucre ; 0,6 % de silice et 6 % de lignine), a généré des surfaces d'usure anisotropes et peu complexes. Ces observations sont cohérentes avec une composante de cisaillement plus importante, impliquant davantage de mouvements transverses, pour consommer une plante monocotylédone riche en silice qu'une plante dicotylédone moins coriace (J. R. Scott, 2012; R. S. Scott et al., 2012). On observe également davantage de hauteurs en plateaux suite à la consommation de l'herbacée dicotylédone, suggérant un phénomène de « polissage » des surfaces suite à la consommation d'une herbacée dicotylédone. Nos observations sur la topographie des dents usées sont cohérentes avec cette hypothèse puisque la consommation de l'herbacée dicotylédone tend à générer des usures globales plus planes et plus prononcées. Plusieurs études suggèrent que des bols alimentaires constituées de particules plutôt compactes et peu allongées – telles que celles de plantes dicotylédones – entraînent une attrition et/ou une abrasion plus forte et un effet de polissage, en particulier avec des items à faible teneur en eau (Calandra, 2011; Schulz, Calandra, et al., 2013; Winkler, Schulz-Kornas, Kaiser, De Cuyper, et al., 2019). Des enregistrements vidéo permettraient de tester cette hypothèse, mais nous n'avons pu les exploiter ici. En outre, macroscopiquement, la complexité (OPCR) des surfaces baisse fortement, ce qui pourrait indiquer une abrasion et/ou une attrition répétée, tandis qu'elle tend à augmenter suite à la consommation de l'herbacée monocotylédone. Si cette étude présente plusieurs limites, en particulier en raison d'alimentations de base différentes, de quantités et d'états différents des deux herbacées et des races des porcs différentes considérées, nos observations sont tout de même cohérentes avec de précédents travaux (Ungar et al., 2007, 2010; J. R. Scott, 2012; R. S. Scott et al., 2012; Merceron et al., 2014, 2016; Souron, Boisserie, et al., 2015). En outre, elles soulignent à nouveau l'importance de considérer non seulement la structure de la plante consommée et son taux de silice, mais également sa teneur en eau pour mieux comprendre son impact sur l'abrasion dentaire (Winkler, Schulz-Kornas, Kaiser, De Cuyper, et al., 2019). Les conditions de croissance des herbacées, qu'elles soient monocotylédones ou dicotylédones, jouent en effet un rôle prépondérant sur ces aspects (Brulé et al., 2016; Shah et al., 2017; Brightly et al., 2020; Klotz et al., 2021). Ici, l'état séché et probablement cassant de l'herbacée donnée aux porcs a pu accentuer ce phénomène de polissage. Il est donc nécessaire de réaliser des expérimentations dans

lesquelles un seul facteur varie à la fois (herbacées monocotylédones humides et sèches d'une part, herbacées dicotylédones humides et sèches d'autre part). De plus, il serait intéressant d'explorer l'impact d'autres types d'herbacées sur l'abrasion dentaire compte-tenu de la variabilité importante en termes de morphologie, de composition chimique et de propriétés physiques et mécaniques au sein des herbacées (dicotylédones comme monocotylédones).

Si l'on observe des abrasions dentaires différentes suite à la consommation des deux types d'herbacées, on constate également quelques similitudes. Dans les deux cas, la consommation d'herbacées a généré des surfaces de micro-usure plus homogènes que chez les contrôles, ainsi que des surfaces globalement moins rugueuses. L'hétérogénéité des surfaces (HASfc) en fonction du régime alimentaire est encore mal comprise. Certains auteurs ont suggéré que ce paramètre pouvait être lié à la diversité de l'alimentation, avec des surfaces plus hétérogènes suite à une alimentation plus variée, et/ou à la quantité de particules minérales exogènes (poussières, sables, graviers) ingérées, avec des surfaces plus homogènes lorsque davantage de particules sont ingérées (R. S. Scott et al., 2012; Souron, Boisserie, et al., 2015; Ramdarshan et al., 2016b; Merceron et al., 2018). Dans le cadre de cette thèse, nous n'avons pu tester précisément ni l'une ni l'autre des deux hypothèses. En revanche, nous avons pu observer que la consommation de graines, de matières animales ou d'organes souterrains ne génère pas particulièrement des surfaces plus homogènes. À l'inverse, un régime alimentaire constitué d'herbacées monocotylédones ou dicotylédones a généré des surfaces homogènes. Nos observations sur les suidés actuels (chapitre 4) sont cohérentes avec ce résultat, mais davantage d'études expérimentales, s'intéressant spécifiquement à la variation des bols alimentaires, ainsi que sur des populations sauvages sont nécessaires pour tester les différentes hypothèses proposées.

### **8.1.3. Enregistrement de faibles variations d'alimentation C<sub>4</sub> dans l'émail dentaire : approche expérimentale**

Nous avons exploré la composition en isotopes stables du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) dans l'émail, ainsi que le facteur d'enrichissement entre l'alimentation et la bioapatite de l'émail, suite à la consommation de

proportions variées d'alimentation C<sub>4</sub> (de 0 à 80 % dans le bol alimentaire quotidien). Les porcs ont été nourris soit pendant la quasi-totalité de la formation de la couronne dentaire, soit sur de courtes périodes à la fin de la formation de la couronne. Pour les premiers, on constate que les valeurs de  $\delta^{13}\text{C}_{\text{email}}$  sont fortement liées à la valeur du  $\delta^{13}\text{C}_{\text{alimentation}}$ , qu'elles sont bien distinctes entre les lots nourris avec différentes proportions de C<sub>4</sub>, et que la variabilité au sein de chaque lot est relativement faible. Par ailleurs, les porcs ayant consommé peu ou pas de C<sub>4</sub> présentent un facteur d'enrichissement autour de 13 ‰, ce qui correspond à la valeur précédemment mesurée par Passey et al. (2005) et qui est la plus utilisée pour les suidés dans la littérature (e.g. Yang et al., 2020). Néanmoins, le facteur d'enrichissement diminue avec l'augmentation de C<sub>4</sub> et est nettement plus faible (< 11 ‰) chez les porcs nourris avec 60 % de C<sub>4</sub> ou plus. Nous avons ici étudié un émail qui n'était pas complètement minéralisé, et il est indispensable d'évaluer dans quelle mesure cela a impacté les valeurs de  $\delta^{13}\text{C}_{\text{email}}$  mesurées. Ce résultat est tout de même surprenant car nous nous attendions à un facteur d'enrichissement similaire entre les différents lots, peu importe la proportion de C<sub>4</sub> consommée. Plusieurs hypothèses sont proposées et devront être testées, en particulier celle d'une atténuation du signal isotopique (dans l'émail dentaire) d'autant plus marquée que le nouveau régime alimentaire est isotopiquement différent du précédent. Les porcs nourris sur de courtes durées à la fin de la formation de la couronne dentaire montrent des valeurs de  $\delta^{13}\text{C}_{\text{email}}$  nettement plus faibles que les précédents porcs décrits, et d'autant plus faibles qu'ils ont reçu leur alimentation C<sub>4</sub> sur une courte durée. De plus, ils présentent une variabilité intra-lot plus grande que les précédents porcs. Le facteur d'enrichissement est par conséquent plus faible chez ces porcs nourris avec du C<sub>4</sub> sur de courtes durées, et il est d'autant plus faible que la durée est courte et que la proportion de C<sub>4</sub> est élevée. La durée de l'alimentation C<sub>4</sub> et l'âge au changement de régime impactent donc les valeurs de  $\delta^{13}\text{C}_{\text{email}}$  mesurées. Afin de mieux comprendre comment le signal isotopique de l'alimentation est intégré dans l'émail dentaire, plusieurs perspectives sont envisagées (voir section 8.2.1).

#### **8.1.4. Consommation de vertébrés et d'invertébrés, usure dentaire et composition biogéochimique : approche expérimentale**

La consommation de vertébrés (cadavres de poussins) ou d'invertébrés (larves de Tenebrionidae), en quantités faibles à modérées dans l'alimentation, a eu un impact limité non seulement sur la micro-abrasion dentaire, mais également sur la composition en isotopes du calcium dans l'émail. D'une façon générale, les résultats les plus notables de ces essais expérimentaux concernent la distribution des hauteurs sur les surfaces : la consommation de larves tend à générer davantage de hauteurs en plateaux sur les facettes écrasantes. On suppose que la consommation d'invertébrés à l'état adulte, et donc constitués d'un exosquelette composé de chitine, aura un impact différent sur les surfaces d'usures (Winkler, Schulz-Kornas, Kaiser, & Tütken, 2019; Winkler et al., 2022). De plus, il existe sans doute une variabilité importante en termes de propriétés mécaniques au sein des insectes, comme au sein des vertébrés, ce qui complexifie les interprétations de leurs impacts respectifs sur l'abrasion dentaire. La consommation de petits vertébrés a eu un impact négligeable sur les textures de surfaces. Cela peut s'expliquer par le fait que les poussins consommés étaient fréquemment avalés sans être mâchés (ou très peu). De plus, lorsque broyés, la taille et la dureté des particules composant le saucisson pourraient être similaires à celles des particules présentes dans la farine de céréales non finement broyée, mais nous ne l'avons pas testé ici. Nos essais expérimentaux présentent donc plusieurs limites et davantage d'études sont nécessaires pour tester la capacité à détecter la consommation de matières animales en proportions faibles à modérées à travers l'abrasion dentaire.

Les analyses réalisées sur la composition en isotopes du calcium dans l'émail dentaire montrent que leurs valeurs de  $\delta^{44}\text{Ca}$  sont similaires entre les porcs ayant consommé des invertébrés et ceux ayant consommé des vertébrés. Ceci peut s'expliquer par le fait que les porcs ont reçu un apport en calcium (conformément aux normes de l'industrie agro-alimentaire), qui a pu tendre à homogénéiser les valeurs de  $\delta^{44}\text{Ca}$  entre les différents groupes. Malheureusement, nous n'avons pas été en mesure d'étudier les valeurs de  $\delta^{44}\text{Ca}$  chez les porcs ayant consommé uniquement de la farine de céréales, ni celles des aliments consommés par les porcs. De récentes études ont montré l'intérêt d'utiliser d'autres approches isotopiques pour retracer spécifiquement la consommation de matières animales dans l'Ancien, telles

que la composition en isotopes du zinc (Jaouen, Beasley, et al., 2016; Bourgon et al., 2020) ou encore la composition en isotopes stables d'acides aminés individuels et spécifiques (« *amino acid compound-specific nitrogen isotope analysis* » ; Tejada-Lara et al., 2021; Larsen et al., 2022). Le modèle développé ici permettrait de tester expérimentalement le potentiel de ces approches pour détecter des proportions faibles à modérées de ressources animales (voir section 8.2.1).

#### **8.1.5. Apports de l'analyse de la micro-usure dentaire pour mieux comprendre l'écologie de *Kolpochoerus* plio-pléistocènes de la formation de Shungura**

J'ai avant tout pu étudier les textures de micro-usure dentaire de spécimens de suidés africains et européens actuels sauvages, en tenant compte des résultats obtenus expérimentalement. Les micro-usures dentaires des suidés actuels étudiés reflètent leurs différents régimes alimentaires. Les sangliers montrent les surfaces les plus isotropes, les plus complexes et les plus hétérogènes, ce qui est cohérent avec une alimentation diversifiée, incluant une proportion moindre de plantes herbacées coriaces que les phacochères, et davantage de fruits, d'organes souterrains, de matières animales, etc. À l'inverse, les phacochères présentent les surfaces les plus anisotropes, les plus homogènes et les moins complexes, ce qui est cohérent avec une alimentation composée principalement de plantes herbacées coriaces et abrasives, notamment des graminées. On observe néanmoins qu'au sein des phacochères, les spécimens de *Ph. africanus* présentent globalement des surfaces plus isotropes que ceux de *Ph. aethiopicus* (bien que cette différence ne soit pas significative), qui pourraient s'expliquer par une préférence alimentaire des premiers sur de jeunes herbes fraîches, moins coriaces et moins abrasives, et une alimentation plus spécialisée chez les derniers. Des différences de mastication pourraient également jouer un rôle. De façon plus surprenante, les micro-usures dentaires des hylochères (qui sont plutôt herbivores et mangeurs mixte, incluant à la fois des plantes herbacées et des plantes ligneuses) et celles des potamochères (qui sont omnivores mais ont probablement une alimentation moins diversifiée que celle des sangliers et incluant davantage de fruits) sont assez similaires et sont intermédiaires entre les sangliers et les phacochères. Si certains éléments restent donc à explorer, ces données viennent ainsi

élargir et affiner celles précédemment publiées sur les suidés sauvages actuels (Souron, Boisserie, et al., 2015; Lazagabaster, 2019).

J'ai ensuite comparé les spécimens plio-pléistocènes de *Kolpochoerus* provenant de la formation de Shungura (basse vallée de l'Omo, Éthiopie) aux taxons actuels étudiés dans l'objectif de proposer des inférences paléo-écologiques. Sur l'ensemble de la séquence, les spécimens de *Kolpochoerus* sont caractérisés par des surfaces de micro-usures dentaires isotropes, peu complexes et homogènes. Ce schéma général diffère ainsi de ceux des taxons de suidés actuels étudiés, suggérant des habitudes alimentaires différentes. Compte tenu du fort signal C<sub>4</sub> observé chez ce taxon, nous nous attendions à observer des surfaces plutôt anisotropes, comme chez les animaux se nourrissant principalement de graminées (la majorité des plantes C<sub>4</sub>), souvent abrasives et coriaces. Si les spécimens de *Kolpochoerus* présentent les surfaces les moins anisotropes du jeu de données, on constate qu'une part importante de l'échantillon de phacochères communs présente également des surfaces peu anisotropes malgré une part importante d'herbacées monocotylédones dans leur alimentation. De plus, les spécimens de *Kolpochoerus* présentent des surfaces peu complexes et homogènes, similairement aux deux espèces de phacochères. Nous suggérons par conséquent que le schéma général de micro-abrasion dentaire des *Kolpochoerus* à Shungura reflète une alimentation composée principalement de plantes herbacées peu abrasives, telles que de jeunes herbes fraîches – qui pourraient être des herbacées monocotylédones ou dicotylédones C<sub>4</sub> – dans des habitats relativement humides. De telles habitudes alimentaires seraient non seulement cohérentes avec un fort signal C<sub>4</sub> chez ce taxon, mais également avec les changements morphologiques observés. L'élongation des molaires, en multipliant le nombre d'outils disponibles, permettrait de fragmenter plus efficacement de petits items, telles que de jeunes pousses d'herbacées (Lucas, 2004; Souron, 2017). De précédentes études sur les abondances relatives de *Kolpochoerus* dans le bassin du Turkana et leur topographie dentaire suggèrent également une préférence pour des milieux humides et une consommation d'herbacées plutôt peu abrasives (Rannikko et al., 2017, 2020; voir également Yang et al., 2022). Il serait intéressant d'explorer également la méso-usure dentaire des suidés actuels en lien avec leurs habitudes alimentaires, puis celle des spécimens de *Kolpochoerus* de Shungura



afin d'avoir un aperçu plus large de leur alimentation (voir également Rannikko et al., 2020, bien qu'ils n'aient pas pris en compte les différents degrés d'usure dans leurs analyses).

## 8.2. Perspectives

Ce travail de thèse apporte des éléments de réponse aux questions posées dans l'introduction, et soulève de nombreuses questions à explorer pour de futures études. Dans un premier temps, plusieurs perspectives visent à approfondir le modèle omnivore et bunodonte développé dans cette thèse afin de tester certaines hypothèses proposées. D'autres éco-indicateurs pourraient être envisagés pour explorer l'impact de la consommation de ces ressources types sur les archives cranio-mandibulaires et dentaires. Il serait également pertinent d'explorer l'impact d'autres types de ressources alimentaires, telles que de jeunes et fraîches herbacées monocotylédones (graminées, cypéracées) et dicotylédones (« *forbs* »), mais également l'impact de particules minérales exogènes sur ces éco-indicateurs. Plusieurs études se sont intéressées à ce dernier point (e.g. Merceron et al., 2016; Ackermans et al., 2020; Hua et al., 2020; Schulz-Kornas et al., 2020; Winkler et al., 2020), mais très peu sur un animal bunodonte (Louail et al., 2022). Par ailleurs, il est essentiel d'explorer l'influence des processus taphonomiques sur la préservation du signal alimentaire, encore peu étudié et donc mal compris. Pour ces deux derniers points, des données issues d'expérimentations avec Stéphane Ferchaud de l'unité expérimentale GenESI (UE 1372, INRAE Nouvelle-Aquitaine-Poitiers) et au sein du laboratoire PALEVOPRIM sont en cours d'analyse.

Dans un second temps, les observations issues des expérimentations en alimentation contrôlée devront être testées sur des taxons sauvages actuels dont on connaît l'alimentation. La vérification, en milieu sauvage, de nos observations expérimentales est un préalable indispensable pour proposer des inférences robustes sur les habitudes alimentaires de taxons éteints à partir de leurs archives cranio-mandibulaires et dentaires. Enfin, les données présentées dans cette thèse ont également des implications pour de futures études visant à mieux comprendre les pratiques d'élevage dans le passé et leurs évolutions locales.

## 8.2.1. Compléter et affiner le modèle expérimental omnivore et bunodonte

### 1) Affiner et élargir l'analyse de la micro-abrasion dentaire

Les résultats présentés dans ce travail mettent en évidence des différences significatives en fonction du type de ressources consommées. Néanmoins, des analyses plus approfondies des propriétés physiques et mécaniques des aliments donnés aux porcs expérimentaux sont indispensables pour compléter et affiner le référentiel développé dans le cadre ce projet de thèse. Elles permettront d'évaluer précisément dans quelle mesure les variations des profils d'abrasion dentaire reflètent les propriétés physiques et mécaniques de l'alimentation. La crise sanitaire a très largement retardé l'acquisition et l'exploitation de ces données, mais nous avons tout de même pu réaliser des analyses chimiques et mécaniques sur les différentes graines consommées par les porcs (au sein du laboratoire LABOCEA). En complément des analyses chimiques réalisées sur les différentes herbacées, des analyses mécaniques devront également être réalisées.

Dans ce travail, nous nous sommes concentrés sur les facettes d'usure présentes sur les surfaces occlusales des prémolaires déciduales et qui sont donc directement en contact avec les aliments. Plusieurs études ont souligné l'intérêt d'explorer également la micro-usure dentaire des surfaces vestibulaires des dents (Lalueza et al., 1996; Galbany & Pérez-Pérez, 2004; Pérez-Pérez, 2004; Estebaranz et al., 2009; Galbany et al., 2009; Romero et al., 2012; Martínez et al., 2016, 2020; Aliaga-Martínez et al., 2017; Percher, Romero, et al., 2017; Hernando et al., 2021, 2022). En effet, la micro-usure des surfaces vestibulaires reflète les propriétés physiques des aliments consommés, et semble refléter des tendances assez similaires à la micro-usure des surfaces occlusales – bien que les comparaisons entre surfaces occlusales et vestibulaires soient largement limitées par l'absence de contacts, et donc de pression, entre dents antagonistes au niveau des dernières, qui sont donc moins complexes et plus anisotropes que les premières (Hernando et al., 2022). Seuls quelques travaux ont appliqué l'approche tridimensionnelle de quantification des textures de surface (« *Dental Microwear Texture Analysis* ») sur les surfaces vestibulaires (Aliaga-Martínez et al., 2017; Hernando et al., 2022).

Le référentiel expérimental développé dans le cadre de cette thèse pourrait donc permettre de mieux caractériser les relations entre les propriétés physiques et mécaniques de l'alimentation et les variations observées des textures de micro-usure dentaire sur les surfaces vestibulaires des dents. À notre connaissance, aucune étude expérimentale sur des mammifères en alimentation contrôlée ne s'est intéressée à cette question et de tels travaux apporteraient de nouveaux éléments pour améliorer nos inférences des habitudes alimentaires dans l'Ancien. En particulier, la plupart des études appliquant cette méthode se sont intéressées à des taxons de primates actuels et fossiles, dont les hominines, et le référentiel développé ici contribuerait à tester expérimentalement les hypothèses proposées.

Enfin, plusieurs études ont souligné d'importantes variations sur une même facette d'usure occlusale (Krueger et al., 2008; Schulz et al., 2010; Ramdarshan et al., 2017; Bas et al., 2020). Cette variabilité intra-facette peut impacter la capacité de l'analyse des textures de micro-usure dentaire (DMTA) à distinguer des régimes alimentaires au sein de petits échantillons, ou à détecter des différences alimentaires relativement subtiles (Bas et al., 2020 ; voir également Ramdarshan et al., 2017 qui proposent de cibler toujours la même facette et la même zone sur la facette). Si nos résultats reflètent ici la consommation de différentes ressources en complément d'un régime alimentaire globalement similaire chez les porcs expérimentaux, dans quelle mesure la prise en compte de la variabilité intra-facette dans les analyses peut-elle être informative pour distinguer des différences alimentaires relativement subtiles ? L'application de la routine de sous-échantillonnage sur les porcs nourris avec différentes graines a notamment permis une meilleure discrimination des lots expérimentaux, soulignant ainsi l'intérêt d'explorer la variabilité d'une surface d'usure. Néanmoins, il s'agissait ici d'évaluer le potentiel informatif de la variabilité au sein d'une seule zone scannée sur une facette d'usure, et non sur plusieurs zones scannées à différents endroits d'une même facette d'usure.

## 2) Affiner nos analyses de la topographie dentaire en fonction de l'usure et du régime alimentaire

Les porcs expérimentaux considérés dans ce projet de thèse ont permis d'explorer l'impact de la consommation de différentes ressources sur les changements de topographie des surfaces occlusales

avec l'usure, et ceci en s'affranchissant autant que possible des biais liés à des morphologies dentaires différentes et qui peuvent donc s'user différemment. Par exemple, nous avons ainsi pu observer que la consommation d'une herbacée dicotylédone a ici généré des usures globales plus prononcées et plus planes par rapport à la consommation d'une herbacée monocotylédone. Toutefois, ces résultats sont préliminaires et il est nécessaire d'étudier également les surfaces occlusales des deuxièmes molaires, qui ne présentent pas de traces d'usure. Enfin, il serait également pertinent de quantifier précisément le degré d'usure sur chacune des dents étudiées afin d'explorer sa relation avec les différents paramètres topographiques.

### 3) Explorer l'impact potentiel de l'alimentation sur le développement et la morphologie dentaire

Nous avons pu montrer que la morphologie de la mandibule des porcs juvéniles est significativement impactée par la consommation de proportions modérées de petites graines dures, très nombreuses dans le bol alimentaire quotidien. Dans quelle mesure ces différences de morphologie mandibulaire, qui sont associées à des régimes alimentaires différents, ont-elles pu impacter le développement et la morphologie des molaires inférieures qui ne sont pas encore formées, en particulier les troisièmes molaires ? Par ailleurs, des stress physiologiques liés au changement de régime alimentaire ont-ils pu également impacter le développement dentaire ? Des analyses de morphométrie géométrique comparant la forme des dents de différents lots expérimentaux contribueraient à répondre à ces questionnements. En outre, les structures crâniennes ont également pu être impactées et il serait intéressant de tester cette hypothèse.

### 4) Explorer l'intégration du signal en isotopes stables du carbone de l'alimentation dans l'émail dentaire

Afin de mieux comprendre les variations du  $\delta^{13}\text{C}$  enregistrées dans l'émail suite à des proportions variées d'alimentation  $\text{C}_4$ , et sur des périodes de vie et durées différentes, plusieurs perspectives sont envisagées. En particulier, une première étape sera d'explorer les schémas de sécrétion et de maturation de l'émail afin non seulement d'affiner la procédure d'échantillonnage, mais également

d'évaluer dans quelle mesure le processus de minéralisation impacte les signaux enregistrés dans l'émail. Une collaboration a été initiée avec l'Institut Pprime pour réaliser des analyses d'imagerie en électrons rétrodiffusés. Celles-ci permettront de quantifier le degré de minéralisation de l'émail sur des zones très localisées et de mieux comprendre le processus de maturation de l'émail dans les molaires des porcs, puis d'évaluer dans quelle mesure il impacte les signaux isotopiques enregistrés (voir notamment Blumenthal et al., 2014). Des analyses d'imagerie micro-tomographique pourraient également compléter les analyses en électrons rétrodiffusés (voir notamment Yang et al., 2020). Une deuxième étape sera de réaliser des prélèvements en série le long des couronnes dentaires, éventuellement directement sur des coupes dentaires, en tenant compte du schéma de maturation de l'émail. À notre connaissance, aucune étude ne s'est jusqu'à présent intéressée aux variations intra-dentaires du  $\delta^{13}\text{C}$  dans des molaires de porcs en alimentation contrôlée. L'objectif sera donc d'évaluer plus précisément l'impact de l'âge au changement de régime (i.e. du stade de maturation de l'émail), de la durée du changement de régime et de la proportion d'alimentation  $\text{C}_4$ , sur l'intégration du signal isotopique dans l'émail (voir chapitre 5).

##### 5) Explorer d'autres indicateurs biogéochimiques pour détecter la consommation de matières animales

L'analyse de la composition en isotopes stables du calcium des porcs nourris avec différents types de matières animales n'a pas permis de distinguer les porcs ayant consommé des vertébrés de ceux ayant consommé des insectes. D'autres éco-indicateurs pourraient être explorés sur ce référentiel expérimental afin d'évaluer leur capacité à détecter non seulement la consommation de matières animales en proportions faibles à modérées dans l'alimentation, mais également différents types de matières animales. De récentes études soulignent la pertinence du rapport en isotopes du zinc ( $^{66}\text{Zn}/^{64}\text{Zn}$ ) pour inférer des habitudes alimentaires et des positions trophiques dans l'Ancien (Jaouen, Beasley, et al., 2016; Jaouen, Szpak, et al., 2016; McCormack et al., 2021, 2022). En outre, les taxons omnivores présentent des valeurs de  $\delta^{66}\text{Zn}$  très dispersées, intermédiaires entre les herbivores et les carnivores, qui pourraient refléter des proportions différentes de matières animales dans leur alimentation (Bourgon et al., 2020). Les porcs issus de ce projet expérimental permettraient de tester cette hypothèse. Si l'émail

est particulièrement ciblé puisqu'il n'est pas remodelé au cours de la vie de l'individu et peu soumis à la diagenèse, les valeurs de  $\delta^{66}\text{Zn}$  pourraient également être explorées dans l'os et la dentine. Par ailleurs, plusieurs études soulignent l'intérêt d'étudier la composition en isotopes stables (de l'azote notamment) dans des acides aminés individuels et spécifiques (« *amino acid compound-specific nitrogen isotope analysis* ») pour retracer des réseaux trophiques dans l'Ancien (McClelland & Montoya, 2002; Chikaraishi et al., 2011, 2014; Pollierer et al., 2019; Tejada-Lara et al., 2021; Larsen et al., 2022). Le modèle expérimental développé ici permettrait de tester le potentiel de cette méthode à distinguer des taxons omnivores consommant plutôt des insectes de taxons consommant plutôt des vertébrés.

#### 6) Mettre en place de nouvelles procédures expérimentales *in-vivo*

Plusieurs procédures en alimentation contrôlée pourraient être envisagées pour de futures études. Dans un premier temps, il serait intéressant d'explorer l'impact de la combinaison de particules exogènes sur l'abrasion dentaire d'un mammifère bunodonte. De nombreuses études se sont intéressées à l'impact de particules minérales exogènes sur l'abrasion dentaire, mais peu d'entre elles ont étudié des organismes bunodontes pour lesquels une ingestion « naturelle » de particules exogènes est simulée. L'étude réalisée sur les sangliers du projet ANR DOMEXP apporte une contribution à ce débat (Louail et al., 2022), mais d'autres aspects restent à explorer. Par exemple, différentes particules exogènes impactent-elles différemment l'abrasion dentaire ? Et l'impact des particules exogènes est-il différent selon le type de ressources alimentaires consommées (par exemple, des feuilles et tiges d'herbacées ou des organes souterrains) et selon le type de mouvements de mastication utilisé pour les réduire ? On sait que, chez les suidés actuels, les phacochères comme les potamochères et les sangliers pratiquent le fouissage. Toutefois, ils ont des régimes alimentaires différents et fouissent dans des sols différents et à des saisons différentes. Il est donc important d'explorer à la fois l'impact de différentes particules minérales, de préférence en simulant une ingestion naturelle de différents types de sols, mais également d'explorer l'impact de la combinaison entre particules exogènes et habitudes alimentaires. Cela pourrait permettre de contribuer à détecter des comportements de fouissage chez des taxons anciens, et donc probablement la consommation d'aliments souterrains. Un dernier essai expérimental (mené avec

Stéphane Ferchaud au sein de l'UE 1372 GenESI de l'INRAE Nouvelle-Aquitaine-Poitiers, et terminé à l'été 2022) visait à tester l'effet de différents types de particules (sables grossiers, sables fins et argiles) et apportera une contribution dans ce sens.

Par ailleurs, il semble important de compléter notre étude sur l'impact de différentes herbacées sur les éco-indicateurs en explorant d'autres types de plantes, telles que de jeunes et fraîches herbacées dicotylédones (« *forbs* ») ou monocotylédones (graminées, cypéracées) mais moins larges et moins fibreuses que la canne à sucre. Il serait également intéressant d'explorer l'impact de la consommation de plantes charnues (succulentes) sur l'abrasion dentaire. En effet, des enregistrements polliniques à Shungura ont mis en évidence la présence d'Amaranthaceae (Bonnefille, 2010), plantes dicotylédones parfois succulentes dont certains taxons sont C<sub>4</sub>, et la consommation de ce type de plantes a été suggérée par Blondel et al. (2018) chez les tragélaphes de l'Omo. Enfin, plusieurs questions soulevées au cours de ce projet de thèse auraient largement bénéficié d'enregistrements vidéos pour mieux comprendre les comportements alimentaires et masticatoires, voire d'enregistrements de la cinématique par le biais de capteurs. En particulier, certaines interprétations proposées concernaient la fréquence des forces masticatrices. Nous n'avons malheureusement pas pu les réaliser ici (en raison de difficultés en termes de logistique mais également pour l'exploitation des vidéos par la suite), mais il serait bénéfique de considérer ce type d'analyses pour de futures études expérimentales *in vivo*.

Outre l'apport considérable de ces travaux pour la paléontologie, ceux-ci présentent également un intérêt pour de potentielles applications en archéologie. En effet, j'ai pu montrer dans cette thèse que les différents éco-indicateurs considérés reflètent les différents régimes alimentaires chez les porcs domestiques. Bien que les résultats ne soient pas directement transposables, ils ouvrent un certain nombre de perspectives pour contribuer à mieux comprendre la diversité des pratiques d'élevage de porcs dans le passé et de leurs évolutions locales, ainsi que leur impact sur la diversité et l'évolution des formes domestiques. Il serait donc également intéressant d'explorer l'impact de différentes pratiques d'élevage et notamment de différents types de fourrages sur les archives cranio-mandibulaires et dentaires des porcs domestiques.

## 7) Explorer l'impact de la taphonomie sur l'abrasion dentaire

La question de potentielles altérations taphonomiques s'est évidemment posée dans le cadre de l'étude des micro-usures dentaires des *Kolpochoerus* de Shungura. Plusieurs surfaces (sinon spécimens) ont été écartées de l'analyse en raison d'altérations post-mortem évidentes ou probables. Toutefois, on peut s'attendre à ce que des altérations plus fines, non détectées par l'expérimentateur, aient un impact significatif sur l'abrasion dentaire. Jusqu'à présent, seuls quelques travaux ont exploré l'impact de la taphonomie sur les micro-usures dentaires (T. King et al., 1999; Böhm et al., 2019; Uzunidis et al., 2021; Weber et al., 2022). Il est donc indispensable de mener davantage d'études, et un projet expérimental, intégrant du sédiment provenant de la base du membre F de la formation de Shungura, a été initié dans ce but au sein du laboratoire PALEVOPRIM par Gildas Merceron et avec l'implication d'Axelle Walker et de Nathan Clerc (lors de son stage de Master 2).

### **8.2.2. Valider nos observations expérimentales sur des taxons sauvages actuels**

Les observations issues des modèles expérimentaux sur des mammifères domestiques ne sont pas directement transposables au registre fossile. En effet, les régimes alimentaires expérimentaux ne reflètent pas la diversité des propriétés physiques, mécaniques et chimiques des alimentations des mammifères dans le milieu sauvage. Si de telles expérimentations permettent d'évaluer l'effet de facteurs spécifiques sur les tissus squelettiques, les tendances observées expérimentalement nécessitent donc d'être vérifiées sur des populations sauvages actuelles pour lesquelles les habitudes alimentaires ou certains traits d'histoire de vie sont bien connus (voir par exemple Merceron et al., 2010; Berlioz et al., 2017; Percher, Merceron, et al., 2017; Merceron, Berlioz, et al., 2021). Ce prérequis est d'autant plus indispensable pour vérifier la pertinence du modèle porcin que la morphologie cranio-mandibulaire et dentaire ainsi que la mastication des porcs domestiques diffèrent de celles des taxons de primates mais aussi de suidés actuels et fossiles.

Compte-tenu du modèle animal omnivore utilisé, les suidés sauvages actuels constituent un premier cas d'étude permettant de vérifier nos résultats expérimentaux. En effet, la plupart est omnivore



et consomme une variété de ressources alimentaires, incluant des fruits, des herbacées, des graines, des organes souterrains. Certains taxons, comme les deux espèces de *Phacochoerus*, sont beaucoup plus spécialisés et consomment majoritairement des herbacées dans des milieux ouverts. Dans l'étude des textures de micro-usure dentaire des suidés actuels (chapitre 7), de nombreux spécimens de phacochères communs présentent des surfaces d'usure faiblement anisotropes reflétant probablement une alimentation moins spécialisée que les phacochères du désert et des préférences alimentaires sur de jeunes herbes fraîches et peu abrasives. Comme souligné dans le chapitre 4, la consommation d'herbacées dicotylédones chez les porcs expérimentaux a eu tendance à générer des surfaces de plus en plus isotropes, à l'inverse des herbacées monocotylédones. Il serait intéressant d'étudier plus en détails les propriétés physiques et mécaniques des jeunes herbes qui semblent être préférentiellement consommées par les phacochères communs pour confronter nos résultats. En outre, cette préférence alimentaire s'observe-t-elle dans différentes populations de phacochères communs ? Ceux-ci se retrouvent dans des environnements assez variés et ont une large répartition géographique. On peut donc s'attendre à des habitudes alimentaires plus ou moins différentes. Par ailleurs, ces deux espèces présentent des surfaces homogènes par rapport aux suidés consommant une proportion moindre de plantes herbacées. Ici encore, comme souligné dans le chapitre 4, la consommation des deux types d'herbacées a généré des surfaces plus homogènes. Dans quelle mesure la diversité de l'alimentation et la fréquence du fouissage (donc l'ingestion de particules exogènes) peuvent également impacter l'hétérogénéité des surfaces de micro-usure dentaire ? Des études plus approfondies de l'écologie de ces deux espèces de phacochères (en particulier celle du phacochère du désert qui reste très peu connue) permettraient de mieux comprendre dans quelle mesure leurs habitudes alimentaires sont reflétées par leurs profils d'abrasion dentaire, et permettraient de confronter nos observations expérimentales. Une attention particulière devrait être portée aux caractéristiques de l'habitat (en particulier l'aridité), aux comportements de fouissage et à de potentielles différences liées au sexe.

Par ailleurs, les populations sauvages de sangliers ont une large répartition géographique, peuvent exploiter une grande diversité d'habitats, et ont des comportements alimentaires généralistes qui varient en fonction des saisons et de la disponibilité en ressources alimentaires. Certaines

populations font déjà l'objet de suivis particuliers sur le long terme, notamment à visées sanitaires et cynégétiques (e.g. Hars et al., 2000; Brandt et al., 2006). Afin d'élargir et d'affiner le référentiel de suidés actuels, nous pourrions explorer les corrélations entre les données comportementales observées et les variations mesurées des éco-indicateurs au sein de telles populations. Nombre d'entre elles sont fortement impactées par la présence humaine et sont régulièrement approvisionnées (agrainage pour appâter ou dissuader), d'où l'importance de réaliser des suivis pour décrire et quantifier précisément les habitudes alimentaires. Dans l'ensemble, ces données permettraient d'améliorer notre compréhension des écologies de taxons de suidés dans l'Ancien. Les suidés sont des mammifères terrestres de grande taille et présentant une grande diversité de régimes alimentaires. Fréquemment retrouvés dans les sites fossilifères à hominines du Pliocène et du Pléistocène (White & Harris, 1977), une meilleure connaissance des écologies passées des différents taxons de suidés (tels que *Kolpochoerus*) permettrait, notamment, de mieux caractériser les environnements passés des sites à hominines.

Outre les suidés, les communautés sauvages actuelles de papionines peuvent également constituer un cas d'études permettant de vérifier nos observations expérimentales. La tribu des Papionini est diversifiée taxinomiquement et inclut notamment les genres *Papio*, *Lophocebus*, *Theropithecus*, *Mandrillus* et *Cercocebus* en Afrique. Ces taxons sont relativement abondants et répandus géographiquement. Ils sont de tailles variées, sont arboricoles, terrestres ou semi-terrestres et vivent dans une variété d'environnements ouverts à fermés. Ils présentent différents régimes alimentaires plus ou moins généralistes, et sont sensibles aux variations environnementales et à la disponibilité des ressources alimentaires (Elton, 2006). Enfin, ils présentent des morphologies cranio-dentaires qui reflèteraient des adaptations à des régimes alimentaires spécifiques (Fleagle & McGraw, 2002; Daegling & McGraw, 2007; Daegling et al., 2011). Par ailleurs, ils sont abondamment retrouvés au Pliocène et au Pléistocène, aussi bien à l'est qu'au sud de l'Afrique, et sont souvent associés aux hominines (Elton, 2006). Ils ont sans doute subi globalement les mêmes contraintes environnementales et ont probablement dû se partager les ressources disponibles. Plusieurs auteurs ont donc proposé des analogies entre ces taxons et les hominines (voir en particulier le modèle cercopithécidés-hominines : Elton, 2006; Jolly, 1970, 2001).

Si les théropithèques et les babouins ont été largement utilisés comme modèle de comparaison avec les hominines plio-pléistocènes, les mandrills semblent également pertinents pour mieux comprendre les écologies des papionines et celles des hominines dans le registre fossile. En effet, les théropithèques actuels sont principalement graminivores et dans des milieux ouverts, et les babouins ont une alimentation diversifiée mais sont également présents dans des milieux plutôt de type savane. Ils ne représentent donc pas la variabilité observée au sein des primates du Pliocène et du Pléistocène, dont les hominines. En particulier, les environnements en Afrique orientale à cette période semblent avoir été caractérisés par une mosaïque d'habitats et la persistance de milieux plutôt humides et fermés. D'autres taxons de primates de grande taille mais vivant dans des milieux plus fermés et ayant une alimentation plus variée pourraient donc être considérés. C'est le cas des mandrills qui ont une alimentation constituée d'une majorité de fruits et de feuilles. Selon la saison, mais également en fonction de l'âge ou du sexe des individus, leur alimentation peut fortement varier et inclure une proportion importante d'herbacées monocotylédones ou d'organes souterrains (Nsi Akoue et al., 2017; Hongo et al., 2018). De précédents travaux ont ainsi observé que la micro-usure dentaire des mandrills reflète ces différences alimentaires liées à la saison et au sexe/à la classe d'âge (Percher, Merceron, et al., 2017; Percher, Romero, et al., 2017). Mesurer les propriétés physiques et mécaniques directement sur les aliments consommés au cours de l'année permettrait d'affiner notre compréhension des relations entre habitudes alimentaires et abrasion dentaire chez ce taxon généraliste de forêt équatoriale, et de confronter nos résultats obtenus expérimentalement. Il serait également intéressant d'explorer les changements de topographie dentaire en fonction de l'usure. De plus, comme souligné par Percher et al. (2017), il serait particulièrement intéressant d'étudier les comportements alimentaires et masticatoires en fonction des ressources consommées pour mieux comprendre leur impact sur l'abrasion dentaire. Par exemple, dans quelle mesure une abrasion et/ou une attrition répétée impacte les profils d'abrasion dentaire ? Ces comportements varient-ils en fonction du type de ressource consommée ? La population étudiée dans le cadre du projet Mandrillus au Gabon (PI : Marie Charpentier ; Percher, Merceron, et al., 2017; Percher, Romero, et al., 2017) pourrait permettre de tester les tendances observées expérimentalement dans le milieu sauvage. Cela permettrait d'avoir une vision plus large des facteurs expliquant les variations des éco-indicateurs cranio-mandibulaires et dentaires, fréquemment employés, au sein d'un taxon de

primate généraliste plutôt frugivore, semi-arboricole, vivant dans des habitats mosaïques plus ou moins fermés, et pour lequel les habitudes peuvent fortement varier en fonction de la saison.

Ces dernières années, plusieurs études ont exploré les habitudes alimentaires de différentes populations de théropithèques actuels dans des milieux plus ou moins anthropisés. Si ces études confirment une part importante, sinon majoritaire, de plantes herbacées, elles mettent également en évidence un régime alimentaire pouvant notamment inclure une part importante d'organes souterrains (Fashing et al., 2014; Jarvey et al., 2018; Souron, 2018). Dans ce travail, nous n'avons pas pu détecter la consommation d'organes souterrains en quantités faibles à modérées à travers les textures de micro-usure dentaire des porcs expérimentaux. De la même façon, Shapiro et al. (2016) ont observé (bien que sur un faible nombre de spécimens) que les micro-usures dentaires des théropithèques ne semblent pas refléter la consommation saisonnière d'organes souterrains. Ces données soulignent ainsi les limites de cet éco-indicateur pour détecter ce type de ressources. En outre, les particules exogènes ingérées avec ce type d'aliments souterrains peuvent jouer un rôle important sur l'abrasion, mais des comportements de préparation des aliments avant ingestion, tels qu'observés chez les théropithèques (Fashing et al., 2014), limiteraient l'impact de ces particules. La consommation de différentes herbacées en quantités faibles à modérées semble plus aisée à détecter à travers les profils d'abrasion dentaire. Un récent travail sur les théropithèques du plateau de Guassa souligne des habitudes alimentaires légèrement différentes selon le sexe/l'âge des individus (Ericksen, 2017; voir également Venkataraman et al., 2014). En particulier, les mâles semblent consommer davantage d'herbacées monocotylédones longues et coriaces tandis que les femelles et les juvéniles s'orientent plutôt vers des petites herbacées moins coriaces, notamment des herbacées dicotylédones. À notre connaissance, aucune étude ne s'est intéressée à explorer les variations de micro-usure dentaire en lien avec le sexe/l'âge des individus chez les théropithèques et en tenant compte de la saison de mort. Si les tailles des échantillons disponibles constitueraient probablement un facteur limitant, de telles études sur les théropithèques, à la manière des travaux réalisés sur les mandrills, permettraient de mieux appréhender la variabilité des régimes alimentaires telle que reflétée par les éco-indicateurs cranio-mandibulaires, mais cette fois-ci au sein d'un taxon à dominance graminivore et de milieux plus ouverts.

### 8.3. Conclusion générale

Très représentés dans le registre fossile, les restes dentaires constituent une source précieuse pour la compréhension des habitudes alimentaires dans l'Ancien. Basé sur des porcs domestiques en alimentation contrôlée (projet ANR-17-CE27-0002 « DIET-Scratches », Coordinateurs : Gildas Merceron et Stéphane Ferchaud ; projet « ALIHOM », région Nouvelle-Aquitaine, Coordinateur : Gildas Merceron ; en collaboration avec l'UE 1372 GenESI, INRAE Nouvelle-Aquitaine-Poitiers), ce travail de thèse vise à fournir un référentiel expérimental de l'impact d'aliments spécifiques sur les archives dentaires de mammifères omnivores, référentiel qui permettrait d'affiner l'analyse des restes dentaires et ainsi d'améliorer les inférences paléo-écologiques de taxons éteints de suidés et de primates.

Différents indicateurs écologiques cranio-mandibulaires et dentaires ont ainsi été étudiés : les textures de micro-usure dentaire, la topographie des dents usées (ou méso-usure dentaire), la composition biogéochimique de l'émail et la morphologie mandibulaire. L'objectif principal était de tester la capacité de ces éco-indicateurs à détecter des proportions faibles à modérées de ressources spécifiques dans l'alimentation. Ces ressources ont été sélectionnées car elles présentent des propriétés physiques et mécaniques (ou chimiques) semblables à celles des potentiels aliments de repli ciblés par les hominines anciens : des graines de taille et de dureté variées (chapitre 3), des plantes herbacées dicotylédones et monocotylédones (chapitre 4), des plantes réalisant une photosynthèse en C<sub>4</sub> (chapitre 5), des matières animales vertébrées et invertébrées (chapitre 6) ainsi que des organes souterrains (Annexe 1). Dans l'ensemble, si les indicateurs considérés ne reflètent pas la même période de vie ni les mêmes aspects de l'alimentation, nos résultats montrent qu'ils reflètent généralement la consommation de ces ressources types en proportions faibles à modérées dans l'alimentation des porcs expérimentaux. Nous avons pu constater que certaines ressources semblent laisser davantage de traces sur les archives cranio-mandibulaires et dentaires que d'autres. Par exemple, parmi les différentes graines, ce sont surtout les petites graines, très nombreuses dans le bol alimentaire, qui ont eu le plus d'impact sur l'abrasion dentaire et la morphologie de la mandibule (Louail et al., 2021; Neaux et al., 2022). Les résultats obtenus ont contribué à une meilleure interprétation des textures de micro-usure dentaire des

suidés sauvages actuels, et nous avons proposé des inférences écologiques pour les *Kolpochoerus* plio-pléistocènes de Shungura (chapitre 7). Ce travail de thèse ouvre de nombreuses perspectives pour affiner le modèle expérimental omnivore et bunodonte développé ici. Au-delà de ce travail, il est nécessaire de tester nos observations expérimentales sur des taxons sauvages actuels, notamment à l'échelle de la population, dont on connaît l'alimentation sinon des traits d'histoire de vie (espace vital, âge, sexe, masse corporelle, lieu de mort, ...). De tels travaux permettront d'avoir une vision plus globale de l'impact de différentes habitudes alimentaires sur les archives cranio-mandibulaires et dentaires. Ils permettront ainsi d'améliorer nos inférences écologiques dans l'Ancien, et contribueront à mieux comprendre les contraintes que ces habitudes alimentaires ont pu générer sur la diversité et l'évolution des taxons de suidés et de primates fossiles.

## Références

- Ackermans, N. L. (2020). The history of mesowear: A review. *PeerJ*, 8, e8519. <https://doi.org/10.7717/peerj.8519>
- Ackermans, N. L., Winkler, D. E., Martin, L. F., Kaiser, T. M., Clauss, M., & Hatt, J.-M. (2020). Dust and grit matter: Abrasives of different size lead to opposing dental microwear textures in experimentally fed sheep (*Ovis aries*). *The Journal of Experimental Biology*, 223(3), jeb220442. <https://doi.org/10.1242/jeb.220442>
- Adams, N. F., Gray, T., & Purnell, M. A. (2020). Dietary signals in dental microwear of predatory small mammals appear unaffected by extremes in environmental abrasive load. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 558, 109929. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2020.109929>
- Aiello, L. C., & Wheeler, P. (1995). The Expensive-Tissue Hypothesis: The Brain and the Digestive System in Human and Primate Evolution. *Current Anthropology*, 36(2), 199-221. <https://doi.org/10.1086/204350>
- 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), 451-478. [https://doi.org/10.1016/S0047-2484\(03\)00012-5](https://doi.org/10.1016/S0047-2484(03)00012-5)
- Aliaga-Martínez, A., Romero, A., Galbany, J., Hernández-Aguilar, R. A., & Pérez-Pérez, A. (2017). Buccal dental microwear texture and catarrhine diets. *American Journal of Physical Anthropology*, 163(3), 462-473. <https://doi.org/10.1002/ajpa.23219>
- Altmann, S. A. (1998). *Foraging for survival: Yearling baboons in Africa*. University of Chicago Press.
- Altmann, S. A. (2009). Fallback foods, eclectic omnivores, and the packaging problem. *American Journal of Physical Anthropology*, 140(4), 615-629. <https://doi.org/10.1002/ajpa.21097>
- Ambrose, S. H., & Norr, L. (1993). Experimental Evidence for the Relationship of the Carbon Isotope Ratios of Whole Diet and Dietary Protein to Those of Bone Collagen and Carbonate. In J. B. Lambert & G. Grupe (Éds.), *Prehistoric Human Bone: Archaeology at the Molecular Level* (p. 1-37). Springer. [https://doi.org/10.1007/978-3-662-02894-0\\_1](https://doi.org/10.1007/978-3-662-02894-0_1)

- Anderson, P. S., Renaud, S., & Rayfield, E. J. (2014). Adaptive plasticity in the mouse mandible. *BMC Evolutionary Biology*, *14*(1), 85. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-14-85>
- Antón, S. C., Potts, R., & Aiello, L. C. (2014). Evolution of early *Homo* : An integrated biological perspective. *Science*, *345*(6192), 1236828. <https://doi.org/10.1126/science.1236828>
- Arman, S. D., Ungar, P. S., Brown, C. A., DeSantis, L. R. G., Schmidt, C., & Prideaux, G. J. (2016). Minimizing inter-microscope variability in dental microwear texture analysis. *Surface Topography: Metrology and Properties*, *4*(2), 024007. <https://doi.org/10.1088/2051-672X/4/2/024007>
- Asfaw, B., White, T., Lovejoy, O., Latimer, B., Simpson, S., & Suwa, G. (1999). *Australopithecus garhi* : A New Species of Early Hominid from Ethiopia. *Science*, *284*(5414), 629-635. <https://doi.org/10.1126/science.284.5414.629>
- Backwell, L. R., & d'Errico, F. (2001). Evidence of termite foraging by Swartkrans early hominids. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *98*(4), 1358-1363. <https://doi.org/10.1073/pnas.98.4.1358>
- Baker, G., Jones, L. H. P., & Wardrop, I. D. (1959). Cause of Wear in Sheeps' Teeth. *Nature*, *184*(4698), Art. 4698. <https://doi.org/10.1038/1841583b0>
- Balasse, M. (2002). Reconstructing dietary and environmental history from enamel isotopic analysis : Time resolution of intra-tooth sequential sampling. *International Journal of Osteoarchaeology*, *12*(3), 155-165. <https://doi.org/10.1002/oa.601>
- Balasse, M. (2003). Potential biases in sampling design and interpretation of intra-tooth isotope analysis. *International Journal of Osteoarchaeology*, *13*(1-2), 3-10. <https://doi.org/10.1002/oa.656>
- Balasse, M., Ambrose, S. H., Smith, A. B., & Price, T. D. (2002). The Seasonal Mobility Model for Prehistoric Herders in the South-western Cape of South Africa Assessed by Isotopic Analysis of Sheep Tooth Enamel. *Journal of Archaeological Science*, *29*(9), 917-932. <https://doi.org/10.1006/jasc.2001.0787>
- Balasse, M., Cucchi, T., Evin, A., Bălăşescu, A., Frémondeau, D., & Horard-Herbin, M.-P. (2018). Wild game or farm animal ? Tracking human-pig relationships in ancient times through stable isotope analysis. In C. Stépanoff & J.-D. Vigne (Éds.), *Hybrid Communities. Biosocial Approaches to*



- Domestication and Other Trans-species Relationships* (p. 81-96). Routledge.  
<https://www.taylorfrancis.com/books/9781351717984>
- Balasse, M., Tresset, A., & Ambrose, S. H. (2006). Stable isotope evidence ( $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{18}\text{O}$ ) for winter feeding on seaweed by Neolithic sheep of Scotland. *Journal of Zoology*, 270(1), 170-176.  
<https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2006.00104.x>
- Balter, V., Braga, J., Télouk, P., & Thackeray, J. F. (2012). Evidence for dietary change but not landscape use in South African early hominins. *Nature*, 489(7417), Art. 7417.  
<https://doi.org/10.1038/nature11349>
- Barone, R. (1997). *Anatomie comparée des mammifères domestiques. Tome I, Ostéologie* (V. Maloine, Éd.).
- Barr, W. A., Pobiner, B., Rowan, J., Du, A., & Faith, J. T. (2022). No sustained increase in zooarchaeological evidence for carnivory after the appearance of *Homo erectus*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 119(5), e2115540119.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.2115540119>
- Bas, M., Le Luyer, M., Kanz, F., Rebay-Salisbury, K., Queffelec, A., Souron, A., Willman, J., & Bayle, P. (2020). Methodological implications of intra- and inter-facet microwear texture variation for human childhood paleo-dietary reconstruction : Insights from the deciduous molars of extant and medieval children from France. *Journal of Archaeological Science: Reports*, 31, 102284.  
<https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2020.102284>
- Bels, V., & Herrel, A. (2019). Feeding, a Tool to Understand Vertebrate Evolution Introduction to “Feeding in Vertebrates”. In V. Bels & I. Q. Whishaw (Éds.), *Feeding in Vertebrates : Evolution, Morphology, Behavior, Biomechanics* (p. 1-18). Springer International Publishing.  
[https://doi.org/10.1007/978-3-030-13739-7\\_1](https://doi.org/10.1007/978-3-030-13739-7_1)
- Ben-David, M., & Flaherty, E. A. (2012). Stable isotopes in mammalian research : A beginner’s guide. *Journal of Mammalogy*, 93(2), 312-328. <https://doi.org/10.1644/11-MAMM-S-166.1>
- Berlioz, E., Azorit, C., Blondel, C., Ruiz, M. S. T., & Merceron, G. (2017). Deer in an arid habitat : Dental microwear textures track feeding adaptability. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*, 28, 222-230. <https://doi.org/10.4404/hystrix-28.2-12048>

- Bermejo, A., González, O., & González, J. M. (1993). The pig as an animal model for experimentation on the temporomandibular articular complex. *Oral Surgery, Oral Medicine, Oral Pathology*, 75(1), 18-23. [https://doi.org/10.1016/0030-4220\(93\)90399-O](https://doi.org/10.1016/0030-4220(93)90399-O)
- Berthaume, M. A. (2016). Food mechanical properties and dietary ecology. *American Journal of Physical Anthropology*, 159(S61), 79-104. <https://doi.org/10.1002/ajpa.22903>
- Berthaume, M. A., Delezene, L. K., & Kupczik, K. (2018). Dental topography and the diet of *Homo naledi*. *Journal of Human Evolution*, 118, 14-26. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2018.02.006>
- Berthaume, M. A., Lazzari, V., & Guy, F. (2020). The landscape of tooth shape : Over 20 years of dental topography in primates. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 29(5), 245-262. <https://doi.org/10.1002/evan.21856>
- Berthaume, M. A., & Schroer, K. (2017). Extant ape dental topography and its implications for reconstructing the emergence of early *Homo*. *Journal of Human Evolution*, 112, 15-29. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2017.09.001>
- Berthaume, M. A., Winchester, J., & Kupczik, K. (2019). Effects of cropping, smoothing, triangle count, and mesh resolution on 6 dental topographic metrics. *PLOS ONE*, 14(5), e0216229. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0216229>
- Bibi, F., & Kiessling, W. (2015). Continuous evolutionary change in Plio-Pleistocene mammals of eastern Africa. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(34), 10623-10628. <https://doi.org/10.1073/pnas.1504538112>
- Bibi, F., Souron, A., Bocherens, H., Uno, K., & Boisserie, J.-R. (2013). 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>
- Blondel, C., Rowan, J., Merceron, G., Bibi, F., Negash, E., Barr, W. A., & Boisserie, J.-R. (2018). Feeding ecology of Tragelaphini (Bovidae) from the Shungura Formation, Omo Valley, Ethiopia : Contribution of dental wear analyses. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 496, 103-120. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2018.01.027>

- Blumenschine, R. J., & Pobiner, B. L. (2006). Zooarchaeology and the ecology of Oldowan hominin carnivory. In P. S. Ungar (Éd.), *Evolution of the Human Diet : The Known, the Unknown and the Unknowable* (p. 167-190). Oxford University Press.
- Blumenthal, S. A., Cerling, T. E., Chritz, K. L., Bromage, T. G., Kozdon, R., & Valley, J. W. (2014). Stable isotope time-series in mammalian teeth : In situ  $\delta^{18}\text{O}$  from the innermost enamel layer. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, *124*, 223-236. <https://doi.org/10.1016/j.gca.2013.09.032>
- Boag, P. T., & Grant, P. R. (1981). Intense Natural Selection in a Population of Darwin's Finches (Geospizinae) in the Galápagos. *Science*, *214*(4516), 82-85. <https://doi.org/10.1126/science.214.4516.82>
- Bobe, R. (2011). Fossil Mammals and Paleoenvironments in the Omo-Turkana Basin. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, *20*(6), 254-263. <https://doi.org/10.1002/evan.20330>
- Bobe, R., & Behrensmeyer, A. K. (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), 399-420. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2003.09.033>
- Bocherens, H., & Drucker, D. G. (2013). CARBONATE STABLE ISOTOPES | Terrestrial Teeth and Bones. In *Encyclopedia of Quaternary Science* (p. 304-314). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-53643-3.00341-1>
- Bocherens, H., Fizet, M., Mariotti, A., Gangloff, R. A., & Burns, J. A. (1994). Contribution of isotopic biogeochemistry ( $^{13}\text{C}$ ,  $^{15}\text{N}$ ,  $^{18}\text{O}$ ) to the paleoecology of mammoths (*Mammuthus primigenius*). *Historical Biology*, *7*(3), 187-202. <https://doi.org/10.1080/10292389409380453>
- Bocherens, H., Koch, P. L., Mariotti, A., Geraads, D., & Jaeger, J.-J. (1996). Isotopic Biogeochemistry ( $^{13}\text{C}$ ,  $^{18}\text{O}$ ) of Mammalian Enamel from African Pleistocene Hominid Sites. *PALAIOS*, *11*(4), 306. <https://doi.org/10.2307/3515241>
- Böhm, K., Winkler, D. E., Kaiser, T. M., & Tütken, T. (2019). Post-mortem alteration of diet-related enamel surface textures through artificial biostratinomy : A tumbling experiment using mammal teeth. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, *518*, 215-231. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2019.01.008>

- Boisserie, J.-R., Guy, F., Delagnes, A., Hlukso, L. J., Bibi, F., Beyene, Y., & Guillemot, C. (2008). New palaeoanthropological research in the Plio-Pleistocene Omo Group, Lower Omo Valley, SNNPR (Southern Nations, Nationalities and People Regions), Ethiopia. *Comptes Rendus Palevol*, 7(7), 429-439. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2008.07.010>
- Boisserie, J.-R., Zazzo, A., Merceron, G., Blondel, C., Vignaud, P., Likius, A., Mackaye, H. T., & Brunet, M. (2005). Diets of modern and late Miocene hippopotamids: Evidence from carbon isotope composition and micro-wear of tooth enamel. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 221(1), 153-174. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2005.02.010>
- Bonnefille, R. (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>
- Bourgon, N., Jaouen, K., Bacon, A.-M., Jochum, K. P., Dufour, E., Düringer, P., Ponche, J.-L., Joannes-Boyau, R., Boesch, Q., Antoine, P.-O., Hulot, M., Weis, U., Schulz-Kornas, E., Trost, M., Fiorillo, D., Demeter, F., Patole-Edoumba, E., Shackelford, L. L., Dunn, T. E., ... Tütken, T. (2020). Zinc isotopes in Late Pleistocene fossil teeth from a Southeast Asian cave setting preserve paleodietary information. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117(9), 4675-4681. <https://doi.org/10.1073/pnas.1911744117>
- Boyde, A. (1984). Dependence of rate of physical erosion on orientation and density in mineralised tissues. *Anatomy and Embryology*, 170(1), 57-62. <https://doi.org/10.1007/BF00319458>
- Boyde, A., & Jones, S. J. (1983). Backscattered electron imaging of dental tissues. *Anatomy and Embryology*, 168(2), 211-226. <https://doi.org/10.1007/BF00315817>
- Boyer, D. M. (2008). Relief index of second mandibular molars is a correlate of diet among prosimian primates and other euarchontan mammals. *Journal of Human Evolution*, 55(6), 1118-1137. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2008.08.002>
- Brandt, S., Baubet, É., Vassant, J., & Servanty, S. (2006). Régime alimentaire du Sanglier en milieu forestier de plaine agricole. *Faune sauvage*, 273, 20-27.
- Braun, D. R., Aldeias, V., Archer, W., Arrowsmith, J. R., Baraki, N., Campisano, C. J., Deino, A. L., DiMaggio, E. N., Dupont-Nivet, G., Engda, B., Feary, D. A., Garello, D. I., Kerfelew, Z., McPherron, S. P., Patterson, D. B., Reeves, J. S., Thompson, J. C., & Reed, K. E. (2019). Earliest

- known Oldowan artifacts at >2.58 Ma from Ledi-Geraru, Ethiopia, highlight early technological diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(24), 11712-11717. <https://doi.org/10.1073/pnas.1820177116>
- Brightly, W. H., Hartley, S. E., Osborne, C. P., Simpson, K. J., & Strömberg, C. A. E. (2020). High silicon concentrations in grasses are linked to environmental conditions and not associated with C<sub>4</sub> photosynthesis. *Global Change Biology*, 26(12), 7128-7143. <https://doi.org/10.1111/gcb.15343>
- Brulé, V., Rafsanjani, A., Pasini, D., & Western, T. L. (2016). Hierarchies of plant stiffness. *Plant Science*, 250, 79-96. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2016.06.002>
- Brunet, M., Guy, F., Pilbeam, D., Mackaye, H. T., Likius, A., Ahounda, D., Beauvilain, A., Blondel, C., Bocherens, H., Boisserie, J.-R., De Bonis, L., Coppens, Y., Dejax, J., Denys, C., Düringer, P., Eisenmann, V., Fanone, G., Fronty, P., Geraads, D., ... Zollikofer, C. (2002). A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa. *Nature*, 418(6894), Art. 6894. <https://doi.org/10.1038/nature00879>
- Bunn, J. M., Boyer, D. M., Lipman, Y., St. Clair, E. M., Jernvall, J., & Daubechies, I. (2011). Comparing Dirichlet normal surface energy of tooth crowns, a new technique of molar shape quantification for dietary inference, with previous methods in isolation and in combination. *American Journal of Physical Anthropology*, 145(2), 247-261. <https://doi.org/10.1002/ajpa.21489>
- Bunn, J. M., & Ungar, P. S. (2009). Dental topography and diets of four old world monkey species. *American Journal of Primatology*, 71(6), 466-477. <https://doi.org/10.1002/ajp.20676>
- Butler, P. M. (1952). The milk-molars of Perissodactyla, with remarks on molar occlusion. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 121(4), 777-817. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1952.tb00784.x>
- Butynski, T. M., & de Jong, Y. A. (2017). Common Warthog *Phacochoerus africanus* (Gmelin, 1788). In M. Melletti & E. Meijaard (Éds.), *Ecology, Conservation and Management of Wild Pigs and Peccaries* (1<sup>re</sup> éd., p. 85-100). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781316941232.011>

- Calandra, I. (2011). *Tribology of dental enamel facets of Ungulates and Primates (Mammalia): Tracing tooth-food interaction through 3D enamel microtexture analyses*. [PhD Thesis] Universität Hamburg.
- Calandra, I., & Merceron, G. (2016). Dental microwear texture analysis in mammalian ecology : DMTA in ecology. *Mammal Review*, *46*(3), 215-228. <https://doi.org/10.1111/mam.12063>
- Calandra, I., Schulz, E., Pinnow, M., Krohn, S., & Kaiser, T. M. (2012). Teasing apart the contributions of hard dietary items on 3D dental microtextures in primates. *Journal of Human Evolution*, *63*(1), 85-98. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2012.05.001>
- Calandra, I., Zub, K., Szafrńska, P. A., Zalewski, A., & Merceron, G. (2016). Silicon-based plant defences, tooth wear and voles. *The Journal of Experimental Biology*, *219*(4), 501-507. <https://doi.org/10.1242/jeb.134890>
- Cerling, T. E., Chritz, K. L., Jablonski, N. G., Leakey, M. G., & Manthi, F. K. (2013). Diet of *Theropithecus* from 4 to 1 Ma in Kenya. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *110*(26), 10507-10512. <https://doi.org/10.1073/pnas.1222571110>
- Cerling, T. E., Ehleringer, J. R., & Harris, J. M. (1998). Carbon dioxide starvation, the development of C<sub>4</sub> ecosystems, and mammalian evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *353*(1365), 159-171. <https://doi.org/10.1098/rstb.1998.0198>
- Cerling, T. E., & Harris, J. M. (1999). Carbon isotope fractionation between diet and bioapatite in ungulate mammals and implications for ecological and paleoecological studies. *Oecologia*, *120*(3), 347-363. <https://doi.org/10.1007/s004420050868>
- Cerling, T. E., Manthi, F. K., Mbua, E. N., Leakey, L. N., Leakey, M. G., Leakey, R. E., Brown, F. H., Grine, F. E., Hart, J. A., Kaleme, P., Roche, H., Uno, K. T., & Wood, B. A. (2013). Stable isotope-based diet reconstructions of Turkana Basin hominins. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *110*(26), 10501-10506. <https://doi.org/10.1073/pnas.1222568110>
- Cerling, T. E., Mbua, E., Kirera, F. M., Manthi, F. K., Grine, F. E., Leakey, M. G., Sponheimer, M., & Uno, K. T. (2011). Diet of *Paranthropus boisei* in the early Pleistocene of East Africa.

- Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(23), 9337-9341.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.1104627108>
- Chikaraishi, Y., Ogawa, N. O., Doi, H., & Ohkouchi, N. (2011).  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  ratios of amino acids as a tool for studying terrestrial food webs : A case study of terrestrial insects (bees, wasps, and hornets). *Ecological Research*, 26(4), 835-844. <https://doi.org/10.1007/s11284-011-0844-1>
- Chikaraishi, Y., Steffan, S. A., Ogawa, N. O., Ishikawa, N. F., Sasaki, Y., Tsuchiya, M., & Ohkouchi, N. (2014). High-resolution food webs based on nitrogen isotopic composition of amino acids. *Ecology and Evolution*, 4(12), 2423-2449. <https://doi.org/10.1002/ece3.1103>
- Christiansen, P. (2007). Evolutionary implications of bite mechanics and feeding ecology in bears. *Journal of Zoology*, 272(4), 423-443. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2006.00286.x>
- Clementz, M. T. (2012). New insight from old bones: Stable isotope analysis of fossil mammals. *Journal of Mammalogy*, 93(2), 368-380. <https://doi.org/10.1644/11-MAMM-S-179.1>
- Clementz, M. T., Holden, P., & Koch, P. L. (2003). Are calcium isotopes a reliable monitor of trophic level in marine settings? *International Journal of Osteoarchaeology*, 13(1-2), 29-36. <https://doi.org/10.1002/oa.657>
- Codron, D., Clauss, M., Codron, J., & Tütken, T. (2018). Within trophic level shifts in collagen–carbonate stable carbon isotope spacing are propagated by diet and digestive physiology in large mammal herbivores. *Ecology and Evolution*, 8(8), 3983-3995. <https://doi.org/10.1002/ece3.3786>
- Codron, D., Codron, J., Sponheimer, M., Bernasconi, S. M., & Clauss, M. (2011). When animals are not quite what they eat: Diet digestibility influences  $^{13}\text{C}$ -incorporation rates and apparent discrimination in a mixed-feeding herbivore. *Canadian Journal of Zoology*, 89(6), 453-465. <https://doi.org/10.1139/z11-010>
- Codron, D., Lee-Thorp, J. A., Sponheimer, M., de Ruiter, D., & Codron, J. (2008). What Insights Can Baboon Feeding Ecology Provide for Early Hominin Niche Differentiation? *International Journal of Primatology*, 29(3), 757-772. <https://doi.org/10.1007/s10764-008-9261-x>
- Conklin-Brittain, N., Knott, C., & Wrangham, R. W. (2001). The feeding ecology of apes. *The Apes: Challenges for the 21st Century*, 167-174.

- Constantino, P. J., Lee, J. J.-W., Chai, H., Zipfel, B., Ziscovici, C., Lawn, B. R., & Lucas, P. W. (2010). Tooth chipping can reveal the diet and bite forces of fossil hominins. *Biology Letters*, 6(6), 826-829. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2010.0304>
- Constantino, P. J., Lee, J. J.-W., Morris, D., Lucas, P. W., Hartstone-Rose, A., Lee, W.-K., Dominy, N. J., Cunningham, A., Wagner, M., & Lawn, B. R. (2011). Adaptation to hard-object feeding in sea otters and hominins. *Journal of Human Evolution*, 61(1), 89-96. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2011.02.009>
- Constantino, P. J., Lucas, P. W., Lee, J. J.-W., & Lawn, B. R. (2009). The influence of fallback foods on great ape tooth enamel. *American Journal of Physical Anthropology*, 140(4), 653-660. <https://doi.org/10.1002/ajpa.21096>
- Constantino, P. J., & Wright, B. W. (2009). The importance of fallback foods in primate ecology and evolution. *American Journal of Physical Anthropology*, 140(4), 599-602. <https://doi.org/10.1002/ajpa.20978>
- Craig, H. (1954). Carbon 13 in Plants and the Relationships between Carbon 13 and Carbon 14 Variations in Nature. *The Journal of Geology*, 62(2), 115-149. <https://www.jstor.org/stable/30056374>
- Crompton, A. W., & Hiiemae, K. (1969). How Mammalian Molar Teeth Work. *Discovery*, 5, 23-34.
- Crompton, A. W., & Hiiemae, K. (1970). Molar occlusion and mandibular movements during occlusion in the American opossum, *Didelphis marsupialis* L. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 49(1), 21-47. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1970.tb00728.x>
- Cucchi, T., Dai, L., Balasse, M., Zhao, C., Gao, J., Hu, Y., Yuan, J., & Vigne, J.-D. (2016). Social Complexification and Pig (*Sus scrofa*) Husbandry in Ancient China: A Combined Geometric Morphometric and Isotopic Approach. *PLOS ONE*, 11(7), e0158523. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0158523>
- Daegling, D. J., & Grine, F. E. (2017). Feeding Behavior and Diet in *Paranthropus boisei*: The Limits of Functional Inference from the Mandible. In A. Marom & E. Hovers (Éds.), *Human Paleontology and Prehistory* (p. 109-125). Springer International Publishing. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-46646-0\\_9](https://doi.org/10.1007/978-3-319-46646-0_9)



- Daegling, D. J., Hua, L.-C., & Ungar, P. S. (2016). The role of food stiffness in dental microwear feature formation. *Archives of Oral Biology*, 71, 16-23. <https://doi.org/10.1016/j.archoralbio.2016.06.018>
- Daegling, D. J., & McGraw, W. S. (2007). Functional morphology of the mangabey mandibular corpus: Relationship to dental specializations and feeding behavior. *American Journal of Physical Anthropology*, 134(1), 50-62. <https://doi.org/10.1002/ajpa.20621>
- Daegling, D. J., McGraw, W. S., Ungar, P. S., Pampush, J. D., Vick, A. E., & Bitty, E. A. (2011). Hard-Object Feeding in Sooty Mangabeys (*Cercocebus atys*) and Interpretation of Early Hominin Feeding Ecology. *PLoS ONE*, 6(8), e23095. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0023095>
- Damuth, J., & Janis, C. M. (2011). On the relationship between hypsodonty and feeding ecology in ungulate mammals, and its utility in palaeoecology. *Biological Reviews*, 86(3), 733-758. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00176.x>
- Davis, D. D. (1964). *The giant panda : A morphological study of evolutionary mechanisms*. Chicago Natural History Museum. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.5133>
- Davis, M., & Pineda Munoz, S. (2016). The temporal scale of diet and dietary proxies. *Ecology and Evolution*, 6(6), 1883-1897. <https://doi.org/10.1002/ece3.2054>
- de Heinzelin, J., Clark, J. D., White, T., Hart, W., Renne, P., WoldeGabriel, G., Beyene, Y., & Vrba, E. (1999). Environment and Behavior of 2.5-Million-Year-Old Bouri Hominids. *Science*, 284(5414), 625-629. <https://doi.org/10.1126/science.284.5414.625>
- Deino, A. L. (2011).  $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$  Dating of Laetoli, Tanzania. In T. Harrison (Éd.), *Paleontology and Geology of Laetoli: Human Evolution in Context* (p. 77-97). Springer Netherlands. [https://doi.org/10.1007/978-90-481-9956-3\\_4](https://doi.org/10.1007/978-90-481-9956-3_4)
- de Jong, Y. A., & Butynski, T. M. (2017). Desert Warthog *Phacochoerus aethiopicus* (Pallas, 1766). In M. Melletti & E. Meijaard (Éds.), *Ecology, Conservation and Management of Wild Pigs and Peccaries* (1<sup>re</sup> éd., p. 101-113). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781316941232.012>
- deMenocal, P. B. (1995). Plio-Pleistocene African Climate. *Science*, 270(5233), 53-59. <https://doi.org/10.1126/science.270.5233.53>

- deMenocal, P. B. (2004). African climate change and faunal evolution during the Pliocene–Pleistocene. *Earth and Planetary Science Letters*, 220(1-2), 3-24. [https://doi.org/10.1016/S0012-821X\(04\)00003-2](https://doi.org/10.1016/S0012-821X(04)00003-2)
- deMenocal, P. B. (2011). Climate and Human Evolution. *Science*, 331(6017), 540-542. <https://doi.org/10.1126/science.1190683>
- DeNiro, M. J., & Epstein, S. (1978). Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 42(5), 495-506. [https://doi.org/10.1016/0016-7037\(78\)90199-0](https://doi.org/10.1016/0016-7037(78)90199-0)
- d’Errico, F., & Backwell, L. (2009). Assessing the function of early hominin bone tools. *Journal of Archaeological Science*, 36(8), 1764-1773. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2009.04.005>
- DeSantis, L. R. G., & Haupt, R. J. (2014). Cougars’ key to survival through the Late Pleistocene extinction: Insights from dental microwear texture analysis. *Biology Letters*, 10(4), 20140203-20140203. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2014.0203>
- DeSantis, L. R. G., Schubert, B. W., Scott, J. R., & Ungar, P. S. (2012). Implications of Diet for the Extinction of Saber-Toothed Cats and American Lions. *PLOS ONE*, 7(12), e52453. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0052453>
- DeSantis, L. R. G., Scott, J. R., Schubert, B. W., Donohue, S. L., McCray, B. M., Stolk, C. A. V., Winburn, A. A., Greshko, M. A., & O’Hara, M. C. (2013). Direct Comparisons of 2D and 3D Dental Microwear Proxies in Extant Herbivorous and Carnivorous Mammals. *PLOS ONE*, 8(8), e71428. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0071428>
- d’Huart, J. P. (1978). *Ecologie de l’hylochère (Hylochoerus meinertzhageni Thomas) au Parc national des Virunga. Exploration du Parc National des Virunga, Deuxième Série, Fascicule 25.* Fondation pour Favoriser les Recherches scientifiques en Afrique.
- Dirks, P. H. G. M., Kibii, J. M., Kuhn, B. F., Steininger, C., Churchill, S. E., Kramers, J. D., Pickering, R., Farber, D. L., Mériaux, A.-S., Herries, A. I. R., King, G. C. P., & Berger, L. R. (2010). Geological Setting and Age of *Australopithecus sediba* from Southern Africa. *Science*, 328(5975), 205-208. <https://doi.org/10.1126/science.1184950>

- Domínguez-Rodrigo, M., & Pickering, T. R. (2017). The meat of the matter: An evolutionary perspective on human carnivory. *Azania: Archaeological Research in Africa*, 52(1), 4-32. <https://doi.org/10.1080/0067270X.2016.1252066>
- Domínguez-Rodrigo, M., Pickering, T. R., & Bunn, H. T. (2012). Experimental study of cut marks made with rocks unmodified by human flaking and its bearing on claims of ~3.4-million-year-old butchery evidence from Dikika, Ethiopia. *Journal of Archaeological Science*, 39(2), 205-214. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2011.03.010>
- Domínguez-Rodrigo, M., Rayne Pickering, T., Semaw, S., & Rogers, M. J. (2005). Cutmarked bones from Pliocene archaeological sites at Gona, Afar, Ethiopia: Implications for the function of the world's oldest stone tools. *Journal of Human Evolution*, 48(2), 109-121. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2004.09.004>
- Dominy, N. J., Vogel, E. R., Yeakel, J. D., Constantino, P., & Lucas, P. W. (2008). Mechanical Properties of Plant Underground Storage Organs and Implications for Dietary Models of Early Hominins. *Evolutionary Biology*, 35(3), 159-175. <https://doi.org/10.1007/s11692-008-9026-7>
- Donohue, S. L., DeSantis, L. R. G., Schubert, B. W., & Ungar, P. S. (2013). Was the Giant Short-Faced Bear a Hyper-Scavenger? A New Approach to the Dietary Study of Ursids Using Dental Microwear Textures. *PLoS ONE*, 8(10), e77531. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0077531>
- Du Brul, E. L. (1977). Early hominid feeding mechanisms. *American Journal of Physical Anthropology*, 47(2), 305-320. <https://doi.org/10.1002/ajpa.1330470211>
- Dunbar, R. I. M. (1977). 9 - Feeding Ecology of Gelada Baboons: A Preliminary Report. In T. H. Clutton-brock (Éd.), *Primate Ecology: Studies of Feeding and Ranging Behavior in Lemurs, Monkey and Apes* (p. 251-273). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-176850-8.50014-7>
- Elton, S. (2006). Forty years on and still going strong: The use of hominin-cercopithecoid comparisons in palaeoanthropology. *Journal of the Royal Anthropological Institute*, 12(1), 19-38. <https://doi.org/10.1111/j.1467-9655.2006.00279.x>
- Epstein, E. (1999). Silicon. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 50(1), 641-664. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.50.1.641>

- Ericksen, G. A. (2017). *Foraging strategies of wild gelada monkeys (Theropithecus gelada) in an Afroalpine grassland at Guassa, Ethiopia* [MSc thesis]. University of Oslo.
- Ericson, J. E., Sullivan, C. H., & Boaz, N. T. (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)
- Estebananz, F., Martínez, L. M., Galbany, J., Turbón, D., & Pérez-Pérez, A. (2009). Testing hypotheses of dietary reconstruction from buccal dental microwear in *Australopithecus afarensis*. *Journal of Human Evolution*, *57*(6), 739-750. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2009.07.007>
- Evans, A. R., & Jernvall, J. (2009). Patterns and Constraints in Carnivoran and Rodent Dental Complexity and Tooth Size. *Journal of Vertebrate Paleontology*, *29*(24A), 1.
- Evans, A. R., Wilson, G. P., Fortelius, M., & Jernvall, J. (2007). High-level similarity of dentitions in carnivorans and rodents. *Nature*, *445*(7123), Art. 7123. <https://doi.org/10.1038/nature05433>
- Faith, J. T., Du, A., Behrensmeier, A. K., Davies, B., Patterson, D. B., Rowan, J., & Wood, B. (2021). Rethinking the ecological drivers of hominin evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, *36*(9), 797-807. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2021.04.011>
- Fashing, P. J., Nguyen, N., Venkataraman, V. V., & Kerby, J. T. (2014). Gelada feeding ecology in an intact ecosystem at Guassa, Ethiopia: Variability over time and implications for theropithec and hominin dietary evolution. *American Journal of Physical Anthropology*, *155*(1), 1-16. <https://doi.org/10.1002/ajpa.22559>
- Feakins, S. J., deMenocal, P. B., & Eglinton, T. I. (2005). Biomarker records of late Neogene changes in northeast African vegetation. *Geology*, *33*(12), 977-980. <https://doi.org/10.1130/G21814.1>
- Feibel, C. S., Brown, F. H., & McDougall, I. (1989). Stratigraphic context of fossil hominids from the Omo group deposits: Northern Turkana Basin, Kenya and Ethiopia. *American Journal of Physical Anthropology*, *78*(4), 595-622. <https://doi.org/10.1002/ajpa.1330780412>
- Fiorenza, L., Nguyen, H. N., & Benazzi, S. (2015). Stress Distribution and Molar Macrowear in *Pongo pygmaeus*. *Human Evolution*, *3-4-2015*, 215-226. <https://doi.org/10.14673/HE2015341009>

- Fleagle, J. G., & McGraw, W. S. (2002). Skeletal and dental morphology of African papionins : Unmasking a cryptic clade. *Journal of Human Evolution*, 42(3), 267-292. <https://doi.org/10.1006/jhev.2001.0526>
- Foley, R. A., & Lee, P. C. (1991). Ecology and energetics of encephalization in hominid evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 334(1270), 223-232. <https://doi.org/10.1098/rstb.1991.0111>
- Fortelius, M. (1985). Ungulate cheek teeth: Developmental, functional, and evolutionary interrelations. *Acta Zoologica Fennica*, 180, 1-76.
- Fortelius, M., & Solounias, N. (2000). Functional Characterization of Ungulate Molars Using the Abrasion-Attrition Wear Gradient: A New Method for Reconstructing Paleodiets. *American Museum Novitates*, 3301, 1-36. [https://doi.org/10.1206/0003-0082\(2000\)301<0001:FCOUMU>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1206/0003-0082(2000)301<0001:FCOUMU>2.0.CO;2)
- Francisco, A., Blondel, C., Brunetière, N., Ramdarshan, A., & Merceron, G. (2018). Enamel surface topography analysis for diet discrimination. A methodology to enhance and select discriminative parameters. *Surface Topography: Metrology and Properties*, 6(1), 015002. <https://doi.org/10.1088/2051-672X/aa9dd3>
- Francisco, A., Brunetière, N., & Merceron, G. (2018). Gathering and Analyzing Surface Parameters for Diet Identification Purposes. *Technologies*, 6(3), 75. <https://doi.org/10.3390/technologies6030075>
- Frémondeau, D., Cucchi, T., Casabianca, F., Ughetto-Monfrin, J., Horard-Herbin, M.-P., & Balasse, M. (2012). Seasonality of birth and diet of pigs from stable isotope analyses of tooth enamel ( $\delta^{18}\text{O}$ ,  $\delta^{13}\text{C}$ ): A modern reference data set from Corsica, France. *Journal of Archaeological Science*, 39(7), 2023-2035. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2012.04.004>
- Gailer, J. P., Calandra, I., Schulz-Kornas, E., & Kaiser, T. M. (2016). Morphology is not Destiny: Discrepancy between Form, Function and Dietary Adaptation in Bovid Cheek Teeth. *Journal of Mammalian Evolution*, 23(4), 369-383. <https://doi.org/10.1007/s10914-016-9325-1>

- Galbany, J., Estebanz, F., Martínez, L. M., & Pérez-Pérez, A. (2009). Buccal dental microwear variability in extant African Hominoidea: Taxonomy versus ecology. *Primates*, *50*(3), 221-230. <https://doi.org/10.1007/s10329-009-0139-0>
- Galbany, J., & Pérez-Pérez, A. (2004). Buccal enamel microwear variability in Cercopithecoidea Primates as a reflection of dietary habits in forested and open savanna environments. *Anthropologie*, *42*(1), 13-19.
- Galedar, M. N., Jafari, A., Mohtasebi, S. S., Tabatabaeefar, A., Sharifi, A., O'Dogherty, M. J., Rafiee, S., & Richard, G. (2008). Effects of moisture content and level in the crop on the engineering properties of alfalfa stems. *Biosystems Engineering*, *101*(2), 199-208. <https://doi.org/10.1016/j.biosystemseng.2008.07.006>
- Galedar, M. N., Tabatabaeefar, A., Jafari, A., Sharifi, A., & Rafiee, S. (2008). Bending and Shearing Characteristics of Alfalfa Stems. *Agricultural Engineering International: CIGR Journal*. <https://cigrjournal.org/index.php/Ejournal/article/view/1219>
- Gallego-Valle, A., Colominas, L., Burguet-Coca, A., Aguilera, M., Palet, J.-M., & Tornero, C. (2020). What is on the menu today? Creating a microwear reference collection through a controlled-food trial to study feeding management systems of ancient agropastoral societies. *Quaternary International*, *557*, 3-11. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2020.02.020>
- Gaur, R., & Kumar, P. (2012). Effect of undernutrition on deciduous tooth emergence among Rajput children of Shimla District of Himachal Pradesh, India. *American Journal of Physical Anthropology*, *148*(1), 54-61. <https://doi.org/10.1002/ajpa.22041>
- Georgiev, A. V., Thompson, M. E., Lokasola, A. L., & Wrangham, R. W. (2011). Seed predation by bonobos (*Pan paniscus*) at Kokolopori, Democratic Republic of the Congo. *Primates*, *52*(4), 309. <https://doi.org/10.1007/s10329-011-0256-4>
- Gibbon, R. J., Pickering, T. R., Sutton, M. B., Heaton, J. L., Kuman, K., Clarke, R. J., Brain, C. K., & Granger, D. E. (2014). Cosmogenic nuclide burial dating of hominin-bearing Pleistocene cave deposits at Swartkrans, South Africa. *Quaternary Geochronology*, *24*, 10-15. <https://doi.org/10.1016/j.quageo.2014.07.004>

- Gingerich, P. D. (1974). Dental function in the Paleocene primate *Plesiadapis*. *Prosimian biology*, 531-541.
- Godfrey, L. R., Winchester, J. M., King, S. J., Boyer, D. M., & Jernvall, J. (2012). Dental topography indicates ecological contraction of lemur communities. *American Journal of Physical Anthropology*, 148(2), 215-227. <https://doi.org/10.1002/ajpa.21615>
- Goillot, C., Blondel, C., & Peigné, S. (2009). Relationships between dental microwear and diet in Carnivora (Mammalia)—Implications for the reconstruction of the diet of extinct taxa. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 271(1-2), 13-23. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2008.09.004>
- Gomez, S., & Boyde, A. (1994). Correlated alkaline phosphatase histochemistry and quantitative backscattered electron imaging in the study of rat incisor ameloblasts and enamel mineralization. *Microscopy Research and Technique*, 29(1), 29-36. <https://doi.org/10.1002/jemt.1070290105>
- Gonzalez, L. M., Moeser, A. J., & Blikslager, A. T. (2015). Porcine models of digestive disease: The future of large animal translational research. *Translational research : the journal of laboratory and clinical medicine*, 166(1), 12-27. <https://doi.org/10.1016/j.trsl.2015.01.004>
- Green, D. R., Smith, T. M., Green, G. M., Bidlack, F. B., Tafforeau, P., & Colman, A. S. (2018). Quantitative reconstruction of seasonality from stable isotopes in teeth. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 235, 483-504. <https://doi.org/10.1016/j.gca.2018.06.013>
- Grine, F. E. (1986). Dental evidence for dietary differences in *Australopithecus* and *Paranthropus*: A quantitative analysis of permanent molar microwear. *Journal of Human Evolution*, 15(8), 783-822. [https://doi.org/10.1016/S0047-2484\(86\)80010-0](https://doi.org/10.1016/S0047-2484(86)80010-0)
- Grine, F. E., & Daegling, D. J. (2017). Functional morphology, biomechanics and the retrodiction of early hominin diets. *Comptes Rendus Palevol*, 16(5-6), 613-631. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2017.01.005>
- Grine, F. E., & Martin, L. B. (1988). Enamel thickness and development in *Australopithecus* and *Paranthropus*. In F. E. Grine (Éd.), *Evolutionary History of the "Robust" Australopithecines* (Aldine de Gruyter, p. 3-42).

- Grine, F. E., Sponheimer, M., Ungar, P. S., Lee-Thorp, J., & Teaford, M. F. (2012). Dental microwear and stable isotopes inform the paleoecology of extinct hominins. *American Journal of Physical Anthropology*, *148*(2), 285-317. <https://doi.org/10.1002/ajpa.22086>
- Grine, F. E., Ungar, P. S., Teaford, M. F., & El-Zaatari, S. (2006). Molar microwear in *Praeanthropus afarensis*: Evidence for dietary stasis through time and under diverse paleoecological conditions. *Journal of Human Evolution*, *51*(3), 297-319. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2006.04.004>
- Gügel, I. L., Grupe, G., & Kunzelmann, K.-H. (2001). Simulation of dental microwear: Characteristic traces by opal phytoliths give clues to ancient human dietary behavior. *American Journal of Physical Anthropology*, *114*(2), 124-138. [https://doi.org/10.1002/1096-8644\(200102\)114:2<124::AID-AJPA1012>3.0.CO;2-S](https://doi.org/10.1002/1096-8644(200102)114:2<124::AID-AJPA1012>3.0.CO;2-S)
- Guy, F., Gouvard, F., Boistel, R., Euriat, A., & Lazzari, V. (2013). Prospective in (Primate) Dental Analysis through Tooth 3D Topographical Quantification. *PLOS ONE*, *8*(6), e66142. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0066142>
- Guy, F., Mackaye, H.-T., Likius, A., Vignaud, P., Schmittbuhl, M., & Brunet, M. (2008). Symphyseal shape variation in extant and fossil hominoids, and the symphysis of *Australopithecus bahrelghazali*. *Journal of Human Evolution*, *55*(1), 37-47. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2007.12.003>
- Han, H., Wei, W., Nie, Y., Zhou, W., Hu, Y., Wu, Q., & Wei, F. (2016). Distinctive diet-tissue isotopic discrimination factors derived from the exclusive bamboo-eating giant panda. *Integrative Zoology*, *11*(6), 447-456. <https://doi.org/10.1111/1749-4877.12208>
- Hanon, R., d'Errico, F., Backwell, L., Prat, S., Péan, S., & Patou-Mathis, M. (2021). New evidence of bone tool use by Early Pleistocene hominins from Cooper's D, Bloubaan Valley, South Africa. *Journal of Archaeological Science: Reports*, *39*, 103129. <https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2021.103129>
- Harmand, S., Lewis, J. E., Feibel, C. S., Lepre, C. J., Prat, S., Lenoble, A., Boës, X., Quinn, R. L., Brenet, M., Arroyo, A., Taylor, N., Clément, S., Daver, G., Brugal, J.-P., Leakey, L., Mortlock, R. A., Wright, J. D., Lokorodi, S., Kirwa, C., ... Roche, H. (2015). 3.3-million-year-old stone



- tools from Lomekwi 3, West Turkana, Kenya. *Nature*, 521(7552), Art. 7552.  
<https://doi.org/10.1038/nature14464>
- Harris, J. M., & Cerling, T. E. (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., & White, T. D. (1979). Evolution of the Plio-Pleistocene African Suidae. *Transactions of the American Philosophical Society*, 69(2), 1. <https://doi.org/10.2307/1006288>
- Harrison, M. E., & Marshall, A. J. (2011). Strategies for the Use of Fallback Foods in Apes. *International Journal of Primatology*, 32(3), 531-565. <https://doi.org/10.1007/s10764-010-9487-2>
- Harrison, T. (2011). Hominins from the Upper Laetolil and Upper Ndolanya Beds, Laetoli. In T. Harrison (Éd.), *Paleontology and Geology of Laetoli : Human Evolution in Context: Volume 2: Fossil Hominins and the Associated Fauna* (p. 141-188). Springer Netherlands. [https://doi.org/10.1007/978-90-481-9962-4\\_7](https://doi.org/10.1007/978-90-481-9962-4_7)
- Hars, J., Albina, E., Artois, M., Boireau, P., Crucière, C., Garin, B., Gauthier, D., Hathier, C., Lamarque, F., & Mesplède, A. (2000). Epidémiologie des maladies du sanglier transmissibles aux animaux domestiques et à l'Homme. *Épidémiologie et santé animale*, 37, 31-43.
- Harty, T., Berthaume, M. A., Bortolini, E., Evans, A. R., Galbany, J., Guy, F., Kullmer, O., Lazzari, V., Romero, A., & Fiorenza, L. (2022). Dental macrowear reveals ecological diversity of *Gorilla* spp. *Scientific Reports*, 12(1), Art. 1. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-12488-8>
- Hassler, A., Martin, J. E., Merceron, G., Garel, M., & Balter, V. (2021). Calcium isotopic variability of cervid bioapatite and implications for mammalian physiology and diet. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 573, 110418. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2021.110418>
- Hemmatian, R., Najafi, G., Hosseinzadeh, B., Hashjin, T. T., & Khoshtaghaza, M. H. (2012). Experimental and Theoretical Investigation of the Effects of Moisture Content and Internodes Position on Shearing Characteristics of Sugar Cane Stems. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 14, 963-974.

- Henry, A. G., Ungar, P. S., Passey, B. H., Sponheimer, M., Rossouw, L., Bamford, M., Sandberg, P., de Ruiter, D. J., & Berger, L. (2012). The diet of *Australopithecus sediba*. *Nature*, *487*(7405), 90-93. <https://doi.org/10.1038/nature11185>
- Hernandez-Aguilar, R. A., Moore, J., & Pickering, T. R. (2007). Savanna chimpanzees use tools to harvest the underground storage organs of plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *104*(49), 19210-19213. <https://doi.org/10.1073/pnas.0707929104>
- Hernando, R., Gamarra, B., McCall, A., Cheronet, O., Fernandes, D., Sirak, K., Schmidt, R., Lozano, M., Szeniczey, T., Hajdu, T., Bárány, A., Kalli, A., Tutkovics, E. K., Köhler, K., Kiss, K., Koós, J., Csengeri, P., Király, Á., Horváth, A., ... Pinhasi, R. (2021). Integrating buccal and occlusal dental microwear with isotope analyses for a complete paleodietary reconstruction of Holocene populations from Hungary. *Scientific Reports*, *11*(1), Art. 1. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-86369-x>
- Hernando, R., Willman, J. C., Souron, A., Cebrià, A., Oms, F. X., Morales, J. I., & Lozano, M. (2022). What about the buccal surfaces? Dental microwear texture analysis of buccal and occlusal surfaces refines paleodietary reconstructions. *American Journal of Biological Anthropology*, 1-13. <https://doi.org/10.1002/ajpa.24509>
- Herring, S. W. (1976). The dynamics of mastication in pigs. *Archives of Oral Biology*, *21*(8), 473-480. [https://doi.org/10.1016/0003-9969\(76\)90105-9](https://doi.org/10.1016/0003-9969(76)90105-9)
- Herring, S. W. (1977). Mastication and Maturity: A Longitudinal Study in Pigs. *Journal of Dental Research*, *56*(11), 1377-1382. <https://doi.org/10.1177/00220345770560111701>
- Hiiemae, K. M. (2000). CHAPTER 13—Feeding in Mammals. In K. Schwenk (Éd.), *Feeding* (p. 411-448). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-012632590-4/50014-9>
- Hillson, S. (1996). *Dental Anthropology* (1<sup>re</sup> éd.). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9781139170697>
- Hlusko, L. J., Schmitt, C. A., Monson, T. A., Brasil, M. F., & Mahaney, M. C. (2016). The integration of quantitative genetics, paleontology, and neontology reveals genetic underpinnings of primate dental evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *113*(33), 9262-9267. <https://doi.org/10.1073/pnas.1605901113>

- Hockings, K. J., Anderson, J. R., & Matsuzawa, T. (2010). Flexible feeding on cultivated underground storage organs by rainforest-dwelling chimpanzees at Bossou, West Africa. *Journal of Human Evolution*, 58(3), 227-233. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2009.11.004>
- Hodson, M. J., White, P. J., Mead, A., & Broadley, M. R. (2005). Phylogenetic Variation in the Silicon Composition of Plants. *Annals of Botany*, 96(6), 1027-1046. <https://doi.org/10.1093/aob/mci255>
- Hongo, S., Nakashima, Y., Akomo-Okoue, E. F., & Mindonga-Nguelet, F. L. (2018). Seasonal Change in Diet and Habitat Use in Wild Mandrills (*Mandrillus sphinx*). *International Journal of Primatology*, 39(1), 27-48. <https://doi.org/10.1007/s10764-017-0007-5>
- Hoppe, K. A., Stover, S. M., Pascoe, J. R., & Amundson, R. (2004). Tooth enamel biomineralization in extant horses: Implications for isotopic microsampling. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 206(3), 355-365. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2004.01.012>
- Howland, M. R., Corr, L. T., Young, S. M. M., Jones, V., Jim, S., Van Der Merwe, N. J., Mitchell, A. D., & Evershed, R. P. (2003). Expression of the dietary isotope signal in the compound-specific?  $^{13}\text{C}$  values of pig bone lipids and amino acids. *International Journal of Osteoarchaeology*, 13(1-2), 54-65. <https://doi.org/10.1002/oa.658>
- Hua, L.-C., Brandt, E. T., Meullenet, J.-F., Zhou, Z.-R., & Ungar, P. S. (2015). Technical note: An in vitro study of dental microwear formation using the BITE Master II chewing machine. *American Journal of Physical Anthropology*, 158(4), 769-775. <https://doi.org/10.1002/ajpa.22823>
- Hua, L.-C., Chen, J., & Ungar, P. S. (2020). Diet reduces the effect of exogenous grit on tooth microwear. *Biosurface and Biotribology*, 6(2), 48-52. <https://doi.org/10.1049/bsbt.2019.0041>
- Hummel, J., Findeisen, E., Südekum, K.-H., Ruf, I., Kaiser, T. M., Bucher, M., Clauss, M., & Codron, D. (2011). Another one bites the dust: Faecal silica levels in large herbivores correlate with high-crowned teeth. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1712), 1742-1747. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.1939>
- Hummel, J., Südekum, K.-H., Streich, W. J., & Clauss, M. (2006). Forage fermentation patterns and their implications for herbivore ingesta retention times. *Functional Ecology*, 20(6), 989-1002. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2006.01206.x>

- Hunter, J. P., & Fortelius, M. (1994). Comparative dental occlusal morphology, facet development, and microwear in two sympatric species of *Listriodon* (Mammalia: Suidae) from the middle Miocene of western Anatolia (Turkey). *Journal of Vertebrate Paleontology*, *14*(1), 105-126. <https://doi.org/10.1080/02724634.1994.10011541>
- Ibáñez, J. J., Jiménez-Manchón, S., Blaise, É., Nieto-Espinet, A., & Valenzuela-Lamas, S. (2020). Discriminating management strategies in modern and archaeological domestic caprines using low-magnification and confocal dental microwear analyses. *Quaternary International*, *557*, 23-38. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2020.03.006>
- Jablonski, N., Leakey, M., & Anton, M. (2008). Systematic paleontology of the cercopithecines. *The Fossil Monkeys*, *6*, 103-300.
- Janis, C. M. (1979). Mastication in the hyrax and its relevance to ungulate dental evolution. *Paleobiology*, *5*(1), 50-59. <https://doi.org/10.1017/S0094837300006291>
- Janis, C. M. (2008). An Evolutionary History of Browsing and Grazing Ungulates. In I. J. Gordon & H. H. T. Prins (Éds.), *The Ecology of Browsing and Grazing* (Vol. 195, p. 21-45). Springer Berlin Heidelberg. [https://doi.org/10.1007/978-3-540-72422-3\\_2](https://doi.org/10.1007/978-3-540-72422-3_2)
- Janis, & Fortelius, M. (1988). On the means whereby mammals achieve increased functional durability of their dentitions, with special reference to limiting factors. *Biological Reviews*, *63*(2), 197-230. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1988.tb00630.x>
- Jaouen, K., Beasley, M., Schoeninger, M., Hublin, J.-J., & Richards, M. P. (2016). Zinc isotope ratios of bones and teeth as new dietary indicators: Results from a modern food web (Koobi Fora, Kenya). *Scientific Reports*, *6*(1), 1-8. <https://doi.org/10.1038/srep26281>
- Jaouen, K., Pons, M.-L., & Balter, V. (2013). Iron, copper and zinc isotopic fractionation up mammal trophic chains. *Earth and Planetary Science Letters*, *374*, 164-172. <https://doi.org/10.1016/j.epsl.2013.05.037>
- Jaouen, K., Szpak, P., & Richards, M. P. (2016). Zinc Isotope Ratios as Indicators of Diet and Trophic Level in Arctic Marine Mammals. *PLOS ONE*, *11*(3), e0152299. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0152299>

- Jarvey, J. C., Low, B. S., Pappano, D. J., Bergman, T. J., & Beehner, J. C. (2018). Graminivory and Fallback Foods: Annual Diet Profile of Geladas (*Theropithecus gelada*) Living in the Simien Mountains National Park, Ethiopia. *International Journal of Primatology*, 39(1), 105-126. <https://doi.org/10.1007/s10764-018-0018-x>
- Jernvall, J. (2000). Linking development with generation of novelty in mammalian teeth. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97(6), 2641-2645. <https://doi.org/10.1073/pnas.050586297>
- Jernvall, J., & Jung, H.-S. (2000). Genotype, phenotype, and developmental biology of molar tooth characters. *American Journal of Physical Anthropology*, 113(S31), 171-190. [https://doi.org/10.1002/1096-8644\(2000\)43:31+<171::AID-AJPA6>3.0.CO;2-3](https://doi.org/10.1002/1096-8644(2000)43:31+<171::AID-AJPA6>3.0.CO;2-3)
- Jernvall, J., & Thesleff, I. (2000). Reiterative signaling and patterning during mammalian tooth morphogenesis. *Mechanisms of Development*, 92(1), 19-29. [https://doi.org/10.1016/S0925-4773\(99\)00322-6](https://doi.org/10.1016/S0925-4773(99)00322-6)
- Jim, S., Ambrose, S. H., & Evershed, R. P. (2004). Stable carbon isotopic evidence for differences in the dietary origin of bone cholesterol, collagen and apatite: Implications for their use in palaeodietary reconstruction. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 68(1), 61-72. [https://doi.org/10.1016/S0016-7037\(03\)00216-3](https://doi.org/10.1016/S0016-7037(03)00216-3)
- Jiménez-Manchón, S., Blaise, É., & Gardeisen, A. (2020). Exploring low-magnification dental microwear of domestic ungulates: Qualitative observations to infer palaeodiets. *Quaternary International*, 557, 12-22. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2020.02.021>
- Jolly, C. J. (1970). The Seed-Eaters : A New Model of Hominid Differentiation Based on a Baboon Analogy. *Man*, 5(1), 5. <https://doi.org/10.2307/2798801>
- Jolly, C. J. (2001). A proper study for mankind: Analogies from the Papionin monkeys and their implications for human evolution. *American Journal of Physical Anthropology*, 116(S33), 177-204. <https://doi.org/10.1002/ajpa.10021>
- Jones, D. B., & DeSantis, L. (2016). Dietary ecology of the extinct cave bear (*Ursus spelaeus*): Evidence of omnivory as inferred from dental microwear textures. *Acta Palaeontologica Polonica*, 61. <https://doi.org/10.4202/app.00253.2016>

- Kaiser, T. M., & Fortelius, M. (2003). Differential mesowear in occluding upper and lower molars: Opening mesowear analysis for lower molars and premolars in hypsodont horses. *Journal of Morphology*, 258(1), 67-83. <https://doi.org/10.1002/jmor.10125>
- Karme, A., Rannikko, J., Kallonen, A., Clauss, M., & Fortelius, M. (2016). Mechanical modelling of tooth wear. *Journal of The Royal Society Interface*, 13(120), 20160399. <https://doi.org/10.1098/rsif.2016.0399>
- Katz, O., Lev-Yadun, S., & Bar, P. (2018). Plant Silicon and Phytolith Contents as Affected by Water Availability and Herbivory: Integrating Laboratory Experimentation and Natural Habitat Studies. *Silicon*, 10(5), 2387-2389. <https://doi.org/10.1007/s12633-015-9310-y>
- Kay, R. F. (1977). The evolution of molar occlusion in the Cercopithecidae and early catarrhines. *American Journal of Physical Anthropology*, 46(2), 327-352. <https://doi.org/10.1002/ajpa.1330460213>
- Kay, R. F. (1981). The nut-crackers – a new theory of the adaptations of the Ramapithecinae. *American Journal of Physical Anthropology*, 55(2), 141-151. <https://doi.org/10.1002/ajpa.1330550202>
- Kay, R. F. (1985). Dental Evidence for the Diet of *Australopithecus*. *Annual Review of Anthropology*, 14, 315-341. <https://www.jstor.org/stable/2155599>
- Kay, R. F., & Hiiemae, K. M. (1974). Jaw movement and tooth use in recent and fossil primates. *American Journal of Physical Anthropology*, 40(2), 227-256. <https://doi.org/10.1002/ajpa.1330400210>
- Kellner, C. M., & Schoeninger, M. J. (2007). A simple carbon isotope model for reconstructing prehistoric human diet. *American Journal of Physical Anthropology*, 133(4), 1112-1127. <https://doi.org/10.1002/ajpa.20618>
- Kierdorf, H., Breuer, F., Witzel, C., & Kierdorf, U. (2019). Pig enamel revisited – Incremental markings in enamel of wild boars and domestic pigs. *Journal of Structural Biology*, 205(1), 48-59. <https://doi.org/10.1016/j.jsb.2018.11.009>
- Kierdorf, H., Kierdorf, U., & Boyde, A. (1997). A quantitative backscattered electron imaging study of hypomineralization and hypoplasia in fluorosed dental enamel of deer. *Annals of Anatomy - Anatomischer Anzeiger*, 179(5), 405-412. [https://doi.org/10.1016/S0940-9602\(97\)80032-5](https://doi.org/10.1016/S0940-9602(97)80032-5)

- King, R. A. (2014). *USING AILUROPODA MELANOLEUCA AS A MODEL SPECIES FOR STUDYING THE ECOMORPHOLOGY OF PARANTHROPUS* [MSc Thesis]. Marshall University.
- King, T., Andrews, P., & Boz, B. (1999). Effect of taphonomic processes on dental microwear. *American Journal of Physical Anthropology*, *108*(3), 359-373. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1096-8644\(199903\)108:3<359::AID-AJPA10>3.0.CO;2-9](https://doi.org/10.1002/(SICI)1096-8644(199903)108:3<359::AID-AJPA10>3.0.CO;2-9)
- Kinzey, W. G. (1992). Dietary and dental adaptations in the Pitheciinae. *American Journal of Physical Anthropology*, *88*(4), 499-514. <https://doi.org/10.1002/ajpa.1330880406>
- Klotz, M., Schaller, J., Kurze, S., & Engelbrecht, B. M. J. (2021). Variation of foliar silicon concentrations in temperate forbs: Effects of soil silicon, phylogeny and habitat. *Oecologia*, *196*(4), 977-987. <https://doi.org/10.1007/s00442-021-04978-9>
- Koch, P. L. (2007). Isotopic study of the biology of modern and fossil vertebrates. In R. Michener & K. Lajtha (Éds.), *Stable isotopes in ecology and environmental science* (2<sup>e</sup> éd., p. 99-154). Blackwell Publishing.
- Kohn, M. J. (2010). Carbon isotope compositions of terrestrial C<sub>3</sub> plants as indicators of (paleo)ecology and (paleo)climate. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *107*(46), 19691-19695. <https://doi.org/10.1073/pnas.1004933107>
- Kohn, M. J., & Cerling, T. E. (2002). Stable Isotope Compositions of Biological Apatite. *Reviews in Mineralogy and Geochemistry*, *48*(1), 455-488.
- Kolakowski, D., & Bailit, H. L. (1981). A differential environmental effect on human anterior tooth size. *American Journal of Physical Anthropology*, *54*(3), 377-381. <https://doi.org/10.1002/ajpa.1330540311>
- Krueger, K. L., Chwa, E., Peterson, A. S., Willman, J. C., Fok, A., van Heel, B., Heo, Y., Weston, M., & DeLong, R. (2021). Technical note: Artificial Resynthesis Technology for the experimental formation of dental microwear textures. *American Journal of Physical Anthropology*, *176*(4), 703-712. <https://doi.org/10.1002/ajpa.24395>

- Krueger, K. L., Scott, J. R., Kay, R. F., & Ungar, P. S. (2008). Technical note: Dental microwear textures of “Phase I” and “Phase II” facets. *American Journal of Physical Anthropology*, *137*(4), 485-490. <https://doi.org/10.1002/ajpa.20928>
- Kullmer, O., Benazzi, S., Fiorenza, L., Schulz, D., Bacso, S., & Winzen, O. (2009). Technical note: Occlusal fingerprint analysis: Quantification of tooth wear pattern. *American Journal of Physical Anthropology*, *139*(4), 600-605. <https://doi.org/10.1002/ajpa.21086>
- Laden, G., & Wrangham, R. (2005). The rise of the hominids as an adaptive shift in fallback foods: Plant underground storage organs (USOs) and australopith origins. *Journal of Human Evolution*, *49*(4), 482-498. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2005.05.007>
- Lalueza, C., Pérez-Perez, A., & Turbón, D. (1996). Dietary inferences through buccal microwear analysis of Middle and Upper Pleistocene human fossils. *American Journal of Physical Anthropology*, *100*(3), 367-387. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1096-8644\(199607\)100:3<367::AID-AJPA5>3.0.CO;2-R](https://doi.org/10.1002/(SICI)1096-8644(199607)100:3<367::AID-AJPA5>3.0.CO;2-R)
- Lambert, J. E. (2007). Seasonality, fallback strategies, and natural selection. In P. S. Ungar (Éd.), *Evolution of the human diet: The known, the unknown, and the unknowable* (p. 324-343). Oxford University Press. [https://www.academia.edu/463295/Seasonality\\_fallback\\_strategies\\_and\\_natural\\_selection](https://www.academia.edu/463295/Seasonality_fallback_strategies_and_natural_selection)
- Lambert, J. E., Chapman, C. A., Wrangham, R. W., & Conklin-Brittain, N. L. (2004). Hardness of cercopithecine foods: Implications for the critical function of enamel thickness in exploiting fallback foods. *American Journal of Physical Anthropology*, *125*(4), 363-368. <https://doi.org/10.1002/ajpa.10403>
- Lambert, J. E., & Rothman, J. M. (2015). Fallback Foods, Optimal Diets, and Nutritional Targets: Primate Responses to Varying Food Availability and Quality. *Annual Review of Anthropology*, *44*(1), 493-512. <https://doi.org/10.1146/annurev-anthro-102313-025928>
- Larsen, T., Fernandes, R., Wang, Y. V., & Roberts, P. (2022). Reconstructing Hominin Diets with Stable Isotope Analysis of Amino Acids: New Perspectives and Future Directions. *BioScience*, *72*(7), 618-637. <https://doi.org/10.1093/biosci/biac028>



- Lawn, B. R., & Lee, J. J.-W. (2009). Analysis of fracture and deformation modes in teeth subjected to occlusal loading. *Acta Biomaterialia*, 5(6), 2213-2221. <https://doi.org/10.1016/j.actbio.2009.02.001>
- Lazagabaster, I. A. (2019). Dental microwear texture analysis of Pliocene Suidae from Hadar and Kanapoi in the context of early hominin dietary breadth expansion. *Journal of Human Evolution*, 132, 80-100. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2019.04.010>
- Lazagabaster, I. A., Cerling, T. E., & Faith, J. T. (2021). A Late Pleistocene third molar of *Hylochoerus* (Suidae, Mammalia) from Rusinga Island, Kenya: Paleoenvironmental implications and a note on the hypsodonty of African forest hogs. *Historical Biology*, 33(12), 3673-3685. <https://doi.org/10.1080/08912963.2021.1887861>
- Leakey, M. G., Feibel, C. S., McDougall, I., & Walker, A. (1995). New four-million-year-old hominid species from Kanapoi and Allia Bay, Kenya. *Nature*, 376(6541), Art. 6541. <https://doi.org/10.1038/376565a0>
- Lebatard, A.-E., Bourlès, D. L., Braucher, R., Arnold, M., Durringer, P., Jolivet, M., Moussa, A., Deschamps, P., Roquin, C., Carcaillet, J., Schuster, M., Lihoreau, F., Likius, A., Mackaye, H. T., Vignaud, P., & Brunet, M. (2010). Application of the authigenic  $^{10}\text{Be}/^{9}\text{Be}$  dating method to continental sediments: Reconstruction of the Mio-Pleistocene sedimentary sequence in the early hominid fossiliferous areas of the northern Chad Basin. *Earth and Planetary Science Letters*, 297(1), 57-70. <https://doi.org/10.1016/j.epsl.2010.06.003>
- Ledogar, J. A., Winchester, J. M., St. Clair, E. M., & Boyer, D. M. (2013). Diet and dental topography in pitheciine seed predators. *American Journal of Physical Anthropology*, 150(1), 107-121. <https://doi.org/10.1002/ajpa.22181>
- Lee-Thorp, J. A. (2011). The demise of “Nutcracker Man”. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(23), 9319-9320. <https://doi.org/10.1073/pnas.1105808108>
- Lee-Thorp, J. A., Likius, A., Mackaye, H. T., Vignaud, P., Sponheimer, M., & Brunet, M. (2012). Isotopic evidence for an early shift to  $\text{C}_4$  resources by Pliocene hominins in Chad. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(50). <https://doi.org/10.1073/pnas.1204209109>

- Lee-Thorp, J. A., Sealy, J. C., & van der Merwe, N. J. (1989). Stable carbon isotope ratio differences between bone collagen and bone apatite, and their relationship to diet. *Journal of Archaeological Science*, 16(6). [https://doi.org/10.1016/0305-4403\(89\)90024-1](https://doi.org/10.1016/0305-4403(89)90024-1)
- Lee-Thorp, J. A., Sponheimer, M., Passey, B. H., de Ruiter, D. J., & Cerling, T. E. (2010). Stable isotopes in fossil hominin tooth enamel suggest a fundamental dietary shift in the Pliocene. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1556), 3389-3396. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0059>
- Lee-Thorp, J. A., Thackeray, J. F., & van der Merwe, N. (2000). The hunters and the hunted revisited. *Journal of Human Evolution*, 39(6), 565-576. <https://doi.org/10.1006/jhev.2000.0436>
- Lee-Thorp, J. A., van der Merwe, N. J., & Brain, C. K. (1994). Diet of *Australopithecus robustus* at Swartkrans from stable carbon isotopic analysis. *Journal of Human Evolution*, 27(4), 361-372. <https://doi.org/10.1006/jhev.1994.1050>
- Legge, A. J. (2013). 'Practice with Science': Molar Tooth Eruption Ages in Domestic, Feral and Wild Pigs. *Int. J. Osteoarchaeol.*, 18.
- Lepre, C. J., & Quinn, R. L. (2022). Aridification and orbital forcing of eastern African climate during the Plio-Pleistocene. *Global and Planetary Change*, 208, 103684. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2021.103684>
- Levin, N. E., Brown, F. H., Behrensmeyer, A. K., Bobe, R., & Cerling, T. E. (2011). Paleosol carbonates from the Omo Group: Isotopic records of local and regional environmental change in East Africa. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 307(1-4), 75-89. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2011.04.026>
- Li, P., Morse, P. E., & Kay, R. F. (2020). Dental topographic change with macrowear and dietary inference in *Homunculus patagonicus*. *Journal of Human Evolution*, 144, 102786. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2020.102786>
- Liem, K. F. (1980). Adaptive Significance of Intra- and Interspecific Differences in the Feeding Repertoires of Cichlid Fishes. *American Zoologist*, 20(1), 295-314. <https://doi.org/10.1093/icb/20.1.295>

- Lister, A. M. (2013). The role of behaviour in adaptive morphological evolution of African proboscideans. *Nature*, *500*(7462), 331-334. <https://doi.org/10.1038/nature12275>
- Lönnerdal, B. (2000). Dietary Factors Influencing Zinc Absorption. *The Journal of Nutrition*, *130*(5), 1378S-1383S. <https://doi.org/10.1093/jn/130.5.1378S>
- Louail, M., Caner, L., Neaux, D., Ortiz, K., Locatelli, Y., & Cucchi, T. (2022). Identifying the Impact of Soil Ingestion on Dental Microwear Textures Using a Wild Boar Experimental Model. *Journal of Archaeological Method and Theory*. <https://doi.org/10.1007/s10816-022-09574-6>
- Louail, M., Ferchaud, S., Souron, A., Walker, A. E. C., & Merceron, G. (2021). Dental microwear textures differ in pigs with overall similar diets but fed with different seeds. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, *572*, 110415. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2021.110415>
- Lucas, P. W. (2004). *Dental Functional Morphology: How Teeth Work* (1<sup>re</sup> éd.). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511735011>
- Lucas, P. W., Casteren, A. van, Al-Fadhlah, K., Almusallam, A. S., Henry, A. G., Michael, S., Watzke, J., Reed, D. A., Diekwisch, T. G. H., Strait, D. S., & Atkins, A. G. (2014). The Role of Dust, Grit and Phytoliths in Tooth Wear. *Annales Zoologici Fennici*, *51*(1-2), 143-152. <https://doi.org/10.5735/086.051.0215>
- Lucas, P. W., Constantino, P. J., Chalk, J., Ziscovici, C., Wright, B. W., Fragaszy, D. M., Hill, D. A., Lee, J. J.-W., Chai, H., Darvell, B. W., Lee, P. K. D., & Yuen, T. D. B. (2009). Indentation as a technique to assess the mechanical properties of fallback foods. *American Journal of Physical Anthropology*, *140*(4), 643-652. <https://doi.org/10.1002/ajpa.21026>
- Lucas, P. W., Constantino, P., Wood, B., & Lawn, B. (2008). Dental enamel as a dietary indicator in mammals. *BioEssays*, *30*(4), 374-385. <https://doi.org/10.1002/bies.20729>
- Lucas, P. W., Omar, R., Al-Fadhlah, K., Almusallam, A. S., Henry, A. G., Michael, S., Thai, L. A., Watzke, J., Strait, D. S., & Atkins, A. G. (2013). Mechanisms and causes of wear in tooth enamel: Implications for hominin diets. *Journal of The Royal Society Interface*, *10*(80), 20120923. <https://doi.org/10.1098/rsif.2012.0923>

- Luyckx, M., Hausman, J.-F., Lutts, S., & Guerriero, G. (2017). Silicon and Plants: Current Knowledge and Technological Perspectives. *Frontiers in Plant Science*, 8. <https://www.frontiersin.org/article/10.3389/fpls.2017.00411>
- Ma, J. F., Tamai, K., Ichii, M., & Wu, G. F. (2002). A Rice Mutant Defective in Si Uptake. *Plant Physiology*, 130(4), 2111-2117. <https://doi.org/10.1104/pp.010348>
- Macho, G. A. (2015). Pliocene hominin biogeography and ecology. *Journal of Human Evolution*, 87, 78-86. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2015.06.009>
- Madden, R. H. (2014). *Hypsodonty in Mammals : Evolution, Geomorphology and the Role of Earth Surface Processes*. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9781139003384>
- Magnell, O., & Carter, R. (2007). *THE CHRONOLOGY OF TOOTH DEVELOPMENT IN WILD BOAR – A GUIDE TO AGE DETERMINATION OF LINEAR ENAMEL HYPOPLASIA IN PREHISTORIC AND MEDIEVAL PIGS*. 6.
- Maier, W. (1984). Tooth Morphology and Dietary Specialization. In D. J. Chivers, B. A. Wood, & A. Bilsborough (Éds.), *Food Acquisition and Processing in Primates* (p. 303-330). Springer US. [https://doi.org/10.1007/978-1-4757-5244-1\\_13](https://doi.org/10.1007/978-1-4757-5244-1_13)
- Maier, W., & Schneck, G. (1981). Konstruktionsmorphologische Untersuchungen am Gebiß der hominoiden Primaten. *Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie*, 72(2), 127-169. <https://www.jstor.org/stable/25756541>
- Maier, W., & Schneck, G. (1982). Functional morphology of hominoid dentitions. *Journal of Human Evolution*, 11(8), 693-696. [https://doi.org/10.1016/S0047-2484\(82\)80057-2](https://doi.org/10.1016/S0047-2484(82)80057-2)
- Mainland, I. L. (2003). Dental microwear in grazing and browsing Gotland sheep (*Ovis aries*) and its implications for dietary reconstruction. *Journal of Archaeological Science*, 30(11), 1513-1527. [https://doi.org/10.1016/S0305-4403\(03\)00055-4](https://doi.org/10.1016/S0305-4403(03)00055-4)
- Malenky, R. K., & Wrangham, R. W. (1994). A quantitative comparison of terrestrial herbaceous food consumption by *Pan paniscus* in the Lomako Forest, Zaire, and *Pan troglodytes* in the Kibale Forest, Uganda. *American Journal of Primatology*, 32(1), 1-12. <https://doi.org/10.1002/ajp.1350320102>

- Malone, M. A., MacLatchy, L. M., Mitani, J. C., Kityo, R., & Kingston, J. D. (2021). A chimpanzee enamel-diet  $\delta^{13}\text{C}$  enrichment factor and a refined enamel sampling strategy: Implications for dietary reconstructions. *Journal of Human Evolution*, 159, 103062. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2021.103062>
- Marshall, A. J., Boyko, C. M., Feilen, K. L., Boyko, R. H., & Leighton, M. (2009). Defining fallback foods and assessing their importance in primate ecology and evolution. *American Journal of Physical Anthropology*, 140(4), 603-614. <https://doi.org/10.1002/ajpa.21082>
- Marshall, A. J., & Wrangham, R. W. (2007). Evolutionary Consequences of Fallback Foods. *International Journal of Primatology*, 28(6), 1219-1235. <https://doi.org/10.1007/s10764-007-9218-5>
- Marshall, J. D., Brooks, J. R., & Lajtha, K. (2007). Sources of Variation in the Stable Isotopic Composition of Plants. In R. Michener & K. Lajtha (Éds.), *Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science* (p. 22-60). Blackwell Publishing Ltd. <https://doi.org/10.1002/9780470691854.ch2>
- Martin, F., Plastiras, C.-A., Merceron, G., Souron, A., & Boissarie, J.-R. (2018). Dietary niches of terrestrial cercopithecines from the Plio-Pleistocene Shungura Formation, Ethiopia: Evidence from Dental Microwear Texture Analysis. *Scientific Reports*, 8(1), 14052. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-32092-z>
- Martin, J. E., Tacail, T., Adnet, S., Girard, C., & Balter, V. (2015). Calcium isotopes reveal the trophic position of extant and fossil elasmobranchs. *Chemical Geology*, 415, 118-125. <https://doi.org/10.1016/j.chemgeo.2015.09.011>
- Martin, J. E., Tacail, T., & Balter, V. (2017). Non-traditional isotope perspectives in vertebrate palaeobiology. *Palaeontology*, 60(4), 485-502. <https://doi.org/10.1111/pala.12300>
- Martin, J. E., Tacail, T., Braga, J., Cerling, T. E., & Balter, V. (2020). Calcium isotopic ecology of Turkana Basin hominins. *Nature Communications*, 11(1), Art. 1. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-17427-7>

- Martin, J. E., Tacail, T., Cerling, T. E., & Balter, V. (2018). Calcium isotopes in enamel of modern and Plio-Pleistocene East African mammals. *Earth and Planetary Science Letters*, *503*, 227-235. <https://doi.org/10.1016/j.epsl.2018.09.026>
- Martin, J. E., Vance, D., & Balter, V. (2014). Natural variation of magnesium isotopes in mammal bones and teeth from two South African trophic chains. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, *130*, 12-20. <https://doi.org/10.1016/j.gca.2013.12.029>
- Martin, J. E., Vance, D., & Balter, V. (2015). Magnesium stable isotope ecology using mammal tooth enamel. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *112*(2), 430-435. <https://doi.org/10.1073/pnas.1417792112>
- Martin, L. F., Krause, L., Ulbricht, A., Winkler, D. E., Codron, D., Kaiser, T. M., Müller, J., Hummel, J., Clauss, M., Hatt, J.-M., & Schulz-Kornas, E. (2020). Dental wear at macro- and microscopic scale in rabbits fed diets of different abrasiveness: A pilot investigation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, *556*, 109886. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2020.109886>
- Martínez, L. M., Estebaranz-Sánchez, F., Ferràndez-Cañadell, C., Romero, A., Ribot, F., Galbany, J., Gibert, L., & Pérez-Pérez, A. (2020). Buccal dental-microwear and feeding ecology of Early Pleistocene *Theropithecus oswaldi* from Cueva Victoria (Spain). *Journal of Human Evolution*, *142*, 102736. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2019.102736>
- Martínez, L. M., Estebaranz-Sánchez, F., Galbany, J., & Pérez-Pérez, A. (2016). Testing Dietary Hypotheses of East African Hominines Using Buccal Dental Microwear Data. *PLOS ONE*, *11*(11), e0165447. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0165447>
- Maslin, M. A., Brierley, C. M., Milner, A. M., Shultz, S., Trauth, M. H., & Wilson, K. E. (2014). East African climate pulses and early human evolution. *Quaternary Science Reviews*, *101*, 1-17. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2014.06.012>
- Massey, F. P., Ennos, A. R., & Hartley, S. E. (2006). Silica in Grasses as a Defence against Insect Herbivores: Contrasting Effects on Folivores and a Phloem Feeder. *Journal of Animal Ecology*, *75*(2), 595-603. <https://www.jstor.org/stable/3505603>

- McCance, R. A., Ford, E. H. R., & Brown, W. a. B. (1961). Severe undernutrition in growing and adult animals: 7. Development of the skull, jaws and teeth in pigs. *British Journal of Nutrition*, *15*(2), 213-224. <https://doi.org/10.1079/BJN19610026>
- McClelland, J. W., & Montoya, J. P. (2002). Trophic Relationships and the Nitrogen Isotopic Composition of Amino Acids in Plankton. *Ecology*, *83*(8), 2173-2180. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[2173:TRATNI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[2173:TRATNI]2.0.CO;2)
- McCormack, J., Griffiths, M. L., Kim, S. L., Shimada, K., Karnes, M., Maisch, H., Pederzani, S., Bourgon, N., Jaouen, K., Becker, M. A., Jöns, N., Sisma-Ventura, G., Straube, N., Pollerspöck, J., Hublin, J.-J., Eagle, R. A., & Tütken, T. (2022). Trophic position of *Otodus megalodon* and great white sharks through time revealed by zinc isotopes. *Nature Communications*, *13*(1), Art. 1. <https://doi.org/10.1038/s41467-022-30528-9>
- McCormack, J., Szpak, P., Bourgon, N., Richards, M., Hyland, C., Méjean, P., Hublin, J.-J., & Jaouen, K. (2021). Zinc isotopes from archaeological bones provide reliable trophic level information for marine mammals. *Communications Biology*, *4*(1), 683. <https://doi.org/10.1038/s42003-021-02212-z>
- McGrew, W. C. (2014). The ‘other faunivory’ revisited: Insectivory in human and non-human primates and the evolution of human diet. *Journal of Human Evolution*, *71*, 4-11. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2013.07.016>
- McHenry, H. M. (1984). Relative cheek-tooth size in *Australopithecus*. *American Journal of Physical Anthropology*, *64*(3), 297-306. <https://doi.org/10.1002/ajpa.1330640312>
- McHenry, H. M., & Coffing, K. (2000). *Australopithecus* to *Homo*: Transformations in Body and Mind. *Annual Review of Anthropology*, *29*(1), 125-146. <https://doi.org/10.1146/annurev.anthro.29.1.125>
- McPherron, S. P., Alemseged, Z., Marean, C. W., Wynn, J. G., Reed, D., Geraads, D., Bobe, R., & Béarat, H. A. (2010). Evidence for stone-tool-assisted consumption of animal tissues before 3.39 million years ago at Dikika, Ethiopia. *Nature*, *466*(7308), 857-860. <https://doi.org/10.1038/nature09248>

- Menegaz, R. A., Baier, D. B., Metzger, K. A., Herring, S. W., & Brainerd, E. L. (2015). XROMM analysis of tooth occlusion and temporomandibular joint kinematics during feeding in juvenile miniature pigs. *Journal of Experimental Biology*, 218(16), 2573-2584. <https://doi.org/10.1242/jeb.119438>
- Merceron, G., Berlioz, E., Vonhof, H., Green, D., Garel, M., & Tütken, T. (2021). Tooth tales told by dental diet proxies: An alpine community of sympatric ruminants as a model to decipher the ecology of fossil fauna. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 562, 110077. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2020.110077>
- Merceron, G., Blondel, C., Brunetiere, N., Francisco, A., Gautier, D., & Ramdarshan, A. (2017). Dental microwear and controlled food testing on sheep: The TRIDENT project. *Biosurface and Biotribology*, 3(4), 174-183. <https://doi.org/10.1016/j.bsbt.2017.12.005>
- Merceron, G., Blondel, C., De Bonis, L., Koufos, G. D., & Viriot, L. (2005). A New Method of Dental Microwear Analysis: Application to Extant Primates and *Ouranopithecus macedoniensis* (Late Miocene of Greece). *PALAIOS*, 20(6), 551-561. <https://doi.org/10.2110/palo.2004.p04-17>
- Merceron, G., Colyn, M., & Geraads, D. (2018). Browsing and non-browsing extant and extinct giraffids: Evidence from dental microwear textural analysis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 505, 128-139. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2018.05.036>
- Merceron, G., Escarguel, G., Angibault, J.-M., & Verheyden-Tixier, H. (2010). Can Dental Microwear Textures Record Inter-Individual Dietary Variations? *PLoS ONE*, 5(3), e9542. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0009542>
- Merceron, G., Hofman-Kamińska, E., & Kowalczyk, R. (2014). 3D dental microwear texture analysis of feeding habits of sympatric ruminants in the Białowieża Primeval Forest, Poland. *Forest Ecology and Management*, 328, 262-269. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.05.041>
- Merceron, G., Kallend, A., Francisco, A., Louail, M., Martin, F., Plastiras, C.-A., Thiery, G., & Boisserie, J.-R. (2021). Further away with dental microwear analysis: Food resource partitioning among Plio-Pleistocene monkeys from the Shungura Formation, Ethiopia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 572, 110414. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2021.110414>



- Merceron, G., Ramdarshan, A., Blondel, C., Boisserie, J.-R., Brunetiere, N., Francisco, A., Gautier, D., Milhet, X., Novello, A., & Pret, D. (2016). Untangling the environmental from the dietary: Dust does not matter. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1838), 20161032. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.1032>
- Mihlbachler, Beatty, B., Caldera-Siu, A., Chan, D., & Lee, R. (2012). Error rates and observer bias in dental microwear analysis using light microscopy. *Palaeontologia Electronica*. <https://doi.org/10.26879/298>
- Mihlbachler, Foy, M., & Beatty, B. L. (2019). Surface Replication, Fidelity and Data Loss in Traditional Dental Microwear and Dental Microwear Texture Analysis. *Scientific Reports*, 9(1), 1595. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-37682-5>
- Mills, J. R. E. (1966). The functional occlusion of the teeth of Insectivora. *Journal of the Linnean Society of London, Zoology*, 46(308), 1-25. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1966.tb00081.x>
- Montuelle, S. J., Olson, R. A., Curtis, H., Beery, S., & Williams, S. H. (2020). Effects of food properties on chewing in pigs: Flexibility and stereotypy of jaw movements in a mammalian omnivore. *PLOS ONE*, 15(2), e0228619. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0228619>
- Nawaz, M. A., Zakharenko, A. M., Zemchenko, I. V., Haider, M. S., Ali, M. A., Imtiaz, M., Chung, G., Tsatsakis, A., Sun, S., & Golokhvast, K. S. (2019). Phytolith Formation in Plants: From Soil to Cell. *Plants*, 8(8), 249. <https://doi.org/10.3390/plants8080249>
- Neaux, D., Blanc, B., Ortiz, K., Locatelli, Y., Laurens, F., Baly, I., Callou, C., Lecompte, F., Cornette, R., Sansalone, G., Haruda, A., Schafberg, R., Vigne, J.-D., Debat, V., Herrel, A., & Cucchi, T. (2021). How Changes in Functional Demands Associated with Captivity Affect the Skull Shape of a Wild Boar (*Sus scrofa*). *Evolutionary Biology*. <https://doi.org/10.1007/s11692-020-09521-x>
- Neaux, D., Louail, M., Ferchaud, S., Surault, J., & Merceron, G. (2022). Experimental assessment of the relationship between diet and mandibular morphology using a pig model: New insights for paleodietary reconstructions. *The Anatomical Record*, ar.24895. <https://doi.org/10.1002/ar.24895>

- Negash, E. W., Alemseged, Z., Bobe, R., Grine, F., Sponheimer, M., & Wynn, J. G. (2020). Dietary trends in herbivores from the Shungura Formation, southwestern Ethiopia. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 202006982. <https://doi.org/10.1073/pnas.2006982117>
- Nsi Akoue, G., Mbading-Mbading, W., Willaume, E., Souza, A., Mbatchi, B., & Charpentier, M. J. E. (2017). Seasonal and individual predictors of diet in a free-ranging population of mandrills. *Ethology*, 123(9), 600-613. <https://doi.org/10.1111/eth.12633>
- Nutz, A., Schuster, M., Barboni, D., Gassier, G., Van Bocxlaer, B., Robin, C., Ragon, T., Ghienne, J.-F., & Rubino, J.-L. (2020). Plio-Pleistocene sedimentation in West Turkana (Turkana Depression, Kenya, East African Rift System): Paleolake fluctuations, paleolandscapes and controlling factors. *Earth-Science Reviews*, 211, 103415. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2020.103415>
- O'Connell, T. C. (2017). 'Trophic' and 'source' amino acids in trophic estimation: A likely metabolic explanation. *Oecologia*, 184(2), 317-326. <https://doi.org/10.1007/s00442-017-3881-9>
- Pampush, J. D., Spradley, J. P., Morse, P. E., Griffith, D., Gladman, J. T., Gonzales, L. A., & Kay, R. F. (2018). Adaptive wear-based changes in dental topography associated with atelid (Mammalia: Primates) diets. *Biological Journal of the Linnean Society*, 124(4), 584-606. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/bly069>
- Pampush, J. D., Spradley, J. P., Morse, P. E., Harrington, A. R., Allen, K. L., Boyer, D. M., & Kay, R. F. (2016). Wear and its effects on dental topography measures in howling monkeys (*Alouatta palliata*). *American Journal of Physical Anthropology*, 161(4), 705-721. <https://doi.org/10.1002/ajpa.23077>
- Pampush, J. D., Winchester, J. M., Morse, P. E., Vining, A. Q., Boyer, D. M., & Kay, R. F. (2016). Introducing molaR : A New R Package for Quantitative Topographic Analysis of Teeth (and Other Topographic Surfaces). *Journal of Mammalian Evolution*, 23(4), 397-412. <https://doi.org/10.1007/s10914-016-9326-0>
- Passey, B. H., & Cerling, T. E. (2002). Tooth enamel mineralization in ungulates: Implications for recovering a primary isotopic time-series. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 66(18), 3225-3234. [https://doi.org/10.1016/S0016-7037\(02\)00933-X](https://doi.org/10.1016/S0016-7037(02)00933-X)

- Passey, B. H., Cerling, T. E., Schuster, G. T., Robinson, T. F., Roeder, B. L., & Krueger, S. K. (2005). Inverse methods for estimating primary input signals from time-averaged isotope profiles. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 69(16), 4101-4116. <https://doi.org/10.1016/j.gca.2004.12.002>
- Passey, B. H., Robinson, T. F., Ayliffe, L. K., Cerling, T. E., Sponheimer, M., Dearing, M. D., Roeder, B. L., & Ehleringer, J. R. (2005). Carbon isotope fractionation between diet, breath CO<sub>2</sub>, and bioapatite in different mammals. *Journal of Archaeological Science*, 32(10), 1459-1470. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2005.03.015>
- Patterson, D. B., Faith, J. T., Bobe, R., & Wood, B. (2014). Regional diversity patterns in African bovids, hyaenids, and felids during the past 3 million years: The role of taphonomic bias and implications for the evolution of *Paranthropus*. *Quaternary Science Reviews*, 96, 9-22. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2013.11.011>
- Pearcy, R. W., & Ehleringer, J. (1984). Comparative ecophysiology of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> plants. *Plant, Cell and Environment*, 7(1), 1-13. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1984.tb01194.x>
- Peigné, S., Goillot, C., Germonpré, M., Blondel, C., Bignon, O., & Merceron, G. (2009). Predormancy omnivory in European cave bears evidenced by a dental microwear analysis of *Ursus spelaeus* from Goyet, Belgium. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(36), 15390-15393. <https://doi.org/10.1073/pnas.0907373106>
- Percher, A. M., Merceron, G., Nsi Akoue, G., Galbany, J., Romero, A., & Charpentier, M. J. (2017). Dental microwear textural analysis as an analytical tool to depict individual traits and reconstruct the diet of a primate. *American Journal of Physical Anthropology*, 165(1), 123-138. <https://doi.org/10.1002/ajpa.23337>
- Percher, A. M., Romero, A., Galbany, J., Akoue, G. N., Pérez-Pérez, A., & Charpentier, M. J. E. (2017). Buccal dental-microwear and dietary ecology in a free-ranging population of mandrills (*Mandrillus sphinx*) from southern Gabon. *PLOS ONE*, 12(10), e0186870. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0186870>
- Pérez-Pérez, A. (2004). Why buccal microwear? *Anthropologie*, 42(1), 1-3.

- Pérez-Ramos, A., Romero, A., Rodriguez, E., & Figueirido, B. (2020). Three-dimensional dental topography and feeding ecology in the extinct cave bear. *Biology Letters*, *16*(12), 20200792. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2020.0792>
- Peterson, A., Abella, E. F., Grine, F. E., Teaford, M. F., & Ungar, P. S. (2018). Microwear textures of *Australopithecus africanus* and *Paranthropus robustus* molars in relation to paleoenvironment and diet. *Journal of Human Evolution*, *119*, 42-63. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2018.02.004>
- Piperno, D. R. (2006). *Phytoliths: A comprehensive guide for archaeologists and paleoecologists*. AltaMira Press.
- Plastiras, C. A., Thiery, G., Guy, F., Kostopoulos, D. S., Lazzari, V., & Merceron, G. (2022). Feeding ecology of the last European colobine monkey, *Dolichopithecus ruscinensis*. *Journal of Human Evolution*, *168*, 103199. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2022.103199>
- Podlesak, D. W., Torregrossa, A.-M., Ehleringer, J. R., Dearing, M. D., Passey, B. H., & Cerling, T. E. (2008). Turnover of oxygen and hydrogen isotopes in the body water, CO<sub>2</sub>, hair, and enamel of a small mammal. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, *72*(1), 19-35. <https://doi.org/10.1016/j.gca.2007.10.003>
- Polissar, P. J., Rose, C., Uno, K. T., Phelps, S. R., & deMenocal, P. (2019). Synchronous rise of African C<sub>4</sub> ecosystems 10 million years ago in the absence of aridification. *Nature Geoscience*, *12*(8), 657-660. <https://doi.org/10.1038/s41561-019-0399-2>
- Pollierer, M. M., Larsen, T., Potapov, A., Brückner, A., Heethoff, M., Dyckmans, J., & Scheu, S. (2019). Compound-specific isotope analysis of amino acids as a new tool to uncover trophic chains in soil food webs. *Ecological Monographs*, *89*(4). <https://doi.org/10.1002/ecm.1384>
- Potts, R. (1998). Environmental hypotheses of hominin evolution. *American Journal of Physical Anthropology*, *107*(S27), 93-136. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1096-8644\(1998\)107:27+<93::AID-AJPA5>3.0.CO;2-X](https://doi.org/10.1002/(SICI)1096-8644(1998)107:27+<93::AID-AJPA5>3.0.CO;2-X)
- Potts, R., & Faith, J. T. (2015). Alternating high and low climate variability: The context of natural selection and speciation in Plio-Pleistocene hominin evolution. *Journal of Human Evolution*, *87*, 5-20. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2015.06.014>

- Purnell, M. A., Crumpton, N., Gill, P. G., Jones, G., & Rayfield, E. J. (2013). Within-guild dietary discrimination from 3-D textural analysis of tooth microwear in insectivorous mammals. *Journal of Zoology*, 291(4), 249-257. <https://doi.org/10.1111/jzo.12068>
- Purnell, M., Seehausen, O., & Galis, F. (2012). Quantitative three-dimensional microtextural analyses of tooth wear as a tool for dietary discrimination in fishes. *Journal of The Royal Society Interface*, 9(74), 2225-2233. <https://doi.org/10.1098/rsif.2012.0140>
- Quinn, R. L. (2019). Isotopic equifinality and rethinking the diet of *Australopithecus anamensis*. *American Journal of Physical Anthropology*, 169(3), 403-421. <https://doi.org/10.1002/ajpa.23846>
- R Core Team (2020). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <https://www.R-project.org/>.
- Rabenold, D., & Pearson, O. M. (2011). Abrasive, Silica Phytoliths and the Evolution of Thick Molar Enamel in Primates, with Implications for the Diet of *Paranthropus boisei*. *PLoS ONE*, 6(12), e28379. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0028379>
- Rabenold, D., & Pearson, O. M. (2014). Scratching the surface : A critique of Lucas et al. (2013)'s conclusion that phytoliths do not abrade enamel. *Journal of Human Evolution*, 74, 130-133. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2014.02.001>
- Rak, Y. (1983). *The Australopithecine Face*. Elsevier Science. <http://qut.eblib.com.au/patron/FullRecord.aspx?p=1882730>
- Rak, Y., & Hylander, W. L. (2008). What Else Is the Tall Mandibular Ramus of the Robust Australopiths Good For? In C. Vinyard, M. J. Ravosa, & C. Wall (Éds.), *Primate Craniofacial Function and Biology* (p. 431-442). Springer US. [https://doi.org/10.1007/978-0-387-76585-3\\_19](https://doi.org/10.1007/978-0-387-76585-3_19)
- Ramdarshan, A., Blondel, C., Brunetière, N., Francisco, A., Gautier, D., Surault, J., & Merceron, G. (2016). Seeds, browse, and tooth wear: A sheep perspective. *Ecology and Evolution*, 6(16), 5559-5569. <https://doi.org/10.1002/ece3.2241>
- Ramdarshan, A., Blondel, C., Gautier, D., Surault, J., & Merceron, G. (2017). Overcoming sampling issues in dental tribology: Insights from an experimentation on sheep. *Palaeontologia Electronica*. <https://doi.org/10.26879/762>

- Rannikko, J., Adhikari, H., Karne, A., Žliobaitė, I., & Fortelius, M. (2020). The case of the grass-eating suids in the Plio-Pleistocene Turkana Basin: 3D dental topography in relation to diet in extant and fossil pigs. *Journal of Morphology*, 281(3), 348-364. <https://doi.org/10.1002/jmor.21103>
- Rannikko, J., Žliobaitė, I., & Fortelius, M. (2017). Relative abundances and palaeoecology of four suid genera in the Turkana Basin, Kenya, during the late Miocene to Pleistocene. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 487, 187-193. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2017.08.033>
- Redae, B. E., et al. (en préparation). Environmental context and the emergence of the Oldowan technology in the Shungura Formation (lower Omo Valley, Ethiopia): Evidences from faunal data and dental microwear.
- Reed, K. E. (1997). Early hominid evolution and ecological change through the African Plio-Pleistocene. *Journal of Human Evolution*, 32(2), 289-322. <https://doi.org/10.1006/jhev.1996.0106>
- Remis, M. J. (2002). Food Preferences Among Captive Western Gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*) and Chimpanzees (*Pan troglodytes*). *International Journal of Primatology*, 23(2), 231-249. <https://doi.org/10.1023/A:1013837426426>
- Renaud, S., Auffray, J.-C., & de la Porte, S. (2010). Epigenetic effects on the mouse mandible: Common features and discrepancies in remodeling due to muscular dystrophy and response to food consistency. *BMC Evolutionary Biology*, 10(1), 28. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-10-28>
- Renaud, S., & Ledevin, R. (2017). Impact of wear and diet on molar row geometry and topography in the house mouse. *Archives of Oral Biology*, 81, 31-40. <https://doi.org/10.1016/j.archoralbio.2017.04.028>
- Renaud, S., Ledevin, R., Souquet, L., Gomes Rodrigues, H., Ginot, S., Agret, S., Claude, J., Herrel, A., & Hautier, L. (2018). Evolving Teeth Within a Stable Masticatory Apparatus in Orkney Mice. *Evolutionary Biology*, 45(4), 405-424. <https://doi.org/10.1007/s11692-018-9459-6>
- Riga, A., Belcastro, M. G., & Moggi-Cecchi, J. (2013). *Environmental Influence on Dental Morphology* (arXiv:1301.7334). arXiv. <http://arxiv.org/abs/1301.7334>

- Robinet, C., Merceron, G., Candela, A. M., & Marivaux, L. (2020). Dental microwear texture analysis and diet in caviomorphs (Rodentia) from the Serra do Mar Atlantic forest (Brazil). *Journal of Mammalogy*, *101*(2), 386-402. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyz194>
- Robinson, B. W., & Wilson, D. S. (1998). Optimal Foraging, Specialization, and a Solution to Liem's Paradox. *The American Naturalist*, *151*(3), 223-235. <https://doi.org/10.1086/286113>
- Robinson, C., Kirkham, J., Brookes, S. J., Bonass, W. A., & Shore, R. C. (1995). The chemistry of enamel development. *International Journal of Developmental Biology*, *39*, 145-152.
- Robinson, C., Kirkham, J., Weatherell, J. A., Richards, A., Josephsen, K., & Fejerskov, O. (1987). Developmental Stages in Permanent Porcine Enamel. *Cells Tissues Organs*, *128*(1), 1-10. <https://doi.org/10.1159/000146306>
- Robinson, J. T. (1954). Prehominid Dentition and Hominid Evolution. *Evolution*, *8*(4), 324-334. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1954.tb01499.x>
- Rodriguez-Rojas, F., Borrero-Lopez, O., Constantino, P. J., Henry, A. G., & Lawn, B. R. (2020). Phytoliths can cause tooth wear. *Journal of the Royal Society Interface*, *17*(172), 20200613. <https://doi.org/10.1098/rsif.2020.0613>
- Rolett, B. V., & Chiu, M. (1994). Age Estimation of Prehistoric Pigs (*Sus scrofa*) by Molar Eruption and Attrition. *Journal of Archaeological Science*, *21*(3), 377-386. <https://doi.org/10.1006/jasc.1994.1036>
- Romero, A., Galbany, J., Juan, J. D., & Pérez-Pérez, A. (2012). Brief communication: Short- and long-term in vivo human buccal-dental microwear turnover. *American Journal of Physical Anthropology*, *148*(3), 467-472. <https://doi.org/10.1002/ajpa.22054>
- Rosenberger, A. L., & Kinzey, W. G. (1976). Functional patterns of molar occlusion in platyrrhine primates. *American Journal of Physical Anthropology*, *45*(2), 281-297. <https://doi.org/10.1002/ajpa.1330450214>
- Ross, C. F., & Iriarte-Diaz, J. (2014). What does feeding system morphology tell us about feeding? *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, *23*(3), 105-120. <https://doi.org/10.1002/evan.21410>

- Ross, C. F., Iriarte-Diaz, J., & Nunn, C. L. (2012). Innovative Approaches to the Relationship Between Diet and Mandibular Morphology in Primates. *International Journal of Primatology*, 33(3), 632-660. <https://doi.org/10.1007/s10764-012-9599-y>
- Sacco, T., & Van Valkenburgh, B. (2004). Ecomorphological indicators of feeding behaviour in the bears (Carnivora: Ursidae). *Journal of Zoology*, 263(1), 41-54. <https://doi.org/10.1017/S0952836904004856>
- Salazar-Ciudad, I., & Jernvall, J. (2002). A gene network model accounting for development and evolution of mammalian teeth. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(12), 8116-8120. <https://doi.org/10.1073/pnas.132069499>
- Sanson, G. D., Kerr, S. A., & Gross, K. A. (2007). Do silica phytoliths really wear mammalian teeth? *Journal of Archaeological Science*, 34(4), 526-531. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2006.06.009>
- Sanson, G. D., Kerr, S., & Read, J. (2017). Dietary exogenous and endogenous abrasives and tooth wear in African buffalo. *Biosurface and Biotribology*, 3(4), 211-223. <https://doi.org/10.1016/j.bsbt.2017.12.006>
- Sayers, K. (2013). On folivory, competition, and intelligence: Generalisms, overgeneralizations, and models of primate evolution. *Primates*, 54(2), 111-124. <https://doi.org/10.1007/s10329-012-0335-1>
- Schubert, B. W., Ungar, P. S., & DeSantis, L. R. G. (2010). Carnassial microwear and dietary behaviour in large carnivorans. *Journal of Zoology*, 280(3), 257-263. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2009.00656.x>
- Schultz, J. A., Menz, U., Winkler, D. E., Schulz-Kornas, E., Engels, S., Kalthoff, D. C., von Koenigswald, W., Ruf, I., Kaiser, T. M., Kullmer, O., Südekum, K.-H., & Martin, T. (2018). Modular Wear Facet Nomenclature for mammalian post-canine dentitions. *Historical Biology*, 30(1-2), 30-41. <https://doi.org/10.1080/08912963.2017.1302442>
- Schulz, E., Calandra, I., & Kaiser, T. M. (2010). Applying tribology to teeth of hoofed mammals. *Scanning*, 32(4), 162-182. <https://doi.org/10.1002/sca.20181>



- Schulz, E., Calandra, I., & Kaiser, T. M. (2013). Feeding ecology and chewing mechanics in hoofed mammals: 3D tribology of enamel wear. *Wear*, 300(1), 169-179. <https://doi.org/10.1016/j.wear.2013.01.115>
- Schulz, E., Piotrowski, V., Clauss, M., Mau, M., Merceron, G., & Kaiser, T. M. (2013). Dietary Abrasiveness Is Associated with Variability of Microwear and Dental Surface Texture in Rabbits. *PLoS ONE*, 8(2), e56167. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0056167>
- Schulz-Kornas, E., Stuhlträger, J., Clauss, M., Wittig, R. M., & Kupeczik, K. (2019). Dust affects chewing efficiency and tooth wear in forest dwelling Western chimpanzees (*Pan troglodytes verus*). *American Journal of Physical Anthropology*, 169(1), 66-77. <https://doi.org/10.1002/ajpa.23808>
- Schulz-Kornas, E., Winkler, D. E., Clauss, M., Carlsson, J., Ackermans, N. L., Martin, L. F., Hummel, J., Müller, D. W. H., Hatt, J.-M., & Kaiser, T. M. (2020). Everything matters: Molar microwear texture in goats (*Capra aegagrus hircus*) fed diets of different abrasiveness. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 552, 109783. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2020.109783>
- Scott, J. R. (2012). Dental microwear texture analysis of extant African Bovidae. *Mammalia*, 76(2). <https://doi.org/10.1515/mammalia-2011-0083>
- Scott, J. R., Godfrey, L. R., Jungers, W. L., Scott, R. S., Simons, E. L., Teaford, M. F., Ungar, P. S., & Walker, A. (2009). Dental microwear texture analysis of two families of subfossil lemurs from Madagascar. *Journal of Human Evolution*, 56(4), 405-416. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2008.11.003>
- Scott, R. S., Teaford, M. F., & Ungar, P. S. (2012). Dental microwear texture and anthropoid diets. *American Journal of Physical Anthropology*, 147(4), 551-579. <https://doi.org/10.1002/ajpa.22007>
- Scott, R. S., Ungar, P. S., Bergstrom, T. S., Brown, C. A., Childs, B. E., Teaford, M. F., & Walker, A. (2006). Dental microwear texture analysis: Technical considerations. *Journal of Human Evolution*, 51(4), 339-349. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2006.04.006>

- Scott, R. S., Ungar, P. S., Bergstrom, T. S., Brown, C. A., Grine, F. E., Teaford, M. F., & Walker, A. (2005). Dental microwear texture analysis shows within-species diet variability in fossil hominins. *Nature*, *436*(7051), Art. 7051. <https://doi.org/10.1038/nature03822>
- Seilacher, A. (1970). ARBEITSKONZEPT ZUR KONSTRUKTIONS-MORPHOLOGIE. *Lethaia*, *3*(4), 393-396. <https://doi.org/10.1111/j.1502-3931.1970.tb00830.x>
- Sella-Tunis, T., Pokhojaev, A., Sarig, R., O'Higgins, P., & May, H. (2018). Human mandibular shape is associated with masticatory muscle force. *Scientific Reports*, *8*(1), 6042. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-24293-3>
- Semaw, S., Renne, P., Harris, J. W. K., Feibel, C. S., Bernor, R. L., Fesseha, N., & Mowbray, K. (1997). 2.5-million-year-old stone tools from Gona, Ethiopia. *Nature*, *385*(6614), 333-336. <https://doi.org/10.1038/385333a0>
- Semaw, S., Rogers, M. J., Quade, J., Renne, P. R., Butler, R. F., Dominguez-Rodrigo, M., Stout, D., Hart, W. S., Pickering, T., & Simpson, S. W. (2003). 2.6-Million-year-old stone tools and associated bones from OGS-6 and OGS-7, Gona, Afar, Ethiopia. *Journal of Human Evolution*, *45*(2), 169-177. [https://doi.org/10.1016/S0047-2484\(03\)00093-9](https://doi.org/10.1016/S0047-2484(03)00093-9)
- Shah, D. U., Reynolds, T. P., & Ramage, M. H. (2017). The strength of plants: Theory and experimental methods to measure the mechanical properties of stems. *Journal of Experimental Botany*, *68*(16), 4497-4516. <https://doi.org/10.1093/jxb/erx245>
- Shapiro, A. E., Venkataraman, V. V., Nguyen, N., & Fashing, P. J. (2016). Dietary ecology of fossil *Theropithecus*: Inferences from dental microwear textures of extant geladas from ecologically diverse sites. *Journal of Human Evolution*, *99*, 1-9. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2016.05.010>
- Silcox, M. T., & Teaford, M. F. (2002). The Diet of Worms: An Analysis of Mole Dental Microwear. *Journal of Mammalogy*, *83*(3), 804-814. [https://doi.org/10.1644/1545-1542\(2002\)083<0804:TOWAA>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1644/1545-1542(2002)083<0804:TOWAA>2.0.CO;2)
- Smith, C. E. (1998). Cellular and Chemical Events During Enamel Maturation. *Critical Reviews in Oral Biology & Medicine*, *9*(2). <https://doi.org/10.1177/10454411980090020101>

- Solounias, N., & Semperebon, G. (2002). Advances in the reconstruction of ungulate ecomorphology with application to early fossil equids. *American Museum novitates*; no. 3366. <http://digitallibrary.amnh.org/handle/2246/2855>
- Souron, A. (2017). Diet and Ecology of Extant and Fossil Wild Pigs. In M. Melletti & E. Meijaard (Éds.), *Ecology, Conservation and Management of Wild Pigs and Peccaries* (1<sup>re</sup> éd., p. 29-38). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781316941232.005>
- Souron, A. (2018). Morphology, diet, and stable carbon isotopes: On the diet of *Theropithecus* and some limits of uniformitarianism in paleoecology. *American Journal of Physical Anthropology*, 166(1), 261-267. <https://doi.org/10.1002/ajpa.23414>
- Souron, A., Boissérie, J.-R., & White, T. D. (2015). A new species of the suid genus *Kolpochoerus* from Ethiopia. *Acta Palaeontologica Polonica*, 60(1), 79-96. <https://doi.org/10.4202/app.2012.0083>
- Souron, A., Merceron, G., Blondel, C., Brunetière, N., Colyn, M., Hofman-Kamińska, E., & Boissérie, J.-R. (2015). Three-dimensional dental microwear texture analysis and diet in extant Suidae (Mammalia: Cetartiodactyla). *Mammalia*, 79(3). <https://doi.org/10.1515/mammalia-2014-0023>
- Sponheimer, M., Alemseged, Z., Cerling, T. E., Grine, F. E., Kimbel, W. H., Leakey, M. G., Lee-Thorp, J. A., Manthi, F. K., Reed, K. E., Wood, B. A., & Wynn, J. G. (2013). Isotopic evidence of early hominin diets. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(26), 10513-10518. <https://doi.org/10.1073/pnas.1222579110>
- Sponheimer, M., Daegling, D. J., Ungar, P. S., Bobe, R., & Paine, O. C. C. (2022). Problems with *Paranthropus*. *Quaternary International*, S1040618222001239. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2022.03.024>
- Sponheimer, M., & Lee-Thorp, J. A. (1999a). Isotopic Evidence for the Diet of an Early Hominid, *Australopithecus africanus*. *Science*, 283(5400), 368-370. <https://doi.org/10.1126/science.283.5400.368>
- Sponheimer, M., & Lee-Thorp, J. A. (1999b). Oxygen Isotopes in Enamel Carbonate and their Ecological Significance. *Journal of Archaeological Science*, 26(6), 723-728. <https://doi.org/10.1006/jasc.1998.0388>

- Sponheimer, M., Lee-Thorp, J., de Ruiter, D., Codron, D., Codron, J., Baugh, A. T., & Thackeray, F. (2005). Hominins, sedges, and termites: New carbon isotope data from the Sterkfontein valley and Kruger National Park. *Journal of Human Evolution*, 48(3), 301-312. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2004.11.008>
- Sponheimer, M., Passey, B. H., de Ruiter, D. J., Guatelli-Steinberg, D., Cerling, T. E., & Lee-Thorp, J. A. (2006). Isotopic Evidence for Dietary Variability in the Early Hominin *Paranthropus robustus*. *Science*, 314(5801), 980-982. <https://doi.org/10.1126/science.1133827>
- Strait, D. S., Constantino, P., Lucas, P. W., Richmond, B. G., Spencer, M. A., Dechow, P. C., Ross, C. F., Grosse, I. R., Wright, B. W., Wood, B. A., Weber, G. W., Wang, Q., Byron, C., Slice, D. E., Chalk, J., Smith, A. L., Smith, L. C., Wood, S., Berthaume, M., ... Ledogar, J. A. (2013). Viewpoints: Diet and dietary adaptations in early hominins: The hard food perspective. *American Journal of Physical Anthropology*, 151(3), 339-355. <https://doi.org/10.1002/ajpa.22285>
- Strait, D. S., & Grine, F. E. (2004). Inferring hominoid and early hominid phylogeny using craniodental characters: The role of fossil taxa. *Journal of Human Evolution*, 47(6), 399-452. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2004.08.008>
- Ström, D., Holm, S., Clemensson, E., Haraldson, T., & Carlsson, G. E. (1986). Gross anatomy of the mandibular joint and masticatory muscles in the domestic pig (*Sus scrofa*). *Archives of Oral Biology*, 31(11), 763-768. [https://doi.org/10.1016/0003-9969\(86\)90009-9](https://doi.org/10.1016/0003-9969(86)90009-9)
- Strömberg, C. A. E., Di Stilio, V. S., & Song, Z. (2016). Functions of phytoliths in vascular plants: An evolutionary perspective. *Functional Ecology*, 30(8), 1286-1297. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12692>
- Stuhlträger, J., Schulz-Kornas, E., Kullmer, O., Janocha, M. M., Wittig, R. M., & Kupczik, K. (2021). Dental wear patterns reveal dietary ecology and season of death in a historical chimpanzee population. *PLOS ONE*, 16(5), e0251309. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0251309>
- Stuhlträger, J., Schulz-Kornas, E., Wittig, R. M., & Kupczik, K. (2019). Ontogenetic Dietary Shifts and Microscopic Tooth Wear in Western Chimpanzees. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7, 298. <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00298>

- Suga, S. (1982). Progressive mineralization pattern of developing enamel during the maturation stage. *Journal of Dental Research, Spec No*, 1532-1542.
- Sun, Z., Liu, Z.-J., & Herring, S. W. (2002). Movement of temporomandibular joint tissues during mastication and passive manipulation in miniature pigs. *Archives of Oral Biology*, 47(4), 293-305. [https://doi.org/10.1016/S0003-9969\(02\)00004-3](https://doi.org/10.1016/S0003-9969(02)00004-3)
- Sureshkumar, P. K., & Jesudas, D. M. (2015). Physico-mechanical properties of sugar cane stalks related to mechanical harvesting. *Journal of Tropical Agriculture*, 53(1), Art. 1. <http://jtropag.kau.in/index.php/ojs2/article/view/330>
- Tacail, T., Albalat, E., Télouk, P., & Balter, V. (2014). A simplified protocol for measurement of Ca isotopes in biological samples. *Journal of Analytical Atomic Spectrometry*, 29(3), 529-535. <https://doi.org/10.1039/C3JA50337B>
- Tafforeau, P., Bentaleb, I., Jaeger, J.-J., & Martin, C. (2007). Nature of laminations and mineralization in rhinoceros enamel using histology and X-ray synchrotron microtomography: Potential implications for palaeoenvironmental isotopic studies. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 246(2), 206-227. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2006.10.001>
- Taghijarah, H., Ahmadi, H., Ghahderijani, M., & Tavakoli, M. (2011). Shearing characteristics of sugar cane (*Saccharum officinarum* L.) stalks as a function of the rate of the applied force. *Australian Journal of Crop Science*, 5(6), 630-634.
- Teaford, M. F., & Oyen, O. J. (1989). In vivo and in vitro turnover in dental microwear. *American Journal of Physical Anthropology*, 80(4), 447-460. <https://doi.org/10.1002/ajpa.1330800405>
- Teaford, M. F., & Ungar, P. S. (2000). Diet and the evolution of the earliest human ancestors. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97(25), 13506-13511. <https://doi.org/10.1073/pnas.260368897>
- Teaford, M. F., Ungar, P. S., Taylor, A. B., Ross, C. F., & Vinyard, C. J. (2017). In vivo rates of dental microwear formation in laboratory primates fed different food items. *Biosurface and Biotribology*, 3(4), 166-173. <https://doi.org/10.1016/j.bsbt.2017.11.005>
- Teaford, M. F., Ungar, P. S., Taylor, A. B., Ross, C. F., & Vinyard, C. J. (2020). The dental microwear of hard-object feeding in laboratory *Sapajus apella* and its implications for dental microwear

- formation. *American Journal of Physical Anthropology*, ajpa.24000.  
<https://doi.org/10.1002/ajpa.24000>
- Teaford, M. F., & Walker, A. (1984). Quantitative differences in dental microwear between primate species with different diets and a comment on the presumed diet of *Sivapithecus*. *American Journal of Physical Anthropology*, 64(2), 191-200. <https://doi.org/10.1002/ajpa.1330640213>
- Tejada-Lara, J. V., Flynn, J. J., MacPhee, R., O'Connell, T. C., Cerling, T. E., Bermudez, L., Capuñay, C., Wallsgrove, N., & Popp, B. N. (2021). Isotope data from amino acids indicate Darwin's ground sloth was not an herbivore. *Scientific Reports*, 11(1), 18944. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-97996-9>
- Tejada-Lara, J. V., MacFadden, B. J., Bermudez, L., Rojas, G., Salas-Gismondi, R., & Flynn, J. J. (2018). Body mass predicts isotope enrichment in herbivorous mammals. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285(1881), 20181020. <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.1020>
- Thiery, G. (2016). *Analyse morpho-fonctionnelle de la topographie dentaire 3d chez les primates actuels et fossiles*. [PhD Thesis]. Université de Poitiers.
- Thiery, G., Francisco, A., Louail, M., Blondel, C., Walker, A. E. C., Berlioz, E., Brunetière, N., Merceron, G. (en préparation). Introducing Trident: a graphical interface for discriminating groups using dental microwear texture analysis.
- Thiery, G., Gibert, C., Guy, F., Lazzari, V., Geraads, D., Spassov, N., & Merceron, G. (2021). From leaves to seeds? The dietary shift in late Miocene colobine monkeys of southeastern Europe. *Evolution*, 75(8), 1983-1997. <https://doi.org/10.1111/evo.14283>
- G Thiery, F Guy et V Lazzari. (2021) Doolkit: Exploration of Dental Surface Topography (version 1.0.0). <https://CRAN.R-project.org/package=doolkit>.
- Thiery, G., Gillet, G., Lazzari, V., Merceron, G., & Guy, F. (2017). Was *Mesopithecus* a seed eating colobine? Assessment of cracking, grinding and shearing ability using dental topography. *Journal of Human Evolution*, 112, 79-92. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2017.09.002>

- Thiery, G., Guy, F., & Lazzari, V. (2017). Investigating the dental toolkit of primates based on food mechanical properties: Feeding action does matter. *American Journal of Primatology*, 79(6), e22640. <https://doi.org/10.1002/ajp.22640>
- Tieszen, L. L., & Fagre, T. (1993). Effect of Diet Quality and Composition on the Isotopic Composition of Respiratory CO<sub>2</sub>, Bone Collagen, Bioapatite, and Soft Tissues. In J. B. Lambert & G. Grupe (Éds.), *Prehistoric Human Bone : Archaeology at the Molecular Level* (p. 121-155). Springer. [https://doi.org/10.1007/978-3-662-02894-0\\_5](https://doi.org/10.1007/978-3-662-02894-0_5)
- Towle, I., Irish, J. D., & Loch, C. (2021). *Paranthropus robustus* tooth chipping patterns do not support regular hard food mastication. *Journal of Human Evolution*, 158, 103044. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2021.103044>
- Townsend, G., Bockmann, M., Hughes, T., & Brook, A. (2012). Genetic, environmental and epigenetic influences on variation in human tooth number, size and shape. *Odontology*, 100(1), 1-9. <https://doi.org/10.1007/s10266-011-0052-z>
- Townsend, G., Richards, L., Hughes, T., Pinkerton, S., & Schwerdt, W. (2005). Epigenetic influences may explain dental differences in monozygotic twin pairs. *Australian Dental Journal*, 50(2), 95-100. <https://doi.org/10.1111/j.1834-7819.2005.tb00347.x>
- Trauth, M. H., Asrat, A., Berner, N., Bibi, F., Foerster, V., Grove, M., Kaboth-Bahr, S., Maslin, M. A., Mudelsee, M., & Schäbitz, F. (2021). Northern Hemisphere Glaciation, African climate and human evolution. *Quaternary Science Reviews*, 268, 107095. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2021.107095>
- Trauth, M. H., Larrasoña, J. C., & Mudelsee, M. (2009). Trends, rhythms and events in Plio-Pleistocene African climate. *Quaternary Science Reviews*, 28(5), 399-411. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2008.11.003>
- Trauth, M. H., Maslin, M. A., Deino, A. L., Junginger, A., Lesoloyia, M., Odada, E. O., Olago, D. O., Olaka, L. A., Strecker, M. R., & Tiedemann, R. (2010). Human evolution in a variable environment: The amplifier lakes of Eastern Africa. *Quaternary Science Reviews*, 29(23), 2981-2988. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2010.07.007>

- Trauth, M. H., Maslin, M. A., Deino, A. L., Strecker, M. R., Bergner, A. G. N., & Dühnforth, M. (2007). High- and low-latitude forcing of Plio-Pleistocene East African climate and human evolution. *Journal of Human Evolution*, *53*(5), 475-486. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2006.12.009>
- Trauth, M. H., Maslin, M. A., Deino, A., & Strecker, M. R. (2005). Late Cenozoic Moisture History of East Africa. *Science*, *309*(5743), 2051-2053. <https://doi.org/10.1126/science.1112964>
- Traylor, R. B., & Kohn, M. J. (2017). Tooth enamel maturation reequilibrates oxygen isotope compositions and supports simple sampling methods. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, *198*, 32-47. <https://doi.org/10.1016/j.gca.2016.10.023>
- Ungar, P. S. (2004). Dental topography and diets of *Australopithecus afarensis* and early *Homo*. *Journal of Human Evolution*, *46*(5), 605-622. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2004.03.004>
- Ungar, P. S. (2012). Dental Evidence for the Reconstruction of Diet in African Early *Homo*. *Current Anthropology*, *53*(S6), S318-S329. <https://doi.org/10.1086/666700>
- Ungar, P. S. (2015). Mammalian dental function and wear: A review. *Biosurface and Biotribology*, *1*(1), 25-41. <https://doi.org/10.1016/j.bsbt.2014.12.001>
- Ungar, P. S., Brown, C. A., Bergstrom, T. S., & Walker, A. (2003). Quantification of Dental Microwear by Tandem Scanning Confocal Microscopy and Scale-Sensitive Fractal Analyses. *Scanning*, *25*(4), 185-193. <https://doi.org/10.1002/sca.4950250405>
- Ungar, P. S., & Daegling, D. (2013). The functional morphology of Jaws and teeth : Implications for understanding early hominin dietary adaptations. In *Early Hominin Paleoecology* (p. 203-250). <https://doi.org/10.5876/9781607322252:C06>
- Ungar, P. S., Grine, F. E., & Teaford, M. F. (2006). Diet in Early *Homo*: A Review of the Evidence and a New Model of Adaptive Versatility. *Annual Review of Anthropology*, *35*(1), 209-228. <https://doi.org/10.1146/annurev.anthro.35.081705.123153>
- Ungar, P. S., Grine, F. E., & Teaford, M. F. (2008). Dental Microwear and Diet of the Plio-Pleistocene Hominin *Paranthropus boisei*. *PLoS ONE*, *3*(4), e2044. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0002044>
- Ungar, P. S., Krueger, K. L., Blumenschine, R. J., Njau, J., & Scott, R. S. (2012). Dental microwear texture analysis of hominins recovered by the Olduvai Landscape Paleoanthropology Project,



- 1995–2007. *Journal of Human Evolution*, 63(2), 429-437.  
<https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2011.04.006>
- Ungar, P. S., Merceron, G., & Scott, R. S. (2007). Dental Microwear Texture Analysis of Varswater Bovids and Early Pliocene Paleoenvironments of Langebaanweg, Western Cape Province, South Africa. *Journal of Mammalian Evolution*, 14(3), 163-181.  
<https://doi.org/10.1007/s10914-007-9050-x>
- Ungar, P. S., & M'Kirera, F. (2003). A solution to the worn tooth conundrum in primate functional anatomy. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(7), 3874-3877.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.0637016100>
- Ungar, P. S., Scott, R. S., Grine, F. E., & Teaford, M. F. (2010). Molar microwear textures and the diets of *Australopithecus anamensis* and *Australopithecus afarensis*. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1556), 3345-3354.  
<https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0033>
- Ungar, P. S., & Sponheimer, M. (2011). The Diets of Early Hominins. *Science*, 334(6053), 190-193.  
<https://doi.org/10.1126/science.1207701>
- Ungar, P. S., & Williamson, M. (2000). Exploring the effect of tooth wear on functional morphology : A preliminary study using dental topographic analysis. *Palaeontologia Electronica*, 3(1)
- Uno, K. T., Cerling, T. E., Harris, J. M., Kunimatsu, Y., Leakey, M. G., Nakatsukasa, M., & Nakaya, H. (2011). Late Miocene to Pliocene carbon isotope record of differential diet change among East African herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(16), 6509-6514.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.1018435108>
- Uno, K. T., Fisher, D. C., Wittemyer, G., Douglas-Hamilton, I., Carpenter, N., Omondi, P., & Cerling, T. E. (2020). Forward and inverse methods for extracting climate and diet information from stable isotope profiles in proboscidean molars. *Quaternary International*, 557, 92-109.  
<https://doi.org/10.1016/j.quaint.2020.06.030>
- Uno, K. T., Polissar, P. J., Jackson, K. E., & deMenocal, P. B. (2016). Neogene biomarker record of vegetation change in eastern Africa. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113(23), 6355-6363. <https://doi.org/10.1073/pnas.1521267113>

- Uno, K. T., Rivals, F., Bibi, F., Pante, M., Njau, J., & de la Torre, I. (2018). Large mammal diets and paleoecology across the Oldowan–Acheulean transition at Olduvai Gorge, Tanzania from stable isotope and tooth wear analyses. *Journal of Human Evolution*, *120*, 76-91. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2018.01.002>
- Uzunidis, A., Pineda, A., Jiménez-Manchón, S., Xafis, A., Ollivier, V., & Rivals, F. (2021). The impact of sediment abrasion on tooth microwear analysis: An experimental study. *Archaeological and Anthropological Sciences*, *13*(8), 134. <https://doi.org/10.1007/s12520-021-01382-5>
- van der Merwe, N. J. (1982). Carbon Isotopes, Photosynthesis, and Archaeology: Different pathways of photosynthesis cause characteristic changes in carbon isotope ratios that make possible the study of prehistoric human diets. *American Scientist*, *70*(6), 596-606. <http://www.jstor.org/stable/27851731>
- van der Merwe, N. J., Masao, F. T., & Bamford, M. (2008). Isotopic evidence for contrasting diets of early hominins *Homo habilis* and *Australopithecus boisei* of Tanzania. *South African Journal of Science*, *104*, 153-155.
- van der Merwe, N. J., Thackeray, J. F., Lee-Thorp, J. A., & Luyt, J. (2003). The carbon isotope ecology and diet of *Australopithecus africanus* at Sterkfontein, South Africa. *Journal of Human Evolution*, *44*(5), 581-597. [https://doi.org/10.1016/S0047-2484\(03\)00050-2](https://doi.org/10.1016/S0047-2484(03)00050-2)
- Van Valkenburgh, B. (1989). Carnivore Dental Adaptations and Diet: A Study of Trophic Diversity within Guilds. In J. L. Gittleman (Éd.), *Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution* (p. 410-436). Springer US. [https://doi.org/10.1007/978-1-4757-4716-4\\_16](https://doi.org/10.1007/978-1-4757-4716-4_16)
- van Casteren, A., Lucas, P. W., Strait, D. S., Michael, S., Bierwisch, N., Schwarzer, N., Al-Fadhalah, K. J., Almusallam, A. S., Thai, L. A., Saji, S., Shekeban, A., & Swain, M. V. (2018). Evidence that metallic proxies are unsuitable for assessing the mechanics of microwear formation and a new theory of the meaning of microwear. *Royal Society Open Science*, *5*(5), 171699. <https://doi.org/10.1098/rsos.171699>
- van Casteren, A., Strait, D. S., Swain, M. V., Michael, S., Thai, L. A., Philip, S. M., Saji, S., Al-Fadhalah, K., Almusallam, A. S., Shekeban, A., McGraw, W. S., Kane, E. E., Wright, B. W., & Lucas, P. W. (2020). Hard plant tissues do not contribute meaningfully to dental microwear:

- Evolutionary implications. *Scientific Reports*, 10(1), 582. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-57403-w>
- van Valkenburgh, B., Teaford, M. F., & Walker, A. (1990). Molar microwear and diet in large carnivores: Inferences concerning diet in the sabretooth cat, *Smilodon fatalis*. *Journal of Zoology*, 222(2), 319-340. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1990.tb05680.x>
- Venkataraman, V. V., Glowacka, H., Fritz, J., Clauss, M., Seyoum, C., Nguyen, N., & Fashing, P. J. (2014). Effects of dietary fracture toughness and dental wear on chewing efficiency in geladas (*Theropithecus gelada*): Chewing Efficiency in Geladas. *American Journal of Physical Anthropology*, 155(1), 17-32. <https://doi.org/10.1002/ajpa.22571>
- Villmoare, B., Kimbel, W. H., Seyoum, C., Campisano, C. J., DiMaggio, E. N., Rowan, J., Braun, D. R., Arrowsmith, J. R., & Reed, K. E. (2015). Early *Homo* at 2.8 Ma from Ledi-Geraru, Afar, Ethiopia. *Science*, 347(6228), 1352-1355. <https://doi.org/10.1126/science.aaa1343>
- Vogel, E. R., van Woerden, J. T., Lucas, P. W., Utami Atmoko, S. S., van Schaik, C. P., & Dominy, N. J. (2008). Functional ecology and evolution of hominoid molar enamel thickness: *Pan troglodytes schweinfurthii* and *Pongo pygmaeus wurmbii*. *Journal of Human Evolution*, 55(1), 60-74. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2007.12.005>
- Vogel, J. C. (1978). Isotopic assessment of the dietary habits of Ungulates. *South African Journal of Science*, 74, 4.
- Vrba, E. S. (1988). Late Pliocene Climatic Events and Hominid Evolution. In F. E. Grine (Éd.), *Evolutionary History of the Robust Australopithecines*. Routledge.
- Walker, A. E., Guy, F., Salles, C., Thiery, G., & Lazzari, V. (2022). Assessment of comminution capacity related to molar intercuspatation in catarrhines using a chewing simulator. *Bulletins et mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris. BMSAP*, 34(2), Art. 2. <https://journals.openedition.org/bmsap/10052>
- Walker, A., Hoeck, H. N., & Perez, L. (1978). Microwear of Mammalian Teeth as an Indicator of Diet. *Science*, 201(4359), 908-910. <https://doi.org/10.1126/science.684415>

- Walker, A., Young, J. Z., Jope, E. M., & Oakley, K. P. (1981). Diet and teeth: Dietary hypotheses and human evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences*, 292(1057), 57-64. <https://doi.org/10.1098/rstb.1981.0013>
- Walker, P. L. (1976). Wear striations on the incisors of ceropithecoid monkeys as an index of diet and habitat preference. *American Journal of Physical Anthropology*, 45(2), 299-307. <https://doi.org/10.1002/ajpa.1330450215>
- Wang, Y., & Cerling, T. E. (1994). A model of fossil tooth and bone diagenesis: Implications for paleodiet reconstruction from stable isotopes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 107(3), 281-289. [https://doi.org/10.1016/0031-0182\(94\)90100-7](https://doi.org/10.1016/0031-0182(94)90100-7)
- Ward, J., & Mainland, I. L. (1999). Microwear in Modern Rooting and Stall-fed Pigs: The Potential of Dental Microwear Analysis for Exploring Pig Diet and Management in the Past. *Environmental Archaeology*, 4(1), 25-32. <https://doi.org/10.1179/env.1999.4.1.25>
- Ward, S. C., & Molnar, S. (1980). Experimental stress analysis of topographic diversity in early hominid gnathic morphology. *American Journal of Physical Anthropology*, 53(3), 383-395. <https://doi.org/10.1002/ajpa.1330530310>
- Warinner, C., & Tuross, N. (2009). Alkaline cooking and stable isotope tissue-diet spacing in swine: Archaeological implications. *Journal of Archaeological Science*, 36(8), 1690-1697. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2009.03.034>
- Warinner, C., & Tuross, N. (2010). Brief communication: Tissue isotopic enrichment associated with growth depression in a pig: Implications for archaeology and ecology. *American Journal of Physical Anthropology*, NA-NA. <https://doi.org/10.1002/ajpa.21222>
- Watts, D. P. (2020). Meat eating by nonhuman primates: A review and synthesis. *Journal of Human Evolution*, 149, 102882. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2020.102882>
- Watts, D. P., Potts, K. B., Lwanga, J. S., & Mitani, J. C. (2012). Diet of chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*) at Ngogo, Kibale National Park, Uganda, 2. Temporal variation and fallback foods. *American Journal of Primatology*, 74(2), 130-144. <https://doi.org/10.1002/ajp.21015>
- Weber, K., Weber, M., Menneken, M., Kral, A. G., Mertz-Kraus, R., Geisler, T., Vogl, J., & Tütken, T. (2021). Diagenetic stability of non-traditional stable isotope systems (Ca, Sr, Mg, Zn) in teeth

- An in-vitro alteration experiment of biogenic apatite in isotopically enriched tracer solution. *Chemical Geology*, 572, 120196. <https://doi.org/10.1016/j.chemgeo.2021.120196>
- Weber, K., Winkler, D. E., Schulz-Kornas, E., Kaiser, T. M., & Tütken, T. (2022). Post-mortem enamel surface texture alteration during taphonomic processes—Do experimental approaches reflect natural phenomena? *PeerJ*, 10, e12635. <https://doi.org/10.7717/peerj.12635>
- White, T. D., Ambrose, S. H., Suwa, G., Su, D. F., DeGusta, D., Bernor, R. L., Boissarie, J.-R., Brunet, M., Delson, E., Frost, S., Garcia, N., Giaourtsakis, I. X., Haile-Selassie, Y., Howell, F. C., Lehmann, T., Likius, A., Pehlevan, C., Saegusa, H., Semperebon, G., ... Vrba, E. (2009). Macrovertebrate Paleontology and the Pliocene Habitat of *Ardipithecus ramidus*. *Science*, 326(5949), 67-93. <https://doi.org/10.1126/science.1175822>
- White, T. D., & Harris, J. M. (1977). Suid Evolution and Correlation of African Hominid Localities. *Science*, 198(4312), 13-21. <https://doi.org/10.1126/science.331477>
- Williams, S. H., Wright, B. W., Truong, V. den, Daubert, C. R., & Vinyard, C. J. (2005). Mechanical properties of foods used in experimental studies of primate masticatory function. *American Journal of Primatology*, 67(3), 329-346. <https://doi.org/10.1002/ajp.20189>
- Wilson, G. P., Evans, A. R., Corfe, I. J., Smits, P. D., Fortelius, M., & Jernvall, J. (2012). Adaptive radiation of multituberculate mammals before the extinction of dinosaurs. *Nature*, 483(7390), Art. 7390. <https://doi.org/10.1038/nature10880>
- Winchester, J. M., Boyer, D. M., St. Clair, E. M., Gosselin-Ildari, A. D., Cooke, S. B., & Ledogar, J. A. (2014). Dental topography of platyrrhines and prosimians: Convergence and contrasts. *American Journal of Physical Anthropology*, 153(1), 29-44. <https://doi.org/10.1002/ajpa.22398>
- Winkler, D. E., Clauss, M., Kubo, M. O., Schulz-Kornas, E., Kaiser, T. M., Tschudin, A., De Cuyper, A., Kubo, T., & Tütken, T. (2022). Microwear textures associated with experimental near-natural diets suggest that seeds and hard insect body parts cause high enamel surface complexity in small mammals. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10, 957427. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.957427>
- Winkler, D. E., Clauss, M., Rölle, M., Schulz-Kornas, E., Codron, D., Kaiser, T. M., & Tütken, T. (2021). Dental microwear texture gradients in guinea pigs reveal that material properties of the

- diet affect chewing behaviour. *Journal of Experimental Biology*, 224(13).  
<https://doi.org/10.1242/jeb.242446>
- Winkler, D. E., Schulz-Kornas, E., Kaiser, T. M., Codron, D., Leichliter, J., Hummel, J., Martin, L. F., Clauss, M., & Tütken, T. (2020). The turnover of dental microwear texture: Testing the "last supper" effect in small mammals in a controlled feeding experiment. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 557, 109930. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2020.109930>
- Winkler, D. E., Schulz-Kornas, E., Kaiser, T. M., De Cuyper, A., Clauss, M., & Tütken, T. (2019a). Forage silica and water content control dental surface texture in guinea pigs and provide implications for dietary reconstruction. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(4), 1325-1330. <https://doi.org/10.1073/pnas.1814081116>
- Winkler, D. E., Schulz-Kornas, E., Kaiser, T. M., & Tütken, T. (2019b). Dental microwear texture reflects dietary tendencies in extant Lepidosauria despite their limited use of oral food processing. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 286(1903), 20190544. <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.0544>
- Winkler, D. E., Tütken, T., Schulz-Kornas, E., Kaiser, T. M., Müller, J., Leichliter, J., Weber, K., Hatt, J.-M., & Clauss, M. (2020). Shape, size, and quantity of ingested external abrasives influence dental microwear texture formation in guinea pigs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 202008149. <https://doi.org/10.1073/pnas.2008149117>
- Wood, B., & Constantino, P. (2007). *Paranthropus boisei*: Fifty years of evidence and analysis. *American Journal of Physical Anthropology*, 134(S45), 106-132. <https://doi.org/10.1002/ajpa.20732>
- Wood, B., & Strait, D. (2004). Patterns of resource use in early *Homo* and *Paranthropus*. *Journal of Human Evolution*, 46(2), 119-162. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2003.11.004>
- Wrangham, R., Cheney, D., Seyfarth, R., & Sarmiento, E. (2009). Shallow-water habitats as sources of fallback foods for hominins. *American Journal of Physical Anthropology*, 140(4), 630-642. <https://doi.org/10.1002/ajpa.21122>

- Wrangham, R. W., Conklin-Brittain, N. L., & Hunt, K. D. (1998). Dietary Response of Chimpanzees and Cercopithecines to Seasonal Variation in Fruit Abundance. I. Antifeedants. *International Journal of Primatology*, *19*(6).
- Wynn, J. G., Alemseged, Z., Bobe, R., Grine, F. E., Negash, E. W., & Sponheimer, M. (2020). Isotopic evidence for the timing of the dietary shift toward C<sub>4</sub> foods in eastern African *Paranthropus*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *202006221*. <https://doi.org/10.1073/pnas.2006221117>
- Wynn, J. G., Reed, K. E., Sponheimer, M., Kimbel, W. H., Alemseged, Z., Bedaso, Z. K., & Campisano, C. J. (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*, *99*, 93-106. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2016.08.002>
- Wynn, J. G., Sponheimer, M., Kimbel, W. H., Alemseged, Z., Reed, K., Bedaso, Z. K., & Wilson, J. N. (2013). Diet of *Australopithecus afarensis* from the Pliocene Hadar Formation, Ethiopia. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *110*(26), 10495-10500. <https://doi.org/10.1073/pnas.1222559110>
- Xia, J., Zheng, J., Huang, D., Tian, Z. R., Chen, L., Zhou, Z., Ungar, P. S., & Qian, L. (2015). New model to explain tooth wear with implications for microwear formation and diet reconstruction. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *112*(34), 10669-10672. <https://doi.org/10.1073/pnas.1509491112>
- Xiaofeng, H., Guixin, Z., & Herring, S. W. (1994). Age changes in mastication in the pig. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, *107*(4), 647-654. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(94\)90364-6](https://doi.org/10.1016/0300-9629(94)90364-6)
- Yamada, E., Kubo, M. O., Kubo, T., & Kohno, N. (2018). Three-dimensional tooth surface texture analysis on stall-fed and wild boars (*Sus scrofa*). *PLOS ONE*, *13*(10), e0204719. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0204719>
- Yamashita, N. (1998). Functional dental correlates of food properties in five Malagasy lemur species. *American Journal of Physical Anthropology*, *106*(2), 169-188. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1096-8644\(199806\)106:2<169::AID-AJPA5>3.0.CO;2-L](https://doi.org/10.1002/(SICI)1096-8644(199806)106:2<169::AID-AJPA5>3.0.CO;2-L)

- Yamashita, N., Cuzzo, F. P., Sauter, M. L., Fitzgerald, E., Riemenschneider, A., & Ungar, P. S. (2016). Mechanical food properties and dental topography differentiate three populations of *Lemur catta* in southwest Madagascar. *Journal of Human Evolution*, 98, 66-75. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2015.09.006>
- Yang, D., Pisano, A., Kolasa, J., Jashashvili, T., Kibii, J., Gomez Cano, A. R., Viriot, L., Grine, F. E., & Souron, A. (2022). Why the long teeth? Morphometric analysis suggests different selective pressures on functional occlusal traits in Plio-Pleistocene African suids. *Paleobiology*, 1-22. <https://doi.org/10.1017/pab.2022.11>
- Yang, D., Uno, K. T., Souron, A., McGrath, K., Pubert, É., & Cerling, T. E. (2020). Intra-tooth stable isotope profiles in warthog canines and third molars: Implications for paleoenvironmental reconstructions. *Chemical Geology*, 119799. <https://doi.org/10.1016/j.chemgeo.2020.119799>
- Zazzo, A., Balasse, M., Passey, B. H., Moloney, A. P., Monahan, F. J., & Schmidt, O. (2010). The isotope record of short- and long-term dietary changes in sheep tooth enamel: Implications for quantitative reconstruction of paleodiets. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 74(12), 3571-3586. <https://doi.org/10.1016/j.gca.2010.03.017>
- Zazzo, A., Balasse, M., & Patterson, W. P. (2005). High-resolution  $\delta^{13}\text{C}$  intratooth profiles in bovine enamel: Implications for mineralization pattern and isotopic attenuation. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 69(14), 3631-3642. <https://doi.org/10.1016/j.gca.2005.02.031>
- Zazzo, A., Bendrey, R., Vella, D., Moloney, A. P., Monahan, F. J., & Schmidt, O. (2012). A refined sampling strategy for intra-tooth stable isotope analysis of mammalian enamel. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 84, 1-13. <https://doi.org/10.1016/j.gca.2012.01.012>
- Zazzo, A., Bocherens, H., Billiou, D., Mariotti, A., Brunet, M., Vignaud, P., Beauvilain, A., & Mackaye, H. T. (2000). Herbivore paleodiet and paleoenvironmental changes in Chad during the Pliocene using stable isotope ratios of tooth enamel carbonate. *Paleobiology*, 26(2), 294-309. [https://doi.org/10.1666/0094-8373\(2000\)026<0294:HPAPCI>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1666/0094-8373(2000)026<0294:HPAPCI>2.0.CO;2)
- Zhang, Y.-R., Du, W., Zhou, X.-D., & Yu, H.-Y. (2014). Review of research on the mechanical properties of the human tooth. *International Journal of Oral Science*, 6(2), Art. 2. <https://doi.org/10.1038/ijos.2014.21>



Zhou, Z.-R., Yu, H.-Y., Zheng, J., Qian, L.-M., & Yan, Y. (2013). *Dental biotribology*. Springer.

Zuccotti, L. F., Williamson, M. D., Limp, W. F., & Ungar, P. S. (1998). Technical note : Modeling primate occlusal topography using geographic information systems technology. *American Journal of Physical Anthropology*, 107(1), 137-142. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1096-8644\(199809\)107:1<137::AID-AJPA11>3.0.CO;2-1](https://doi.org/10.1002/(SICI)1096-8644(199809)107:1<137::AID-AJPA11>3.0.CO;2-1)

## **ANNEXES**

## Annexe 1 :

# **Organes souterrains et micro-usures dentaires : approche expérimentale**

## **1. Introduction**

La consommation d'organes de réserve souterrains (*underground storage organs* ou USOs) des plantes en tant qu'aliments de repli au sein des hominines anciens a été proposée par plusieurs auteurs (Laden & Wrangham, 2005; Dominy et al., 2008; Wrangham et al., 2009). En effet, les organes souterrains des plantes désignent les organes de réserves tels que les tubercules, les rhizomes, les bulbes et les cornes, et sont généralement riches en glucides. Les organes souterrains constituent ainsi une part significative de l'alimentation au sein de plusieurs sociétés de chasseurs-cueilleurs (e.g. Schoeninger et al., 2001). Ils sont également consommés par de nombreuses espèces de primates non-humains. En particulier, on sait que les chimpanzés peuvent utiliser des outils pour les obtenir (Hernandez-Aguilar et al., 2007; Hockings et al., 2010). Par ailleurs, Dominy et al. (2008) ont étudié les propriétés mécaniques de 98 espèces différentes et ont montré que les USOs sont généralement durs et cassants. La consommation de ce type d'aliments pourrait alors permettre d'expliquer la sélection des phénotypes cranio-mandibulaires et dentaires robustes au sein des hominines anciens (Laden & Wrangham, 2005; Dominy et al., 2008; Wrangham et al., 2009). Enfin, plusieurs auteurs ont proposé que la consommation d'organes souterrains avec un signal  $\delta^{13}\text{C}$  de type  $\text{C}_4$ , tels que ceux produits en abondance par les cypéracées, expliquerait le signal  $\delta^{13}\text{C}$  très élevé observé chez l'espèce est-africaine *P. boisei* (e.g. Yeakel et al., 2007; van der Merwe et al., 2008; Lee-Thorp et al., 2012). Pourtant, malgré la robustesse du système masticateur, l'absence de marques d'usure dentaire indiquant une consommation au moins occasionnelle d'objets durs chez ce taxon n'est pas cohérente avec la consommation d'organes souterrains qui sont généralement durs et cassants (Ungar et al., 2008).

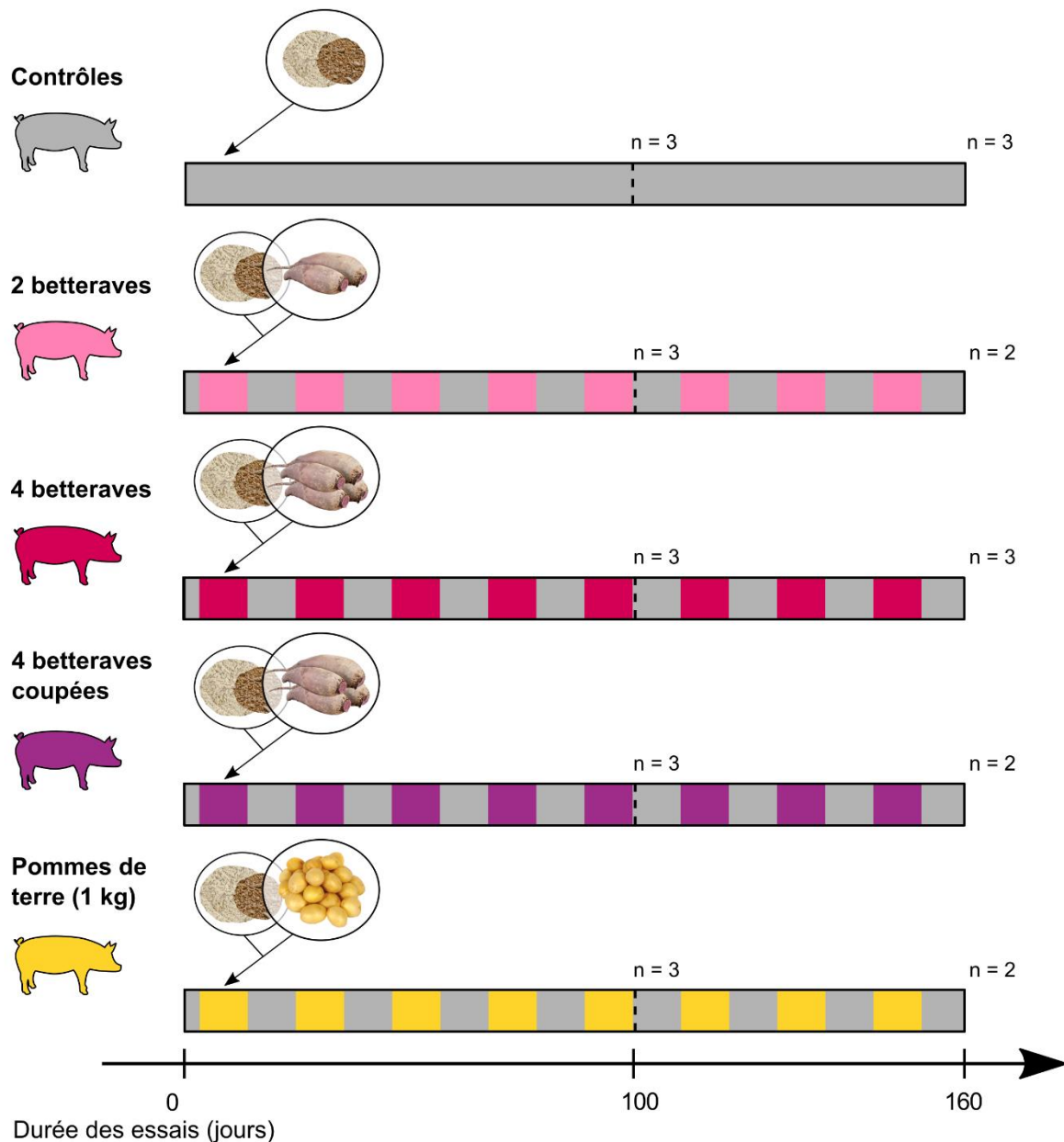
Dans cette étude, j'ai exploré l'impact de la consommation de tubercules (des betteraves et des pommes de terre) en proportions différentes sur les textures de micro-usure dentaire des porcs

domestiques. L'objectif était d'évaluer la capacité de cet indicateur non seulement à détecter la consommation de tubercules, mais également à détecter différentes proportions de tubercules dans l'alimentation des porcs. La crise sanitaire ayant très largement retardé une partie des analyses prévues, il n'a pas été possible de quantifier les propriétés physiques et mécaniques des tubercules consommés par les porcs.

## 2. Matériel et méthodes

### 2.1. Procédures expérimentales

Un total de 30 porcs répartis en 5 alimentations différentes a été considéré dans cette étude. Tous les porcs ont reçu une alimentation de base composée de farine de céréales et de tourteau de soja. Un groupe (« Contrôles », n = 6) n'a consommé que de la farine de céréales. Quatre autres groupes ont reçu, en plus de l'aliment de base (même quantité que le groupe contrôle), 2 (n = 5) ou 4 (n = 6) betteraves (*Beta vulgaris*) entières par jour, 4 betteraves coupées en morceaux (n = 5 ; l'un d'entre eux ne présentait pas de surface écrasante convenable pour l'analyse texturale), ou des pommes de terre (*Solanum tuberosum*) à hauteur de 1 kg (n = 5) par jour (Figure 1). La taille des morceaux de betteraves coupées était relativement similaire à celle des pommes de terre. Les pommes de terre comme les betteraves étaient données crues. À l'inverse des pommes de terre qui ont été données lavées, quelques particules minérales exogènes (sables, poussières) étaient présentes sur les betteraves. Nous n'avons malheureusement pas pu analyser le type ni la quantité de ces particules consommées par les porcs nourris avec de betteraves. Néanmoins, si ces particules ont pu impacter les textures de micro-usure dentaire de ces porcs, celles-ci étaient présentes en très faible quantité. Tous les porcs ont reçu leur alimentation dédiée pendant une période de 100 ou 160 précédant la mort (pour les mâles et les femelles, respectivement). Tous les porcs ont été abattus entre l'âge de 7 et 10 mois.



**Figure 1.** Procédures expérimentales du modèle « organes souterrains » incluant des porcs nourris avec des betteraves et des pommes de terre. Groupes : Contrôles 2 (100 % farine de céréales ; gris, n = 6), 2 betteraves (100 % farine de céréales + 2 betteraves ; rose, n = 6), 4 betteraves (100 % farine de céréales + 4 betteraves ; rouge, n = 6), 4 betteraves coupées en morceaux (100 % farine de céréales + 4 betteraves coupées en morceaux ; violet, n = 6), Pommes de terre (100 % farine de céréales + 1 kg de pommes de terre ; jaune, n = 6).

## 2.2. Analyse des textures de micro-usure dentaire

Les dernières prémolaires déciduales supérieures ont été considérées pour l'analyse texturale. J'ai mesuré des paramètres texturaux SSFA et ISO 25178 sur une facette écrasante et une facette

coupante de chacune des prémolaires. Les paramètres SSFA sont : la complexité (Asfc), l'anisotropie (epLsar) et l'hétérogénéité (HASfc81 ; ici, calculée sur 81 sous-surfaces). Les paramètres ISO 25178 sont liés à la hauteur, l'orientation, la complexité, l'aire et le volume des surfaces : Vmp, Vmc, Vvc, Vvv, Ssk, Sku, Sp, Sv, Sz, Sa, Str, Sdr, S5v, Sha Sda et Sdv. Le protocole détaillé de l'analyse texturale ainsi que les descriptions de ces paramètres sont présentés dans le chapitre 2.

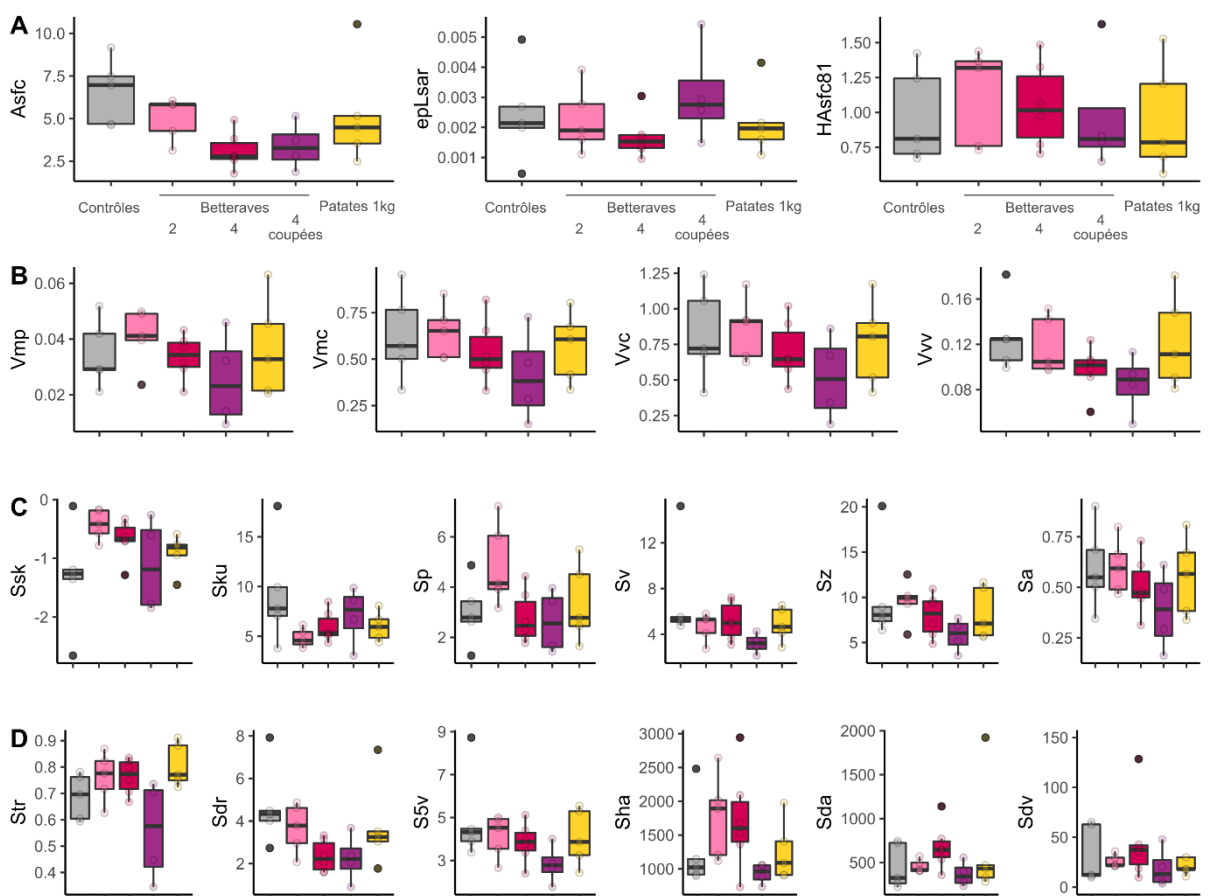
### **2.3. Analyses statistiques**

Les données ont été transformées (Box-Cox) afin de respecter les conditions de normalité des résidus et d'égalité des variances nécessaires à l'analyse de variance (ANOVA). Des ANOVAs sont réalisées sur chacun des paramètres texturaux et suivies par des tests de comparaisons multiples de Tukey HSD et de Fisher LSD (moins conservateur) lorsque significatives. Des analyses non-paramétriques de Kruskal-Wallis sont réalisées sur les paramètres qui ne respectent pas les conditions de validité de l'ANOVA. Les résultats sont présentés dans les tableaux 1 à 5.

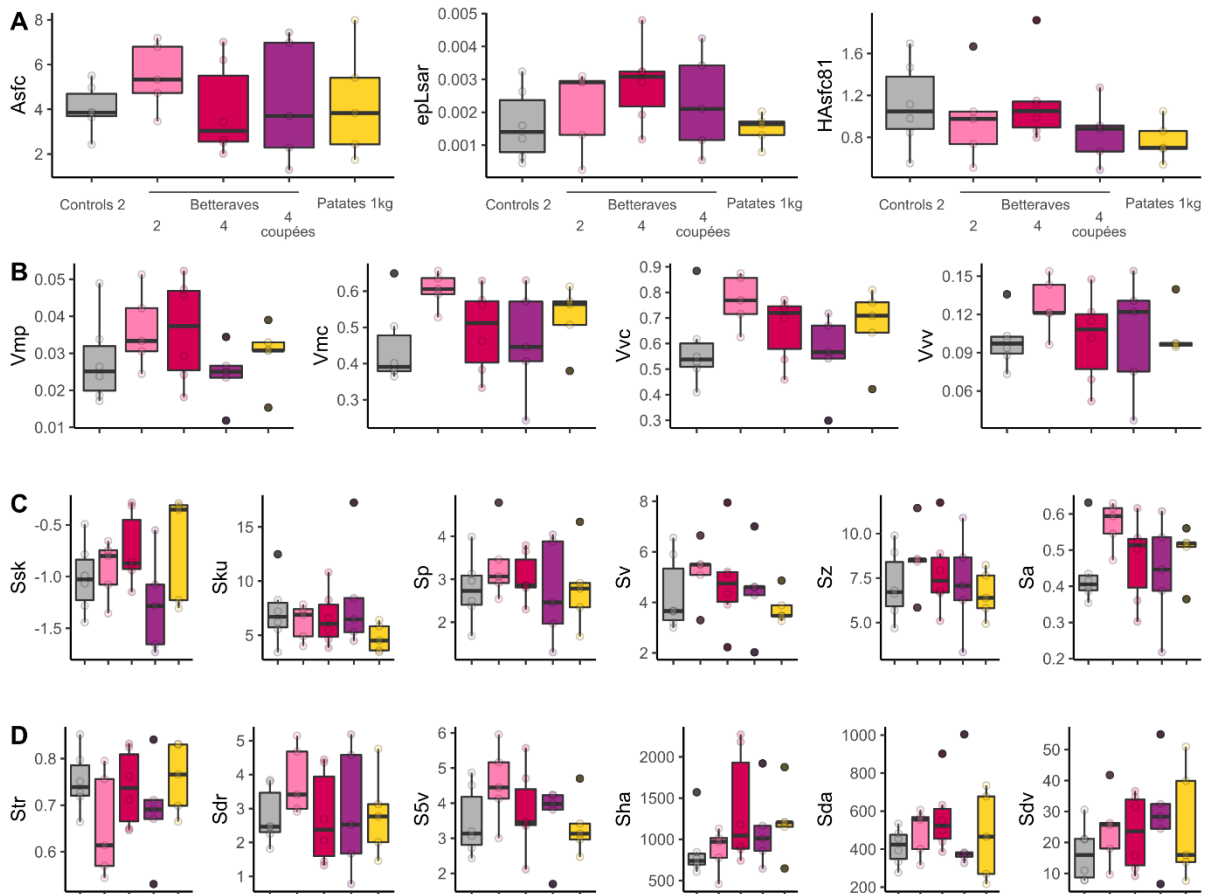
## **3. Résultats et discussion**

Les analyses texturales montrent des valeurs très dispersées et des recouvrements importants entre les différents groupes alimentaires sur chacun des paramètres SSFA et ISO 25178 considérés dans cette étude, en particulier sur les facettes coupantes mais également sur les facettes écrasantes (Figures 2 et 3). Les seules différences significatives mises en évidence concernent les paramètres Asfc et Str mesurés sur les facettes écrasantes (Tableaux 1 à 5). La consommation d'organes souterrains génère ici des surfaces écrasantes moins complexes que chez les contrôles, nourris uniquement avec de la farine de céréales (Figure 2). Les porcs nourris avec seulement deux betteraves par jour présentent d'ailleurs des valeurs de complexité intermédiaires entre le groupe contrôle et les groupes nourris avec davantage de tubercules. Néanmoins, seuls les groupes « 2 betteraves » et « 4 betteraves » sont significativement différents en combinant les deux tests de comparaisons multiples (Tableau 3). Concernant le paramètre Str, qui quantifie l'orientation des stries sur la surface, on constate que les porcs nourris avec 4 betteraves

coupées en morceaux tendent à présenter les valeurs les plus faibles, donc des surfaces plus anisotropes, mais celles-ci sont très dispersées. S'ils diffèrent significativement des porcs nourris avec des pommes de terre, et tendent à se distinguer des autres porcs nourris avec des betteraves (Tableau 3), les valeurs sont très dispersées sur le paramètre Str. Par conséquent, la seule distinction robuste que l'on observe concerne la baisse de la complexité sur les facettes écrasantes des porcs nourris avec le plus de tubercules.



**Figure 2.** Distributions des paramètres texturaux SSFA et ISO 25178 sur les facettes écrasantes des porcs nourris avec de la farine de céréales seulement (en gris) et des porcs ayant reçu en supplément des organes souterrains : 2 betteraves (en rose), 4 betteraves (en rouge), 4 betteraves coupées en morceaux (en violet) et 1 kg de pommes de terre (en jaune) par jour. A) Paramètres SSFA : complexité (Asfc), anisotropy (epLsar) et hétérogénéité de la complexité (HASfc81, calculée sur 81 sous-surfaces) ; B) Paramètres ISO 25178 de volume ; C) Paramètres ISO 25178 de hauteur ; D) Paramètres ISO 25178 d'orientation, de complexité, d'aire.



**Figure 3.** Distributions des paramètres texturaux SSFA et ISO 25178 sur les facettes coupantes des porcs nourris avec de la farine de céréales seulement (en gris) et des porcs ayant reçu en supplément des organes souterrains : 2 betteraves (en rose), 4 betteraves (en rouge), 4 betteraves coupées en morceaux (en violet) et 1 kg de pommes de terre (en jaune) par jour. A) Paramètres SSFA : complexité (Asfc), anisotropy (epLsar) et hétérogénéité de la complexité (HAsfc81, calculée sur 81 sous-surfaces) ; B) Paramètres ISO 25178 de volume ; C) Paramètres ISO 25178 de hauteur ; D) Paramètres ISO 25178 d'orientation, de complexité, d'aire.

Il est surprenant d'observer une baisse de la complexité suite à la consommation du plus grand nombre de tubercules au quotidien car les données de la littérature indiquent qu'il s'agit plutôt d'aliments durs et cassants (Dominy et al., 2008). Malheureusement, nous n'avons pas été en mesure de quantifier les propriétés physiques et mécaniques des deux tubercules donnés aux porcs, ni leur composition chimique. En revanche, on sait que l'aliment de base donné aux porcs (i.e. la farine de céréales) est constitué d'un nombre important de petites particules dures, ce qui explique la complexité élevée mesurée sur les surfaces dentaires des porcs contrôles par rapport aux autres lots. On suppose



que la consommation d'organes souterrains en complément de la farine a nécessité davantage de mouvements masticatoires que la seule consommation de farine, en particulier des mouvements transverses. En effet, les tubercules sont également relativement coriaces (Dominy et al., 2008) et nécessiteraient ainsi davantage de forces de cisaillement contrairement à la farine de céréales. Par conséquent, nos observations suggèrent que la consommation d'USOs ne génère pas systématiquement des surfaces d'usure complexes. Des enregistrements vidéos (voire des radiographies) auraient pu permettre de tester cette hypothèse, et pourraient être envisagés dans le cadre de futurs essais expérimentaux. Ainsi, bien que préliminaires, nos observations suggèrent que l'hypothèse d'une consommation au moins occasionnelle d'organes souterrains chez les hominines anciens ne pourrait être écartée simplement en raison de surfaces de micro-usure généralement peu complexes. En outre, les organes souterrains sont consommés dans des habitats avec différents types de substrats, ce qui peut impacter le signal de micro-usure dentaire (Dominy et al., 2008; Wrangham et al., 2009)

Les betteraves données aux porcs étaient recouvertes de davantage de particules minérales du sol que les pommes de terre, ce qui pourrait contribuer à expliquer cette baisse de la complexité au sein des groupes « 4 betteraves » et « 4 betteraves coupées ». En effet, plusieurs études ayant exploré l'impact de la consommation de particules minérales du sol sur les surfaces d'usure de porcs domestiques montrent que le fouissage génère des surfaces généralement moins rugueuses, moins complexes et plus anisotropes qu'en l'absence de consommation de particules du sol (Ward & Mainland, 1999; Yamada et al., 2018; Louail et al., 2022). Malheureusement, nous n'avons pas connaissance de la proportion représentée par ces particules exogènes dans l'alimentation des porcs ayant consommées les betteraves, ni les gammes de taille de ces particules et leur composition minérale, or ces facteurs peuvent impacter différemment les textures de micro-usure dentaire (e.g. Ackermans et al., 2020; Schulz-Kornas et al., 2020; Winkler et al., 2020).

En parallèle de ce projet de thèse, nous avons réalisé un nouvel essai expérimental dans l'objectif d'explorer l'impact de particules minérales exogènes différentes sur les surfaces d'usure des porcs domestiques. Nous avons constitué, en plus d'un lot contrôle, trois lots de porcs consommant des particules de type argiles, sables fins ou sables grossiers. Ces analyses apporteront de nouveaux éléments

pour contribuer à mieux comprendre, notamment, comment des substrats variés peuvent influencer les textures de micro-usure dentaire chez des mammifères bunodontes. Il serait également particulièrement intéressant d'explorer l'influence de différents types de particules minérales exogènes sur la micro-usure en fonction du type d'aliment ingéré. En effet, une récente étude expérimentale *in-vitro* montre que les particules exogènes impactent différemment les surfaces d'usure selon le type d'aliment consommé (Hua et al., 2020). Les organes souterrains des plantes étant nécessairement recouverts de particules exogènes à moins d'être nettoyés (voir Hirata et al., 2008 et Allritz et al., 2013 décrivant des exemples de nettoyage des aliments avant ingestion chez des macaques japonais en semi-liberté et des grands singes en captivité), il paraît indispensable d'explorer non seulement l'impact de la consommation de tubercules et celui de particules exogènes de façon indépendante, mais également d'explorer l'impact de l'association des deux sur les surfaces d'usure.

**Tableau 1.** Analyses de variance sur les paramètres SSFA mesurés sur les facettes écrasantes des porcs du modèle « matières animales ».

		Df	SS	MS	F	p
<b>Asfc</b>	Effect	4	5.270	1.3176	3.416	<b>0.0277</b>
	Residuals	20	7.714	0.3857		
epLsar	Effect	4	4.982e-6	1.245e-6	0.788	0.547
	Residuals	20	3.162e-5	1.581e-6		
Sp	Effect	4	3.119	0.7797	1.867	0.156
	Residuals	20	8.353	0.4177		
Sz	Effect	4	3.701	0.9252	1.641	0.203
	Residuals	20	11.276	0.5638		
Sa	Effect	4	0.0967	0.0242	1.124	0.373
	Residuals	20	0.4298	0.0215		
Ssk	Effect	4	56.38	14.095	1.755	0.178
	Residuals	20	160.64	8.032		
Sku	Effect	4	2.132	0.5330	1.168	0.354
	Residuals	20	9.124	0.4562		
Sdr	Effect	4	2.401	0.6003	2.828	0.0521
	Residuals	20	4.246	0.2123		
<b>Str</b>	Effect	4	0.5099	0.1275	3.442	<b>0.027</b>
	Residuals	20	0.7407	0.0370		
S5v	Effect	4	1.428	0.3571	1.782	0.172
	Residuals	20	4.008	0.2004		
Sda	Effect	4	167.4	41.86	1.307	0.301
	Residuals	20	640.4	32.02		
Sha	Effect	4	1096	273.9	1.668	0.197
	Residuals	20	3283	164.2		
Vmp	Effect	4	0.0005	0.0001	0.792	0.544
	Residuals	20	0.0033	0.0002		
Vmc	Effect	4	0.1204	0.0301	0.994	0.434
	Residuals	20	0.6057	0.0303		
Vvc	Effect	4	0.2344	0.0586	1.095	0.386
	Residuals	20	1.0702	0.0535		
Vvv	Effect	4	0.0051	0.0013	1.683	0.193
	Residuals	20	0.0152	0.0008		

**Tableau 2.** Analyses non-paramétriques de Kruskal-Wallis sur les paramètres HAsfc81, Sv et Sdv mesurés sur les facettes écrasantes des porcs du modèle « matières animales ».

	Df	$\chi^2$	p
HAsfc81	4	1.1209	0.891
Sv	4	6.4231	0.1697
Sdv	4	2.2551	0.689

**Tableau 3.** Différences significatives entre groupes alimentaires sur les paramètres texturaux Asfc et Str des facettes écrasantes. Les paramètres en gras sont significatifs à la fois avec un test de Tukey HSD et un test de Fisher LSD.

	Contrôles	2 betteraves	4 betteraves	4 betteraves coupées
Contrôles				
2 betteraves				
4 betteraves	Asfc	<b>Asfc</b>		
4 betteraves coupées	Asfc	Str	Str	
Pommes de terre (1 kg)				<b>Str</b>

**Tableau 4.** Analyses de variance sur les paramètres SSFA et ISO 25178 mesurés sur les facettes coupantes des porcs du modèle « matières animales ».

		Df	SS	MS	F	p
Asfc	Effect	4	2.224	0.5559	0.511	0.728
	Residuals	22	23.931	1.0878		
epLsar	Effect	4	6.993e-6	1.748e-6	1.259	0.316
	Residuals	22	3.056e-5	1.389e-6		
Hasfc81	Effect	4	0.1259	0.0315	1.096	0.383
	Residuals	22	0.6319	0.0287		
Sp	Effect	4	0.859	0.2147	0.482	0.749
	Residuals	22	9.811	0.4459		
Sv	Effect	4	1.984	0.4959	0.589	0.674
	Residuals	22	18.529	0.8422		
Sz	Effect	4	6.08	1.520	0.629	0.647
	Residuals	22	53.16	2.416		
Sku	Effect	4	1.933	0.4832	1.057	0.401
	Residuals	22	10.062	0.4573		
Sdr	Effect	4	1.80	0.4500	0.644	0.637
	Residuals	22	15.37	0.6987		
Str	Effect	4	0.0453	0.0113	1.225	0.329
	Residuals	22	0.2034	0.0092		
Sha	Effect	4	1787	446.6	1.276	0.31
	Residuals	22	7703	350.2		
Sdv	Effect	4	14.66	3.665	0.468	0.758
	Residuals	22	172.25	7.830		
Vmp	Effect	4	0.0006	0.0001	1.19	0.343
	Residuals	22	0.0026	0.0001		
Vvc	Effect	4	0.2803	0.0701	1.736	0.178
	Residuals	22	0.8881	0.0404		

**Tableau 5.** Analyses non-paramétrique de Kruskal-Wallis sur les paramètres Sa, Ssk, S5v, Sda, Vmc et Vvv mesurés sur les facettes coupantes des porcs du modèle « matières animales ».

	Df	$\chi^2$	P
Sa	4	5.4111	0.2477
Ssk	4	4.9683	0.2906
S5v	4	3.5799	0.4658
Sda	4	3.109	0.5398
Vmc	4	6.437	0.1688
Vvv	4	2.9751	0.562

## Références

- Ackermans, N. L., Winkler, D. E., Martin, L. F., Kaiser, T. M., Clauss, M., & Hatt, J.-M. (2020). Dust and grit matter : Abrasives of different size lead to opposing dental microwear textures in experimentally fed sheep ( *Ovis aries* ). *The Journal of Experimental Biology*, 223(3), jeb220442. <https://doi.org/10.1242/jeb.220442>
- Allritz, M., Tennie, C., & Call, J. (2013). Food washing and placer mining in captive great apes. *Primates*, 54(4), 361-370. <https://doi.org/10.1007/s10329-013-0355-5>
- Dominy, N. J., Vogel, E. R., Yeakel, J. D., Constantino, P., & Lucas, P. W. (2008). Mechanical Properties of Plant Underground Storage Organs and Implications for Dietary Models of Early Hominins. *Evolutionary Biology*, 35(3), 159-175. <https://doi.org/10.1007/s11692-008-9026-7>
- Hernandez-Aguilar, R. A., Moore, J., & Pickering, T. R. (2007). Savanna chimpanzees use tools to harvest the underground storage organs of plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(49), 19210-19213. <https://doi.org/10.1073/pnas.0707929104>
- Hirata, S., Watanabe, K., & Masao, K. (2008). “Sweet-Potato Washing” Revisited. In T. Matsuzawa (Éd.), *Primate Origins of Human Cognition and Behavior* (p. 487-508). Springer Japan. [https://doi.org/10.1007/978-4-431-09423-4\\_24](https://doi.org/10.1007/978-4-431-09423-4_24)
- Hockings, K. J., Anderson, J. R., & Matsuzawa, T. (2010). Flexible feeding on cultivated underground storage organs by rainforest-dwelling chimpanzees at Bossou, West Africa. *Journal of Human Evolution*, 58(3), 227-233. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2009.11.004>

- Hua, L.-C., Chen, J., & Ungar, P. S. (2020). Diet reduces the effect of exogenous grit on tooth microwear. *Biosurface and Biotribology*, 6(2), 48-52. <https://doi.org/10.1049/bsbt.2019.0041>
- Laden, G., & Wrangham, R. (2005). The rise of the hominids as an adaptive shift in fallback foods : Plant underground storage organs (USOs) and australopith origins. *Journal of Human Evolution*, 49(4), 482-498. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2005.05.007>
- Lee-Thorp, J. A., Likius, A., Mackaye, H. T., Vignaud, P., Sponheimer, M., & Brunet, M. (2012). Isotopic evidence for an early shift to C<sub>4</sub> resources by Pliocene hominins in Chad. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(50). <https://doi.org/10.1073/pnas.1204209109>
- Louail, M., Caner, L., Neaux, D., Ortiz, K., Locatelli, Y., & Cucchi, T. (2022). Identifying the Impact of Soil Ingestion on Dental Microwear Textures Using a Wild Boar Experimental Model. *Journal of Archaeological Method and Theory*. <https://doi.org/10.1007/s10816-022-09574-6>
- Schoeninger, M. J., Bunn, H. T., Murray, S. S., & Marlett, J. A. (2001). Composition of Tubers Used by Hadza Foragers of Tanzania. *Journal of Food Composition and Analysis*, 14(1), 15-25. <https://doi.org/10.1006/jfca.2000.0961>
- Schulz-Kornas, E., Winkler, D. E., Clauss, M., Carlsson, J., Ackermans, N. L., Martin, L. F., Hummel, J., Müller, D. W. H., Hatt, J.-M., & Kaiser, T. M. (2020). Everything matters : Molar microwear texture in goats (*Capra aegagrus hircus*) fed diets of different abrasiveness. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 552, 109783. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2020.109783>
- Ungar, P. S., Grine, F. E., & Teaford, M. F. (2008). Dental Microwear and Diet of the Plio-Pleistocene Hominin *Paranthropus boisei*. *PLoS ONE*, 3(4), e2044. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0002044>
- van der Merwe, N. J., Masao, F. T., & Bamford, M. (2008). Isotopic evidence for contrasting diets of early hominins *Homo habilis* and *Australopithecus boisei* of Tanzania. *South African Journal of Science*, 104, 153-155.

- Ward, J., & Mainland, I. L. (1999). Microwear in Modern Rooting and Stall-fed Pigs : The Potential of Dental Microwear Analysis for Exploring Pig Diet and Management in the Past. *Environmental Archaeology*, 4(1), 25-32. <https://doi.org/10.1179/env.1999.4.1.25>
- Winkler, D. E., Tütken, T., Schulz-Kornas, E., Kaiser, T. M., Müller, J., Leichliter, J., Weber, K., Hatt, J.-M., & Clauss, M. (2020). Shape, size, and quantity of ingested external abrasives influence dental microwear texture formation in guinea pigs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 202008149. <https://doi.org/10.1073/pnas.2008149117>
- Wrangham, R., Cheney, D., Seyfarth, R., & Sarmiento, E. (2009). Shallow-water habitats as sources of fallback foods for hominins. *American Journal of Physical Anthropology*, 140(4), 630-642. <https://doi.org/10.1002/ajpa.21122>
- Yamada, E., Kubo, M. O., Kubo, T., & Kohno, N. (2018). Three-dimensional tooth surface texture analysis on stall-fed and wild boars (*Sus scrofa*). *PLOS ONE*, 13(10), e0204719. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0204719>
- Yeakel, J. D., Bennett, N. C., Koch, P. L., & Dominy, N. J. (2007). The isotopic ecology of African mole rats informs hypotheses on the evolution of human diet. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1619), 1723-1730. <https://doi.org/10.1098/rspb.2007.0330>

## **Annexe 2 :**

### **Annexes du chapitre 3 : Mandibule, usure dentaire et consommation de graines : apports de l'approche expérimentale**

**Annexes de Louail et al. (2021) publié dans *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* :**



**Table S1.** Detailed description of the controlled-feeding experiments per individual. 1: female, 2: uncastrated male, 3: castrated male.

Dietary group	Specimen number	Birth date	Sex	Start of trial (date)	Age at dietary switch (days)	Age at slaughter (days)	Total feeding duration (days)	Feeding duration after dietary switch (days)
Hazelnut	870601	13/12/2018	2	08/04/2019	163	194	78	30
	870603	13/12/2018	2	08/04/2019	163	194	78	30
	870609	13/12/2018	2	08/04/2019	163	194	78	30
	870610	13/12/2018	1	08/04/2019	163	194	78	30
	870645	12/12/2018	1	08/04/2019	164	195	78	30
	870649	12/12/2018	1	08/04/2019	164	195	78	30
Barley	812073	17/06/2018	1	28/07/2018	120	215	174	95
	811925	13/06/2018	3	28/07/2018	124	293	248	169
	812003	15/06/2018	1	28/07/2018	122	291	248	169
	812078	17/06/2018	3	28/07/2018	120	289	248	169
	812031	14/06/2018	3	28/07/2018	123	218	174	95
Corn	812046	14/06/2018	3	28/07/2018	123	218	174	95
	812049	14/06/2018	3	28/07/2018	123	218	174	95
	812068	17/06/2018	1	28/07/2018	120	215	174	95
	811916	13/06/2018	1	28/07/2018	124	293	248	169
	811958	14/06/2018	3	28/07/2018	123	292	248	169
	812020	14/06/2018	1	28/07/2018	123	292	248	169
Base	811924	13/06/2018	3	28/07/2018		219	174	
	812004	15/06/2018	3	28/07/2018		217	174	
	812074	17/06/2018	3	28/07/2018		215	174	
	811949	14/06/2018	1	28/07/2018		292	248	
	812026	14/06/2018	1	28/07/2018		292	248	
	812036	14/06/2018	1	28/07/2018		292	248	
	870614	13/12/2018	2	08/04/2019		194	78	
	870619	13/12/2018	2	08/04/2019		194	78	
	870641	12/12/2018	2	08/04/2019		195	78	
	870623	13/12/2018	1	08/04/2019		229	113	
	870638	12/12/2018	1	08/04/2019		230	113	
870640	12/12/2018	1	08/04/2019		230	113		

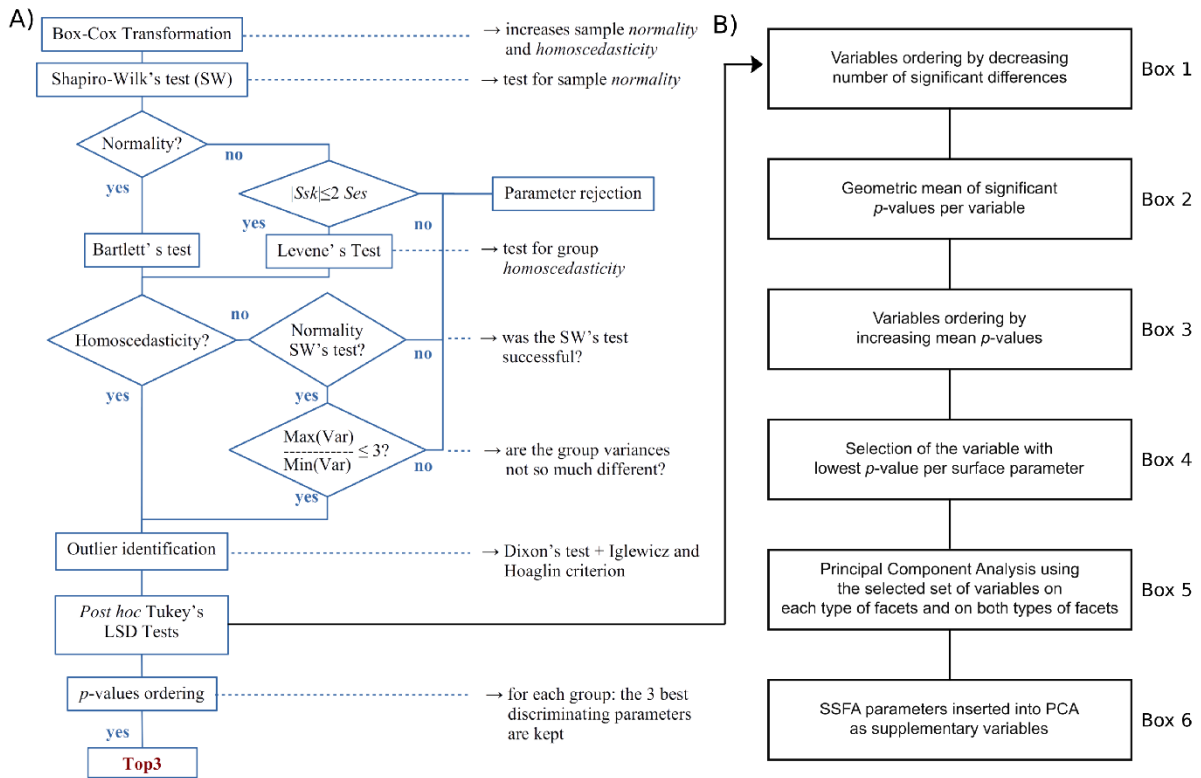
**Table S2.** Discriminative parameters considered in this study for surface analysis using the routine described in Francisco et al. (2018a, 2018b) (see supplementary materials for detailed descriptions of the parameters).

Parameter	Description	Type
Sa	Arithmetic mean height <sup>1</sup>	Height
Sp	Maximum peak height <sup>1</sup>	
Sq	Root-mean-square-height <sup>1</sup>	
Sv	Maximum pit height <sup>1</sup>	
Ssk	Skewness <sup>1</sup>	
Sku	Kurtosis <sup>1</sup>	
Sdar	Relative area (developed area/projected area, Sdar = Sdr - 1)	
Sm	Mean height	
Smd	Median height	
Rmax	Semi-major axis of the $f_{ACF}$ ellipsis <sup>2</sup>	
Sal	Autocorrelation length, semi-minor axis of the $f_{ACF}$ ellipsis <sup>1, 2</sup>	
Stri	Rmax/Sal ratio <sup>1, 2</sup>	
b.sl	Highest slope of $f_{ACF}$ at the distance $r_s$ from the origin	
r.sl	b.sl/s.sl ratio	
s.sl	Smallest slope of $f_{ACF}$ at the distance $r_s$ from the origin	
Sh	Percentage of quasi-horizontal faces	Topological

<sup>1</sup>ISO 25178 parameters in their more or less modified form. <sup>2</sup>Because some surfaces exhibit long wavelengths, the default value  $s = 0.2$  is a bit low and the parameter is redefined as the average for  $s = 0.3, 0.4, \text{ and } 0.5$ .

**Table S3.** Statistics considered in this study for surface analysis using the routine described in Francisco et al. (2018a, 2018b).

Statistic	Description	Statistic category
G	One value per surface	Global
Mean	Mean of $n$ values	Central
Median	Median of $n$ values	Central
Skw	Skewness of $n$ values	Distribution
Kurt	Kurtosis of $n$ values	Distribution
min.25	Mean of the 25 % lowest values among $n$ values	Dispersion
max.25	Mean of the 25 % highest values among $n$ values	Dispersion
fst.25	Value at the first quartile of the distribution of $n$ values	Dispersion
lst.25	Value at the third quartile of the distribution of $n$ values	Dispersion



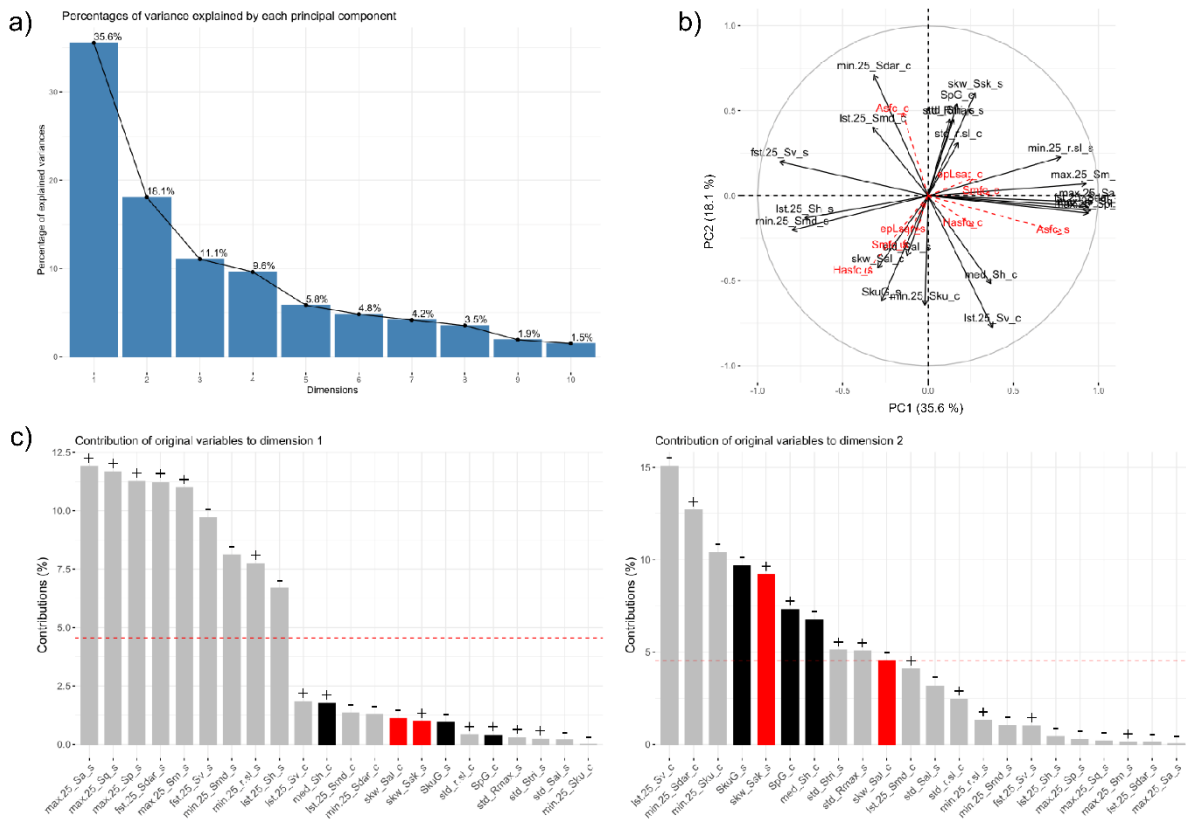
**Figure S1.** Steps of the procedure developed by Francisco et al. (2018a, 2018b) and implementation (B) made by Merceron et al. (this volume) and in this study. Modified from Francisco et al. (2018b) and Merceron et al. (this volume).

**Table S4.** Variables per parameter recognized as discriminative among the four lots on lower first molar facets (crushing and shearing) using the routine shown in Francisco et al. (2018a, 2018b).

Phase II (crushing) lower molar facets			Phase I (shearing) lower molar facets		
fst.25_Sh	max.25_Sh	SdaG	fst.25_Sh	max.25_Sku	min.25_Smd
fst.25_Sdar	max.25_Sv	skw_r.sl	fst.25_r.sl	max.25_Sm	min.25_Sp
fst.25_Sku	mea_Sh	skw_Sal	fst.25_Rmax	max.25_Sp	min.25_Sq
ShG	med_Sh	skw_Sp	fst.25_Sa	max.25_Sq	min.25_Stri
kurt_r.sl	med_Sdar	SpG	fst.25_Sal	max.25_Stri	min.25_Sv
kurt_Sp	med_Sv	std_Sh	fst.25_Sdar	max.25_Sv	RmaG
lst.25_Sh	min.25_Sdar	std_r.sl	fst.25_Sm	mea_Sh	SaG
lst.25_Smd	min.25_Sku	std_Sp	fst.25_Smd	mea_r.sl	SalG
lst.25_Sv			fst.25_Sp	mea_Rmax	SdaG
			fst.25_Sq	mea_Sa	SkuG
			fst.25_Stri	mea_Sdar	skw_Sh
			fst.25_Sv	mea_Sp	skw_Rmax
			ShG	mea_Sq	skw_Sa
			kurt_Sh	mea_Stri	skw_Sdar
			kurt_r.sl	mea_Sv	skw_Smd
			kurt_Rmax	med_Sh	skw_Sq
			kurt_Sa	med_r.sl	skw_Ssk
			kurt_Sdar	med_Rmax	skw_Stri
			kurt_Sq	med_Sa	SqG
			kurt_Stri	med_Sal	std_Sh
			lst.25_Sh	med_Sdar	std_Rmax
			lst.25_r.sl	med_Sp	std_Sa
			lst.25_Sa	med_Sq	std_Sal
			lst.25_Sdar	med_Stri	std_Sdar
			lst.25_Sm	med_Sv	std_Sku
			lst.25_Sp	min.25_Sh	std_Sm
			lst.25_Sq	min.25_r.sl	std_Smd
			lst.25_Stri	min.25_Rmax	std_Sp
			lst.25_Sv	min.25_Sa	std_Sq
			max.25_Sh	min.25_Sal	std_Ssk
			max.25_Rmax	min.25_Sdar	std_Stri
			max.25_Sa	min.25_Sm	
			max.25_Sdar		

**Table S5.** The most discriminative variables per parameters selected from the whole set of variables showing at least one significant difference among the four lots on lower first molar facets (crushing and shearing).

Facet	Variable	Parameter	Type	Statistic	Statistic category
Crushing	SpG	Sp	Height	global	Global
	med_Sh	Sh	Topological	median	Central
	min.25_Sku	Sku	Height	min.25	Dispersion
	min.25_Sdar	Sdar	Height	min.25	Dispersion
	lst.25_Sv	Sv	Height	lst.25	Dispersion
	std_r.sl	r.sl	Spatial	std	Dispersion
	skw_Sal	Sal	Spatial	skewness	Distribution
	lst.25_Smd	Smd	Height	lst.25	Dispersion
Shearing	max.25_Sa	Sa	Height	max.25	Dispersion
	max.25_Sq	Sq	Height	max.25	Dispersion
	fst.25_Sdar	Sdar	Height	fst.25	Dispersion
	max.25_Sp	Sp	Height	max.25	Dispersion
	lst.25_Sh	Sh	Topological	lst.25	Dispersion
	fst.25_Sv	Sv	Height	fst.25	Dispersion
	max.25_Sm	Sm	Height	max.25	Dispersion
	min.25_r.sl	r.sl	Spatial	min.25	Dispersion
	std_Rmax	Rmax	Spatial	standard deviation	Dispersion
	std_Sal	Sal	Spatial	standard deviation	Dispersion
	min.25_Smd	Smd	Height	min.25	Dispersion
	std_Stri	Stri	Spatial	standard deviation	Dispersion
	SkuG	Sku	Height	global	Dispersion
	skw_Ssk	Ssk	Height	skewness	Distribution



**Figure S2.** Principal Component Analysis based on the 23 most discriminative variables issued from both crushing (phase II) and shearing (phase I) facets on lower first molars. a) Percentage of variance explained by each principal component. b) Correlation circle between PC1 and PC2 with SSFA-parameters as supplementary variables (dotted red arrows). c) Contribution of each variable to PC1 (left) and PC2 (right) in percentage and direction (positive: +, negative: -). Suffixes “\_c” and “\_s” refer to crushing and shearing facets, respectively. Black columns: central/global statistic, gray: dispersion statistics, red: distribution statistics. Dotted red line: expected average value if the contributions were uniform; any variable below this line could be considered negligible in contributing to the dimension.

**Table S6.** Analysis of variances on PC coordinates from PCA on crushing and shearing facets of lower first molars and combined HSD (above diagonal) and LSD (below diagonal) post hoc tests. Only p-values below a 10 % level of significance are given for post hoc tests.

		Df	SS	MS	F	p
PC1	Effect	3	24.09	8.031	6.95	0.0015
	Residuals	25	28.89	1.156		
PC2	Effect	3	49.23	16.410	3.547	0.0288
	Residuals	25	115.67	4.627		
PC3	Effect	3	0.401	0.1338	0.392	0.76
	Residuals	25	8.535	0.3414		
PC4	Effect	3	8.66	2.886	1.896	0.156
	Residuals	25	38.05	1.522		
PC5	Effect	3	0.768	0.2559	0.223	0.879
	Residuals	25	28.643	1.1457		

		HSD			
LSD		Hazelnut	Barley	Control	Corn
PC1	Hazelnut		0.0015		
	Barley	0.0003		0.0035	
	Control		0.0007		
	Corn	0.0638	0.0262		
PC2	Hazelnut				0.0691
	Barley				
	Control				0.0275
	Corn	0.0155	0.0245	0.0057	

**Table S7.** Analysis of variances on PC coordinates from PCA on crushing facets of lower first molars and combined HSD (above diagonal) and LSD (below diagonal) post hoc tests. Only p-values below a 10 % level of significance are given for post hoc tests.

		Df	SS	MS	F	p
PC1	Effect	3	152.9	50.95	3.014	0.0489
	Residuals	25	422.7	16.91		
PC2	Effect	3	53.37	17.79	3.277	0.0376
	Residuals	25	135.74	5.43		

		HSD			
LSD		Hazelnut	Barley	Control	Corn
PC1	Hazelnut				
	Barley				0.0489
	Control		0.0805		
	Corn	0.0370	0.0106		
PC2	Hazelnut		0.0370		
	Barley	0.0079			
	Control		0.0361		
	Corn	0.0519			

**Table S8.** Analysis of variances on PC coordinates from PCA on shearing facets of lower first molars and combined HSD (above diagonal) and LSD (below diagonal) post hoc tests. A Kruskal-Wallis is run on PC2 followed with a Dunn's test. Only p-values below a 10 % level of significance are given for post hoc tests.

ANOVA		Df	SS	MS	F	p
PC1	Effect	3	43.11	14.37	6.303	0.0025
	Residuals	25	56.99	2.28		

Kruskal-Wallis	Df	$\chi^2$	p
PC2	3	10.898	0.0123

LSD		Hazelnut	Barley	Control	Corn
PC1	Hazelnut		0.0031		
	Barley	0.0006		0.0049	
	Control		0.0009		
	Corn	0.0696	0.0435		

Dunn		Hazelnut	Barley	Control	Corn
PC2	Hazelnut				
	Barley				
	Control	0.0135			
	Corn		0.0190	0.0020	

**Table S9** Variables per parameter recognized as discriminative among the four lots on upper first molar facets (crushing and shearing) using the routine shown in Francisco et al. (2018a, 2018b).

Phase II (crushing) upper molar facets			Phase I (shearing) upper molar facets		
fst.25_Sh	max.25_Sq	min.25_Stri	fst.25_Rmax	max.25_Sku	min.25_Sku
fst.25_Sdar	mea_Sh	min.25_Sv	fst.25_Sa	max.25_Sv	min.25_Smd
fst.25_Stri	mea_r.sl	RmaG	fst.25_Sal	mea_Sa	min.25_Sp
fst.25_Sv	mea_Sa	SaG	fst.25_Sku	mea_Sal	min.25_Sq
ShG	mea_Sdar	SdaG	fst.25_Smd	mea_Sku	min.25_Ssk
kurt_s.sl	mea_Sp	skw_b.sl	fst.25_Sp	mea_Ssk	SaG
lst.25_Sh	mea_Sq	skw_s.sl	fst.25_Sq	med_r.sl	SalG
lst.25_Rmax	mea_Sv	skw_Sa	fst.25_Ssk	med_Rmax	SkuG
lst.25_Sa	med_Sh	skw_Sal	kurt_s.sl	med_Sa	skw_s.sl
lst.25_Sdar	med_Rmax	skw_Sm	kurt_Sa	med_Sal	skw_Sa
lst.25_Sp	med_Sa	SpG	kurt_Sq	med_Sku	skw_Sq
lst.25_Sq	med_Sdar	SqG	lst.25_Rmax	med_Sp	SskG
lst.25_Stri	med_Sp	std_r.sl	lst.25_Sa	med_Sq	std_Sh
lst.25_Sv	med_Sq	std_Sdar	lst.25_Sku	med_Ssk	std_Sal
max.25_r.sl	med_Stri	std_Sp	lst.25_Sq	min.25_Sa	std_Sku
max.25_S	med_Sv	std_Sv	max.25_Sal	min.25_Sal	std_Ssk
max.25_Sdar	min.25_Sh	StrG			
max.25_Sp	min.25_Sdar				



**Table S10.** The most discriminative variables per parameter are selected from the whole set of variables showing at least one significant difference among the four lots on upper first molar facets (crushing and shearing).

Facet	Variable	Parameter	Type	Statistic	Statistic category
Crushing	med_Stri	Stri	Spatial	median	central
	skw_Sal	Sal	Spatial	skewness	distribution
	skw_b.sl	b.sl	Spatial	skewness	distribution
	skw_s.sl	s.sl	Spatial	skewness	distribution
	med_Sh	Sh	Topological	median	central
	med_Sdar	Sdar	Height	median	central
	RmaG	Rmax	Spatial	global	global
	std_r.sl	r.sl	Spatial	standard deviation	dispersion
	SpG	Sp	Height	global	global
	med_Sv	Sv	Height	median	central
	lst.25_Sq	Sq	Height	lst.25	dispersion
	lst.25_Sa	Sa	Height	lst.25	dispersion
	skw_Sm	Sm	Height	skewness	distribution
Shearing	min.25_Sp	Sp	Height	min.25	dispersion
	min.25_Sq	Sq	Height	min.25	dispersion
	med_Sku	Sku	Height	median	central
	min.25_Sa	Sa	Height	min.25	dispersion
	max.25_Sv	Sv	Height	max.25	dispersion
	fst.25_Rmax	Rmax	Spatial	fst.25	dispersion
	med_Ssk	Ssk	Height	median	central
	SalG	Sal	Spatial	global	global
	skw_s.sl	s.sl	Spatial	skewness	distribution
	med_r.sl	r.sl	Spatial	median	central
	fst.25_Smd	Smd	Height	fst.25	dispersion
	std_Sh	Sh	Topological	standard deviation	dispersion



LSD		HSD			
		Hazelnut	Barley	Control	Corn
PC1	Hazelnut				0.0022
	Barley				0.0133
	Control				0.0246
	Corn	0.0004	0.0027	0.0051	
PC2	Hazelnut		0.0215		
	Barley	0.0044			
	Control		0.0389		
	Corn		0.0982		

**Table S12.** Analysis of variances on PC coordinates from PCA on crushing facets of upper first molars and combined HSD (above diagonal) and LSD (below diagonal) post hoc tests. Only p-values below a 10 % level of significance are given for post hoc tests.

		Df	SS	MS	F	p
PC1	Effect	3	4.829	1.6096	4.15	0.0162
	Residuals	25	9.696	0.3878		
PC2	Effect	3	0.9605	0.3202	4.13	0.0165
	Residuals	25	1.9379	0.0775		

LSD		HSD			
		Hazelnut	Barley	Control	Corn
PC1	Hazelnut		0.0160		0.0570
	Barley	0.0032			
	Control	0.0639	0.0714		
	Corn	0.0126			
PC2	Hazelnut				0.0771
	Barley				0.0171
	Control		0.0377		
	Corn	0.0175	0.0035		

**Table S13.** Analysis of variances on PC coordinates from PCA on shearing facets of upper first molars and combined HSD (above diagonal) and LSD (below diagonal) post hoc tests. Only p-values below a 10 % level of significance are given for post hoc tests.

		Df	SS	MS	F	p
PC1	Effect	3	219.2	73.05	4.851	0.0102
	Residuals	21	316.2	15.06		
PC2	Effect	3	6.248	2.083	1.39	0.274
	Residuals	21	31.478	1.499		

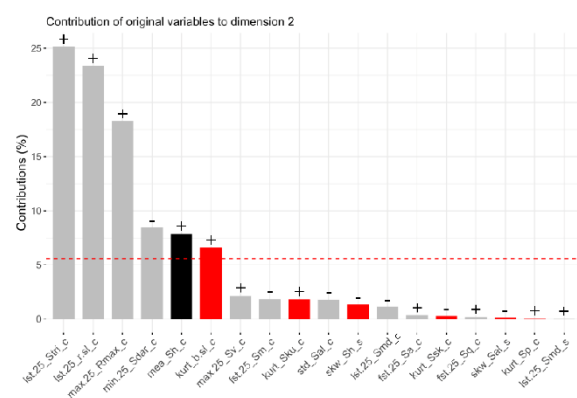
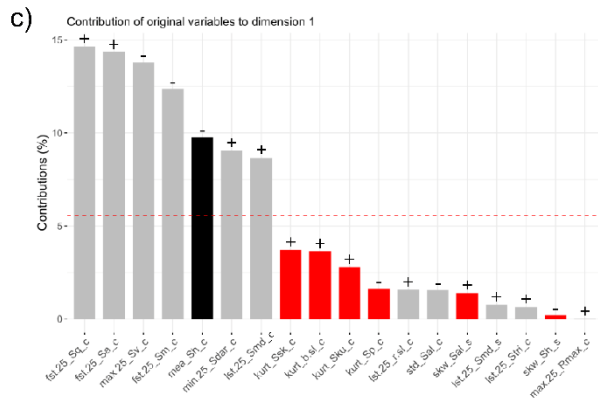
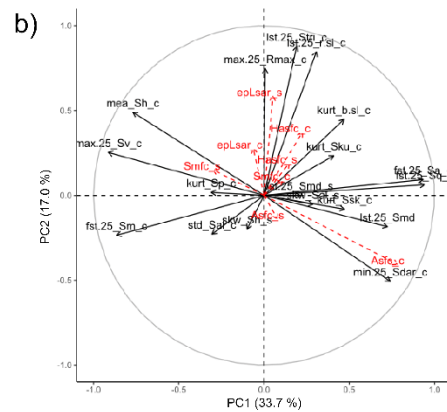
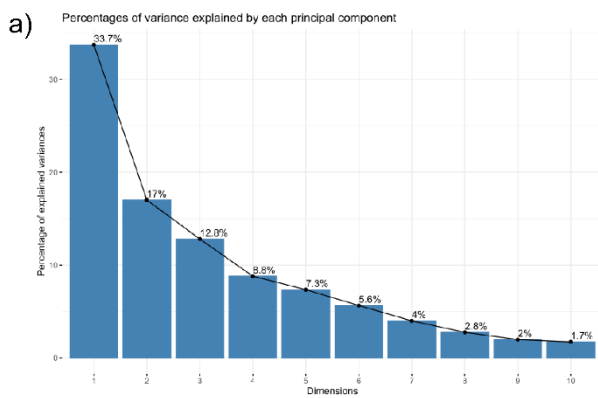
LSD		HSD			
		Hazelnut	Barley	Control	Corn
PC1	Hazelnut				0.0129
	Barley				0.0231
	Control				0.0500
	Corn	0.0026	0.0048	0.0110	

**Table S14.** Variables per parameter recognized as discriminative among the four lots on upper fourth deciduous premolar facets (crushing and shearing) using the routine shown in Francisco et al. (2018a, 2018b).

Phase II (crushing) upper premolar facets			Phase I (shearing) upper premolar facets		
fst.25_Sh	max.25_Rmax	min.25_Sm	lst.25_Smd	skw_Sh	skw_Sal
fst.25_r.sl	max.25_Sa	min.25_Smd			
fst.25_Sa	max.25_Sdar	min.25_Sp			
fst.25_Sdar	max.25_Sm	min.25_Sq			
fst.25_Sm	max.25_Smd	min.25_Sv			
fst.25_Sp	max.25_Sp	r.sG			
fst.25_Sq	max.25_Sq	SaG			
fst.25_Sv	max.25_Stri	SdaG			
ShG	max.25_Sv	skw_b.sl			
kurt_b.sl	mea_Sh	skw_Rmax			
kurt_Rmax	mea_r.sl	skw_Sdar			
kurt_Sa	mea_Rmax	skw_Sku			
kurt_Sdar	mea_Sa	skw_Sp			
kurt_Sku	mea_Sdar	skw_Sq			
kurt_Smd	mea_Smd	skw_Stri			
kurt_Sp	mea_Sp	skw_Sv			
kurt_Sq	mea_Sq	SqG			
kurt_Ssk	mea_Stri	std_Sh			
kurt_Stri	mea_Sv	std_r.sl			
lst.25_Sh	med_Sh	std_Rmax			
lst.25_r.sl	med_r.sl	std_Sa			
lst.25_Rmax	med_Sa	std_Sal			
lst.25_Sa	med_Sdar	std_Sdar			
lst.25_Sdar	med_Sp	std_Sm			
lst.25_Sm	med_Sq	std_Smd			
lst.25_Smd	med_Sv	std_Sp			
lst.25_Sp	min.25_Sh	std_Sq			
lst.25_Sq	min.25_r.sl	std_Stri			
lst.25_Stri	min.25_Sa	std_Sv			
lst.25_Sv	min.25_Sal	SvG			
max.25_Sh	min.25_Sdar				
max.25_r.sl					

**Table S15.** The most discriminative variables per parameter are selected from the whole set of variables showing at least one significant difference among the four lots on fourth upper deciduous premolar facets (crushing and shearing).

Facet	Variable	Parameter	Type	Statistic	Statistic category
Crushing	min.25_Sdar	Sdar	Height	min.25	dispersion
	mea_Sh	Sh	Topological	mean	central
	kurt_Sp	Sp	Height	kurtosis	distribution
	max.25_Sv	Sv	Height	max.25	dispersion
	lst.25_r.sl	r.sl	Spatial	lst.25	dispersion
	fst.25_Sq	Sq	Height	fst.25	dispersion
	fst.25_Sa	Sa	Height	fst.25	dispersion
	std_Sal	Sal	Spatial	standard deviation	dispersion
	lst.25_Stri	Stri	Spatial	lst.25	dispersion
	fst.25_Sm	Sm	Height	fst.25	dispersion
	kurt_Sku	Sku	Height	kurtosis	distribution
	lst.25_Smd	Smd	Height	lst.25	dispersion
	max.25_Rmax	Rmax	Spatial	max.25	dispersion
	kurt_b.sl	b.sl	Spatial	kurtosis	distribution
kurt_Ssk	Ssk	Height	kurtosis	distribution	
Shearing	skw_Sal	Sal	Spatial	skewness	distribution
	lst.25_Smd	Smd	Height	lst.25	dispersion
	skw_Sh	Sh	Topological	skewness	distribution



**Figure S4.** Principal Component Analysis based on the 19 most discriminative variables issued from both crushing (phase II) and shearing (phase I) facets on upper fourth deciduous premolars. a) Percentage of variance explained by each principal component. b) Correlation circle between PC1 and PC2 with SSFA-parameters as supplementary variables (red dotted arrows). c) Contribution of each variable to PC1 (left) and PC2 (right) in percentage and direction (positive: +, negative: -). Suffixes “\_c” and “\_s” refer to crushing and shearing facets, respectively. Black columns: central/global statistic, gray: dispersion statistics, red: distribution statistics. Dotted red line: expected average value if the contributions were uniform; any variable below this line could be considered negligible in contributing to the dimension.

**Table S16.** Analysis of variances on PC coordinates from PCA on upper fourth deciduous premolars and combined HSD (above diagonal) and LSD (below diagonal) post hoc tests. A Kruskal-Wallis is run on PC3 followed with a Dunn’s test. Only p-values below a 10 % level of significance are given for post hoc tests.

ANOVA		Df	SS	MS	F	p
PC1	Effect	3	16.92	5.640	8.247	0.0006
	Residuals	24	16.41	0.684		
PC4	Effect	3	1.662	0.5539	0.498	0.687
	Residuals	24	26.708	1.1128		
PC5	Effect	3	2.862	0.9542	1.142	0.352
	Residuals	24	20.052	0.8355		

Kruskal-Wallis	Df	$\chi^2$	p
PC2	3	9.8919	0.0195
PC3	3	13.903	0.0030

LSD		Hazelnut	Barley	Control	Corn
PC1	Hazelnut				
	Barley	0.0267		0.0012	0.0010
	Control	0.0840	0.0002		
	Corn	0.0432	0.0002		

Dunn		Hazelnut	Barley	Control	Corn
PC2	Hazelnut				
	Barley	0.0018			
	Control	0.0055			
	Corn	0.0209			
PC3	Hazelnut				
	Barley	0.0017			
	Control		0.0130		
	Corn	0.0014		0.0119	

**Table S17.** Analysis of variances on PC coordinates from PCA on crushing facets of upper fourth deciduous premolars and combined HSD (above diagonal) and LSD (below diagonal) post hoc tests. Only p-values below a 10 % level of significance are given for post hoc tests.

		Df	SS	MS	F	p
PC1	Effect	3	21.25	7.082	7.539	0.0010

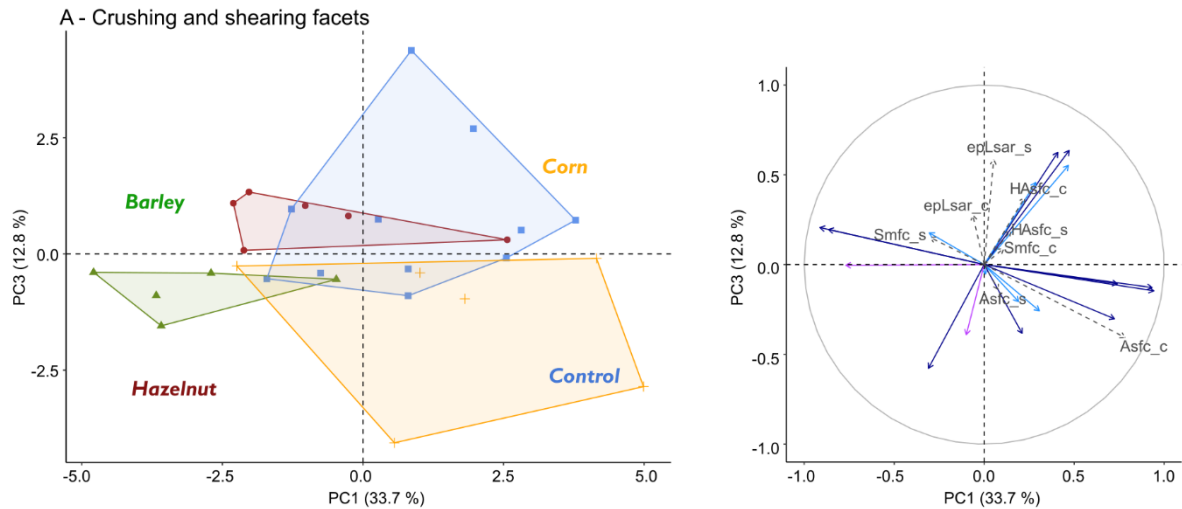
	Residuals	24	22.55	0.939		
PC2	Effect	3	3.836	1.2785	3.999	0.0192
	Residuals	24	7.673	0.3197		
PC3	Effect	3	4.48	1.4935	2.641	0.0724
	Residuals	24	13.57	0.5654		

LSD		HSD			
		Hazelnut	Barley	Control	Corn
PC1	Hazelnut				
	Barley	0.0476		0.0023	0.0017
	Control	0.0785	0.0004		
	Corn	0.0358	0.0003		
PC2	Hazelnut		0.0302	0.0691	0.0373
	Barley	0.0064			
	Control	0.0156			
	Corn	0.0080			
PC3	Hazelnut				
	Barley				
	Control				0.0875
	Corn	0.0592		0.0202	

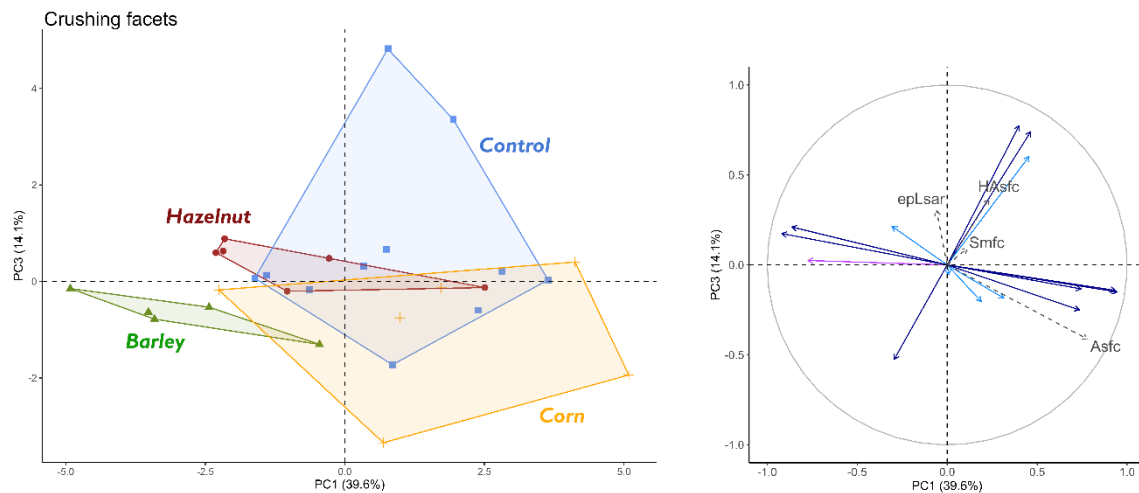
**Table S18.** Analysis of variances on PC coordinates from PCA on shearing facets of upper fourth deciduous premolars and combined HSD (above diagonal) and LSD (below diagonal) post hoc tests. Only p-values below a 10 % level of significance are given for post hoc tests.

		Df	SS	MS	F	p
PC1	Effect	3	5.242	1.7473	2.481	0.0843
	Residuals	25	17.607	0.7043		
PC3	Effect	3	1.437	0.4789	2.202	0.1130
	Residuals	25	5.438	0.2175		

LSD		HSD			
		Hazelnut	Barley	Control	Corn
PC1	Hazelnut				0.0847
	Barley				
	Control				
	Corn	0.0194		0.0346	
PC3	Hazelnut				
	Barley	0.0798		0.0852	
	Control		0.0195		
	Corn		0.0563		



**Figure S5.** Distribution of individuals (left) and correlation circle (right) along PC1 and PC3 of the four dietary groups on both crushing and shearing facets of upper deciduous premolars. Dietary groups: ●: 100 % base flours +10 hazelnuts in shell a day, ▲: 70 % base flours + 30 % barley seeds, +: 60 % base flours + 20 % corn flour + 20 % corn kernels, ■: 100 % base flours. Active variables (filled arrows): height (dark blue), spatial (light blue), and topological (purple) parameters. SSFA parameters added as supplementary variables (gray dotted arrows). Suffixes “\_c”: crushing facets, “\_s”: shearing facets.



**Figure S6.** Distribution of individuals (left) and correlation circle (right) along PC1 and PC3 of the four dietary groups on crushing facets of upper deciduous premolars. Dietary groups: ●: 100 % base flours +10 hazelnuts in shell a day, ▲: 70 % base flours + 30 % barley seeds, +: 60 % base flours + 20 % corn flour + 20 % corn kernels, ■: 100 % base flours. Active variables (filled arrows): height (dark blue), spatial (light blue) and topological (purple) parameters. SSFA parameters added as supplementary variables (gray dotted arrows).



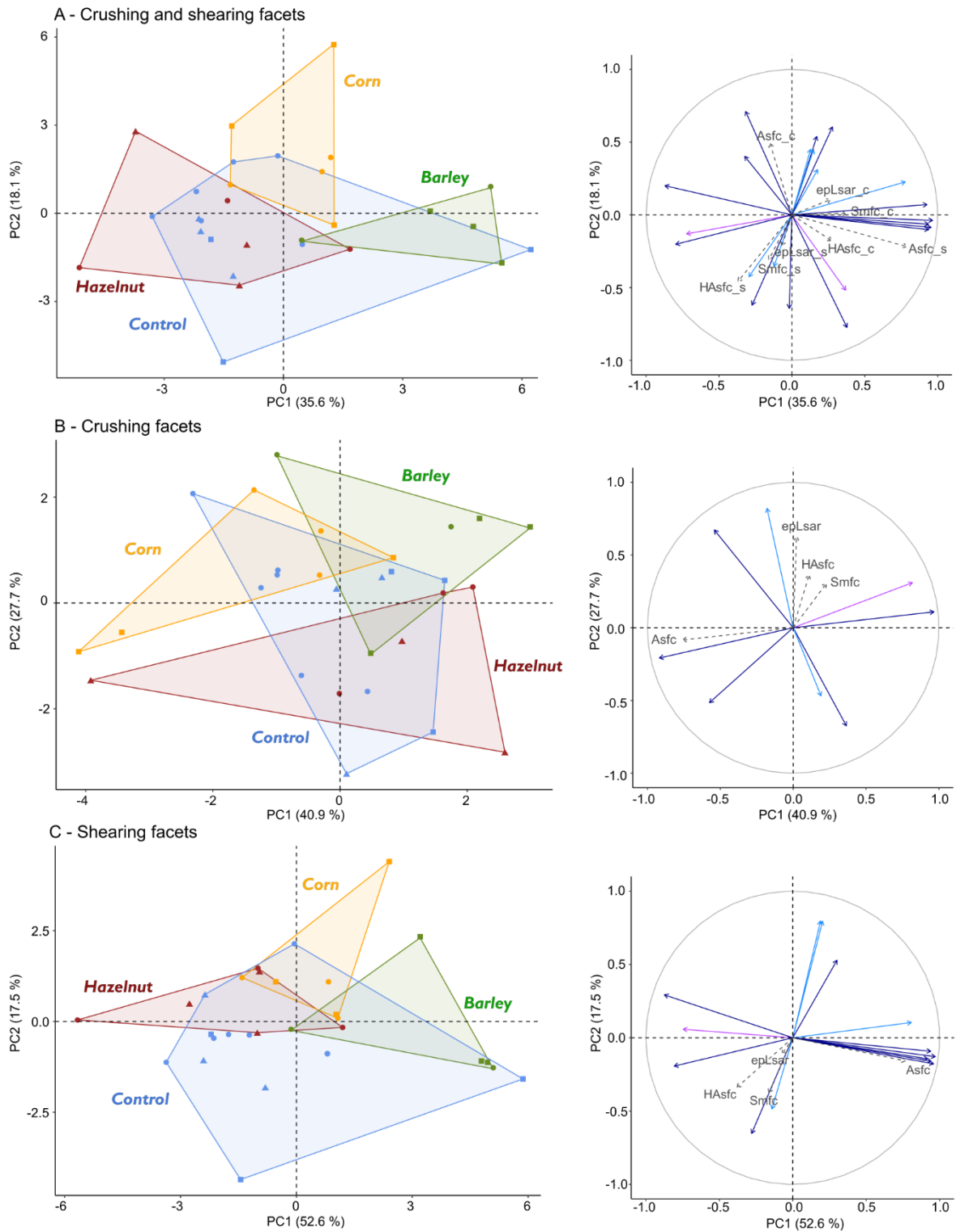


Figure S7. Distributions of individuals (left) and correlation circle (right) along PC1 and PC2 of the four dietary groups on both crushing and shearing lower first molar facets (A), on crushing facets alone (B), and on shearing facets alone (C). Dietary groups: 100 % base flours + 10 hazelnuts in shell a day (red), 70 % base flours + 30 % barley seeds (green), 60 % base flours + 20 % corn flour + 20 % corn kernels (yellow), 100 % base flours (blue). Sexes: ●: females, ▲: uncastrated males, ■: castrated males. Active variables (filled arrows): height (dark blue), spatial (light blue), and topological (purple) parameters. SSFA-parameters added as supplementary variables (gray dotted arrows). Suffixes “\_c”: crushing facets, “\_s”: shearing facets.

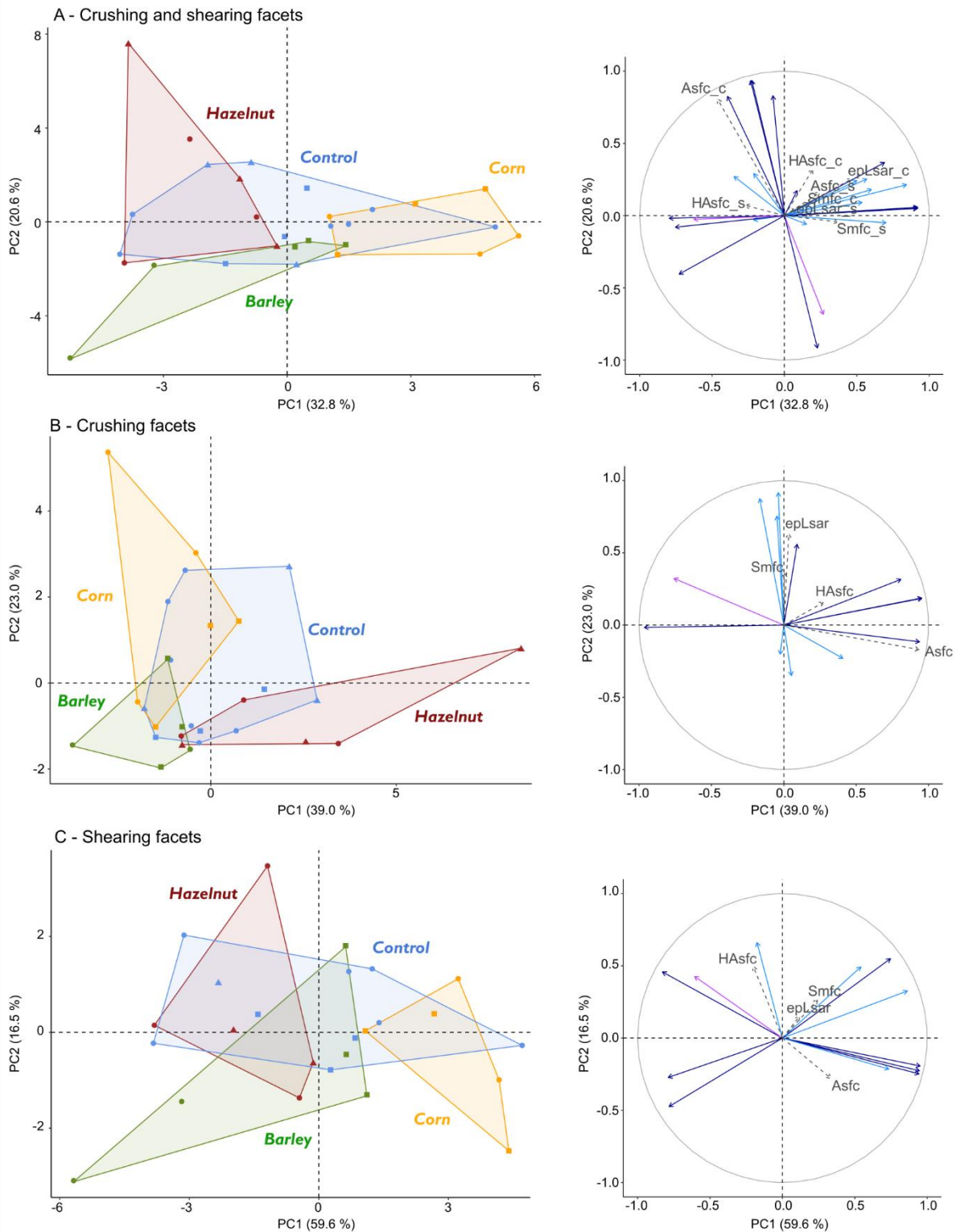


Figure **S8**. Distributions of individuals (left) and correlation circle (right) along PC1 and PC2 of the four dietary groups on both crushing and shearing upper first molar facets (A), on crushing facets alone (B), and on shearing facets alone (C). Dietary groups: 100 % base flours + 10 hazelnuts in shell a day (red), 70 % base flours + 30 % barley seeds (green), 60 % base flours + 20 % corn flour + 20 % corn kernels (yellow), 100 % base flours (blue). Sexes: ●: females, ▲: uncastrated males, ■: castrated males. Active variables (filled arrows): height (dark blue), spatial (light blue), and topological (purple) parameters. SSFA-parameters added as supplementary variables (gray dotted arrows). Suffixes “\_c”: crushing facets, “\_s”: shearing facets.

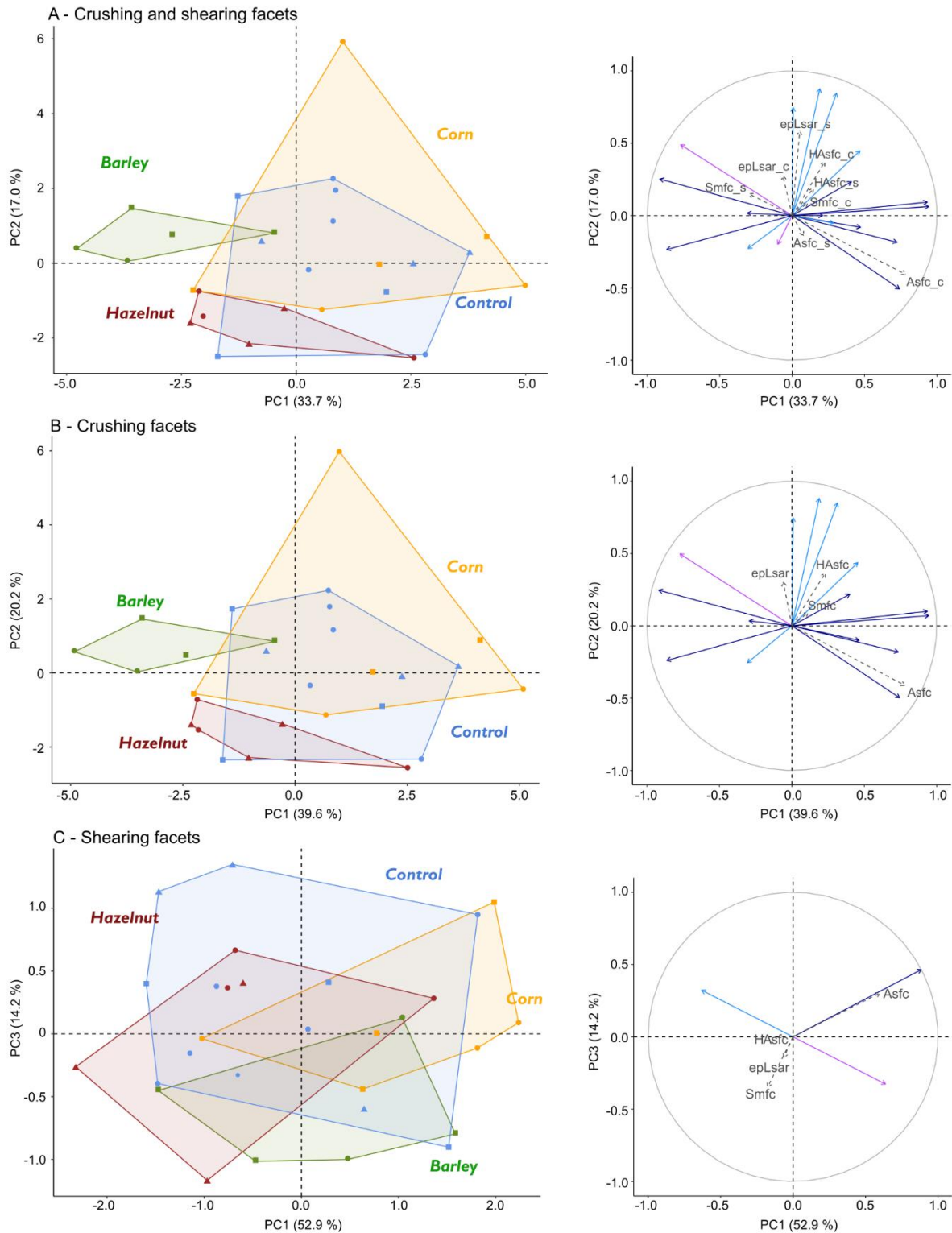


Figure S9. Distributions of individuals (left) and correlation circle (right) along PC1 and PC2 of the four dietary groups on both crushing and shearing upper fourth deciduous premolar facets (A), on crushing facets alone (B), and on shearing facets alone (C). Dietary groups: 100 % base flours + 10 hazelnuts in shell a day (red), 70 % base flours + 30 % barley seeds (green), 60 % base flours + 20 % corn flour + 20 % corn kernels (yellow), 100 % base flours (blue). Sexes: ●: females, ▲: uncastrated males, ■: castrated males. Active variables (filled arrows): height (dark blue), spatial (light blue), and topological (purple) parameters. SSFA-parameters added as supplementary variables (gray dotted arrows). Suffixes “\_c”: crushing facets, “\_s”: shearing facets.

## **Appendix 1**

Photosimulations and false color elevation maps of scanned shearing and crushing facets on first lower and upper molars and on upper fourth deciduous premolars of the four dietary groups: control, hazelnut, barley and corn.

**Annexes de Neaux, Louail et al. (2022) publié dans *The Anatomical Record* :****Supplementary data 1**

Detailed description of the controlled-feeding experiments per individual. F: female, UM: uncastrated male, CM: castrated male.

Dietary group	Specimen	Birth date	Sex	Start of trial	Age at dietary switch (days)	Age at slaughter (days)	Total feeding duration (days)	Feeding duration after dietary switch (days)	Weight before the feeding change (kg)	Date of weighing
Control	870614	13/12/2018	UM	08/04/2019		194	78		84.3	14/05/2019
	870619	13/12/2018	UM	08/04/2019		194	78		84.6	14/05/2019
	870641	12/12/2018	UM	08/04/2019		195	78		98.2	14/05/2019
	870623	13/12/2018	F	08/04/2019		229	113		80.9	14/05/2019
	870638	12/12/2018	F	08/04/2019		230	113		103.8	14/05/2019
	870640	12/12/2018	F	08/04/2019		230	113		106.6	14/05/2019

Hazelnut	870601	13/12/2018	UM	08/04/2019	163	194	78	30	104.2	14/05/2019
10	870603	13/12/2018	UM	08/04/2019	163	194	78	30	110.7	14/05/2019
	870609	13/12/2018	UM	08/04/2019	163	194	78	30	97.5	14/05/2019
	870610	13/12/2018	F	08/04/2019	163	194	78	30	71.8	14/05/2019
	870645	12/12/2018	F	08/04/2019	164	195	78	30	119.7	14/05/2019
	870649	12/12/2018	F	08/04/2019	164	195	78	30	112.6	14/05/2019
Hazelnut	970269	06/08/2019	UM	21/10/2019	155	188	112	33	100.9	06/01/2020
30	970287	07/08/2019	F	21/10/2019	187	217	142	30	135.03	10/02/2020
	970296	07/08/2019	UM	21/10/2019	154	187	112	33	87.59	06/01/2020
	970286	07/08/2019	F	21/10/2019	187	217	142	30	126.24	10/02/2020
	970298	07/08/2019	UM	21/10/2019	154	187	112	33	88.6	06/01/2020
Barley	812073	17/06/2018	F	28/07/2018	120	215	174	95	68.67	15/10/2018
	811925	13/06/2018	CM	28/07/2018	124	293	248	169	48.72	15/10/2018
	812003	15/06/2018	F	28/07/2018	122	291	248	169	58.77	15/10/2018
	812078	17/06/2018	CM	28/07/2018	120	289	248	169	62.8	15/10/2018

	812031	14/06/2018	CM	28/07/2018	123	218	174	95	73.35	15/10/2018
Corn	812046	14/06/2018	CM	28/07/2018	123	218	174	95	75.67	15/10/2018
	812049	14/06/2018	CM	28/07/2018	123	218	174	95	80.4	15/10/2018
	812068	17/06/2018	F	28/07/2018	120	215	174	95	64.48	15/10/2018
	811916	13/06/2018	F	28/07/2018	124	293	248	169	58.15	15/10/2018
	811958	14/06/2018	CM	28/07/2018	123	292	248	169	67.25	15/10/2018
	812020	14/06/2018	F	28/07/2018	123	292	248	169	74.2	15/10/2018

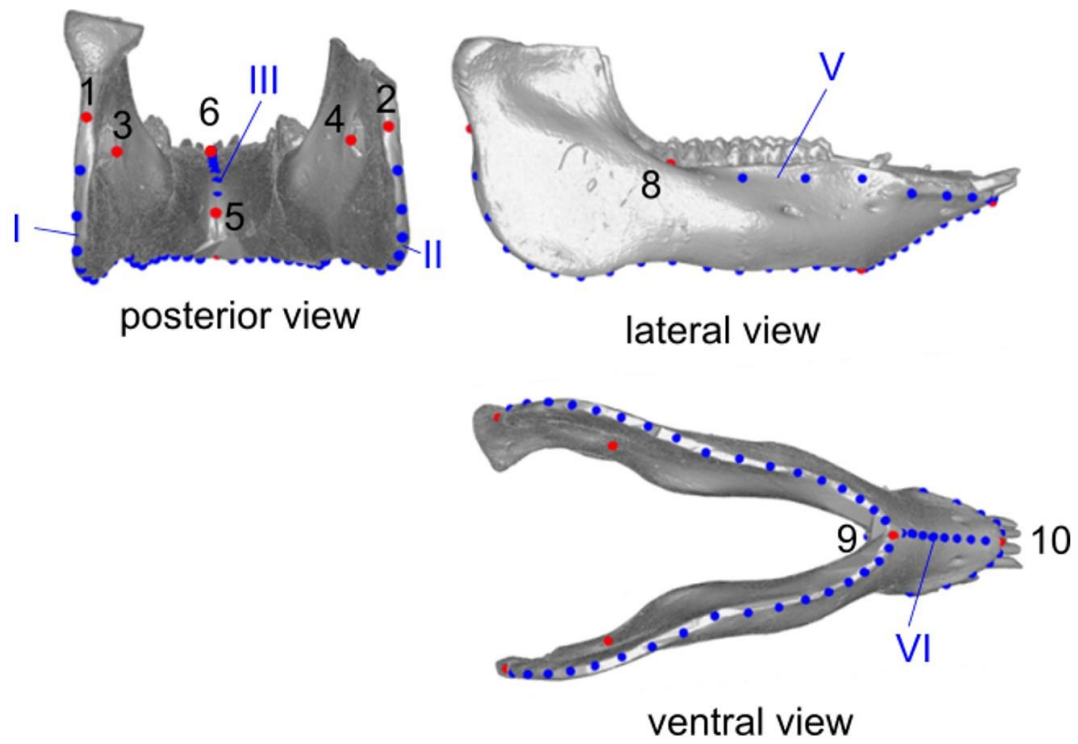
**Supplementary data 2**

a. Definitions of mandibular homologous landmarks (1-10) and curves (I-VI).

Landmarks and curves	Definition
1, 2	Most anterior point of the curve between the condyle and the gonial angle, above the insertion of the pterygoideus medialis
3, 4	Most anterior point of the mandibular foramen
5	Most dorsal, posterior point of the mandibular symphysis
6	Most dorsal, anterior point of the mandibular symphysis
7, 8	Most lateral point at the maximum of curvature between the mandibular ramus and corpus
9	Most ventral, posterior point of the mandibular symphysis
10	Most ventral, anterior point of the mandibular symphysis
I	from LM 1 to LM 9
II	from LM 2 to LM 9
III	from LM 5 to LM 6
IV	from LM 7 to LM 10
V	from LM 8 to LM 10
VI	from LM 9 to LM 10

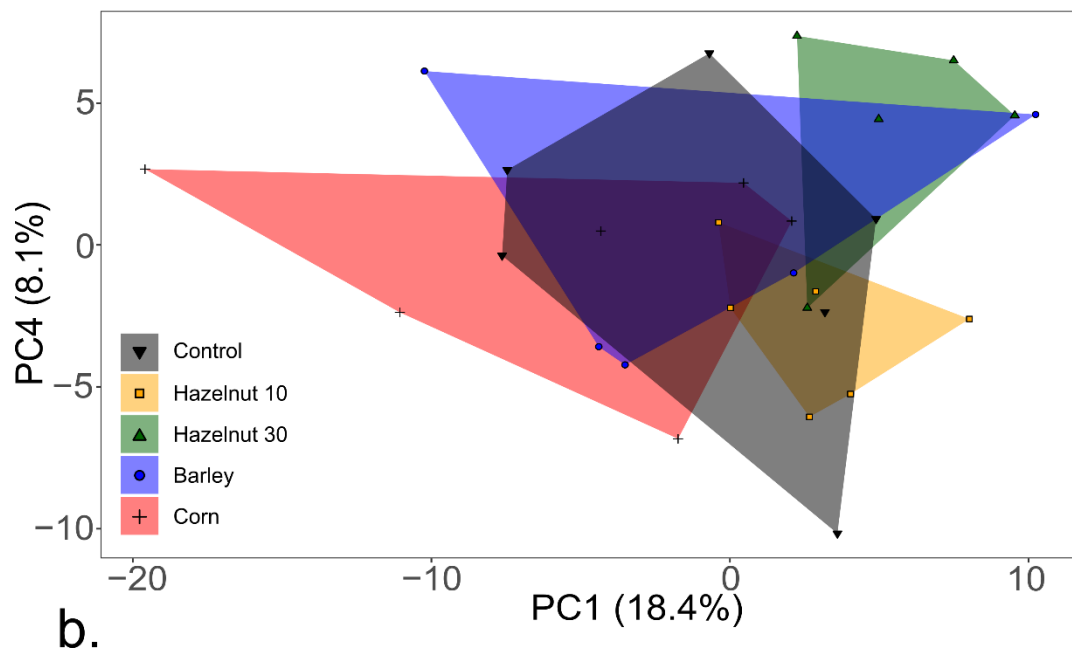
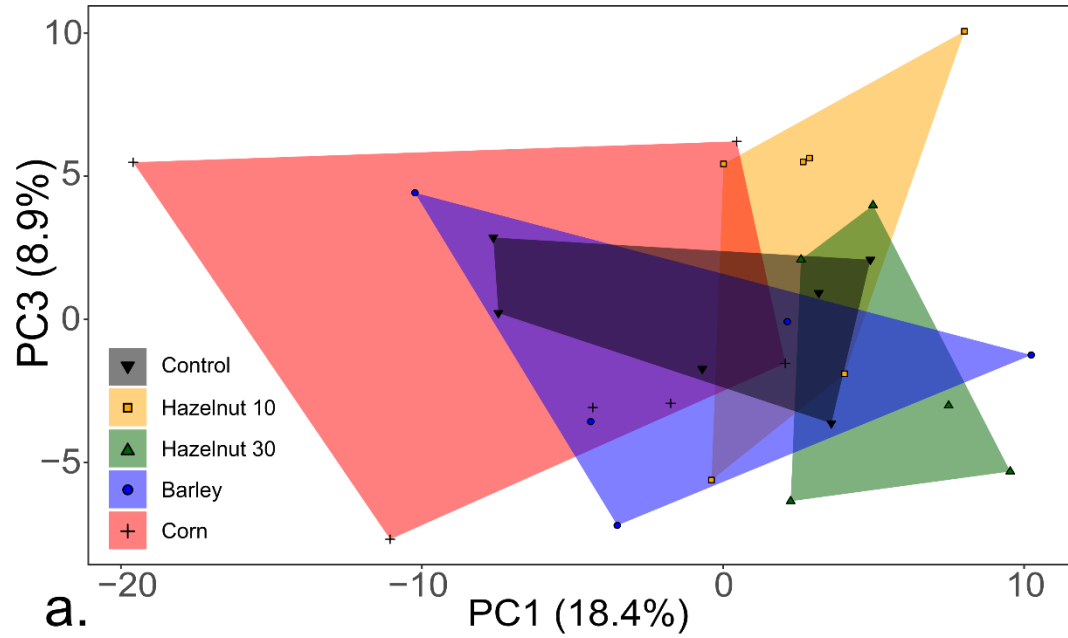


b. Pig (*Sus scrofa*) mandible showing the homologous landmarks (red dots and Arabic numerals) and semilandmarks (blue dots and Roman numerals) used in the study.



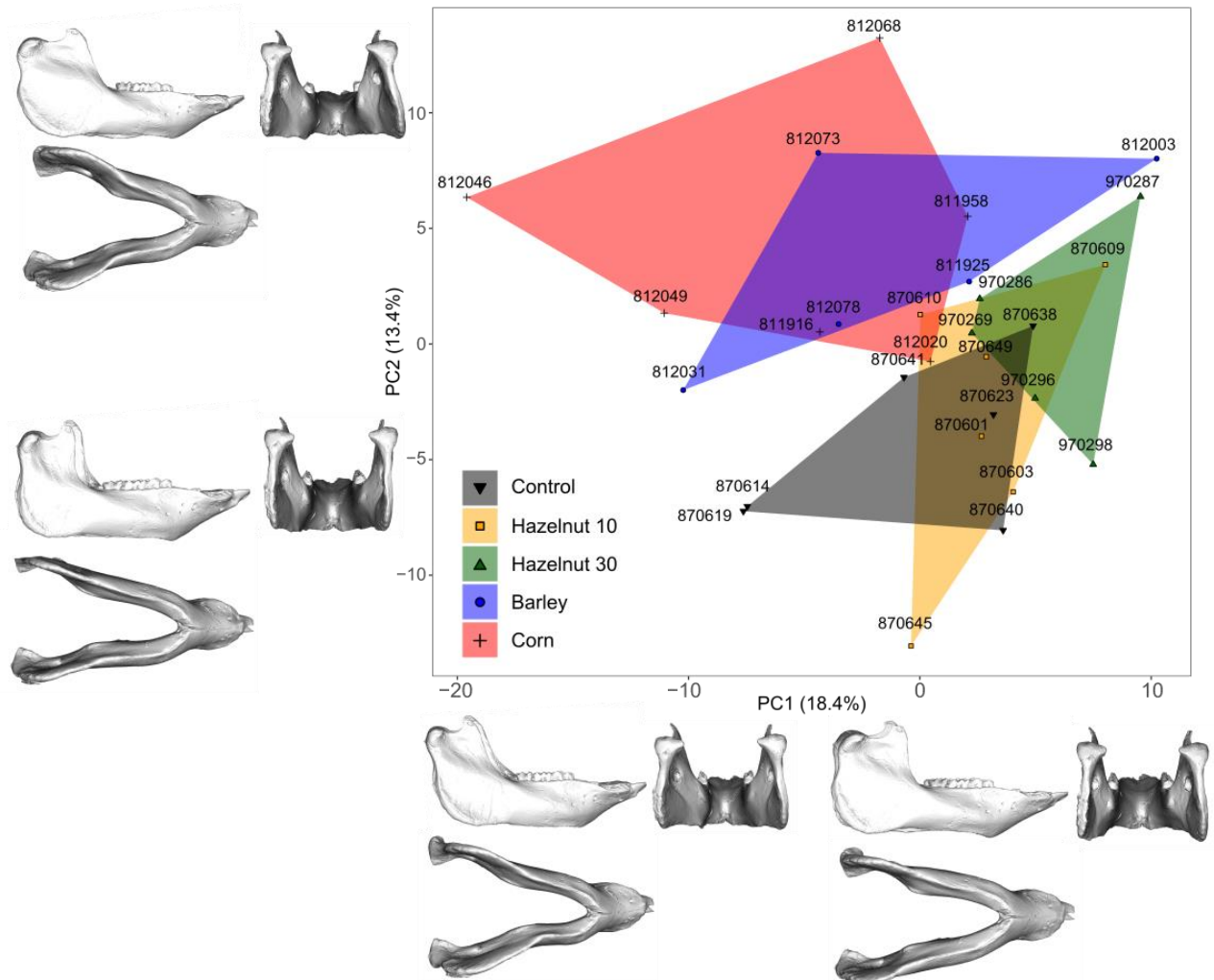
**Supplementary data 3**

Principal component analyses for the mandible in the PC1-PC3 (a) and PC1-PC4 (b) shape space.



### Supplementary data 4

Principal component analyses for the mandible in the PC1-PC2 shape space including the identifications of the specimens (see Supplementary data 1). Shape changes are depicted in lateral, ventral and posterior views.



### Annexe 3 :

## Annexes du chapitre 4 : Usure dentaire et consommation d'herbacées monocotylédones et dicotylédones : apports de l'approche expérimentale

**Tableau S1.** Résultats des tests t de Student sur les paramètres SSFA et ISO 25178 mesurés sur les facettes écrasantes des dernières prémolaires déciduales (dP4) supérieures des porcs de l'essai « canne à sucre » (« Contrôles canne » et « canne »).

	df	t	p
Asfc	8.25	2.20	0.058
<b>epLsar</b>	<b>9.98</b>	<b>-2.25</b>	<b>0.048</b>
HAsfc9	8.13	1.35	0.215
<b>HAsfc81</b>	<b>9.97</b>	<b>2.69</b>	<b>0.023</b>
Sp	9.07	0.92	0.383
<b>Sv</b>	<b>8.72</b>	<b>3.31</b>	<b>9.434e-3</b>
Sz	9.20	2.05	0.070
Sa	6.73	2.00	0.087
<b>Ssk</b>	<b>9.83</b>	<b>-3.41</b>	<b>6.813e-3</b>
<b>Sku</b>	<b>9.69</b>	<b>3.71</b>	<b>4.252e-3</b>
<b>Sdr</b>	<b>7.70</b>	<b>2.44</b>	<b>0.042</b>
<b>Str</b>	<b>9.64</b>	<b>2.82</b>	<b>0.019</b>
<b>S5v</b>	<b>9.32</b>	<b>4.01</b>	<b>2.845e-3</b>
Sda	6.75	0.65	0.539
<b>Sha</b>	<b>9.04</b>	<b>2.46</b>	<b>0.036</b>
Sdv	9.84	1.78	0.107
Vmc	6.46	1.70	0.137
<b>Vvc</b>	<b>5.89</b>	<b>3.41</b>	<b>0.015</b>

**Tableau S2.** Résultats des tests alternatifs non-paramétriques (Mann-Whitney) sur les paramètres HAsfc, Tfv, Vmp et Vvv mesurés sur les facettes écrasantes des dernières prémolaires déciduales (dP4) supérieures des porcs de l'essai « canne à sucre » (« Contrôles canne » et « canne »).

	W	p
Tfv	13	0.49
HAsfc	26	0.24
Vmp	22	0.59
<b>Vvv</b>	<b>36</b>	<b>2.17e-3</b>

**Tableau S3.** Résultats des tests t de Student sur les paramètres SSFA et ISO 25178 mesurés sur les facettes coupantes des dernières prémolaires déciduales (dP4) supérieures des porcs de l'essai « canne à sucre » (« Contrôles canne » et « canne »).

	df	t	p
<b>Asfc</b>	<b>8.96</b>	<b>2.91</b>	<b>0.018</b>
Tfv	7.76	0.02	0.983
HAsfc	7.16	2.25	0.058
HAsfc81	8.69	1.97	0.082
Sp	9.72	1.67	0.126
<b>Sz</b>	<b>8.55</b>	<b>2.38</b>	<b>0.043</b>
<b>Sa</b>	<b>8.51</b>	<b>3.84</b>	<b>4.435e-3</b>
Ssk	6.53	-1.23	0.262
Sku	8.39	0.24	0.814
<b>Sdr</b>	<b>8.58</b>	<b>3.42</b>	<b>8.242e-3</b>
Str	9.60	1.29	0.227
<b>S5v</b>	<b>7.46</b>	<b>3.09</b>	<b>0.016</b>
Sda	9.89	0.77	0.459
Sha	9.78	-0.49	0.632
Sdv	9.80	1.53	0.157
<b>Vmc</b>	<b>9.27</b>	<b>3.60</b>	<b>5.501e-3</b>
<b>Vvc</b>	<b>9.22</b>	<b>3.62</b>	<b>5.354e-3</b>

**Tableau S4.** Résultats des tests alternatifs non-paramétriques (Mann-Whitney) sur les paramètres HAsfc9, Sv, Vmp et Vvv mesurés sur les facettes coupantes des dernières prémolaires déciduales (dP4) supérieures des porcs de l'essai « canne à sucre » (« Contrôles canne » et « canne »).

	W	p
epLsar	14	0.589
<b>HAsfc9</b>	<b>31</b>	<b>0.041</b>
Sv	30	0.065
<b>Vmp</b>	<b>35</b>	<b>4.329e-3</b>
<b>Vvv</b>	<b>32</b>	<b>0.026</b>

**Tableau S5.** Résultats des analyses de variance sur les paramètres SSFA et ISO 25178 mesurés sur les facettes écrasantes des dernières prémolaires déciduales (dP4) supérieures des porcs de l'essai « luzerne » (« Contrôles luzerne », « Luzerne - », « Luzerne + »).

		Df	SS	MS	F	p
Asfc	Effect	2	0.509	0.2544	0.136	0.874
	Residuals	15	27.982	1.8655		
epLsar	Effect	2	3.254	1.627	1.942	0.178
	Residuals	15	12.565	0.838		
Tfv	Effect	2	2411	1206	0.129	0.880
	Residuals	15	139727	9315		
HAsfc9	Effect	2	0.126	0.063	3.329	0.064
	Residuals	15	0.283	0.019		
HAsfc	Effect	2	0.045	0.022	1.841	0.193
	Residuals	15	0.182	0.012		
HAsfc81	Effect	2	0.153	0.077	3.645	0.051
	Residuals	15	0.315	0.021		
Sv	Effect	2	0.722	0.361	2.186	0.147
	Residuals	15	2.476	0.165		
<b>Sz</b>	<b>Effect</b>	<b>2</b>	<b>5.307</b>	<b>2.654</b>	<b>4.537</b>	<b>0.029</b>
	<b>Residuals</b>	<b>15</b>	<b>8.773</b>	<b>0.585</b>		
<b>Sa</b>	<b>Effect</b>	<b>2</b>	<b>0.090</b>	<b>0.045</b>	<b>8.634</b>	<b>0.003</b>
	<b>Residuals</b>	<b>15</b>	<b>0.079</b>	<b>0.005</b>		
<b>Ssk</b>	<b>Effect</b>	<b>2</b>	<b>5.240</b>	<b>2.620</b>	<b>5.083</b>	<b>0.021</b>
	<b>Residuals</b>	<b>15</b>	<b>7.731</b>	<b>0.515</b>		
Sku	Effect	2	1.567	0.783	3.314	0.064
	Residuals	15	3.546	0.236		
Sdr	Effect	2	0.487	0.244	0.322	0.730
	Residuals	15	11.354	0.757		
Str	Effect	2	0.097	0.048	2.17	0.149
	Residuals	15	0.334	0.022		
S5v	Effect	2	1.055	0.528	2.454	0.120
	Residuals	15	3.224	0.215		
<b>Sda</b>	<b>Effect</b>	<b>2</b>	<b>6519</b>	<b>3260</b>	<b>7.215</b>	<b>0.006</b>
	<b>Residuals</b>	<b>15</b>	<b>6777</b>	<b>452</b>		
<b>Sha</b>	<b>Effect</b>	<b>2</b>	<b>1980</b>	<b>990.0</b>	<b>6.985</b>	<b>0.007</b>
	<b>Residuals</b>	<b>15</b>	<b>2126</b>	<b>141.7</b>		
<b>Sdv</b>	<b>Effect</b>	<b>2</b>	<b>34.67</b>	<b>17.335</b>	<b>8.222</b>	<b>0.004</b>
	<b>Residuals</b>	<b>15</b>	<b>31.63</b>	<b>2.109</b>		
Vmp	Effect	2	5.988e-4	2.994e-4	3.548	0.055
	Residuals	15	0.001	8.439e-5		
<b>Vmc</b>	<b>Effect</b>	<b>2</b>	<b>0.118</b>	<b>0.059</b>	<b>10.19</b>	<b>0.002</b>
	<b>Residuals</b>	<b>15</b>	<b>0.087</b>	<b>0.006</b>		
<b>Vvc</b>	<b>Effect</b>	<b>2</b>	<b>0.254</b>	<b>0.127</b>	<b>11.26</b>	<b>0.001</b>
	<b>Residuals</b>	<b>15</b>	<b>0.169</b>	<b>0.011</b>		
Vvv	Effect	2	0.002	0.001	1.847	0.192
	Residuals	15	0.009	6.270e-4		

**Tableau S6.** Résultats de l'analyse non-paramétrique (Kruskal-Wallis) sur le paramètre Sp mesuré sur les facettes écrasantes des dernières prémolaires déciduales (dP4) supérieures des porcs de l'essai « luzerne » (« Contrôles luzerne », « Luzerne - », « Luzerne + »).

	df	$\chi^2$	p
<b>Sp</b>	<b>2</b>	<b>8.328</b>	<b>0.016</b>

**Tableau S7.** Résultats des tests de comparaisons multiples (Fisher LSD sous la diagonale et Tukey HSD au-dessus de la diagonale) sur les paramètres ISO 25178 discriminants sur les facettes écrasantes des dernières prémolaires déciduales (dP4) supérieures des porcs de l'essai « luzerne » (« Contrôles luzerne », « Luzerne - », « Luzerne + »). Seules les valeurs de  $p < 0.1$  sont indiquées.

		Contrôles luzerne	Luzerne -	Luzerne +
Sz	Contrôles luzerne			0.075
	Luzerne -			0.035
	Luzerne +	0.031	0.014	
Sa	Contrôles luzerne			0.009
	Luzerne -			0.006
	Luzerne +	0.004	0.002	
Ssk	Contrôles luzerne			0.040
	Luzerne -			0.035
	Luzerne +	0.016	0.014	
Sda	Contrôles luzerne			
	Luzerne -			0.005
	Luzerne +	0.073	0.002	
Sha	Contrôles luzerne			0.084
	Luzerne -			0.006
	Luzerne +	0.035	0.002	
Sdv	Contrôles luzerne			0.025
	Luzerne -			0.004
	Luzerne +	0.01	0.002	
Vmc	Contrôles luzerne			0.005
	Luzerne -			0.003
	Luzerne +	0.002	0.001	
Vvc	Contrôles luzerne			0.003
	Luzerne -			0.002
	Luzerne +	0.001	0.001	

**Tableau S8.** Résultats du test de Dunn de comparaisons multiples sur le paramètre Sp discriminant sur les facettes écrasantes des dernières prémolaires déciduales (dP4) supérieures des porcs de l'essai « luzerne » (« Contrôles luzerne », « Luzerne - », « Luzerne + »). Seuil :  $\alpha/2 = 0.025$

	Contrôles luzerne	Luzerne -	Luzerne +
Contrôles luzerne			
Luzerne -			
Luzerne +	0.026	0.002	

**Tableau S9.** Résultats des analyses de variance sur les paramètres SSFA et ISO 25178 mesurés sur les facettes coupantes des dernières prémolaires déciduales (dP4) supérieures des porcs de l'essai « luzerne » (« Contrôles luzerne », « Luzerne - », « Luzerne + »).

		Df	SS	MS	F	p
Asfc	Effect	2	0.689	0.345	1.50	0.257
	Residuals	14	3.214	0.230		
epLsar	Effect	2	0.432	0.216	0.98	0.4
	Residuals	14	3.089	0.221		
Tfv	Effect	2	8536	4268	0.584	0.571
	Residuals	14	102304	7307		
HAsfc9	Effect	2	0.011	0.006	0.355	0.708
	Residuals	14	0.221	0.016		
HAsfc	Effect	2	0.005	0.003	0.239	0.791
	Residuals	14	0.145	0.010		
HAsfc81	Effect	2	0.009	0.004	0.266	0.77
	Residuals	14	0.222	0.016		
Sp	Effect	2	0.081	0.040	0.189	0.83
	Residuals	14	2.979	0.213		
Sv	Effect	2	0.154	0.077	0.264	0.772
	Residuals	14	4.071	0.291		
Sz	Effect	2	0.79	0.395	0.412	0.67
	Residuals	14	13.44	0.960		
Sa	Effect	2	0.009	0.005	0.844	0.451
	Residuals	14	0.078	0.006		
Ssk	Effect	2	0.175	0.088	0.512	0.61
	Residuals	14	2.397	0.171		
Sku	Effect	2	2.191	1.096	0.718	0.505
	Residuals	14	21.360	1.526		
Sdr	Effect	2	0.501	0.251	1.861	0.192
	Residuals	14	1.885	0.135		
Str	Effect	2	0.082	0.041	1.881	0.189
	Residuals	14	0.305	0.022		
S5v	Effect	2	0.159	0.080	0.367	0.699
	Residuals	14	3.036	0.217		
Sda	Effect	2	3634	1817	1.067	0.37
	Residuals	14	23836	1703		
Sha	Effect	2	1107	553.7	1.067	0.37
	Residuals	14	7263	518.8		
Vmp	Effect	2	9.52e-5	4.76e-5	0.952	0.41
	Residuals	14	7.00e-4	5.00e-5		
Vmc	Effect	2	0.007	0.003	0.626	0.549
	Residuals	14	0.076	0.005		
Vvc	Effect	2	0.009	0.005	0.631	0.546
	Residuals	14	0.102	0.007		
Vvv	Effect	2	0.001	5.029e-4	1.27	0.311
	Residuals	14	0.006	3.958e-4		

**Tableau S10.** Résultats de l'analyse non-paramétrique (Kruskal-Wallis) sur le paramètre Sdv mesuré sur les facettes écrasantes des dernières prémolaires déciduales (dP4) supérieures des porcs de l'essai « luzerne » (« Contrôles luzerne », « Luzerne - », « Luzerne + »).

	df	$\chi^2$	p
Sdv	2	0.430	0.806



**Tableau S11.** Statistiques descriptives (moyenne, écart-type ou SD, médiane, 1er et 3ème quartiles, étendue) des paramètres SSFA et ISO 25178 calculés sur les facettes écrasantes des dP4 supérieures des groupes « Contrôles canne », « Canne », « Contrôles luzerne », « Luzerne - » et « Luzerne + ».

	Contrôles canne (n = 6)	Canne (n = 6)	Contrôles luzerne (n = 5)	Luzerne - (n = 7)	Luzerne + (n = 6)
<b>Asfc</b>					
Mean	4.70	2.01	4.74	4.42	4.90
SD	3.43	0.38	1.63	2.24	1.81
Median	3.25	2.14	4.79	5.05	5.16
Q1, Q3	2.65, 6.10	1.85, 2.19	3.85, 6.00	2.43, 5.54	3.89, 6.35
Range	1.59 - 10.62	1.37 - 2.44	2.50 - 6.55	1.95 - 8.03	2.15 - 6.70
<b>epLsar (10<sup>-3</sup>)</b>					
Mean	1.59	2.89	3.19	2.78	1.77
SD	0.78	1.22	1.10	1.49	1.04
Median	1.63	2.75	3.67	2.73	1.51
Q1, Q3	1.00, 1.82	2.10, 3.67	2.29, 4.11	1.73, 3.89	1.25, 2.23
Range	0.74 - 2.87	1.38 - 4.63	1.75 - 4.13	0.87 - 4.62	0.50 - 3.46
<b>Tfv</b>					
Mean	38892.41	49075.13	51810.16	52130.04	49946.46
SD	18588.80	6244.38	12374.54	10259.83	6997.54
Median	43773.78	49829.97	47645.13	51108.72	50770.80
Q1, Q3	24728.53, 49800.52	44633.33, 52532.39	41819.98, 58815.52	45331.51, 54053.50	47378.88, 53860.12
Range	14069.68 - 61547.68	40881.87 - 57574.66	40881.11 - 69889.07	42374.96 - 72656.56	38470.11 - 58528.94
<b>HAsfc9</b>					
Mean	0.32	0.26	0.66	0.40	0.44
SD	0.06	0.10	0.20	0.15	0.18
Median	0.31	0.22	0.76	0.42	0.44
Q1, Q3	0.27, 0.34	0.20, 0.32	0.53, 0.77	0.26, 0.50	0.35, 0.48
Range	0.25 - 0.42	0.15 - 0.40	0.38 - 0.87	0.24 - 0.61	0.20 - 0.74
<b>Hasfc</b>					
Mean	0.44	0.36	0.79	0.60	0.59
SD	0.04	0.11	0.23	0.14	0.17
Median	0.43	0.33	0.78	0.56	0.54
Q1, Q3	0.42, 0.44	0.28, 0.45	0.77, 0.85	0.49, 0.71	0.50, 0.68
Range	0.40 - 0.51	0.25 - 0.49	0.46 - 1.11	0.43 - 0.79	0.40 - 0.87
<b>HAsfc81</b>					
Mean	0.59	0.44	1.05	0.78	0.76
SD	0.09	0.09	0.19	0.17	0.21
Median	0.60	0.46	1.07	0.84	0.72
Q1, Q3	0.55, 0.66	0.36, 0.50	0.97, 1.20	0.67, 0.87	0.64, 0.78
Range	0.43 - 0.68	0.33 - 0.56	0.77 - 1.23	0.54 - 1.03	0.54 - 1.16
<b>Sp</b>					
Mean	1.99	1.39	3.18	4.05	1.95
SD	1.10	0.59	0.43	1.60	0.53
Median	1.97	1.10	3.16	4.63	1.89
Q1, Q3	1.19, 2.30	1.03, 1.69	2.98, 3.33	3.10, 4.96	1.56, 2.35
Range	0.83 - 3.83	0.88 - 2.37	2.64 - 3.80	1.45 - 6.17	1.33 - 2.66
<b>Sv</b>					
Mean	3.29	1.78	5.67	5.68	4.00
SD	1.24	0.22	1.92	2.10	0.81
Median	3.29	1.81	5.83	4.84	3.82
Q1, Q3	2.30, 4.32	1.75, 1.93	3.79, 7.41	4.53, 6.65	3.62, 3.88
Range	1.79 - 4.72	1.39 - 2.00	3.64 - 7.68	3.40 - 9.15	3.34 - 5.60

	Contrôles canne (n = 6)	Canne (n = 6)	Contrôles luzerne (n = 5)	Luzerne – (n = 7)	Luzerne + (n = 6)
<b>Sz</b>					
Mean	5.28	3.17	8.85	9.73	5.96
SD	2.27	0.76	1.92	3.38	1.09
Median	5.26	2.89	8.99	9.56	5.61
Q1, Q3	3.40, 6.61	2.83, 3.62	7.45, 10.66	7.87, 11.88	5.36, 5.96
Range	2.74 - 8.56	2.26 - 4.32	6.42 - 10.73	4.85 - 14.22	5.11 - 8.07
<b>Sa</b>					
Mean	0.35	0.24	0.61	0.61	0.38
SD	0.14	0.04	0.10	0.16	0.08
Median	0.35	0.23	0.62	0.53	0.39
Q1, Q3	0.25, 0.44	0.21, 0.25	0.57, 0.65	0.51, 0.74	0.31, 0.43
Range	0.19 - 0.54	0.19 - 0.31	0.46 - 0.72	0.41 - 0.85	0.28 - 0.48
<b>Ssk</b>					
Mean	-1.18	-0.59	-0.56	-0.60	-1.13
SD	0.41	0.22	0.19	0.27	0.45
Median	-1.20	-0.53	-0.57	-0.60	-1.11
Q1, Q3	-1.43, -0.83	-0.61, -0.47	-0.59, -0.52	-0.79, -0.50	-1.31, -0.89
Range	-1.76 - -0.73	-1.01 - -0.37	-0.84 - -0.31	-0.90 - -0.11	-1.82 - -0.52
<b>Sku</b>					
Mean	6.44	4.23	5.05	4.87	6.84
SD	1.67	0.80	1.68	0.59	1.95
Median	6.17	3.98	4.53	5.08	6.44
Q1, Q3	5.38, 7.24	3.92, 4.03	4.09, 5.59	4.47, 5.22	5.78, 7.43
Range	4.48 - 9.10	3.64 - 5.85	3.36 - 7.67	3.97 - 5.63	4.63 - 10.23
<b>Sdr</b>					
Mean	2.82	1.13	3.56	3.37	2.93
SD	2.13	0.20	1.23	1.50	0.95
Median	1.91	1.17	3.75	3.74	2.89
Q1, Q3	1.72, 3.38	1.09, 1.24	2.51, 4.17	2.03, 4.55	2.45, 3.70
Range	0.89 - 6.68	0.76 - 1.36	2.18 - 5.20	1.53 - 5.17	1.51 - 4.03
<b>Str</b>					
Mean	0.68	0.52	0.54	0.68	0.69
SD	0.11	0.09	0.15	0.15	0.08
Median	0.69	0.55	0.49	0.72	0.68
Q1, Q3	0.59, 0.76	0.51, 0.57	0.45, 0.64	0.61, 0.78	0.64, 0.73
Range	0.55 - 0.83	0.35 - 0.61	0.37 - 0.76	0.44 - 0.85	0.60 - 0.83
<b>S5v</b>					
Mean	2.79	1.50	4.19	4.22	3.23
SD	0.96	0.20	0.78	1.14	0.68
Median	2.74	1.53	4.28	4.07	3.10
Q1, Q3	2.02, 3.46	1.42, 1.64	3.44, 4.70	3.41, 5.15	2.85, 3.37
Range	1.69 - 4.08	1.16 - 1.69	3.37 - 5.16	2.66 - 5.68	2.51 - 4.47
<b>Sda</b>					
Mean	287.09	205.18	498.36	752.15	308.43
SD	187.39	69.29	132.02	294.80	119.87
Median	237.69	184.88	427.40	848.88	279.85
Q1, Q3	216.75, 284.28	159.85, 224.26	403.79, 638.08	596.82, 924.44	223.51, 406.25
Range	93.46 - 644.10	142.85 - 329.56	377.30 - 645.20	252.12 - 1121.51	176.99 - 460.78
<b>Sha</b>					
Mean	773.28	355.32	1266.19	1948.98	677.98
SD	323.48	168.72	383.78	1150.37	330.10
Median	813.95	298.95	1255.86	1473.97	630.11

	<b>Contrôles canne</b> (n = 6)	<b>Canne</b> (n = 6)	<b>Contrôles luzerne</b> (n = 5)	<b>Luzerne –</b> (n = 7)	<b>Luzerne +</b> (n = 6)
Q1, Q3	721.05, 932.91	253.27, 474.45	1139.59, 1272.53	1400.94, 2355.11	414.19, 822.42
Range	197.18 - 1151.99	170.21 - 592.84	800.24 - 1862.73	702.13 - 3954.68	359.48 - 1219.46
<b>Sdv</b>					
Mean	12.95	4.27	33.08	47.89	11.42
SD	12.95	2.98	14.54	32.16	4.20
Median	8.09	3.14	30.73	41.70	11.39
Q1, Q3	4.28, 16.57	2.74, 4.59	19.29, 45.84	25.57, 65.73	8.91, 12.97
Range	2.64 - 36.48	1.75 - 9.95	19.27 - 50.30	10.47 - 100.45	6.04 - 18.13
<b>Vmp</b>					
Mean	0.02	0.01	0.04	0.03	0.02
SD	0.01	0.00	0.01	0.01	0.01
Median	0.02	0.01	0.04	0.04	0.02
Q1, Q3	0.01, 0.02	0.01, 0.01	0.03, 0.04	0.03, 0.04	0.02, 0.03
Range	0.01 - 0.04	0.01 - 0.02	0.02 - 0.05	0.02 - 0.04	0.01 - 0.03
<b>Vmc</b>					
Mean	0.38	0.26	0.66	0.67	0.39
SD	0.15	0.05	0.09	0.19	0.09
Median	0.37	0.25	0.66	0.57	0.41
Q1, Q3	0.27, 0.48	0.23, 0.28	0.65, 0.70	0.53, 0.82	0.31, 0.46
Range	0.19 - 0.59	0.21 - 0.34	0.51 - 0.75	0.46 - 0.94	0.28 - 0.47
<b>Vvc</b>					
Mean	0.45	0.33	0.87	0.87	0.49
SD	0.19	0.07	0.13	0.23	0.12
Median	0.43	0.32	0.93	0.78	0.50
Q1, Q3	0.31, 0.62	0.28, 0.35	0.84, 0.94	0.69, 1.08	0.40, 0.58
Range	0.22 - 0.66	0.27 - 0.45	0.66 - 1.00	0.61 - 1.16	0.34 - 0.64
<b>Vvv</b>					
Mean	0.08	0.04	0.11	0.12	0.09
SD	0.03	0.01	0.02	0.03	0.02
Median	0.08	0.04	0.11	0.11	0.08
Q1, Q3	0.06, 0.09	0.04, 0.05	0.09, 0.13	0.10, 0.13	0.08, 0.11
Range	0.05 - 0.12	0.03 - 0.05	0.09 - 0.14	0.08 - 0.17	0.07 - 0.12

**Tableau S12.** Statistiques descriptives (moyenne, écart-type ou SD, médiane, 1er et 3ème quartiles, étendue) des paramètres SSFA et ISO 25178 calculés sur les facettes coupantes des dP4 supérieures des groupes « Contrôles maïs », « Maïs - », « Maïs + », « Contrôles canne », « Canne », « Contrôles luzerne », « Luzerne - » et « Luzerne + ».

	Contrôles canne (n = 6)	Canne à sucre (n = 6)	Contrôles luzerne (n = 5)	Luzerne - (n = 7)	Luzerne + (n = 5)
<b>Asfc</b>					
Mean	3.80	1.15	2.45	3.66	4.19
SD	2.50	0.52	0.79	1.77	1.99
Median	3.47	1.05	2.05	3.80	2.98
Q1, Q3	1.90, 5.44	0.91, 1.22	2.02, 2.59	2.08, 4.93	2.74, 5.54
Range	1.00 - 7.41	0.57 - 2.11	1.84 - 3.77	1.67 - 6.13	2.63 - 7.04
<b>epLsar (10<sup>-3</sup>)</b>					
Mean	3.38	2.82	2.83	2.57	2.08
SD	2.78	0.89	1.27	0.98	2.02
Median	1.89	3.21	3.22	2.33	1.44
Q1, Q3	1.44, 5.32	2.06, 3.37	1.87, 3.66	2.01, 3.04	1.21, 1.65
Range	1.30 - 7.45	1.68 - 3.71	1.18 - 4.23	1.31 - 4.25	0.50 - 5.62
<b>Tfv</b>					
Mean	44419.09	45507.15	45704.45	43219.19	46874.38
SD	7282.44	11261.30	5754.75	8443.53	9637.64
Median	43358.73	45480.54	45197.54	40013.63	45108.69
Q1, Q3	38208.44, 48599.99	40657.25, 54103.09	43233.04, 51202.95	38235.03, 46732.66	41670.94, 46797.71
Range	37920.77 - 55037.58	27787.03 - 58268.02	37636.47 - 51252.25	34482.40 - 58102.94	37817.23 - 62977.34
<b>HAsfc9</b>					
Mean	0.27	0.20	0.39	0.37	0.46
SD	0.03	0.06	0.14	0.13	0.22
Median	0.25	0.20	0.42	0.33	0.57
Q1, Q3	0.25, 0.27	0.19, 0.22	0.32, 0.43	0.27, 0.45	0.24, 0.57
Range	0.25 - 0.32	0.10 - 0.29	0.20 - 0.56	0.22 - 0.56	0.20 - 0.71
<b>Hasfc</b>					
Mean	0.42	0.30	0.58	0.52	0.63
SD	0.12	0.04	0.13	0.11	0.28
Median	0.43	0.31	0.60	0.49	0.66
Q1, Q3	0.32, 0.47	0.27, 0.33	0.50, 0.67	0.45, 0.58	0.44, 0.69
Range	0.28 - 0.61	0.24 - 0.35	0.39 - 0.71	0.39 - 0.72	0.30 - 1.04
<b>HAsfc81</b>					
Mean	0.58	0.41	0.70	0.68	0.81
SD	0.19	0.08	0.14	0.13	0.32
Median	0.56	0.42	0.75	0.64	0.86
Q1, Q3	0.49, 0.61	0.36, 0.44	0.66, 0.76	0.59, 0.77	0.58, 0.93
Range	0.34 - 0.91	0.31 - 0.54	0.49 - 0.86	0.51 - 0.89	0.42 - 1.24
<b>Sp</b>					
Mean	2.06	1.38	2.61	2.89	2.77
SD	0.73	0.78	0.68	0.73	0.91
Median	2.08	1.15	2.21	2.68	2.69
Q1, Q3	1.69, 2.58	0.98, 1.47	2.17, 3.17	2.52, 3.36	2.49, 2.84
Range	0.96 - 2.93	0.65 - 2.86	2.01 - 3.51	1.82 - 4.00	1.66 - 4.18
<b>Sv</b>					
Mean	2.92	1.74	3.39	3.65	3.88
SD	0.99	0.52	0.68	0.62	1.26
Median	3.41	1.66	3.18	3.57	3.86

	Contrôles canne (n = 6)	Canne à sucre (n = 6)	Contrôles luzerne (n = 5)	Luzerne – (n = 7)	Luzerne + (n = 5)
Q1, Q3	2.51, 3.60	1.52, 1.97	2.95, 3.65	3.35, 4.01	2.91, 5.03
Range	1.21 - 3.64	1.02 - 2.55	2.72 - 4.44	2.67 - 4.58	2.39 - 5.23
<b>Sz</b>					
Mean	4.98	3.12	6.00	6.54	6.65
SD	1.59	0.95	0.97	1.20	1.38
Median	5.33	2.96	6.12	6.55	6.56
Q1, Q3	4.52, 6.15	2.42, 3.89	5.39, 6.62	5.69, 7.08	6.35, 7.72
Range	2.17 - 6.40	2.02 - 4.35	4.73 - 7.16	5.11 - 8.58	4.57 - 8.07
<b>Sa</b>					
Mean	0.40	0.22	0.41	0.46	0.47
SD	0.11	0.05	0.10	0.06	0.10
Median	0.41	0.21	0.36	0.44	0.48
Q1, Q3	0.36, 0.45	0.18, 0.25	0.34, 0.51	0.41, 0.49	0.39, 0.49
Range	0.23 - 0.57	0.15 - 0.28	0.30 - 0.52	0.40 - 0.56	0.36 - 0.62
<b>Ssk</b>					
Mean	-0.70	-0.45	-0.56	-0.65	-0.46
SD	0.43	0.12	0.16	0.40	0.21
Median	-0.66	-0.43	-0.50	-0.58	-0.53
Q1, Q3	-0.75, -0.53	-0.53, -0.41	-0.55, -0.48	-0.91, -0.44	-0.61, -0.33
Range	-1.45 - -0.14	-0.60 - -0.26	-0.83 - -0.43	-1.22 - -0.04	-0.65 - -0.15
<b>Sku</b>					
Mean	4.49	4.25	4.84	4.90	4.36
SD	1.24	0.74	0.38	0.94	0.90
Median	4.33	4.20	4.78	5.49	4.26
Q1, Q3	3.68, 5.21	3.72, 4.86	4.58, 4.90	4.31, 5.58	4.13, 4.55
Range	2.98 - 6.33	3.31 - 5.13	4.49 - 5.46	3.28 - 5.74	3.19 - 5.68
<b>Sdr</b>					
Mean	2.46	0.66	1.77	2.44	2.72
SD	1.52	0.29	0.71	1.01	0.95
Median	2.43	0.63	1.37	2.37	2.61
Q1, Q3	1.43, 3.17	0.51, 0.70	1.34, 2.08	1.66, 2.99	2.03, 2.94
Range	0.60 - 4.81	0.34 - 1.18	1.19 - 2.87	1.35 - 4.05	1.80 - 4.22
<b>Str</b>					
Mean	0.62	0.46	0.60	0.73	0.70
SD	0.25	0.22	0.07	0.09	0.19
Median	0.73	0.54	0.62	0.74	0.80
Q1, Q3	0.53, 0.75	0.30, 0.60	0.53, 0.66	0.68, 0.78	0.62, 0.84
Range	0.19 - 0.84	0.14 - 0.69	0.52 - 0.67	0.59 - 0.86	0.41 - 0.84
<b>S5v</b>					
Mean	2.54	1.35	2.75	2.99	3.02
SD	0.87	0.26	0.67	0.51	0.62
Median	2.71	1.40	2.46	2.92	3.23
Q1, Q3	2.11, 3.21	1.20, 1.47	2.29, 3.41	2.82, 3.13	2.58, 3.42
Range	1.14 - 3.38	0.95 - 1.70	2.07 - 3.52	2.21 - 3.88	2.20 - 3.69
<b>Sda</b>					
Mean	402.41	326.89	636.26	520.00	434.85
SD	236.86	164.22	186.31	276.35	198.37
Median	352.40	264.07	555.67	412.49	475.62
Q1, Q3	267.95, 398.11	224.10, 377.08	541.63, 623.60	286.41, 767.78	344.58, 604.20
Range	197.75 - 858.77	184.96 - 622.71	500.43 - 959.96	243.26 - 875.85	138.58 - 611.28
<b>Sha</b>					
Mean	678.04	779.16	1391.90	1173.48	887.75

	<b>Contrôles canne</b> (n = 6)	<b>Canne à sucre</b> (n = 6)	<b>Contrôles luzerne</b> (n = 5)	<b>Luzerne –</b> (n = 7)	<b>Luzerne +</b> (n = 5)
SD	383.67	527.66	1007.86	450.18	497.88
Median	567.19	626.43	955.60	1083.89	739.13
Q1, Q3	422.33, 948.15	428.80, 856.96	825.17, 1373.30	789.41, 1434.78	550.06, 1398.59
Range	259.41 - 1225.28	354.42 - 1770.94	671.99 - 3133.44	742.62 - 1939.43	330.45 - 1420.54
<b>Sdv</b>					
Mean	14.18	6.25	27.59	22.24	11.94
SD	10.68	5.83	11.64	15.68	4.81
Median	11.96	4.27	27.00	13.33	13.88
Q1, Q3	6.11, 22.50	3.36, 5.81	18.26, 28.73	11.57, 31.02	11.36, 13.93
Range	2.46 - 28.54	1.82 - 17.77	17.60 - 46.39	7.72 - 49.46	3.99 - 16.56
<b>Vmp</b>					
Mean	0.02	0.01	0.02	0.03	0.03
SD	0.01	0.00	0.00	0.01	0.01
Median	0.02	0.01	0.02	0.03	0.03
Q1, Q3	0.02, 0.03	0.01, 0.01	0.02, 0.02	0.02, 0.03	0.03, 0.03
Range	0.01 - 0.03	0.01 - 0.01	0.02 - 0.03	0.02 - 0.04	0.02 - 0.04
<b>Vmc</b>					
Mean	0.44	0.24	0.45	0.49	0.50
SD	0.12	0.07	0.11	0.06	0.12
Median	0.46	0.23	0.39	0.50	0.47
Q1, Q3	0.38, 0.48	0.20, 0.29	0.36, 0.56	0.44, 0.53	0.42, 0.54
Range	0.26 - 0.62	0.16 - 0.33	0.34 - 0.58	0.44 - 0.59	0.39 - 0.70
<b>Vvc</b>					
Mean	0.53	0.31	0.58	0.63	0.67
SD	0.15	0.07	0.14	0.10	0.17
Median	0.56	0.30	0.54	0.60	0.65
Q1, Q3	0.43, 0.58	0.26, 0.36	0.48, 0.70	0.55, 0.69	0.58, 0.68
Range	0.34 - 0.76	0.22 - 0.38	0.43 - 0.74	0.53 - 0.79	0.49 - 0.93
<b>Vvv</b>					
Mean	0.08	0.04	0.07	0.09	0.09
SD	0.03	0.01	0.02	0.02	0.02
Median	0.08	0.04	0.07	0.09	0.09
Q1, Q3	0.07, 0.10	0.03, 0.04	0.06, 0.09	0.08, 0.10	0.07, 0.11
Range	0.03 - 0.12	0.03 - 0.05	0.05 - 0.10	0.07 - 0.12	0.07 - 0.11

**Tableau S13.** Statistiques descriptives des paramètres topographiques calculés sur les dP4 et M1 inférieures et supérieures des groupes « Contrôles canne » et « Canne ».

	Inférieures				Supérieures			
	Canne		Contrôles canne		Canne		Contrôles canne	
	dP4 (n = 6)	M1 (n = 6)	dP4 (n = 6)	M1 (n = 6)	dP4 (n = 6)	M1 (n = 6)	dP4 (n = 6)	M1 (n = 6)
<b>Pente</b>								
Mean	51.78	55.63	48.86	56.69	48.47	53.36	47.93	54.40
SD	1.85	1.86	2.80	0.82	1.92	1.59	2.41	1.41
Median	51.61	55.32	48.48	56.72	49.40	53.19	48.46	54.42
Q1, Q3	50.96, 52.92	55.06, 55.69	47.08, 51.11	56.34, 57.19	47.41, 49.84	52.35, 53.79	47.00, 49.34	53.36, 55.11
Range	49.08 - 54.28	53.34 - 59.01	45.26 - 52.30	55.40 - 57.73	45.35 - 49.94	51.61 - 56.10	43.88 - 50.66	52.73 - 56.51
<b>RFI</b>								
Mean	1.79	1.92	1.66	1.98	1.61	1.78	1.59	1.82
SD	0.05	0.10	0.12	0.06	0.07	0.07	0.07	0.07
Median	1.77	1.91	1.64	1.99	1.64	1.77	1.61	1.82
Q1, Q3	1.75, 1.83	1.90, 1.93	1.57, 1.75	1.94, 2.00	1.58, 1.65	1.74, 1.81	1.56, 1.63	1.77, 1.86
Range	1.73 - 1.85	1.79 - 2.09	1.54 - 1.82	1.89 - 2.04	1.50 - 1.68	1.70 - 1.90	1.48 - 1.68	1.75 - 1.92
<b>ARC</b>								
Mean	1.49	1.39	1.54	1.48	1.10	1.30	1.12	1.33
SD	0.08	0.04	0.10	0.04	0.12	0.05	0.09	0.07
Median	1.49	1.39	1.51	1.48	1.14	1.31	1.11	1.34
Q1, Q3	1.45, 1.52	1.37, 1.41	1.47, 1.56	1.46, 1.50	1.03, 1.14	1.30, 1.32	1.09, 1.13	1.30, 1.39
Range	1.39 - 1.63	1.35 - 1.45	1.45 - 1.73	1.42 - 1.53	0.92 - 1.24	1.19 - 1.33	1.01 - 1.29	1.20 - 1.39
<b>DNE</b>								
Mean	819.68	1001.01	764.92	1173.13	934.45	1168.17	928.83	1282.59
SD	115.18	96.38	106.88	146.19	150.89	29.84	76.14	138.89
Median	847.01	985.62	783.42	1181.33	942.67	1169.79	952.84	1268.05
Q1, Q3	719.26, 918.08	917.83, 1084.38	677.51, 833.06	1086.70, 1275.54	900.00, 1050.38	1160.18, 1177.70	907.39, 966.63	1223.11, 1379.33
Range	676.09 - 929.51	905.55 - 1116.75	631.83 - 899.01	960.12 - 1353.92	670.77 - 1078.54	1120.52 - 1211.62	794.01 - 1009.81	1074.85 - 1460.05
<b>OPCR</b>								
Mean	411.21	351.85	366.31	377.58	428.40	406.21	433.48	406.62
SD	43.40	36.98	21.33	38.37	60.01	29.00	27.62	30.05
Median	409.12	340.38	373.56	389.50	431.88	400.31	430.62	399.69
Q1, Q3	372.62, 445.16	328.72, 377.34	358.47, 382.47	368.31, 403.38	380.59, 464.88	382.38, 426.69	425.44, 450.44	388.12, 413.31
Range	366.62 - 464.75	310.25 - 405.62	329.12 - 382.75	307.38 - 409.88	355.88 - 511.38	377.12 - 447.62	389.62 - 469.25	377.25 - 461.00

**Tableau S14.** Statistiques descriptives des paramètres topographiques calculés sur les dP4 et M1 inférieures et supérieures des groupes « Contrôles luzerne », « Luzerne - » et « Luzerne + ».

	Inférieures						Supérieures					
	Contrôles luzerne		Luzerne -		Luzerne +		Contrôles luzerne		Luzerne -		Luzerne +	
	dP4 (n = 5)	M1 (n = 5)	dP4 (n = 6)	M1 (n = 6)	dP4 (n = 6)	M1 (n = 6)	dP4 (n = 5)	M1 (n = 5)	dP4 (n = 6)	M1 (n = 6)	dP4 (n = 6)	M1 (n = 6)
<b>Pente</b>												
Mean	44.71	51.84	47.88	51.82	45.95	52.54	45.44	52.35	46.32	52.95	42.82	50.71
SD	1.46	1.77	3.03	1.60	3.77	1.37	1.11	1.78	2.31	2.11	2.39	1.63
Median	44.05	51.01	47.37	51.45	45.21	52.69	45.75	51.52	46.25	53.15	41.98	50.00
Q1, Q3	44.03, 44.50	50.36, 53.45	45.76, 49.16	50.68, 52.27	43.77, 48.10	52.03, 53.53	44.66, 46.00	51.39, 52.09	44.71, 47.75	51.38, 54.67	41.26, 44.30	49.55, 51.89
Range	43.71 - 47.28	50.34 - 54.03	44.70 - 52.88	50.43 - 54.65	41.25 - 51.67	50.23 - 53.99	44.00 - 46.81	51.28 - 55.49	43.40 - 49.57	50.17 - 55.24	40.36 - 46.52	49.32 - 53.05
<b>RFI</b>												
Mean	1.54	1.76	1.63	1.77	1.59	1.80	1.52	1.77	1.56	1.79	1.45	1.68
SD	0.05	0.08	0.09	0.07	0.13	0.05	0.04	0.11	0.08	0.11	0.05	0.07
Median	1.52	1.72	1.62	1.75	1.57	1.79	1.54	1.74	1.56	1.81	1.44	1.65
Q1, Q3	1.52, 1.54	1.71, 1.80	1.55, 1.68	1.73, 1.79	1.49, 1.66	1.78, 1.83	1.50, 1.55	1.71, 1.76	1.52, 1.59	1.69, 1.87	1.41, 1.48	1.64, 1.73
Range	1.51 - 1.63	1.70 - 1.89	1.55 - 1.78	1.68 - 1.90	1.45 - 1.78	1.73 - 1.86	1.47 - 1.56	1.69 - 1.96	1.45 - 1.68	1.66 - 1.93	1.39 - 1.53	1.62 - 1.78
<b>ARC</b>												
Mean	1.54	1.38	1.55	1.40	1.55	1.40	1.19	1.38	1.25	1.32	1.00	1.26
SD	0.09	0.05	0.09	0.05	0.05	0.10	0.08	0.13	0.12	0.10	0.07	0.07
Median	1.52	1.36	1.53	1.39	1.54	1.43	1.18	1.39	1.30	1.36	0.99	1.25
Q1, Q3	1.47, 1.58	1.34, 1.43	1.52, 1.56	1.37, 1.44	1.53, 1.58	1.35, 1.46	1.17, 1.19	1.35, 1.40	1.26, 1.32	1.26, 1.40	0.97, 1.06	1.20, 1.30
Range	1.45 - 1.67	1.33 - 1.43	1.42 - 1.71	1.36 - 1.47	1.48 - 1.62	1.23 - 1.48	1.09 - 1.31	1.20 - 1.58	1.02 - 1.34	1.16 - 1.42	0.92 - 1.09	1.19 - 1.35
<b>DNE</b>												
Mean	579.11	966.07	718.84	1136.17	710.69	1199.20	692.93	1251.82	719.44	1330.33	713.87	1193.25
SD	81.45	156.31	128.04	136.70	192.62	299.67	39.42	136.93	92.26	181.92	116.36	285.58
Median	593.74	974.11	692.39	1138.51	741.77	1053.47	689.26	1200.18	701.21	1327.52	719.54	1141.22
Q1, Q3	549.09, 631.96	825.08, 1074.39	620.37, 820.98	1113.68, 1190.45	581.57, 873.79	1031.33, 1209.75	667.46, 715.39	1189.54, 1268.40	645.98, 767.36	1222.95, 1423.19	646.74, 792.23	1013.74, 1358.22
Range	455.66 - 665.08	797.08 - 1159.71	579.84 - 888.19	905.62 - 1321.21	442.26 - 892.37	1019.12 1783.36	646.15 - 746.41	1122.38 1478.59	630.58 - 866.69	1085.47 1598.26	548.35 - 856.83	852.05 - 1623.19
<b>OPCR</b>												
Mean	360.05	362.32	379.25	462.35	403.23	418.00	378.82	440.07	382.33	456.83	420.56	450.25
SD	72.66	47.70	39.95	78.22	73.85	51.68	21.78	24.43	43.30	65.98	37.86	71.68
Median	390.62	385.38	386.50	449.25	419.62	405.69	387.25	440.12	402.81	454.69	426.12	450.62
Q1, Q3	390.38, 393.38	335.00, 388.62	344.03, 406.47	431.22, 470.94	387.50, 440.50	393.31, 410.66	373.75, 391.12	423.12, 455.75	368.12, 408.25	414.34, 468.97	391.81, 441.12	399.31, 513.66
Range	230.12 - 395.75	292.62 - 410.00	331.62 - 427.88	368.62 - 603.62	270.62 - 485.25	375.25 - 519.88	343.38 - 398.62	410.25 - 471.12	304.75 - 417.00	385.12 - 571.88	372.38 - 472.25	355.25 - 528.12



## Annexe 4 :

### Annexes du chapitre 6 : Consommation de vertébrés et d'invertébrés, usure dentaire et composition biogéochimique : approche expérimentale

**Tableau S1.** Analyses de variance réalisées sur les paramètres SSFA et ISO 25178 mesurés sur les facettes écrasantes des porcs du modèle « matières animales ». Les paramètres discriminants ( $p < 0.05$ ) sont indiqués en gras.

		Df	SS	MS	F	p
Asfc	Effect	5	2.87	0.573	0.374	0.863
	Residuals	34	52.08	1.532		
HAsfc81	Effect	5	0.051	0.010	1.058	0.400
	Residuals	34	0.328	0.010		
Sp	Effect	5	1.714	0.343	2.047	0.097
	Residuals	34	5.695	0.168		
Sv	Effect	5	1.502	0.300	1.919	0.117
	Residuals	34	5.322	0.157		
Sz	Effect	5	4.265	0.853	2.076	0.093
	Residuals	34	13.968	0.411		
<b>Sa</b>	<b>Effect</b>	<b>5</b>	<b>0.127</b>	<b>0.026</b>	<b>3.999</b>	<b>0.006</b>
	<b>Residuals</b>	<b>34</b>	<b>0.216</b>	<b>0.006</b>		
<b>Ssk</b>	<b>Effect</b>	<b>5</b>	<b>34.98</b>	<b>6.997</b>	<b>2.94</b>	<b>0.026</b>
	<b>Residuals</b>	<b>34</b>	<b>80.92</b>	<b>2.380</b>		
<b>Sku</b>	<b>Effect</b>	<b>5</b>	<b>4.807</b>	<b>0.961</b>	<b>3.221</b>	<b>0.017</b>
	<b>Residuals</b>	<b>34</b>	<b>10.148</b>	<b>0.299</b>		
Sdr	Effect	5	1.531	0.306	1.208	0.326
	Residuals	34	8.615	0.253		
Str	Effect	5	0.248	0.050	1.5	0.216
	Residuals	34	1.123	0.033		
S5v	Effect	5	1.666	0.333	2.374	0.060
	Residuals	34	4.772	0.140		
Sdv	Effect	5	6.00	1.200	1.894	0.121
	Residuals	34	21.54	0.633		
Vmp	Effect	5	0.002	4.674e-4	2.136	0.085
	Residuals	34	0.007	2.188e-4		
<b>Vmc</b>	<b>Effect</b>	<b>5</b>	<b>0.155</b>	<b>0.031</b>	<b>4.528</b>	<b>0.003</b>
	<b>Residuals</b>	<b>34</b>	<b>0.233</b>	<b>0.007</b>		
<b>Vvc</b>	<b>Effect</b>	<b>5</b>	<b>0.266</b>	<b>0.053</b>	<b>3.887</b>	<b>0.007</b>
	<b>Residuals</b>	<b>34</b>	<b>0.465</b>	<b>0.014</b>		

**Tableau S2.** Analyses non-paramétriques (Kruskal-Wallis) réalisées sur les paramètres epLsar, Sda, Sha et Vvv mesurées sur les facettes écrasantes des porcs du modèle « matières animales ».

	Df	$\chi^2$	<i>p</i>
epLsar	5	4.497	0.480
Sda	5	8.210	0.145
Sha	5	3.815	0.576
Vvv	5	9.579	0.088

**Tableau S3.** Analyses de variance réalisées sur les paramètres SSFA et ISO 25178 mesurés sur les facettes coupantes des porcs du modèle « matières animales ». Les paramètres discriminants ( $p < 0.05$ ) sont indiqués en gras.

		Df	SS	MS	F	p
Asfc	Effect	5	5.589	1.118	1.466	0.227
	Residuals	34	25.930	0.763		
epLsar	Effect	5	5.885e-6	1.177e-6	1.478	0.223
	Residuals	34	2.708e-5	7.964e-7		
HAsfc81	Effect	5	0.209	0.042	1.562	0.197
	Residuals	34	0.909	0.027		
Sp	Effect	5	1.444	0.289	1.506	0.214
	Residuals	34	6.522	0.192		
Sv	Effect	5	1.758	0.352	0.652	0.662
	Residuals	34	18.339	0.539		
Sa	Effect	5	0.032	0.007	0.936	0.470
	Residuals	34	0.234	0.007		
Ssk	Effect	5	9.41	1.882	1.689	0.164
	Residuals	34	37.89	1.114		
Sku	Effect	5	1.539	0.308	0.856	0.520
	Residuals	34	12.226	0.360		
Sdr	Effect	5	3.417	0.683	1.484	0.221
	Residuals	34	15.661	0.461		
Str	Effect	5	0.084	0.017	0.888	0.500
	Residuals	34	0.646	0.019		
S5v	Effect	5	1.689	0.338	0.599	0.701
	Residuals	34	19.187	0.564		
Sda	Effect	5	249.4	49.89	0.571	0.722
	Residuals	34	2972.7	87.43		
Sha	Effect	5	1514	302.7	0.747	0.594
	Residuals	34	13778	405.2		
Vmc	Effect	5	0.044	0.009	0.960	0.456
	Residuals	34	0.313	0.009		
Vvc	Effect	5	0.081	0.016	1.217	0.322
	Residuals	34	0.454	0.013		
Vvv	Effect	5	0.004	7.242e-4	0.869	0.512
	Residuals	34	0.028	8.332e-4		

**Tableau S4.** Analyses non-paramétriques (Kruskal-Wallis) réalisées sur les Sz, Sdv et Vmp mesurées sur les facettes coupantes des porcs du modèle « matières animales ».

	Df	$\chi^2$	p
Sz	5	4.423	0.490
Sdv	5	4.983	0.418
Vmp	5	6.399	0.269

**Tableau S5.** Statistiques descriptives (N, moyenne, écart-type ou SD, médiane, 1er quartile ou Q1, 3ème quartile ou Q3 et étendue) des paramètres SSFA et ISO 25178 mesurés sur les facettes écrasantes des groupes « Contrôles », « Insectes 15 % », « Insectes 25 % », « 1 poussin », « 5 poussins » et « 5 poussins broyés ».

	Contrôles (N = 10)	Insectes 15 % (N = 6)	Insectes 25 % (N = 6)	1 poussin (N = 6)	5 poussins (N = 6)	5 poussins broyés (N = 6)
<b>Asfc</b>						
Moyenne	7.099	6.729	5.645	6.170	6.415	7.176
SD	3.333	2.478	1.923	1.889	1.522	1.878
Médiane	6.284	6.369	5.901	6.143	6.516	7.112
Q1, Q3	4.390, 9.717	5.856, 8.728	5.291, 6.917	5.085, 7.291	5.185, 7.329	5.835, 7.999
Etendue	3.382 - 12.947	2.932 - 9.504	2.173 - 7.551	3.526 - 8.802	4.603 - 8.512	5.007 - 10.120
<b>epLsar</b>						
Moyenne	0.002	0.002	0.003	0.002	0.002	0.001
SD	0.001	0.001	0.002	0.001	0.002	0.001
Médiane	0.002	0.001	0.002	0.001	0.002	0.001
Q1, Q3	0.001, 0.003	0.001, 0.003	0.002, 0.003	0.001, 0.002	0.001, 0.002	0.001, 0.001
Etendue	0.001 - 0.005	0.001 - 0.004	0.001 - 0.006	0.001 - 0.003	0.001 - 0.007	0.001 - 0.004
<b>HAsfc81</b>						
Moyenne	0.853	0.726	1.048	0.735	0.975	1.032
SD	0.298	0.086	0.366	0.142	0.528	0.361
Médiane	0.788	0.721	0.973	0.754	0.759	1.031
Q1, Q3	0.691, 0.855	0.672, 0.765	0.788, 1.190	0.615, 0.825	0.597, 1.259	0.765, 1.243
Etendue	0.483 - 1.550	0.619 - 0.860	0.685 - 1.664	0.568 - 0.914	0.528 - 1.835	0.604 - 1.536
<b>Sp</b>						
Moyenne	4.352	3.028	3.585	2.855	4.835	4.887
SD	1.580	0.771	2.409	1.107	2.660	1.460
Médiane	4.044	3.226	2.747	2.491	4.436	4.766
Q1, Q3	3.392, 4.578	2.339, 3.691	2.425, 3.865	2.124, 3.373	2.815, 6.449	3.660, 5.643
Etendue	3.066 - 8.424	2.080 - 3.745	1.338 - 8.127	1.772 - 4.708	2.003 - 8.742	3.414 - 7.151
<b>Sv</b>						
Moyenne	5.511	4.215	5.126	5.228	6.278	6.959
SD	1.689	0.858	1.321	0.917	2.984	2.471
Médiane	5.454	4.167	5.225	5.276	5.234	6.230
Q1, Q3	4.066, 6.443	3.596, 4.799	4.059, 6.180	5.040, 5.737	4.336, 6.612	5.319, 7.677
Etendue	3.600 - 8.911	3.167 - 5.372	3.557 - 6.580	3.638 - 6.325	4.119 - 11.970	4.721 - 11.396
<b>Sz</b>						
Moyenne	9.863	7.242	8.711	8.083	11.113	11.846
SD	2.899	1.540	2.549	1.596	5.500	3.470
Médiane	9.481	7.215	8.947	8.120	9.669	10.843
Q1, Q3	8.282, 10.276	5.878, 8.389	7.352, 10.155	7.325, 8.649	7.151, 13.061	9.073, 14.481
Etendue	6.925 - 17.335	5.698 - 9.114	4.894 - 12.102	5.813 - 10.560	6.122 - 20.712	8.531 - 16.681
<b>Sa</b>						
Moyenne	0.739	0.474	0.474	0.561	0.596	0.705
SD	0.176	0.068	0.118	0.201	0.210	0.133
Médiane	0.684	0.482	0.479	0.476	0.608	0.703
Q1, Q3	0.625, 0.807	0.439, 0.521	0.428, 0.516	0.446, 0.604	0.430, 0.680	0.655, 0.749
Etendue	0.539 - 1.098	0.369 - 0.556	0.296 - 0.650	0.396 - 0.935	0.363 - 0.923	0.510 - 0.911
<b>Ssk</b>						

	Contrôles (N = 10)	Insectes 15 % (N = 6)	Insectes 25 % (N = 6)	1 poussin (N = 6)	5 poussins (N = 6)	5 poussins broyés (N = 6)
<b>Moyenne</b>	-0.437	-0.942	-1.330	-1.055	-0.930	-0.778
<b>SD</b>	0.182	0.481	0.658	0.680	0.509	0.395
<b>Médiane</b>	-0.376	-0.863	-1.204	-1.024	-0.811	-0.694
<b>Q1, Q3</b>	-0.586, -0.353	-1.319, -0.591	-1.699, -1.018	-1.518, -0.672	-1.393, -0.583	-1.085, -0.513
<b>Etendue</b>	-0.706 - -0.198	-1.567 - -0.388	-2.310 - -0.441	-1.949 - -0.093	-1.529 - -0.335	-1.300 - -0.313
<b>Sku</b>						
<b>Moyenne</b>	4.450	6.046	10.087	7.093	9.648	6.855
<b>SD</b>	0.734	1.846	4.039	3.261	6.852	2.495
<b>Médiane</b>	4.391	6.249	9.658	6.675	8.889	6.618
<b>Q1, Q3</b>	3.933, 4.990	4.789, 7.252	8.328, 10.790	4.356, 9.535	5.491, 9.144	5.081, 7.871
<b>Etendue</b>	3.200 - 5.440	3.501 - 8.391	5.006 - 17.148	3.639 - 11.495	3.791 - 22.732	4.096 - 10.941
<b>Sdr</b>						
<b>Moyenne</b>	5.430	3.837	3.665	4.265	4.688	5.374
<b>SD</b>	2.780	1.097	1.264	1.340	1.526	1.523
<b>Médiane</b>	4.562	3.876	3.537	4.080	4.756	5.040
<b>Q1, Q3</b>	3.454, 7.044	3.375, 4.237	3.369, 4.581	3.144, 5.327	3.477, 5.956	4.169, 6.640
<b>Etendue</b>	2.830 - 11.399	2.209 - 5.498	1.592 - 5.083	2.845 - 6.013	2.863 - 6.349	3.769 - 7.340
<b>Str</b>						
<b>Moyenne</b>	0.756	0.803	0.675	0.811	0.692	0.791
<b>SD</b>	0.113	0.122	0.152	0.085	0.082	0.142
<b>Médiane</b>	0.782	0.864	0.683	0.803	0.687	0.852
<b>Q1, Q3</b>	0.712, 0.837	0.713, 0.877	0.622, 0.728	0.736, 0.881	0.676, 0.743	0.696, 0.895
<b>Etendue</b>	0.523 - 0.902	0.632 - 0.913	0.441 - 0.899	0.722 - 0.918	0.555 - 0.790	0.578 - 0.910
<b>S5v</b>						
<b>Moyenne</b>	4.450	3.391	4.118	4.297	4.854	5.237
<b>SD</b>	0.986	0.550	1.201	0.790	1.658	1.292
<b>Médiane</b>	4.300	3.362	3.841	4.276	4.370	4.938
<b>Q1, Q3</b>	3.687, 4.931	2.932, 3.823	3.548, 4.824	3.887, 4.619	3.727, 5.350	4.561, 5.593
<b>Etendue</b>	3.410 - 6.464	2.770 - 4.089	2.546 - 5.878	3.215 - 5.525	3.370 - 7.824	3.787 - 7.514
<b>Sda</b>						
<b>Moyenne</b>	482.438	341.093	426.611	368.077	839.275	519.257
<b>SD</b>	131.783	126.444	155.301	97.538	986.423	115.187
<b>Médiane</b>	491.494	320.732	425.397	348.632	498.512	516.332
<b>Q1, Q3</b>	387.862, 575.103	255.653, 439.701	359.187, 506.926	327.468, 391.921	382.747, 623.320	433.786, 612.371
<b>Etendue</b>	301.353 - 690.589	185.765 - 506.014	192.116 - 645.537	247.142 - 537.290	202.199 - 2827.348	375.049 - 657.179
<b>Sha</b>						
<b>Moyenne</b>	1221.118	1045.013	1097.750	1417.312	1411.922	1446.131
<b>SD</b>	479.681	545.432	452.597	595.201	787.495	499.798
<b>Médiane</b>	1257.933	985.154	1210.561	1355.469	1081.208	1490.261
<b>Q1, Q3</b>	809.283, 1448.164	614.348, 1259.293	1079.066, 1299.937	1021.490, 1404.306	797.193, 1967.115	1087.807, 1683.546
<b>Etendue</b>	637.886 - 2237.116	519.891 - 1938.462	242.087 - 1558.325	919.347 - 2542.840	766.184 - 2577.994	817.488 - 2177.145
<b>Sdv</b>						
<b>Moyenne</b>	27.611	18.170	16.459	24.916	82.495	39.384
<b>SD</b>	29.680	9.542	8.248	21.526	129.053	28.278

	Contrôles (N = 10)	Insectes 15 % (N = 6)	Insectes 25 % (N = 6)	1 poussin (N = 6)	5 poussins (N = 6)	5 poussins broyés (N = 6)
Médiane	18.208	18.901	15.134	16.354	29.439	29.765
Q1, Q3	13.936, 23.914	9.407, 25.877	10.634, 22.807	14.718, 19.869	19.024, 57.405	25.526, 37.668
Etendue	9.711 - 109.184	7.658 - 29.113	6.690 - 27.295	13.062 - 68.514	10.749 - 343.063	17.276 - 95.084
<b>Vmp</b>						
Moyenne	0.050	0.029	0.037	0.039	0.051	0.052
SD	0.012	0.007	0.013	0.019	0.029	0.011
Médiane	0.050	0.032	0.038	0.032	0.040	0.047
Q1, Q3	0.042, 0.055	0.025, 0.034	0.028, 0.041	0.030, 0.041	0.032, 0.071	0.045, 0.058
Etendue	0.034 - 0.068	0.019 - 0.036	0.021 - 0.057	0.022 - 0.076	0.021 - 0.092	0.042 - 0.069
<b>Vmc</b>						
Moyenne	0.798	0.493	0.464	0.580	0.588	0.741
SD	0.198	0.084	0.124	0.236	0.258	0.144
Médiane	0.744	0.496	0.460	0.468	0.504	0.743
Q1, Q3	0.679, 0.897	0.443, 0.549	0.398, 0.516	0.424, 0.661	0.395, 0.708	0.722, 0.793
Etendue	0.573 - 1.227	0.375 - 0.601	0.297 - 0.656	0.409 - 1.003	0.366 - 1.021	0.497 - 0.940
<b>Vvc</b>						
Moyenne	1.043	0.633	0.627	0.735	0.790	0.969
SD	0.295	0.128	0.173	0.300	0.319	0.202
Médiane	0.965	0.660	0.652	0.601	0.733	0.990
Q1, Q3	0.845, 1.164	0.534, 0.703	0.524, 0.685	0.537, 0.830	0.553, 0.916	0.916, 1.045
Etendue	0.661 - 1.593	0.468 - 0.803	0.392 - 0.887	0.512 - 1.276	0.479 - 1.323	0.632 - 1.245
<b>Vvv</b>						
Moyenne	0.142	0.108	0.117	0.127	0.142	0.144
SD	0.031	0.009	0.027	0.028	0.040	0.029
Médiane	0.128	0.112	0.122	0.126	0.154	0.136
Q1, Q3	0.125, 0.142	0.101, 0.114	0.113, 0.131	0.123, 0.133	0.105, 0.172	0.126, 0.154
Etendue	0.112 - 0.201	0.094 - 0.115	0.068 - 0.150	0.084 - 0.170	0.093 - 0.184	0.112 - 0.195

**Tableau S6.** Statistiques descriptives (N, moyenne, écart-type ou SD, médiane, 1er quartile ou Q1, 3ème quartile ou Q3 et étendue) des paramètres SSFA et ISO 25178 mesurés sur les facettes coupantes des groupes « Contrôles », « Insectes 15 % », « Insectes 25 % », « 1 poussin », « 5 poussins » et « 5 poussins broyés ».

	Contrôles (N = 11)	Insectes 15 % (N = 6)	Insectes 25 % (N = 6)	1 poussin (N = 6)	5 poussins (N = 6)	5 poussins broyés (N = 5)
<b>Asfc</b>						
Moyenne	6.034	4.935	7.576	4.650	7.413	5.867
SD	2.462	1.564	1.882	1.706	3.287	2.694
Médiane	5.937	4.590	7.959	4.203	7.792	5.557
Q1, Q3	4.157, 7.599	3.744, 6.133	6.111, 8.703	3.743, 4.494	5.478, 8.463	3.547, 7.434
Etendue	2.707 - 10.734	3.269 - 7.053	5.169 - 9.927	3.309 - 8.003	2.987 - 12.512	3.195 - 9.603
<b>epLsar</b>						
Moyenne	0.002	0.002	0.002	0.002	0.001	0.002

	Contrôles (N = 11)	Insectes 15 % (N = 6)	Insectes 25 % (N = 6)	1 poussin (N = 6)	5 poussins (N = 6)	5 poussins broyés (N = 5)
<b>SD</b>	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001
Médiane	0.002	0.001	0.001	0.002	0.001	0.001
Q1, Q3	0.002, 0.003	0.001, 0.002	0.001, 0.002	0.001, 0.002	0.001, 0.002	0.001, 0.003
Etendue	0.001 - 0.004	0.001 - 0.003	0.001 - 0.004	0.000 - 0.003	0.000 - 0.003	0.001 - 0.003
<b>HAsfc81</b>						
Moyenne	0.828	0.847	1.170	0.776	0.644	0.765
SD	0.285	0.214	0.498	0.196	0.147	0.230
Médiane	0.797	0.859	1.285	0.798	0.621	0.734
Q1, Q3	0.662, 1.029	0.742, 1.020	0.823, 1.485	0.626, 0.937	0.571, 0.736	0.564, 0.951
Etendue	0.400 - 1.327	0.514 - 1.076	0.465 - 1.763	0.522 - 0.985	0.441 - 0.851	0.529 - 1.049
<b>Sp</b>						
Moyenne	3.097	3.078	3.161	2.052	2.730	2.349
SD	0.864	1.185	1.250	0.587	1.226	0.897
Médiane	3.165	3.013	2.517	2.173	2.405	2.457
Q1, Q3	2.673, 3.479	2.212, 3.622	2.409, 3.751	1.844, 2.335	1.886, 2.862	2.294, 2.458
Etendue	1.795 - 4.818	1.744 - 4.931	2.144 - 5.253	1.070 - 2.774	1.800 - 5.045	1.007 - 3.528
<b>Sv</b>						
Moyenne	4.928	4.084	5.179	4.097	5.296	4.509
SD	1.632	1.095	0.966	1.241	2.594	1.437
Médiane	5.182	4.098	5.125	3.838	4.357	4.825
Q1, Q3	3.777, 6.244	3.383, 4.401	4.393, 5.690	3.487, 5.072	4.130, 4.999	4.027, 5.620
Etendue	2.075 - 7.042	2.764 - 5.897	4.164 - 6.631	2.406 - 5.645	3.345 - 10.451	2.269 - 5.803
<b>Sz</b>						
Moyenne	8.025	7.162	8.340	6.149	8.026	6.857
SD	1.964	1.779	2.032	1.627	3.796	2.250
Médiane	8.642	6.888	7.432	5.980	6.664	7.119
Q1, Q3	6.356, 9.670	6.512, 8.369	6.740, 10.105	5.031, 7.232	6.114, 7.861	6.484, 8.261
Etendue	5.375 - 10.494	4.508 - 9.440	6.702 - 10.967	4.149 - 8.420	5.145 - 15.496	3.276 - 9.147
<b>Sa</b>						
Moyenne	0.497	0.445	0.542	0.411	0.544	0.496
SD	0.129	0.077	0.154	0.104	0.163	0.148
Médiane	0.473	0.412	0.556	0.439	0.514	0.495
Q1, Q3	0.404, 0.548	0.391, 0.471	0.425, 0.609	0.344, 0.484	0.464, 0.574	0.463, 0.619
Etendue	0.350 - 0.730	0.386 - 0.582	0.360 - 0.772	0.255 - 0.522	0.359 - 0.837	0.266 - 0.634
<b>Ssk</b>						
Moyenne	-1.183	-0.778	-0.918	-1.366	-0.950	-0.993
SD	0.491	0.436	0.393	0.435	0.300	0.356
Médiane	-1.035	-0.559	-0.830	-1.326	-0.992	-0.873
Q1, Q3	-1.549, -0.813	-1.111, -0.511	-1.012, -0.739	-1.338, -1.143	-1.185, -0.787	-1.281, -0.743
Etendue	-2.026 - -0.618	-1.375 - -0.388	-1.610 - -0.454	-2.188 - -0.932	-1.248 - -0.500	-1.447 - -0.619
<b>Sku</b>						
Moyenne	7.482	6.046	6.648	7.832	6.213	5.828
SD	2.979	2.430	2.770	2.062	2.175	0.690
Médiane	6.878	4.901	5.923	7.691	6.163	5.577
Q1, Q3	5.908, 7.752	4.633, 6.715	4.615, 7.832	6.905, 8.403	4.432, 7.650	5.512, 6.173
Etendue	4.307 - 13.939	4.136 - 10.473	4.069 - 11.322	5.080 - 11.247	3.734 - 9.218	5.045 - 6.833
<b>Sdr</b>						

	Contrôles (N = 11)	Insectes 15 % (N = 6)	Insectes 25 % (N = 6)	1 poussin (N = 6)	5 poussins (N = 6)	5 poussins broyés (N = 5)
<b>Moyenne</b>	3.967	3.222	5.063	2.926	4.886	3.761
<b>SD</b>	1.634	1.012	1.558	1.069	2.474	1.918
<b>Médiane</b>	3.801	3.305	5.237	2.661	4.728	3.375
<b>Q1, Q3</b>	2.543, 5.322	2.407, 3.980	3.861, 6.071	2.556, 2.818	3.589, 5.399	2.189, 4.973
<b>Etendue</b>	1.831 - 6.286	2.001 - 4.405	3.102 - 7.051	1.854 - 4.989	1.861 - 9.166	1.861 - 6.409
<b>Str</b>						
<b>Moyenne</b>	0.734	0.719	0.751	0.777	0.813	0.695
<b>SD</b>	0.088	0.114	0.067	0.090	0.120	0.174
<b>Médiane</b>	0.689	0.761	0.766	0.785	0.852	0.742
<b>Q1, Q3</b>	0.676, 0.787	0.638, 0.795	0.728, 0.802	0.729, 0.816	0.760, 0.887	0.520, 0.822
<b>Etendue</b>	0.642 - 0.904	0.552 - 0.835	0.634 - 0.808	0.649 - 0.910	0.612 - 0.935	0.507 - 0.885
<b>S5v</b>						
<b>Moyenne</b>	4.172	3.480	4.409	3.609	4.010	3.838
<b>SD</b>	1.403	0.886	0.733	0.959	1.126	1.273
<b>Médiane</b>	3.768	3.510	4.387	3.607	3.758	3.703
<b>Q1, Q3</b>	3.200, 5.421	2.858, 3.835	4.044, 4.737	3.118, 4.220	3.341, 4.131	3.333, 4.823
<b>Etendue</b>	2.033 - 6.366	2.415 - 4.862	3.378 - 5.521	2.187 - 4.871	2.970 - 6.120	2.055 - 5.275
<b>Sda</b>						
<b>Moyenne</b>	352.994	401.715	348.702	299.650	324.053	308.851
<b>SD</b>	135.730	153.702	99.823	99.516	108.405	97.023
<b>Médiane</b>	337.347	373.305	351.803	274.449	295.256	356.683
<b>Q1, Q3</b>	291.992, 358.278	295.600, 536.274	301.079, 400.727	244.236, 316.154	273.043, 381.941	255.696, 362.858
<b>Etendue</b>	198.665 - 730.116	217.213 - 586.172	200.096 - 487.306	201.304 - 483.477	185.874 - 491.456	165.264 - 403.752
<b>Sha</b>						
<b>Moyenne</b>	1107.515	1107.027	841.047	1292.687	948.980	844.185
<b>SD</b>	554.572	798.418	336.456	486.829	503.168	471.841
<b>Médiane</b>	1028.593	843.697	764.884	1238.941	956.361	862.923
<b>Q1, Q3</b>	601.265, 1393.205	673.515, 1044.750	668.886, 911.856	1120.861, 1594.023	512.781, 1349.134	622.858, 884.561
<b>Etendue</b>	522.100 - 2231.021	542.618 - 2683.597	474.073 - 1444.705	548.389 - 1935.967	403.804 - 1532.374	282.481 - 1568.104
<b>Sdv</b>						
<b>Moyenne</b>	19.596	16.890	13.202	12.951	22.516	11.885
<b>SD</b>	9.775	9.181	3.456	9.282	18.573	4.877
<b>Médiane</b>	19.788	16.056	13.989	9.227	15.999	13.189
<b>Q1, Q3</b>	12.271, 25.763	9.922, 20.977	11.292, 15.762	6.115, 20.260	13.701, 18.342	11.694, 14.070
<b>Etendue</b>	6.933 - 38.127	7.031 - 31.704	7.738 - 16.749	4.464 - 25.772	11.023 - 60.016	3.785 - 16.685
<b>Vmp</b>						
<b>Moyenne</b>	0.031	0.031	0.038	0.025	0.031	0.026
<b>SD</b>	0.009	0.007	0.010	0.010	0.013	0.009
<b>Médiane</b>	0.030	0.030	0.037	0.022	0.025	0.029
<b>Q1, Q3</b>	0.025, 0.038	0.025, 0.036	0.030, 0.042	0.020, 0.030	0.024, 0.038	0.028, 0.029
<b>Etendue</b>	0.022 - 0.049	0.023 - 0.041	0.029 - 0.056	0.013 - 0.040	0.020 - 0.051	0.010 - 0.033
<b>Vmc</b>						
<b>Moyenne</b>	0.502	0.456	0.544	0.422	0.583	0.526



	Contrôles (N = 11)	Insectes 15 % (N = 6)	Insectes 25 % (N = 6)	1 poussin (N = 6)	5 poussins (N = 6)	5 poussins broyés (N = 5)
SD	0.124	0.085	0.181	0.114	0.179	0.151
Médiane	0.470	0.429	0.573	0.471	0.562	0.530
Q1, Q3	0.403, 0.583	0.395, 0.491	0.387, 0.667	0.344, 0.480	0.483, 0.638	0.504, 0.640
Etendue	0.354 - 0.729	0.383 - 0.602	0.327 - 0.768	0.259 - 0.547	0.368 - 0.888	0.286 - 0.670
<b>Vvc</b>						
Moyenne	0.647	0.597	0.754	0.511	0.727	0.637
SD	0.176	0.136	0.268	0.150	0.226	0.180
Médiane	0.587	0.537	0.784	0.541	0.701	0.709
Q1, Q3	0.506, 0.757	0.534, 0.652	0.534, 0.841	0.408, 0.572	0.587, 0.782	0.629, 0.725
Etendue	0.419 - 0.931	0.458 - 0.828	0.466 - 1.179	0.312 - 0.727	0.478 - 1.122	0.332 - 0.791
<b>Vvv</b>						
Moyenne	0.124	0.099	0.132	0.104	0.118	0.108
SD	0.041	0.025	0.029	0.024	0.035	0.040
Médiane	0.128	0.106	0.127	0.103	0.110	0.092
Q1, Q3	0.089, 0.137	0.080, 0.120	0.115, 0.144	0.096, 0.119	0.103, 0.119	0.090, 0.134
Etendue	0.075 - 0.204	0.065 - 0.124	0.097 - 0.178	0.065 - 0.135	0.080 - 0.184	0.062 - 0.164

**Annexe 5 :****Annexes du chapitre 7 : Nouvelles perspectives sur les habitudes alimentaires des *Kolpochoerus* de la Formation de Shungura (basse vallée de l'Omo, Éthiopie) à travers les textures de micro-usures dentaires****Table S1.** List of extant specimens used in this study, as well as their geographic provenance, values of DMT parameters: complexity (Asfc), heterogeneity of complexity through 36 cells (HAsfc36) and anisotropy (epLsar) and number of scanned surfaces per specimen.

Specimen	Taxon	Geographic provenance	Asfc	HAsfc36	epLsar (10 <sup>-3</sup> )	Number of scans
MRAC 10460	<i>Hylochoerus meinertzhageni</i>		0.951	0.329	5.258	14
MRAC 14108	<i>Hylochoerus meinertzhageni</i>		2.432	0.576	1.606	5
MRAC 14264	<i>Hylochoerus meinertzhageni</i>		1.582	0.337	2.983	4
MRAC 2228	<i>Hylochoerus meinertzhageni</i>		1.818	0.844	3.671	4
MRAC 2229	<i>Hylochoerus meinertzhageni</i>		1.612	1.134	2.806	2
MRAC 2537	<i>Hylochoerus meinertzhageni</i>		1.101	0.651	2.260	3
MRAC 25526	<i>Hylochoerus meinertzhageni</i>		1.363	0.813	4.355	4
MRAC 25678	<i>Hylochoerus meinertzhageni</i>		6.732	0.824	2.669	3
MRAC 25680	<i>Hylochoerus meinertzhageni</i>		0.836	0.559	3.638	8
MRAC 2908	<i>Hylochoerus meinertzhageni</i>		1.683	0.410	3.979	8
MRAC 3418	<i>Hylochoerus meinertzhageni</i>		2.618	0.682	3.269	7
MRAC 37446	<i>Hylochoerus meinertzhageni</i>		3.510	0.870	5.491	4
MRAC 37447	<i>Hylochoerus meinertzhageni</i>		0.553	0.605	6.614	6
MRAC 3869	<i>Hylochoerus meinertzhageni</i>		1.134	0.506	3.657	4
MRAC 4290	<i>Hylochoerus meinertzhageni</i>		1.323	0.642	5.137	4
MRAC 7864	<i>Hylochoerus meinertzhageni</i>		1.596	0.585	3.042	3
MRAC 83.006-M-0544	<i>Hylochoerus meinertzhageni</i>		2.509	0.615	2.727	3

MRAC 83.006-M-0545	<i>Hylochoerus meinertzhageni</i>		2.043	0.574	2.984	4
MRAC 8359	<i>Hylochoerus meinertzhageni</i>		0.988	0.472	3.150	4
MRAC 87.009-M-0001	<i>Hylochoerus meinertzhageni</i>		8.549	1.042	2.400	8
NMB 12065	<i>Hylochoerus meinertzhageni</i>	Lulimbi station, Virunga N. P., DRC	2.531	0.525	3.783	4
MZUF 13303	<i>Phacochoerus aethiopicus</i>		1.763	0.511	3.414	4
MZUF 1666	<i>Phacochoerus aethiopicus</i>		1.731	0.395	5.168	11
MZUF 1747	<i>Phacochoerus aethiopicus</i>		0.966	0.459	6.277	4
MZUF 1822	<i>Phacochoerus aethiopicus</i>		1.062	0.394	3.924	2
MZUF 1857	<i>Phacochoerus aethiopicus</i>		6.499	0.492	6.485	4
MZUF 1914	<i>Phacochoerus aethiopicus</i>		1.402	0.344	4.711	4
MZUF 2008	<i>Phacochoerus aethiopicus</i>		5.951	0.650	2.728	8
MZUF 2443	<i>Phacochoerus aethiopicus</i>		2.400	0.416	4.797	4
MZUF 2445	<i>Phacochoerus aethiopicus</i>		1.634	0.451	2.371	4
MZUF 2446	<i>Phacochoerus aethiopicus</i>		1.667	0.453	4.842	5
MZUF 2447	<i>Phacochoerus aethiopicus</i>		2.629	0.790	7.282	5
MZUF 2458	<i>Phacochoerus aethiopicus</i>		1.760	0.398	4.106	4
MZUF 2459	<i>Phacochoerus aethiopicus</i>		2.163	0.276	4.413	3
MZUF 3041	<i>Phacochoerus aethiopicus</i>		1.728	0.523	3.928	3
MRAC 35622	<i>Phacochoerus africanus</i>		2.043	0.561	1.866	3
MRAC 35811	<i>Phacochoerus africanus</i>		1.735	0.544	6.982	6
MZUF 1133	<i>Phacochoerus africanus</i>		2.721	0.382	6.040	2
MCA PH17	<i>Phacochoerus africanus</i>	Ethiopia	1.742	0.365	2.426	2
MCA PH22	<i>Phacochoerus africanus</i>	Ethiopia	2.518	0.715	1.904	2
MCA PH28	<i>Phacochoerus africanus</i>	Ethiopia	1.782	0.474	6.638	3
MCA PH30	<i>Phacochoerus africanus</i>		2.270	0.335	2.684	2
MCA PH33	<i>Phacochoerus africanus</i>	Ethiopia	1.483	0.377	1.831	4
MCA PH4	<i>Phacochoerus africanus</i>	Bouri, Afar, Ethiopia	0.852	0.312	6.156	2
MZUF 1667	<i>Potamochoerus larvatus</i>		5.389	0.855	2.964	4
MZUF C.1862	<i>Potamochoerus larvatus</i>		3.288	0.667	2.604	4

MZUF C.1916	<i>Potamochoerus larvatus</i>		1.377	0.627	5.457	4
MZUF C.2728	<i>Potamochoerus larvatus</i>		1.092	0.575	2.193	4
MZUF C.3000	<i>Potamochoerus larvatus</i>		2.065	0.680	2.406	4
MZUF C.3019	<i>Potamochoerus larvatus</i>		0.866	0.336	2.151	4
MZUF C.3274	<i>Potamochoerus larvatus</i>		4.974	0.525	1.701	3
MZUF C.3278	<i>Potamochoerus larvatus</i>		1.055	0.654	3.498	3
MZUF C.3279	<i>Potamochoerus larvatus</i>		1.361	0.333	4.835	4
MRAC 10193	<i>Potamochoerus larvatus</i>	Lomami, DRC	2.451	1.038	3.248	7
MRAC 14735	<i>Potamochoerus larvatus</i>		2.179	1.166	5.204	4
MRAC 18649	<i>Potamochoerus larvatus</i>		2.006	0.345	7.585E-04	4
MRAC 22266	<i>Potamochoerus larvatus</i>		2.059	0.503	2.258	4
MRAC 2699	<i>Potamochoerus larvatus</i>		2.224	0.598	2.980	4
MRAC 35414	<i>Potamochoerus larvatus</i>		4.111	1.096	5.846	8
MRAC 35603	<i>Potamochoerus larvatus</i>		1.056	0.469	4.149	4
MRAC 35727	<i>Potamochoerus larvatus</i>		2.896	0.702	5.877	4
MRAC 83.006-M-552	<i>Potamochoerus larvatus</i>		2.448	0.500	1.552	3
NMB 12067	<i>Potamochoerus porcus</i>	Ekou, Cameroon	2.602	0.438	5.942	1
NMB 12068	<i>Potamochoerus porcus</i>	Diba, Congo	2.318	0.782	2.452	4
MRAC 13293	<i>Potamochoerus porcus</i>		2.074	0.857	2.397	8
MRAC 13294	<i>Potamochoerus porcus</i>		1.036	0.859	2.167	4
MRAC 14514	<i>Potamochoerus porcus</i>		0.873	0.666	1.588	4
MRAC 14932	<i>Potamochoerus porcus</i>	Lisala, DRC	0.815	0.537	3.368	3
MRAC 15973	<i>Potamochoerus porcus</i>		1.479	0.506	1.459	8
MRAC 16091	<i>Potamochoerus porcus</i>		4.421	0.522	3.920	8
MRAC 17388	<i>Potamochoerus porcus</i>		1.860	0.817	3.959	4
MRAC 21342	<i>Potamochoerus porcus</i>		1.638	0.523	3.334	8
MRAC 5803	<i>Potamochoerus porcus</i>		1.230	0.612	1.991	4
MRAC 83.006-M-0549	<i>Potamochoerus porcus</i>		1.626	0.480	4.082	7
NMB 12069	<i>Potamochoerus porcus</i>	Batiakuya, DRC	5.772	0.447	1.689	4

NMB 12074	<i>Potamochoerus porcus</i>	Batiakuya, DRC	5.597	0.523	2.466	4
NMB 12073	<i>Potamochoerus porcus</i>	Batiakuya, DRC	1.102	0.483	4.058	2
NMB C-5	<i>Sus scrofa</i>	Chizé, France	5.777	0.582	4.354	3
NMB C-7A	<i>Sus scrofa</i>	Chizé, France	1.669	0.377	5.892	5
INRA12	<i>Sus scrofa</i>	Chizé, France	4.099	0.833	3.616	3
INRA24	<i>Sus scrofa</i>	Chizé, France	1.637	0.357	2.981	2
INRA28	<i>Sus scrofa</i>	Chizé, France	10.477	0.713	2.415	4
INRA42B	<i>Sus scrofa</i>	Chizé, France	2.914	1.669	3.063	3
MRI PAS 1	<i>Sus scrofa</i>	Białowieża, Poland	6.930	1.200	1.192	4
MRI PAS 1196	<i>Sus scrofa</i>	Białowieża, Poland	9.521	1.270	2.802	3
MRI PAS 1197	<i>Sus scrofa</i>	Białowieża, Poland	3.035	0.539	2.830	4
MRI PAS 12	<i>Sus scrofa</i>	Białowieża, Poland	1.930	0.855	3.929	7
MRI PAS 1255	<i>Sus scrofa</i>	Białowieża, Poland	1.639	0.499	3.494	4
MRI PAS 1285	<i>Sus scrofa</i>	Białowieża, Poland	2.576	0.872	3.173	7
MRI PAS 1287	<i>Sus scrofa</i>	Białowieża, Poland	1.474	0.828	1.550	1
MRI PAS 1288	<i>Sus scrofa</i>	Białowieża, Poland	2.687	0.711	2.734	4
MRI PAS 16	<i>Sus scrofa</i>	Białowieża, Poland	2.210	0.653	4.257	3
MRI PAS 35	<i>Sus scrofa</i>	Białowieża, Poland	3.225	0.723	1.409	3
MRI PAS 38	<i>Sus scrofa</i>	Białowieża, Poland	1.777	0.630	4.258	4
MRI PAS 39	<i>Sus scrofa</i>	Białowieża, Poland	2.711	0.790	3.105	4
MRI PAS 5	<i>Sus scrofa</i>	Białowieża, Poland	3.038	0.590	3.413	4
MRI PAS Bor 1 ry	<i>Sus scrofa</i>	Białowieża, Poland	2.637	0.851	2.542	3
MRI PAS Bor 2 ry	<i>Sus scrofa</i>	Białowieża, Poland	1.079	0.432	1.349	4
MRI PAS Czerlon 470D-1	<i>Sus scrofa</i>	Białowieża, Poland	4.041	0.789	4.763	4
MRI PAS Czerlon 470D-2	<i>Sus scrofa</i>	Białowieża, Poland	1.550	0.467	4.725	8
MRI PAS Pod y1	<i>Sus scrofa</i>	Białowieża, Poland	1.667	0.455	1.523	4
MRI PAS Pod y2	<i>Sus scrofa</i>	Białowieża, Poland	6.073	0.946	2.651	4

**Table S2.** List of extinct *Kolpochoerus limnetes/olduvaiensis* specimens from the Shungura Formation, Lower Omo Valley, Ethiopia, used in this study, as well as their stratigraphic provenance, values of DMT parameters: complexity (Asfc), heterogeneity of complexity through 36 cells and anisotropy (epLsar), and number of scanned surfaces per specimen.

Specimen	Taxon	Member	Asfc	HAsfc36	epLsar (10 <sup>-3</sup> )	Number of scans
L655-2f	<i>K. limnetes</i>	C	0.779	0.429	2.317	8
L655-2g	<i>K. limnetes</i>	C	1.177	1.087	3.377	4
OMO349-10014	<i>K. limnetes</i>	C	3.018	0.388	0.877	4
OMO120-10007	<i>K. limnetes</i>	C	1.701	0.297	1.953	4
OMO56-10015	<i>K. limnetes</i>	C	1.094	0.532	4.694	8
L806-10001	<i>K. limnetes</i>	C	1.760	0.561	1.432	4
L823-10004	<i>K. limnetes</i>	C	2.476	0.449	2.703	8
OMO156-10005	<i>K. limnetes</i>	C	1.661	0.254	4.240	4
OMO18-sup-10017	<i>K. limnetes</i>	C	1.894	0.305	1.038	8
OMO18-sup-10085	<i>K. limnetes</i>	C	4.683	0.360	1.105	8
OMO349-10006	<i>K. limnetes</i>	C	2.151	0.401	1.951	8
OMO56-10021	<i>K. limnetes</i>	C	2.763	0.416	3.227	3
L146-136a	<i>K. limnetes</i>	E	0.687	0.274	1.151	4
L128-14	<i>K. limnetes</i>	E	0.794	0.513	3.762	2
L146-46	<i>K. limnetes</i>	E	2.836	0.493	2.231	4
L185-8	<i>K. limnetes</i>	E	1.629	0.411	0.900	4
L338-A-1	<i>K. limnetes</i>	E	1.421	0.437	2.429	4
L5-6-7	<i>K. limnetes</i>	E	0.871	0.467	1.077	8
OMO166-1973-777	<i>K. limnetes</i>	E	0.705	0.467	4.558	4
OMO166-1973-778	<i>K. limnetes</i>	E	2.262	0.747	2.541	7
OMO58-1968-3580	<i>K. limnetes</i>	E	1.681	0.841	2.288	8
OMO71-1969-215	<i>K. limnetes</i>	E	1.359	0.396	1.261	4
OMO71-1969-216	<i>K. limnetes</i>	E	1.164	0.451	2.050	4
OMO71-1969-217	<i>K. limnetes</i>	E	1.362	0.453	1.792	4
OMO71-1969-218	<i>K. limnetes</i>	E	1.079	0.427	1.502	3
L398-2260	<i>K. limnetes</i>	F	1.472	0.871	3.979	3
L747-4	<i>K. limnetes</i>	F	1.655	0.649	1.804	4
OMO33-1969-326	<i>K. limnetes</i>	F	3.506	0.704	2.026	4
OMO33-1969-329	<i>K. limnetes</i>	F	1.041	0.439	2.356	2
OMO33-1974-6603	<i>K. limnetes</i>	F	1.716	0.463	1.248	3
OMO33-J3-1973-3356	<i>K. limnetes</i>	F	0.705	0.444	0.563	2
OMO76-1969-248	<i>K. limnetes</i>	F	0.659	0.946	4.054	7
OMO76-1969-249	<i>K. limnetes</i>	F	0.883	0.692	2.754	4
L622-14	<i>K. limnetes</i>	Lower G	1.819	0.783	2.609	4
L627-226	<i>K. limnetes</i>	Lower G	1.131	0.731	3.115	3
L627-384b	<i>K. limnetes</i>	Lower G	1.069	0.526	3.780	12
L627-384c	<i>K. limnetes</i>	Lower G	1.965	0.496	6.096	8
OMO50-1970-1530	<i>K. limnetes</i>	Lower G	1.872	0.560	1.797	7
OMO114-1972-31	<i>K. limnetes</i>	Lower G	1.088	0.365	1.969	4
OMO323-10013	<i>K. limnetes</i>	Lower G	2.058	0.409	2.805	8

OMO323-1976-923	<i>K. limnetes</i>	Lower G	0.826	0.565	2.691	4
OMO323-1976-943	<i>K. limnetes</i>	Lower G	2.806	0.835	2.701	4
OMO47-1968-2121	<i>K. limnetes</i>	Lower G	0.879	0.782	5.234	2
OMO47-1968-2123	<i>K. limnetes</i>	Lower G	2.854	1.072	1.693	3
OMO47-1968-3553	<i>K. limnetes</i>	Lower G	3.427	0.702	3.274	4
OMO50-4-10006	<i>K. limnetes</i>	Lower G	2.107	0.383	0.665	4
OMO75-1969-277	<i>K. limnetes</i>	Lower G	1.027	0.502	5.183	3
OMO75-1969-284	<i>K. limnetes</i>	Lower G	0.633	0.815	4.194	5
OMO278-10001	<i>K. limnetes</i>	H	1.072	0.358	1.774	4
OMO65-1974-1479	<i>K. limnetes</i>	H	1.131	0.514	3.625	4
OMOVE3-10051	<i>K. limnetes</i>	H	5.425	0.463	1.408	4
OMOVE3-10093	<i>K. limnetes</i>	H	2.275	0.329	1.799	4
OMO354-10004	<i>K. limnetes</i>	J	1.701	0.357	4.979	4
OMO361-10020	<i>K. limnetes</i>	J	2.517	0.378	1.750	8
P994-11c	<i>K. limnetes</i>	J	0.816	0.631	1.919	3
P994-87	<i>K. limnetes</i>	J	1.976	0.306	1.261	4
OMO340-10066	<i>K. limnetes</i>	L	1.897	0.376	0.512	2
OMO341-10003	<i>K. limnetes</i>	L	0.898	0.504	1.858	4
OMO341-10021	<i>K. limnetes</i>	L	1.031	0.383	1.873	7
OMO342-10045	<i>K. limnetes</i>	L	1.371	0.463	1.933	4
OMO342-10170	<i>K. limnetes</i>	L	5.003	0.621	1.912	4
OMO342-10400	<i>K. limnetes</i>	L	1.393	0.429	2.521	8
OMO346-10019	<i>K. limnetes</i>	L	2.435	0.487	1.419	4
OMO346-10028	<i>K. limnetes</i>	L	2.669	0.732	1.850	4
OMO346-10037	<i>K. limnetes</i>	L	1.734	0.554	2.712	4
OMO355-10134	<i>K. limnetes</i>	L	2.117	0.483	3.992	4
OMO376-10010	<i>K. limnetes</i>	L	1.319	0.798	3.017	4
OMO377-10114	<i>K. limnetes</i>	L	2.116	0.486	1.223	4

**Table S3.** Analyses of variance (one-ways ANOVAs) on SSFA parameters Asfc (complexity), HAsfc9 (heterogeneity of complexity through 9 cells) and HAsfc36 (heterogeneity of complexity through 36 cells) measured on shearing facets of molars of extant suids and extinct *Kolpochoerus* from the Shungura Formation by members.

		Df	SS	MS	F	p
Asfc	Effect	10	1.872	0.187	2.937	2.080e-3
	Residuals	159	10.136	0.064		
HAsfc36	Effect	10	0.271	0.027	5.309	9.740e-7
	Residuals	159	0.813	0.005		

**Table S4.** Alternative non-parametric Kruskal-Wallis test for the SSFA parameter epLsar (anisotropy) measured on shearing facets of molars of extant suids and extinct *Kolpochoerus* from the Shungura Formation by members.

	Df	$\chi^2$	p
epLsar	10	36.444	7.060e-5

**Table S5.** Alternative dunn's test on the SSFA parameter epLsar (anisotropy) following the Kruskal-Wallis test.

epLsar		Extant				Kolpochoerus						
		<i>Hylochoerus</i>	<i>Phacochoerus</i>	<i>Potamochoerus</i>	<i>Sus</i>	C	E	F	Lower G	H	J	L
Extant	<i>Hylochoerus</i>											
	<i>Phacochoerus</i>											
	<i>Potamochoerus</i>		0.007									
	<i>Sus</i>		0.016									
Kolpochoerus	C	0.007	0.001									
	E	0.001	0.000	0.009	0.008							
	F	0.015	0.002									
	Lower G						0.016					
	H	0.016	0.004									
	J		0.011									
	L	0.001	0.000	0.012	0.011				0.019			



**Table S6.** Combined HSD (above diagonal) and LSD (below diagonal) post-hoc tests following one-way ANOVAs on SSFA parameter *Asfc* (complexity). P-values below a 10 % level of significance are given for HSD and LSD tests.

<b>Asfc</b>		Extant				<i>Kolpochoerus</i>						
		<i>Hylochoerus</i>	<i>Phacochoerus</i>	<i>Potamochoerus</i>	<i>Sus</i>	C	E	F	Lower G	H	J	L
Extant	<i>Hylochoerus</i>											
	<i>Phacochoerus</i>											
	<i>Potamochoerus</i>											
	<i>Sus</i>	0.0048	0.0270	0.0186			0.0011	0.0117	0.0273			
<i>Kolpochoerus</i>	C				0.0475							
	E	0.0678	0.0152	0.0090	0.0000	0.0487						
	F		0.0356	0.0262	0.0003	0.0766						
	Lower G				0.0007							
	H											
	J				0.0719							
	L				0.0261		0.0790					

**Table S7.** Combined HSD (above diagonal) and LSD (below diagonal) post-hoc tests following one-way ANOVAs on SSFA parameter *HAsfc36* (heterogeneity of complexity through 36 cells). P-values below a 10 % level of significance are given.

<b>HAsfc36</b>		Extant				<i>Kolpochoerus</i>						
		<i>Hylochoerus</i>	<i>Phacochoerus</i>	<i>Potamochoerus</i>	<i>Sus</i>	C	E	F	Lower G	H	J	L
Extant	<i>Hylochoerus</i>		0.0262			0.0246						
	<i>Phacochoerus</i>	0.0006		0.0239	0.0002				0.0984			
	<i>Potamochoerus</i>		0.0006			0.0271						
	<i>Sus</i>		0.0000			0.0005	0.0250			0.0725	0.0484	
<i>Kolpochoerus</i>	C	0.0006		0.0007	0.0000				0.0702			
	E	0.0164		0.0217	0.0006							
	F		0.0074			0.0041	0.0426					
	Lower G		0.0030			0.0020	0.0346					
	H	0.0145		0.0193	0.0021			0.0226	0.0222			
	J	0.0098		0.0131	0.0013			0.0162	0.0155			
	L				0.0106	0.0891						

**Table S8.** Descriptive statistics (mean, SD: standard deviation, median, Q1: first quartile, Q3: third quartile, range) on extant suid species.

	Extant									
	<i>Hylochoerus</i> (N = 21)	<i>Phacochoerus</i> (N = 23)	<i>Ph. africanus</i> (N = 9)	<i>Ph. aethiopicus</i> (N = 14)	<i>Potamochoerus</i> (N = 33)	<i>Po. porcus</i> (N = 15)	<i>Po. larvatus</i> (N = 18)	<i>Sus</i> (N = 25)	<i>Sus</i> from France (N = 6)	<i>Sus</i> from Poland (N = 19)
<b>Asfc</b>										
Mean	2.260	2.196	1.905	2.383	2.344	2.296	2.383	3.455	4.429	3.147
(SD)	(1.948)	(1.365)	(0.565)	(1.692)	(1.453)	(1.642)	(1.324)	(2.478)	(3.353)	(2.156)
Median	1.612	1.760	1.782	1.746	2.059	1.638	2.122	2.687	3.507	2.637
(Q1, Q3)	(1.134, 2.509)	(1.651, 2.335)	(1.735, 2.270)	(1.643, 2.341)	(1.230, 2.602)	(1.166, 2.460)	(1.365, 2.785)	(1.669, 4.041)	(1.981, 5.357)	(1.722, 3.132)
Range	0.553 - 8.549	0.852 - 6.499	0.852 - 2.721	0.966 - 6.499	0.815 - 5.772	0.815 - 5.772	0.866 - 5.389	1.079 - 10.477	1.637 - 10.477	1.079 - 9.521
<b>epLsar (x10<sup>3</sup>)</b>										
Mean	3.594	4.390	4.059	4.603	3.168	2.992	3.316	3.121	3.720	2.932
(SD)	(1.212)	(1.773)	(2.305)	(1.388)	(1.417)	(1.245)	(1.567)	(1.197)	(1.250)	(1.149)
Median	3.269	4.414	2.684	4.562	2.964	2.466	2.972	3.063	3.340	2.830
(Q1, Q3)	(2.806, 3.979)	(2.707, 6.098)	(1.904, 6.156)	(3.925, 5.087)	(2.167, 4.058)	(2.079, 3.940)	(2.210, 4.664)	(2.542, 3.929)	(3.001, 4.170)	(2.046, 3.712)
Range	1.606 - 6.614	1.832 - 7.282	1.832 - 6.982	2.372 - 7.282	0.759 - 5.942	1.459 - 5.942	0.759 - 5.877	1.192 - 5.892	2.415 - 5.892	1.192 - 4.763
<b>HAsfc36</b>										
Mean	0.647	0.462	0.452	0.468	0.628	0.604	0.648	0.745	0.755	0.742
(SD)	(0.210)	(0.127)	(0.133)	(0.128)	(0.209)	(0.153)	(0.249)	(0.300)	(0.485)	(0.234)
Median	0.605	0.451	0.382	0.452	0.575	0.523	0.613	0.713	0.647	0.723
(Q1, Q3)	(0.525, 0.813)	(0.379, 0.517)	(0.365, 0.544)	(0.396, 0.506)	(0.500, 0.702)	(0.494, 0.724)	(0.500, 0.697)	(0.539, 0.851)	(0.428, 0.803)	(0.565, 0.853)
Range	0.329 - 1.134	0.276 - 0.790	0.312 - 0.715	0.276 - 0.790	0.333 - 1.166	0.438 - 0.859	0.333 - 1.166	0.357 - 1.669	0.357 - 1.669	0.432 - 1.270

**Table S9.** Analyses of variance (one-ways ANOVAs) on SSFA parameters Asfc (complexity), epLsar (anisotropy) and HAsfc36 (heterogeneity of complexity through 36 cells) measured on shearing facets of molars of extant suid samples *Hylochoerus*, *Ph africanus*, *Ph aethiopicus*, *Po. larvatus*, *Po. porcus*, and the two populations of boars from Poland and France.

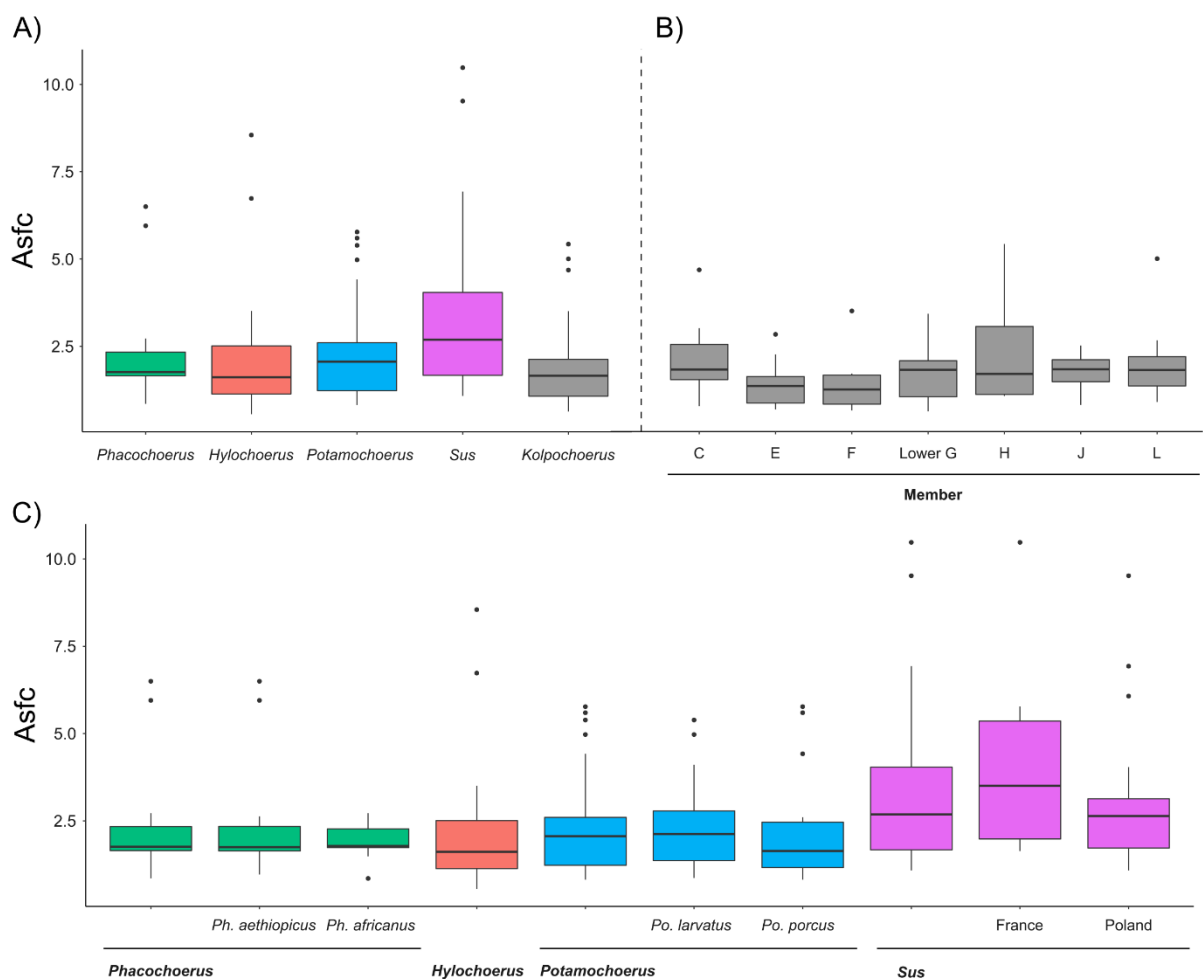
		Df	SS	MS	F	p
Asfc	Effect	6	0.705	0.118	1.787	0.110
	Residuals	95	6.250	0.066		
epLsar	Effect	6	3.072e-5	5.120e-6	2.550	0.025
	Residuals	95	1.907e-4	2.008e-6		
HAsfc36	Effect	6	0.164	0.027	4.142	9.700e-4
	Residuals	95	0.626	0.007		

**Table S10.** Combined HSD (above diagonal) and LSD (below diagonal) post-hoc tests following one-way ANOVAs on SSFA parameter epLsar (anisotropy) measured on extant suid samples *Hylochoerus*, *Ph africanus*, *Ph aethiopicus*, *Po. larvatus*, *Po. porcus*, and the two populations of boars from Poland and France. P-values below a 10 % level of significance are given for HSD and LSD tests.

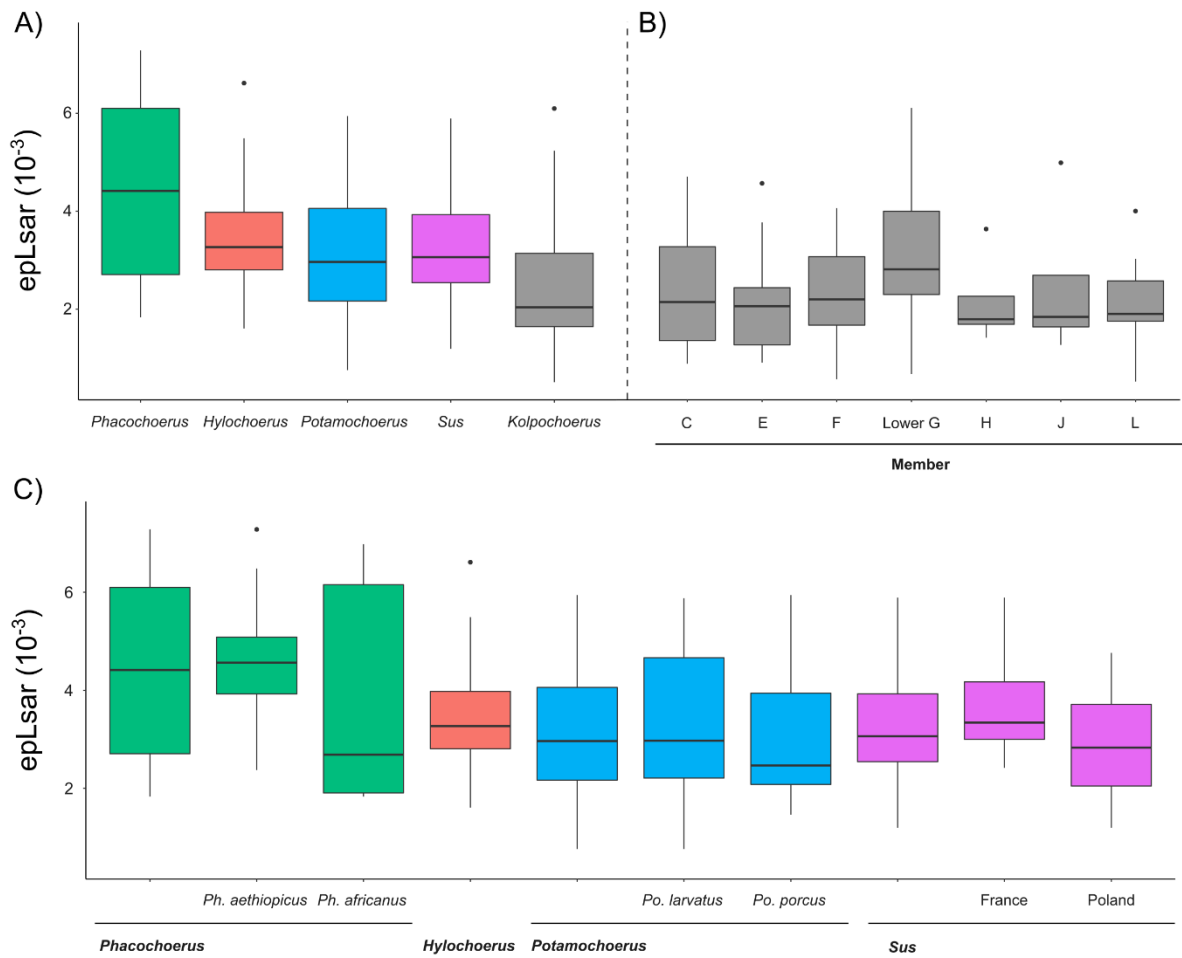
epLsar	<i>Hylochoerus meinertzhageni</i>	<i>Ph. africanus</i>	<i>Ph. aethiopicus</i>	<i>Po. larvatus</i>	<i>Po. porcus</i>	<i>Sus scrofa</i> from Poland	<i>Sus scrofa</i> from France
<i>Hylochoerus meinertzhageni</i>							
<i>Ph. africanus</i>							
<i>Ph. aethiopicus</i>	0.042				0.045	0.020	
<i>Po. larvatus</i>			0.013				
<i>Po. porcus</i>		0.079	0.003				
<i>Sus scrofa</i> from Poland		0.053	0.001				
<i>Sus scrofa</i> from France							

**Table S11.** Combined HSD (above diagonal) and LSD (below diagonal) post-hoc tests following one-way ANOVAs on SSFA parameter HAsfc36 (heterogeneity of complexity through 36 cells) measured on extant suid samples *Hylochoerus*, *Ph africanus*, *Ph aethiopicus*, *Po. larvatus*, *Po. porcus*, and the two populations of boars from Poland and France. P-values below a 10 % level of significance are given.

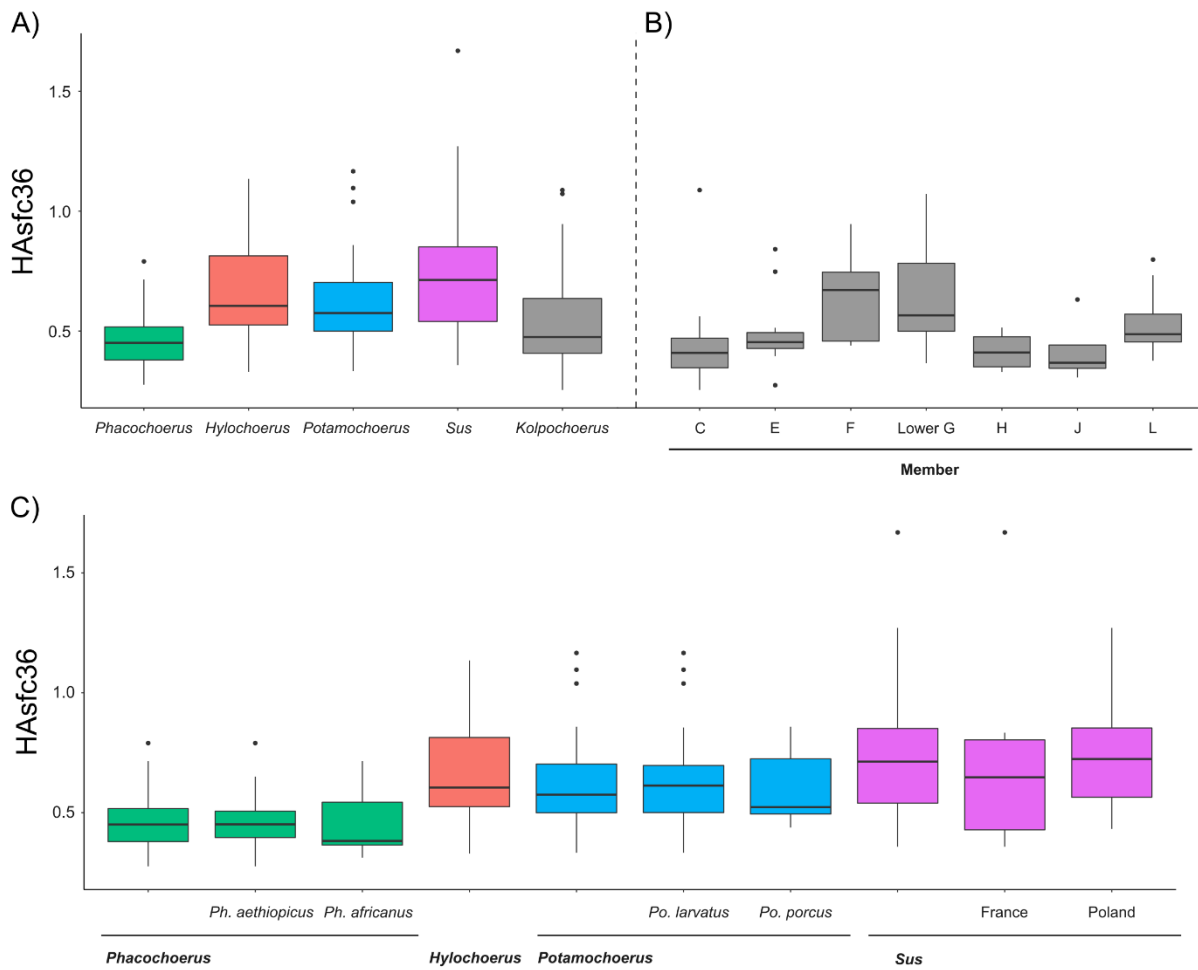
<b>HAsfc36</b>	<i>Hylochoerus meinertzhageni</i>	<i>Ph. africanus</i>	<i>Ph. aethiopicus</i>	<i>Po. larvatus</i>	<i>Po. porcus</i>	<i>Sus scrofa</i> from Poland	<i>Sus scrofa</i> from France
<i>Hylochoerus meinertzhageni</i>		0.090	0.082				
<i>Ph. africanus</i>	0.007					0.005	
<i>Ph. aethiopicus</i>	0.006					0.003	
<i>Po. larvatus</i>		0.013	0.013				
<i>Po. porcus</i>		0.022	0.025				
<i>Sus scrofa</i> from Poland		0.029	0.037				
<i>Sus scrofa</i> from France		0.000	0.000				



**Figure S1.** Boxplots of complexity (Asfc) for: A) extant suid genera *Phacochoerus*, *Hylochoerus*, *Potamochoerus*, *Sus* and extinct *Kolpochoerus* from the Shungura Formation (all Members); B) extinct *Kolpochoerus* through the different Members of the Shungura Formation; C) extant suid genera and species or populations: *Phacochoerus* (both species), *Ph. aethiopicus*, *Ph. africanus*, *Hylochoerus*, *Potamochoerus* (both species), *Po. larvatus*, *Po. porcus*, *Sus* (both species), *Sus* from France and *Sus* from Poland. Boxplots indicate the median value, first and third quartiles, minimum and maximum values (if less than 1.5 times the interquartile range under the first quartile/above the third quartile) and outliers (if more than 1.5 times the interquartile range under the first quartile/above the third quartile).



**Figure S1.** Boxplots of anisotropy (epLsar) for: A) extant suid genera *Phacochoerus*, *Hylochoerus*, *Potamochoerus*, *Sus* and extinct *Kolpochoerus* from the Shungura Formation (all Members); B) extinct *Kolpochoerus* through the different Members of the Shungura Formation; C) extant suid genera and species or populations: *Phacochoerus* (both species), *Ph. aethiopicus*, *Ph. africanus*, *Hylochoerus*, *Potamochoerus* (both species), *Po. larvatus*, *Po. porcus*, *Sus* (both species), *Sus* from France and *Sus* from Poland. Boxplots indicate the median value, first and third quartiles, minimum and maximum values (if less than 1.5 times the interquartile range under the first quartile/above the third quartile) and outliers (if more than 1.5 times the interquartile range under the first quartile/above the third quartile).



**Figure S1.** Boxplots of heterogeneity of complexity (HAsfc36) for: A) extant suid genera *Phacochoerus*, *Hylochoerus*, *Potamochoerus*, *Sus* and extinct *Kolpochoerus* from the Shungura Formation (all Members); B) extinct *Kolpochoerus* through the different Members of the Shungura Formation; C) extant suid genera and species or populations: *Phacochoerus* (both species), *Ph. aethiopicus*, *Ph. africanus*, *Hylochoerus*, *Potamochoerus* (both species), *Po. larvatus*, *Po. porcus*, *Sus* (both species), *Sus* from France and *Sus* from Poland. Boxplots indicate the median value, first and third quartiles, minimum and maximum values (if less than 1.5 times the interquartile range under the first quartile/above the third quartile) and outliers (if more than 1.5 times the interquartile range under the first quartile/above the third quartile).

**Annexe 6 :**

1  
2  
3  
4  
5  
6  
7  
8  
9  
10  
11  
12  
13  
14  
15  
16  
17  
18  
19  
20  
21

**IDENTIFYING THE IMPACT OF SOIL INGESTION ON DENTAL MICROWEAR  
TEXTURES USING A WILD BOAR EXPERIMENTAL MODEL**

Margot Louail<sup>1\*</sup>, Laurent Caner<sup>2</sup>, Dimitri Neaux<sup>3,1</sup>, Katia Ortiz<sup>4,5</sup>, Yann Locatelli<sup>4,6</sup>, Thomas  
Cucchi<sup>3</sup>

<sup>1</sup> PALEVOPRIM, UMR 7262 CNRS & Université de Poitiers, 86073 Poitiers Cedex 9, France

<sup>2</sup> Université de Poitiers, UMR CNRS 7285 IC2MP, HydrASA, 86073 Poitiers Cedex 9, France

<sup>3</sup> AASPE, UMR 7209 Muséum national d'Histoire naturelle & CNRS, 75005 Paris, France

<sup>4</sup> Réserve Zoologique de la Haute-Touche, Muséum national d'Histoire naturelle, Obterre,  
France

<sup>5</sup> Institut de Systématique, Evolution, Biodiversité, UMR 7205, Muséum national d'Histoire  
naturelle CNRS UPMC EPHE UA, Paris, France

<sup>6</sup> Physiologie de la Reproduction et des Comportements, UMR 7247, INRAE CNRS Université  
de Tours IFCE, Nouzilly, France

ORCID numbers:

Margot Louail: 0000-0002-9927-4508

Dimitri Neaux: 0000-0001-9465-220X

Laurent Caner: 0000-0001-5618-744X



22 Thomas Cucchi: 0000-0001-6021-5001

23

24 \*Corresponding author: margot.louail@univ-poitiers.fr

25 **ABSTRACT**

26 Dental microwear has been widely used to reconstruct mammals' past diet and to understand  
27 their dental evolution. In archaeology, it can help reconstruct anthropogenic herd-feeding  
28 systems. However, deciphering the impact of exogenous mineral particles on dental wear is an  
29 ongoing challenge since studies have shown that soil ingestion can generate microwear traces  
30 that interfere with the dietary signals. To bridge this gap, this study relies on the first large-scale  
31 controlled-food experiment on wild boars (*Sus scrofa*) to test how soil ingestion can affect the  
32 dietary signal recorded in dental microwear. It provides the opportunity to investigate the  
33 impact of natural soil ingestion over microwear traces by comparing penned boars that were  
34 able to root with stalled boars that were not. We performed 3D Dental microwear texture  
35 analysis (DMTA) on 22 controlled-fed boars kept captive either in an indoor stall with no soil  
36 ingestion, or in a wooded pen with natural soil ingestion. We analysed shearing and crushing  
37 facets on upper and lower first and second molars using standard texture parameters. We also  
38 conducted particle size distribution analyses of the ingested soil. In line with previous works,  
39 the consumption of exogenous abrasives in rooting boars leads to less rough, less complex and  
40 more anisotropic wear surfaces than in stall-fed boars, even though they received the same diet.  
41 Thus, we highly recommend studying DMT when investigating ancient pig husbandry systems,  
42 particularly local changes in food management. Overall, this study contributes to a better  
43 comprehension of how exogenous abrasives impact DMT among mammals.

44

45 Keywords: Grit, Dust, Tooth wear, Feeding experiments, Rooting

46 **1. INTRODUCTION**

47 Mammals exhibit teeth that are generally adapted to their diet, optimizing not only tooth  
48 efficiency for food processing but also durability against wear (Hiemae, 2000). Although both  
49 intrinsic food material properties and exogenous mineral abrasives contribute to dental wear,  
50 their respective impacts remain unclear. This is a crucial issue for evolutionary biologists that  
51 focus on the selective pressures driving dental innovations among mammals during the  
52 Cenozoic, such as high crowned molars in ruminants (e.g. Damuth & Janis, 2011; Madden,  
53 2014), molar lengthening in African suids (e.g. Harris & Cerling, 2002; Souron, 2017) or  
54 enamel thickening in hominins (e.g. Lucas et al., 2008; Rabenold & Pearson, 2011). Besides  
55 palaeontological or evolutionary perspectives, understanding how the consumption of  
56 exogenous mineral particles impacts dental wear is also of interest for archaeological contexts.  
57 Indeed, various husbandry practices and landscape uses may influence the frequency and the  
58 intensity of soil consumption among domesticated mammals. Particularly, boars/pigs are  
59 known to root under natural conditions (Keuling et al., 2017) while human intervention in their  
60 feeding behaviour such as food supply or penning would have reduced, if not prevented, rooting  
61 behaviours (Beattie & O'Connell, 2002). Although extensive pig domestication systems seem  
62 to have persisted in most part of Eurasia for several millennia since early domestication stages  
63 (Price & Hongo, 2020), it is not known in any regions when pigs began to be fed on stalls  
64 (Wilkie et al., 2007; Rowley-Conwy et al., 2012). Considering the huge diversity of pig  
65 management strategies through time and space, studying dental microwear (i.e. microscopic  
66 marks on the surface of tooth enamel) of archaeological specimens of *Sus* would contribute to  
67 better understand the evolution of pigs' herding practices over time (Rowley-Conwy et al.,  
68 2012). Despite the relevance of dental microwear to reconstruct past herding practices, such  
69 approach have rarely been applied on *Sus* dental remains (Wilkie et al., 2007; Vanpoucke et al.,  
70 2009; Yamada et al., 2021).

71 Dental microwear is highly dependent on the physical properties and biosilica content  
72 of the masticated food items, and records the diet over a short timescale, few weeks or months  
73 before death (e.g. Teaford & Oyen, 1989; Lucas, 2004; Lucas et al., 2013, 2014; Daegling et  
74 al., 2016; Merceron et al., 2016; Teaford et al., 2017, 2021 ; Winkler et al., 2020). The  
75 pertinence of Dental Microwear Texture Analysis (DMTA) for dietary reconstructions has  
76 largely been demonstrated, and notably when different ecological proxies are combined (e.g.  
77 R. S. Scott et al., 2006; Ungar et al., 2008; Merceron et al., 2009; R. S. Scott et al., 2012; Berlioz  
78 et al., 2018; Blondel et al., 2018; F. Martin et al., 2018; Lazagabaster, 2019; Merceron et al.,  
79 2021; Thiery et al., 2021). Both SSFA (Scale-Sensitive Fractal Analysis; Scott et al. 2006) and  
80 STA (Surface Texture Analysis; Schulz et al., 2010) approaches have shown their efficiency in  
81 detecting dietary differences between species (e.g. J. R. Scott, 2012; R. S. Scott et al., 2012;  
82 Schulz et al., 2013), and even small variations in dietary habits within the same species or  
83 populations (Merceron et al., 2010, 2014; Berlioz et al., 2017; Percher et al., 2017). However,  
84 despite a growing number of studies applying DMTA, notably on controlled-fed mammals (e.g.  
85 Merceron et al., 2017; Schulz et al., 2013; Winkler et al., 2019, 2020; Louail et al., 2021), the  
86 causes of microwear traces remain unclear. Particularly, there is an ongoing debate about how  
87 the consumption of exogenous abrasives impacts dental microwear textures (DMT), and  
88 whether its impact prevails over the one of diet (e.g. Mainland, 2003; Lucas et al., 2013, 2014;  
89 Hoffman et al., 2015; Xia et al., 2015; Merceron et al., 2016; van Casteren et al., 2018;  
90 Ackermans et al., 2020; Hua et al., 2020; Schulz-Kornas et al., 2020; Winkler et al., 2020;  
91 Fannin et al., 2021; Teaford et al., 2021).

92 Few experimental studies (whether *in-vitro* or on controlled-fed mammals) have  
93 investigated the impact of exogenous mineral particles on dental microwear (Hoffman et al.,  
94 2015; Merceron et al., 2016; Ackermans et al., 2020; Hua et al., 2020; Schulz-Kornas et al.,  
95 2020; Teaford et al., 2021; Winkler et al., 2020). Such studies enable targeting and quantifying

96 the effects of specific items (i.e. dietary resources, exogenous particles or the combination of  
97 the two) on DMT. Nevertheless, they yielded dissimilar results and only one study simulated  
98 soil ingestion under natural conditions (Merceron et al., 2016). Differences in composition,  
99 type, size, shape or concentration of exogenous particles may explain these contrasting results.  
100 Moreover, the digestive tractus of sheep used in Merceron et al. (2016) include, as all species  
101 of ruminants, a set of prestomach chambers in which grit particles are sorted out from the dietary  
102 bolus by gravity before rumination starts. Such adaptations had undoubtedly reduced the  
103 abrasive effects of grit-bearing food on teeth in the course of the evolution of ruminants (Hatt  
104 et al., 2020). More studies are needed with precise descriptions of the mineral composition,  
105 material properties and geometry of exogenous particles ingested in order to better understand  
106 their impact on DMT.

107         Here, we propose the first large-scale controlled-food experiment on captive wild boars  
108 with natural soil ingestion to investigate whether the consumption of exogenous mineral  
109 particles generates different DMT in a population fed on the same diet. We used the automated  
110 and replicable 3D-DMTA (Souron et al., 2015; Yamada et al., 2018, 2021; Louail et al., 2021)  
111 to measure DMT variations in 22 controlled-fed boars from the same wild population and fed  
112 the same food (porcine pellets). While one half of the boars is kept in an outdoor pen where  
113 rooting behaviours and soil consumption occur, the other half is kept in an indoor stall without  
114 possible rooting behaviour. We also performed particle size distribution analyses of the ingested  
115 soil and mineralogical analyses by X-ray diffraction. To our knowledge, this is the first study  
116 focusing on DMT of rooting vs stalled boars/pigs that precisely documents the diet and the  
117 composition of the ingested soil. Following previous works on rooting and stalled pigs (Ward  
118 & Mainland, 1999; Yamada et al., 2018), we expect that stall-fed boars would show high overall  
119 roughness and complexity due to their hard diet. Rooting boars, that ingested abrasive

120 exogenous particles, would tend to show more anisotropic and less complex surfaces than  
121 stalled ones.

122

## 123 2. MATERIALS AND METHODS

### 124 2.1. Specimens, diet and habitats

125 This study focused on 22 captive boars from the DOMEXP project: a multidisciplinary  
126 experiment aiming to assess the effect of captivity on the musculoskeletal system and obtain  
127 new phenotypic markers of early process of animal domestication in archaeology (Harbers et  
128 al., 2020a, 2020b; Neaux et al., 2021a, 2021b). All individuals were sampled as piglets from  
129 the same population of free-ranging wild boars (Urciers, Indre, France). They were raised from  
130 6 to 24 months at the Zoological Reserve of La Haute Touche (Indre, France). One group  
131 consisted of boars fed in an indoor stall (n = 10, “stall group”) of 100 m<sup>2</sup>, which had no  
132 possibility of foraging and rooting. The second group consisted of boars in a wooded pen (n =  
133 12, “enclosure group”) of 3000 m<sup>2</sup>, where they were able to engage in rooting behaviour,  
134 implying the consumption of exogenous mineral particles (see Online Resource 1). Each group  
135 had a similar number of females and males (see ESM 1). Both groups received a diet composed  
136 of dry pellets (~ 65 %) and corn kernels (~ 35 %). We considered that barley seeds, representing  
137 less than 1 % of the diet, would have no effect on DMT. This daily food supply was distributed  
138 on the ground and provided *ad libitum*. Only the enclosure group could have had access to few  
139 other resources from the wild (such as few grasses, acorns, roots, earthworms, insects), notably  
140 by rooting the ground. However, boars in enclosure were fed the same amount of food as the  
141 stall group, which reduced foraging behaviours. All the boars were slaughtered in June, months  
142 after the seasonal access to acorns and seeds. Thus, we expect differences in tooth wear driven  
143 by between-group differences in soil ingestion, not in seed consumption.

## 144 **2.2. Soil sample analyses**

145 The zoological Reserve is located in a temperate deciduous forest type landscape in the Brenne  
146 valley (temperate central France, GPS coordinates: 46°52'37''N 1°05'37.8''E). Soils are  
147 derived from complex and heterogeneous continental sandy-to silty clay deposits from  
148 Paleocene to Miocene overlying Cretaceous chalk (Service du Patrimoine naturel, 2017).  
149 Rooting boars were kept, alternately, in two side-by-side enclosures. We collected one bulk soil  
150 sample (about 30 cm depth) in each of the two enclosures (LHT 1 and LHT 2) in May (similar  
151 period when boars were slaughtered). We conducted particle size distribution analyses and  
152 mineralogical analyses by X-ray diffraction (XRD) on both soil samples, and expected strongly  
153 similar results between the two.

### 154 **2.2.1. Particle size distribution analyses**

155 The samples were first air-dried and sieved through a Ø 2-mm mesh to remove coarse  
156 fragments. A mass of 10g of each of these < 2 mm fractions was treated to remove organic  
157 matter (5% H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> at 40°C). The samples were then treated with sodium hexametaphosphate  
158 ((NaPO<sub>3</sub>)<sub>6</sub>) to disperse soil particles with agitation for 4 hours. The coarse (2000-200 µm) and  
159 fine sands (200-50 µm) were separated by wet sieving, dried and weighed. The clay (< 2 µm)  
160 then the fine silt (20-2 µm) fractions were collected using a sedimentation technique (Stokes'  
161 law) with repeated siphoning. Each fraction was dried in an oven at 65°C, weighted, and  
162 expressed as percentage of the total sample < 2 mm. The coarse silt (20-50 µm) corresponds to  
163 the fraction that accumulated in the sedimentation cylinders. The percentages of each fraction  
164 are used to assess the soil texture using the United State Department of Agriculture (USDA)  
165 Soil Texture Triangle (USDA, 1987). Aliquots of the clay fractions were Ca-saturated (CaCl<sub>2</sub>,  
166 0.5 mol.L<sup>-1</sup>) and then washed to remove the salt excess.

### 167 **2.2.2. Mineralogical analyses by X-ray diffraction**

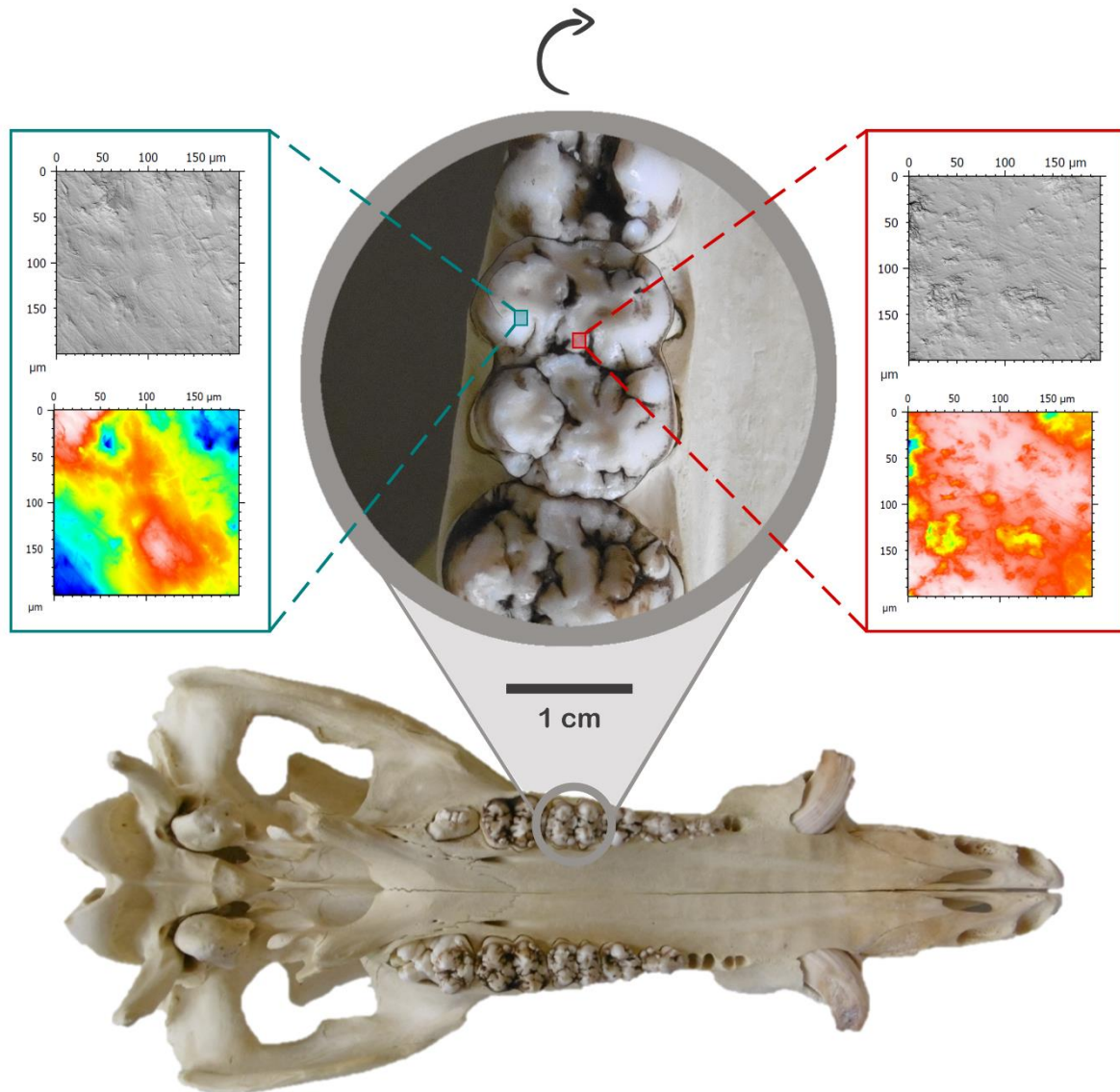
168 Mineralogical analyses were performed on the samples used for the particle size distribution  
169 analyses. The sand and silt fractions were ground using a McCrone Micronising Mill. X-ray  
170 diffraction (XRD) analyses were performed on randomly oriented powders in the range 2–65°  
171 2 $\theta$  with steps of 0.025° 2 $\theta$  and a counting time of 192 s per step using a Bruker D8 Advance  
172 diffractometer (Cu K $\alpha$  radiation, 40 kV and 40 mA) equipped with a Lynx eye detector. The  
173 clay fractions were analysed from oriented mounts obtained by depositing a small amount of  
174 suspensions onto glass slides and drying them at room temperature. Ca-saturated samples were  
175 analysed by XRD both in an air-dried (AD) state and after ethylene glycol solvation (EG,  
176 vapour at 50°C overnight) using the same equipment in the range 2–35° 2 $\theta$  with steps of 0.016°  
177 2 $\theta$  and a counting time of 229 s. The minerals were identified according to the position of the  
178 diffraction peaks (Brindley & Brown, 1980; Dixon & Weed, 1989; Moore & Reynolds Jr.,  
179 1989).

### 180 **2.3. Molding, scanning and processing of wear surfaces**

181 We analyzed wear facets on lower and upper first and second molars because molars  
182 are the teeth involved in the comminution of the food, meaning the teeth acting either as a blade  
183 or as a grinding pillar or both. All shearing and crushing facets were visible on first molars  
184 (stages d-e following Grant, 1982). Second molars corresponded to early stages of wear (stages  
185 b-c following Grant, 1982). Each tooth surface was cleaned with cotton swab soaked with  
186 acetone to remove organic matter, dust and dirt. Once dry, we moulded occlusal surfaces using  
187 polyvinylsiloxane (Regular Body President, ref. 6015 - ISO 4823, medium consistency,  
188 polyvinylsiloxane addition-type, Coltene Whaledent). We studied both one shearing facet  
189 (phase I) and one crushing facet (phase II) of the same tooth (Figure 1). On few molds, we could  
190 not locate any suitable wear facet. Thus, we only studied nine lower first molars of the boars in  
191 enclosure, and nine lower second and upper first molars in the stall-fed boars (see ESM 1). Each  
192 facet was carefully cut on the silicon impression and scanned as flat as possible using

193 “TRIDENT”, a white-light confocal profilometer Leica DCM8 with a 100× objective housed  
194 at the PALEVOPRIM lab, CNRS and University of Poitiers, France (Numerical aperture =  
195 0.90; Working distance = 0.9 mm; Leica Microsystems). Each scanned surface was pre-  
196 processed using LeicaMap v8.0 (Leica Microsystems; MountainsMap, Digital Surf). We  
197 inverted surfaces along the z-axis and filled non-measured points (< 3 %) with a smooth shape  
198 (Laplacian filter) calculated from neighbouring points. We applied a morphological filter to  
199 remove artefacts such as aberrant peaks (Merceron et al., 2016). A 200 × 200 μm (1551 × 1551  
200 pixels) levelled area was automatically generated at the center of each surface. In case of  
201 adhering dirt particles, the extracted area was shifted aside to get the particles out of the field  
202 of selection. For 3 out of 164 surfaces, we had to manually erase the particles using a user-  
203 defined contour and we replaced them with a smooth shape calculated from neighboring points.  
204 Photosimulations and false color elevation maps of dental wear facets are provided in Online  
205 Resource 2.





206

207 **Fig. 1** Exemplary ventral view of a mandible, and occlusal view of the right upper first molar,  
 208 topography (false color elevation map) and photo-simulation for each scanned shearing (blue,  
 209 buccal facet) and crushing (red, lingual facet) facet. The arrow indicates the mesio-lingual  
 210 direction. The scale bar refers to the zoom scale.

#### 211 **2.4. Acquisition of textural parameters**

212 We calculated two sets of data on each processed surface using LeicaMap v.8.0: 1)  
 213 Scale-Sensitive Fractal Analysis parameters (SSFA; R. S. Scott et al., 2006) and 2) ISO 25178  
 214 parameters (including the ones that are being mostly employed, e.g. Lazagabaster, 2019; Schulz

215 et al., 2013; Schulz-Kornas et al., 2020; Yamada et al., 2018). Prior to the calculation of SSFA  
216 parameters, we subtracted a second-order least square polynomial surface to better visualize the  
217 relief due to wear. According to Francisco et al.'s study (2018), we calculated ISO 25178  
218 parameters on surfaces subtracted from an eight-order least square polynomial surface because  
219 it enhances roughness clarity.

220 1) We considered five SSFA parameters in this study: Area-scale fractal complexity  
221 (Asfc), exact proportion of Length-scale anisotropy of relief (epLsar) and Heterogeneity of Asfc  
222 calculated through 9 (HAsfc9), 36 (HAsfc) and 81 (HAsfc81) cells. Complexity (Asfc)  
223 measures the surface roughness at a given scale. Anisotropy (epLsar) quantifies the orientation  
224 concentration of surface roughness. HAsfc measures the variation of complexity of subsampled  
225 parts of the surface ( $3 \times 3$ ,  $6 \times 6$  and  $9 \times 9$  cells). See detailed descriptions of these parameters  
226 in R.S. Scott et al. (2006).

227 2) We then calculated 14 parameters from the international standard ISO 25178:  
228 skewness and kurtosis of the height distribution (Ssk and Sku, respectively), maximum peak  
229 height (Sp), maximum pit height (Sv), maximum height (Sz), arithmetical mean height (Sa),  
230 dale and core void volume (Vvv and Vvc, respectively), peak and core material volume (Vmp  
231 and Vmc, respectively), mean dale area (Sda), mean hill area (Sha), developed interfacial area  
232 ratio (Sdr) and texture aspect ratio (Str). This ISO 25178 dataset includes six measures of  
233 feature height (Ssk, Sku, Sp, Sv, Sz, Sa), four measures of feature volume (Vmp, Vmc, Vvv,  
234 Vvc), two measures of feature area (Sda, Sha), one measure of complexity (Sdr) and one  
235 measure of anisotropy (Str).

## 236 **2.5. Data analysis**

237 All statistical analyses were conducted in the R environment (R Core Team, 2020,  
238 v.4.0.3). According to Ramdarshan et al. (2017) who showed that upper and lower teeth have

239 different functions, we conducted the statistical analyses by treating separately upper and lower  
 240 first and second molars shearing and crushing facets. Data were Box-Cox transformed to meet  
 241 the assumptions of normal distributions and homogeneity of variances. Two-sample t-tests were  
 242 performed on each texture variable included in this study to assess whether the two groups  
 243 significantly differ. In case of violation of the assumptions, an alternative Mann-Whitney U test  
 244 was performed.

### 245 3. RESULTS

#### 246 3.1. Particle size distribution and mineralogical composition of the ingested soil

247 The results (Table 1, Figure 2) indicate that the two soil samples have similar particle  
 248 size distribution. The soil in the enclosures is mainly composed of silt (43 %,  $50 < \text{particle}$   
 249  $\text{diameter } \varnothing < 2 \mu\text{m}$ ) and sand (38 %,  $2000 < \varnothing < 50 \mu\text{m}$ ), and less granulometric clays (19 %,  $\varnothing < 2 \mu\text{m}$ ). Coarse sand and fine silt are the most abundant fractions (24 % and 26 %, respectively). Accordingly, soil texture can be classified as a loam (Table 1, Figure 2).

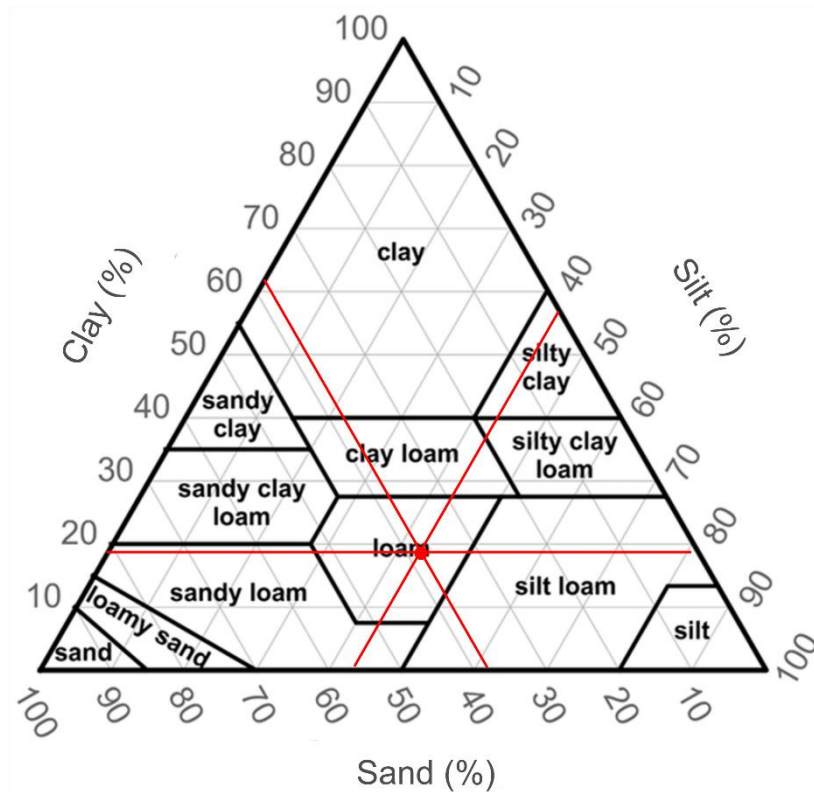
252

253 **Table 1** Particle size distribution (mean and standard deviation SD) and texture of the soil  
 254 samples (LHT 1 and LHT 2).

Sample	Particle size distribution (%)					Texture
	Coarse sand (2000-200 $\mu\text{m}$ )	Fine sand (200-50 $\mu\text{m}$ )	Coarse silt (50-20 $\mu\text{m}$ )	Fine silt (20-2 $\mu\text{m}$ )	Clay ( $< 2 \mu\text{m}$ )	
LHT 1	22.70	14.74	18.06	25.43	19.07	Loam
LHT 2	25.25	12.94	17.17	25.86	18.78	Loam
Mean ( $\pm$ SD)	23.98 ( $\pm 1.80$ )	13.84 ( $\pm 1.27$ )	17.62 ( $\pm 0.63$ )	25.65 ( $\pm 0.30$ )	18.93 ( $\pm 0.21$ )	Loam

255

256



257 **Fig. 2** Mean soil texture as averaged from the two soil samples (red circle) and classified  
 258 following the USDA Soil Texture Triangle (USDA, 1987). Soil texture can be classified as a  
 259 loam.

260 Mineralogical analyses by XRD reveal that the two samples are strongly similar (Table  
 261 2). Quartz is the most dominant mineral identified in coarse and fine sands, as well as in coarse  
 262 and fine silts, at 80 % or more. Other minerals are identified in low proportions (less than 15  
 263 %): potassium feldspars (microcline and orthoclase), plagioclases (albite and anorthite),  
 264 rutile/anatase (titanium oxides), augite and illite/mica. In the clay fractions, phyllosilicates  
 265 (mostly kaolinite, but also smectite, chlorite and interstratified illite/smectite) are the most  
 266 abundant minerals at about 60 to 70 %. Other minerals identified, but in small quantity or traces,  
 267 are mica/illite (10-15 %) and quartz (10-15 %). Detailed results of the mineralogical analyses  
 268 are presented in Figures S1 and S2 (Online Resource 3).

269

270 **Table 2** Mineralogical analyses (XRD) of the soil samples (LHT 1 and LHT 2) for each particle  
 271 size fractions. Particle size fractions: CSa (coarse sand), FSa (fine sand), CSi (coarse silt), FSi  
 272 (fine silt) and Clay. “+++”: dominant ( $\geq 60\%$ ); “+”: small amount to traces ( $\leq 15\%$ ); “tr”:  
 273 traces ( $\leq 1\%$ ). Here, potassium feldspars include microcline and orthoclase, plagioclases  
 274 include albite and anorthite, and phyllosilicates include mostly kaolinite, as well as chlorite,  
 275 smectite and interstratified illite/smectite.

	LHT 1					LHT 2				
	CSa	FSa	CSi	FSi	Clay	CSa	FSa	CSi	FSi	Clay
Quartz	+++	+++	+++	+++	tr	+++	+++	+++	+++	tr
Potassium feldspars	+	+	+	+		+	+	+	+	
Plagioclases	tr	tr	+	+		tr	tr	+	+	
Rutile/anatase	tr	tr				tr			tr	
Augite			tr	tr				tr	tr	
Illite/Mica				tr	+++				tr	+++
Phyllosilicates					+++					+++

276

### 277 3.2. DMTA differences between boars from indoor stall and rooting boars in an enclosure

278 Our results show that both crushing and shearing wear facets among boars kept in  
 279 enclosure are more anisotropic (epLsar) and less complex (Asfc) than those observed on stall-  
 280 fed boars, showing wear scratches that are more preferentially oriented and more homogeneous  
 281 in terms of size (Figure 3 on upper molars, see also ESM 3 for box-plots on lower molars:  
 282 Figures S3 and S4). The heterogeneity of complexity is higher among stall-fed boars than  
 283 rooting ones. Independent sample t-tests on crushing facets indicate significant differences  
 284 between rooting and stall-fed boars in epLsar on upper M1 only ( $p = 0.03$ , Tables 3 and S3,  
 285 Online Resource 3), Asfc on upper M2 only ( $p = 0.03$ , Tables 3 and S4, Online Resource 3)  
 286 and HASfc on both upper M1 and M2 ( $p < 0.03$ , Tables 3, S3 and S4, Online Resource 3). On  
 287 shearing facets, the groups show similar trends (Figure 3) but significantly differ only in terms  
 288 of complexity on upper M2 ( $p = 9.7e-4$ , Tables 3 and S8, Online Resource 3), and HASfc81 on

289 lower M2 ( $p = 0.04$ , Table S6, Online Resource 3). Our observations on lower molars are less  
290 conclusive than on upper molars, but they show overall a similar trend toward wear facets with  
291 higher epLsar and lower Asfc among rooting boars than among stall-fed ones (Figures S3 and  
292 S4, Tables 3 and S1-S8, Online Resource 3).

293         When considering the ISO 25178 parameters (Figures S5-S10, Tables 3 and S9-S16,  
294 Online Resource 3), we observe that the stall-fed boars show on average higher values of  
295 parameters related to the height and roughness of surface textures (Sa, Sp, Sv, Sz) than the boars  
296 in enclosure (Figures S5 and S8, Online Resource 3). However, significant difference is only  
297 detected in Sa on lower M2 shearing facets ( $p = 0.04$ , Tables 3 and S14, Online Resource 3).  
298 Regarding parameters related to height distribution, we observe that rooting boars tend to show  
299 lower Sku and higher Ssk than stall-fed ones, but are only significantly different on upper M1  
300 crushing facets ( $p = 0.05$  and  $p = 0.02$ , respectively, Tables 3 and S11, Online Resource 3). This  
301 suggests surface texture with greater relief amplitude among stall-fed boars. Parameters related  
302 to the volume of surface texture (Vmp, Vmc, Vvv, Vvc) tend to be higher among stall-fed pigs  
303 (Figures S6 and S9, Online Resource 3) but only Vmc and Vvv significantly differ between the  
304 two groups on lower M2 shearing facets ( $p = 0.05$  and  $p = 0.02$ , respectively, Tables 3 and S14,  
305 Online Resource 3). Parameters quantifying mean dale (Sda) and hill (Sha) areas are highly  
306 variable and we do not observe consistent trends (Figures S7 and S10, Online Resource 3). The  
307 parameter related to the complexity of surface texture (Sdr) is, on average, higher among stall-  
308 fed boars than among boars in enclosure (Figures S7 and S10, Online Resource 3). They show  
309 significantly higher Sdr on lower and upper M2 shearing facets ( $p = 0.04$  and  $p = 0.01$ ,  
310 respectively, Tables S14 and S16, Online Resource 3). The parameter related to anisotropy (Str)  
311 also tends to be higher among stall-fed boars, suggesting more isotropic wear surfaces among  
312 this group than among the enclosure group (Figures S7 and S10, Online Resource 3).  
313 Specifically, stall-fed boars significantly differ from rooting ones in Str on upper M1 crushing

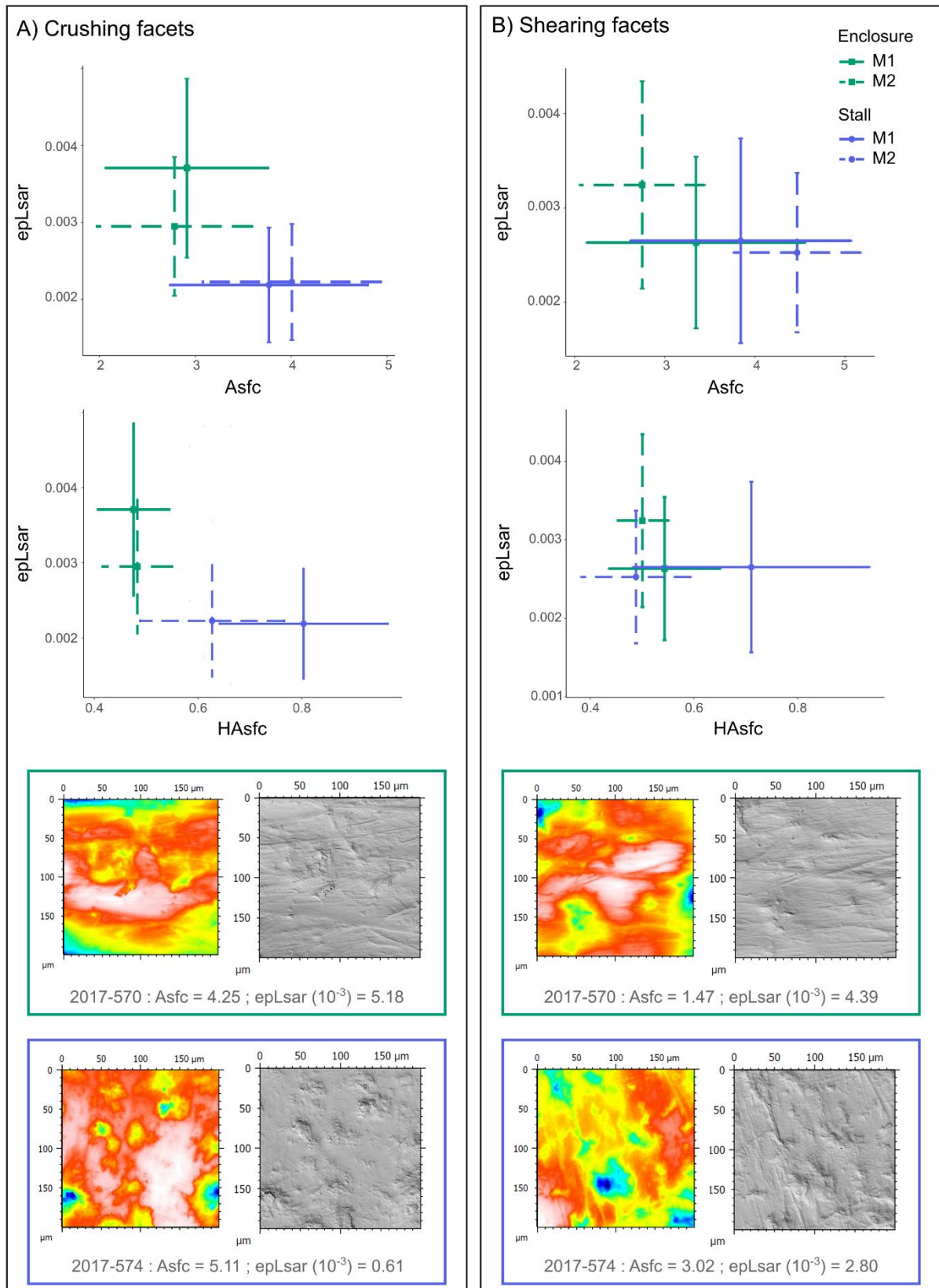
314 facets ( $p = 0.02$ , Table S11, Online Resource 3) and on upper M2 shearing facets ( $p = 0.01$ ,  
 315 Table S16, Online Resource 3). Thus, although ISO 25178 parameters reveal more significant  
 316 differences on shearing facets and SSFA parameters reveal more on crushing ones, the results  
 317 on both sets of texture parameters are congruent.

318

319 **Table 3** Summary of the significant differences observed on dental microwear texture  
 320 parameters between boars in enclosure and stall-fed boars following two-sample t-tests  
 321 conducted separately on upper and lower first and second molars' crushing and shearing facets.  
 322 Discriminant ( $p < 0.05$ ) parameters on shearing facets are indicated in italics, others are  
 323 discriminant on crushing facets.

	<b>Discriminant parameters</b>
Upper M1	epLsar, HAsfc9, HAsfc, HAsfc81, Ssk, Str
Upper M2	<i>Asfc, HAsfc, Asfc, Sda, Sdr, Str</i>
Lower M1	
Lower M2	<i>HAsfc81, Sa, Vvv, Sdr</i>

324



325

326 **Fig. 3** Dental microwear textures on upper molar wear facets (M1: solid lines; M2: dotted lines)

327 among stall-fed boars (blue circles) and rooting boars in enclosure (green squares). A) Biplots



328 of anisotropy (epLsar) and complexity (Asfc), and anisotropy and heterogeneity of complexity  
329 (HAsfc, calculated through 36 cells) on crushing facets. Colormap and photosimulation of one  
330 crushing facet are shown for each group. B) Biplots of anisotropy (epLsar) and complexity  
331 (Asfc), and anisotropy and heterogeneity of complexity (HAsfc) on shearing facets. Colormap  
332 and photosimulation of one shearing facet are shown for each group. Mean and mean  
333 confidence interval at 95% are indicated.

334

#### 335 4. DISCUSSION

336 In this study, we focused on two groups of captive wild boars that only differ in habitat  
337 and on the possibility to root the floor and ingest soil particles. We investigated whether, and  
338 how, DMT of rooting boars differ from those of stalled boars, even though they were fed with  
339 the same diet. Our results show that, although the groups overlap in most parameters, rooting  
340 boars exhibit more anisotropic wear surfaces (i.e. wear scratches with a preferential orientation)  
341 than stall-fed ones. The stall group show more rough and complex surfaces, which was expected  
342 as these boars only consumed a mixture of pellets and corn kernels i.e. relatively hard and not  
343 tough food items. A previous study on modern stalled vs. free-ranging *Sus* specimens using  
344 low-magnification dental microwear observed generally greater density of features among  
345 rooting boars, as well as more striations and less pits than among stalled boars (Ward &  
346 Mainland, 1999; see also Wilkie et al., 2007 and Vanpoucke et al., 2009). Comparing our results  
347 to theirs is challenging because we did not employ the same approach as in low-magnification  
348 studies. Notably, number of pits is not related to DMT parameters (DeSantis et al., 2013).  
349 Nonetheless, Ward & Mainland (1999) observed larger features among stalled boars than  
350 rooting ones, which could be related to the higher values of volume parameters, such as larger  
351 valleys, that Yamada et al. (2018) and we observed in stalled boars using 3D dental microwear,  
352 as well as to higher roughness. Overall, these studies suggest a more abrasive diet due to soil

353 ingestion when rooting, leading notably to more anisotropic, less complex and less rough wear  
354 surfaces among boars. Thus, if also supported by other proxies, this wear pattern among past  
355 populations would suggest substantial access to wild environment. Besides, a recent study  
356 investigated human-suid relationships during medieval periods through dental microwear  
357 textures by specifically focusing on ISO 25178 Sq parameter, a roughness parameter (Yamada  
358 et al., 2021). Although we do not present here the results on this specific parameter, we explored  
359 six others related to surface roughness that, indeed, all show higher values among stalled boars.  
360 Yet, in this study, SSFA parameters appear to better distinguish stall-fed boars from boars in  
361 enclosure than ISO parameters. We thus recommend considering both approaches (ISO 25178  
362 as well as SSFA) for future studies. Particularly, we observed in the present study that the  
363 heterogeneity of complexity (HASfc) reveals even stronger differences between the two groups  
364 than the complexity. Though more studies are needed to better understand how HASfc relates  
365 to feeding habits, it would be relevant to consider this parameter when investigating past  
366 husbandry practices since it has no ISO 25178 equivalent, unlike Asfc and epLsar. A previous  
367 work conducted on extant suid species, including two populations of wild boars, has suggested  
368 that HASfc could be partly related to soil ingestion, proposing that “the more frequent the  
369 ingestion of underground resources, the more grit ingested, potentially causing a more  
370 homogeneous abrasion of the surfaces” (Souron et al., 2015). Here, rooting boars exhibit more  
371 homogeneous surfaces than stall-fed pigs, supporting the idea that grit consumption leads to  
372 more homogeneous abrasion. However, we only focused on captive boars from the same  
373 population and with the same diet, so we cannot test their primary hypothesis that HASfc could  
374 be related to dietary diversity. Moreover, as suggested before, we may expect that dust/grit  
375 consumption would have different impact on DMT depending on the physical properties of the  
376 food item on which it is deposited (Hua et al., 2020; Teaford et al., 2021). In this study, the  
377 food items given to the boars lead to isotropic, complex and heterogeneous surfaces. It would

378 be interesting to further test whether similar trends are observed among boars fed with tough  
379 (i.e. abrasive) food items, with the addition or no of exogenous mineral particles. In addition,  
380 as pointed out by (Vanpoucke et al., 2009), different substrates and geological backgrounds  
381 may have different impacts on dental microwear and more studies are needed to explore this  
382 question.

383 In recent years, several *in-vivo* experimental studies have investigated the effect of  
384 exogenous abrasives on DMT of controlled-fed mammals, sometimes yielding contrasting  
385 results (Hoffman et al., 2015; Merceron et al., 2016; Ackermans et al., 2020; L. F. Martin et al.,  
386 2020; Schulz-Kornas et al., 2020; Winkler, Tütken, et al., 2020). In their experimental study,  
387 Merceron and colleagues (2016) highlighted a predominant impact of the diet on dental  
388 abrasion. Still, their study also showed that the addition of dust – simulating natural conditions  
389 ( $\sim 1\%$ ,  $\varnothing < 100\ \mu\text{m}$ ) – leads to a slight trend toward decreased complexity and heterogeneity  
390 of complexity, and increased anisotropy among controlled-fed sheep with browse diet. DMT  
391 patterns are more similar among sheep fed with dust-free and dust-laden grass. Other studies  
392 aimed at disentangling the effects of more specific factors (size, shape, concentration of  
393 particles and type of mineral) on DMT. Winkler and colleagues (2020) observed in controlled-  
394 fed guinea pigs an increase in anisotropy associated with either an increased concentration of  
395 abrasives or angular-shaped abrasives, and complexity to be positively correlated with particle  
396 size. Overall, they concluded that DMT patterns, within the same mineral abrasive, are particle  
397 size dependent (see also Ackermans et al., 2020 on controlled-fed sheep). Nevertheless, as they  
398 pointed out, mammals under natural conditions encounter a mixture of abrasives of different  
399 size, shape and type, and in varying quantities. In the present study, the ingested soil is naturally  
400 composed of particles of various size, with coarse sand ( $> 200\ \mu\text{m}$ ) and fine silt ( $20\text{-}2\ \mu\text{m}$ ) being  
401 the most represented particle size fractions (on average 24 % and 26 %, respectively). In terms  
402 of mineralogy, quartz is the most abundant mineral in the soil ingested (about 80 % in sand and

403 silt fractions, which represent around 80 % of the soil), making our results comparable to  
404 previous studies. We assume that other minerals, such as potassium feldspars, kaolinite or  
405 mica/illite, had negligible impact on DMT considering their lower proportion in the soil than  
406 quartz. Moreover, following Mohs scratch resistance scale, quartz is harder (7.0-6.0 GPa) than  
407 enamel (5.0 GPa) whereas kaolinite and mica/illite are much softer (1.0-2.0 GPa) ie. less  
408 abrasive (Broz et al., 2006; Lucas et al., 2013; Barthelmy, 2014). In our study, while an  
409 important amount of particles is above 100  $\mu\text{m}$  diameter, more than half is below and we show  
410 a trend toward increased anisotropy and decreased complexity and heterogeneity among  
411 mammals fed on exogenous abrasives. Our results thus appear more in line with those observed  
412 in Merceron et al.'s study (2016, exogenous particles  $\text{\O} < 100 \mu\text{m}$ ), although it is worth noting  
413 that they fed sheep with clover/grass and not pellets as in the present study. On the contrary,  
414 we do not observe increased complexity, as previously shown following the ingestion of  
415 medium (silt-size) or large (sand-size) abrasives (Hoffman et al., 2015; Ackermans et al., 2020;  
416 L. F. Martin et al., 2020; Schulz-Kornas et al., 2020; Winkler, Tütken, et al., 2020).  
417 Incongruities between these studies and ours could also be related to different amounts of  
418 ingested soil but we were unable to measure it.

419 Overall, this study provides new insights for a better comprehension of past feeding  
420 habits among mammals. In line with previous works, this study suggests that dental microwear  
421 analysis is relevant to investigate past pig feeding systems, and more generally husbandry  
422 practices (e.g. Ward & Mainland, 1999; Wilkie et al., 2007; Vanpoucke et al., 2009; Rivals et  
423 al., 2011; Yamada et al., 2018, 2021; Gallego-Valle et al., 2020; Sierra et al., 2020, 2021). To  
424 our knowledge, very few studies have focused on dental microwear of extant pigs/boars in a  
425 domestication context, and with few individuals or information about diets and habitats (Ward  
426 & Mainland, 1999; Yamada et al., 2018). Here, we provide details of the diet and the ingested  
427 soil, and our results are congruent with previous observations using standard DMTA

428 parameters. Moreover, we show that even though the two groups of captive boars were fed with  
429 the same diet and in the same proportion, DMT patterns of rooting and unrooting boars are  
430 different. We thus highly recommend considering DMTA when investigating pig husbandry  
431 systems used by ancient societies, notably local changes in food management. Above all, it is  
432 not known in any region when pigs started to be stall-fed (Wilkie et al., 2007; Rowley-Conwy  
433 et al., 2012), and our study strongly suggests that DMTA can discriminate between stall-fed  
434 pigs that are not allowed to root and pigs that were able to root. To apply such approach to  
435 Neolithic domesticated pigs at Eurasian sites where several lines of evidence suggest  
436 intensification of domestication and greater confinement of pig populations, such as in late  
437 Neolithic China, would be benefic (Cucchi et al., 2016; Balasse et al., 2018). It would also be  
438 interesting to conduct further experimental studies with diets more similar to those potentially  
439 given to pigs in ancient feeding systems (such as foddors or other by-products of human  
440 activities; see Gallego-Valle et al., 2020 for controlled-food trials on domestic ewes). Moreover,  
441 we would like to emphasize that DMTA can complement other indicators that do not reflect the  
442 same timescale and that are influenced by other factors. Here, we show that DMTA reflects the  
443 distinction between rooting and stalled boars. On the contrary, a previous study that included  
444 the exact same specimens have shown that mandibular morphology and muscle force do not  
445 differ between these two groups (Neaux et al., 2021a, 2021b). These differences are expected  
446 as mandibular morphology and DMTA record different timescales (Davis & Pineda Munoz,  
447 2016) and have different relationships with diet (Ross et al., 2012). This highlight the need for  
448 more comprehensive studies combining different proxies (mandibular shape and dental  
449 microwear textures, but also gross tooth wear and enamel biogeochemical compositions) to  
450 better understand the links between these different indicators. It will allow a better assessment  
451 of the dietary habits of palaeontological and zooarchaeological populations. Nonetheless,  
452 although we focused here on boars with natural soil ingestion, they were restricted to an

453 enclosure of 3000 m<sup>2</sup> so we did not study individuals that had access to wild environment.  
454 Moreover, both groups received a mixture of pellets and corn kernels. Such a diet is very  
455 different from a diet composed of wild resources, and probably also differs strongly from the  
456 foods given to/eaten by pigs in the early phases of domestication, especially considering that  
457 extensive pig management seems to have persisted for several millennia (Price & Hongo, 2020).  
458 Thus, while this study provides new insights to help explore pig management systems,  
459 particularly local changes in food management, further research is needed to investigate the  
460 impact of different agricultural crops and human by-products on dental microwear textures, as  
461 well as the impact of different soil particles. Despite these limitations, we think the present  
462 study that integrates detailed information on the diet and soil ingested by boars represent an  
463 important step in addressing these questions.

464 Overall, we show here that exogenous particles have a substantial effect on dental  
465 abrasion. Yet, more studies are needed to better track the consumption of exogenous particles  
466 in the palaeontological or archaeological record, and for a better understanding of its impact on  
467 dental abrasion. These issues require further investigation for a better assessment of the  
468 potential key factors that have driven the selection of some dental phenotypes.

469

## 470 **5. CONCLUSIONS**

471 This study is the first focusing on DMT of rooting vs. non-rooting controlled-fed boars  
472 that also precisely documents the composition of the soil ingested. Our results show that dental  
473 microwear textures of rooting boars differ from those observed on stalled boars that cannot  
474 engage in rooting behaviour, even though they were fed with the same diet. Overall, they are in  
475 line with more anisotropic wear surfaces (i.e. wear scratches with a preferential orientation)  
476 among boars that frequently ingest exogenous mineral particles when rooting on the floor. They

477 are also consistent with more complex surfaces among stalled boars than rooting ones (Ward &  
478 Mainland, 1999; Yamada et al., 2018). To our knowledge, this is the first work on stall-fed vs.  
479 rooting boars that focuses on standard SSFA parameters, which are widely employed among  
480 researchers aiming at investigating past dietary habits. As a complement to other proxies, this  
481 study suggests that DMTA is relevant to investigate pig husbandry practices used by ancient  
482 societies. It also brings new insights for the comprehension of how the consumption of  
483 exogenous mineral particles impacts dental microwear textures of bunodont omnivorous  
484 mammals.

485

#### 486 **Competing Interest**

487 The authors declare that they have no known competing financial interests or personal  
488 relationships that could have influenced the work reported in this paper.

489

#### 490 **Acknowledgments**

491 We are most grateful to the staff of the Réserve Zoologique de la Haute-Touche (C. Audureau,  
492 J. Bernard, C. Jubert, S. Laloux, E. Marechal, R. Rabier, P. Roux, and C. Vion) for their help  
493 during the setup of the experimental structures and the care they provided to the experimental  
494 specimens. Without their dedication and expertise, this research project would not have been  
495 possible. We warmly thank G. Merceron for our discussions and his valuable advices on the  
496 study and on the manuscript. We also thank A.E.C. Walker (PALEVOPRIM) and C. Jubert for  
497 their enthusiastic help in collecting the soil samples, as well as G. Reynaud and L. Painault  
498 (PALEVOPRIM) for administrative guidance. This study was funded by the ANR project  
499 Domexp (ANR-13-JSH3-0003-01, French Agency for Research). M. Louail was funded by the  
500 ALIHOM project (project n°210389, *Nouvelle-Aquitaine* region, France) and the *Ministère de*

501 *l'Enseignement supérieur, de la Recherche et de l'Innovation* (France). We thank the three  
502 anonymous reviewers whose comments greatly improved the initial version of the manuscript.

503

#### 504 **References**

505 Ackermans, N. L., Winkler, D. E., Martin, L. F., Kaiser, T. M., Clauss, M., & Hatt, J.-M. (2020).

506 Dust and grit matter: Abrasives of different size lead to opposing dental microwear  
507 textures in experimentally fed sheep (*Ovis aries*). *The Journal of Experimental Biology*,  
508 223(3), jeb220442. <https://doi.org/10.1242/jeb.220442>

509 Balasse, M., Cucchi, T., Evin, A., Bălăşescu, A., Frémondeau, D., & Horard-Herbin, M.-P.

510 (2018). Wild game or farm animal? Tracking human-pig relationships in ancient times  
511 through stable isotope analysis. In C. Stépanoff & J.-D. Vigne (Eds.), *Hybrid*  
512 *Communities. Biosocial Approaches to Domestication and Other Trans-species*  
513 *Relationships* (pp. 81–96). Routledge.

514 <https://www.taylorfrancis.com/books/9781351717984>

515 Barthelmy, D. (2014). Mineralogy Database, available at <http://webmineral.com/> (last access:  
516 December 2021)

517 Beattie, V. E., & O'Connell, N. E. (2002). Relationship Between Rooting Behaviour and  
518 Foraging in Growing Pigs. *Animal Welfare*, 11(3), 295–303.

519 Berlioz, E., Azorit, C., Blondel, C., Ruiz, M. S. T., & Merceron, G. (2017). Deer in an arid  
520 habitat: Dental microwear textures track feeding adaptability. *Hystrix, the Italian*  
521 *Journal of Mammalogy*, 28, 222–230. <https://doi.org/10.4404/hystrix-28.2-12048>

522 Berlioz, É., Kostopoulos, D. S., Blondel, C., & Merceron, G. (2018). Feeding ecology of  
523 *Eucladoceros ctenoides* as a proxy to track regional environmental variations in Europe  
524 during the early Pleistocene. *Comptes Rendus Palevol*, 17(4), 320–332.  
525 <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2017.07.002>



- 526 Blondel, C., Rowan, J., Merceron, G., Bibi, F., Negash, E., Barr, W. A., & Boisserie, J.-R.  
 527 (2018). Feeding ecology of Tragelaphini (Bovidae) from the Shungura Formation, Omo  
 528 Valley, Ethiopia: Contribution of dental wear analyses. *Palaeogeography,*  
 529 *Palaeoclimatology, Palaeoecology,* 496, 103–120.  
 530 <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2018.01.027>
- 531 Brindley, G. W., & Brown, G. (1980). *Crystal Structures of Clay Minerals and their X-Ray*  
 532 *Identification.* <https://doi.org/10.1180/mono-5>
- 533 Broz, M. E., Cook, R. F., & Whitney, D. L. (2006). Microhardness, toughness, and modulus of  
 534 Mohs scale minerals. *American Mineralogist,* 91(1), 135–142.  
 535 <https://doi.org/10.2138/am.2006.1844>
- 536 Cucchi, T., Dai, L., Balasse, M., Zhao, C., Gao, J., Hu, Y., Yuan, J., & Vigne, J.-D. (2016).  
 537 Social Complexification and Pig (*Sus scrofa*) Husbandry in Ancient China: A Combined  
 538 Geometric Morphometric and Isotopic Approach. *PLOS ONE,* 11(7), e0158523.  
 539 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0158523>
- 540 Daegling, D. J., Hua, L.-C., & Ungar, P. S. (2016). The role of food stiffness in dental  
 541 microwear feature formation. *Archives of Oral Biology,* 71, 16–23.  
 542 <https://doi.org/10.1016/j.archoralbio.2016.06.018>
- 543 Damuth, J., & Janis, C. M. (2011). On the relationship between hypsodonty and feeding ecology  
 544 in ungulate mammals, and its utility in palaeoecology. *Biological Reviews,* 86(3), 733–  
 545 758. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00176.x>
- 546 Davis, M., & Pineda Munoz, S. (2016). The temporal scale of diet and dietary proxies. *Ecology*  
 547 *and Evolution,* 6(6), 1883–1897. <https://doi.org/10.1002/ece3.2054>
- 548 DeSantis, L. R. G., Scott, J. R., Schubert, B. W., Donohue, S. L., McCray, B. M., Stolk, C. A.  
 549 V., Winburn, A. A., Greshko, M. A., & O’Hara, M. C. (2013). Direct Comparisons of

- 550 2D and 3D Dental Microwear Proxies in Extant Herbivorous and Carnivorous  
 551 Mammals. *PLOS ONE*, 8(8), e71428. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0071428>
- 552 Dixon, J. B., & Weed, S. B. (Eds.). (1989). *Minerals in Soil Environments*. Soil Science Society  
 553 of America. <https://doi.org/10.2136/sssabookser1.2ed>
- 554 Fannin, L. D., Singels, E., Esler, K. J., & Dominy, N. J. (2021). Grit and consequence.  
 555 *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, evan.21927.  
 556 <https://doi.org/10.1002/evan.21927>
- 557 Gallego-Valle, A., Colominas, L., Burguet-Coca, A., Aguilera, M., Palet, J.-M., & Tornero, C.  
 558 (2020). What is on the menu today? Creating a microwear reference collection through  
 559 a controlled-food trial to study feeding management systems of ancient agropastoral  
 560 societies. *Quaternary International*, 557, 3–11.  
 561 <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2020.02.020>
- 562 Grant, A. (1982). The use of tooth wear as a guide to the age of domestic animals. In B. Wilson,  
 563 S. Grigson, & S. Payne (Eds.), *Ageing and Sexing Animal Bones from Archaeological*  
 564 *Sites* (pp. 91–108). British Archaeological Reports, British series.
- 565 Harbers, H., Neaux, D., Ortiz, K., Blanc, B., Laurens, F., Baly, I., Callou, C., Schafberg, R.,  
 566 Haruda, A., Lecompte, F., Casabianca, F., Studer, J., Renaud, S., Cornette, R., Locatelli,  
 567 Y., Vigne, J.-D., Herrel, A., & Cucchi, T. (2020a). The mark of captivity: Plastic  
 568 responses in the ankle bone of a wild ungulate (*Sus scrofa*). *Royal Society Open Science*,  
 569 7(3), 192039. <https://doi.org/10.1098/rsos.192039>
- 570 Harbers, H., Zanolli, C., Cazenave, M., Theil, J.-C., Ortiz, K., Blanc, B., Locatelli, Y.,  
 571 Schafberg, R., Lecompte, F., Baly, I., Laurens, F., Callou, C., Herrel, A., Puymérail, L.,  
 572 & Cucchi, T. (2020b). Investigating the impact of captivity and domestication on limb  
 573 bone cortical morphology: An experimental approach using a wild boar model.  
 574 *Scientific Reports*, 10(1), 19070. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-75496-6>

- 575 Harris, J. M., & Cerling, T. E. (2002). Dietary adaptations of extant and Neogene African suids.  
576 *Journal of Zoology*, 256(1), 45–54. <https://doi.org/10.1017/S0952836902000067>
- 577 Hatt, J.-M., Codron, D., Ackermans, N. L., Martin, L. F., Richter, H., Kircher, P. R., Gerspach,  
578 C., Hummel, J., & Clauss, M. (2020). The effect of the rumen washing mechanism in  
579 sheep differs with concentration and size of abrasive particles. *Palaeogeography,*  
580 *Palaeoclimatology,* *Palaeoecology*, 550, 109728.  
581 <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2020.109728>
- 582 Hiiemae, K. M. (2000). CHAPTER 13—Feeding in Mammals. In K. Schwenk (Ed.), *Feeding*  
583 (pp. 411–448). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-012632590-4/50014-9>
- 584 Hoffman, J. M., Fraser, D., & Clementz, M. T. (2015). Controlled feeding trials with ungulates:  
585 A new application of in vivo dental molding to assess the abrasive factors of microwear.  
586 *Journal of Experimental Biology*, 218(10), 1538–1547.  
587 <https://doi.org/10.1242/jeb.118406>
- 588 Hua, L., Chen, J., & Ungar, P. S. (2020). Diet reduces the effect of exogenous grit on tooth  
589 microwear. *Biosurface and Biotribology*, 6(2), 48–52.  
590 <https://doi.org/10.1049/bsbt.2019.0041>
- 591 Keuling, O., Podgórski, T., Monaco, A., Melletti, M., Merta, D., Albrycht, M., Genov, P. V.,  
592 Gethöffer, F., Vetter, S. G., Jori, F., Scalera, R., & Gongora, J. (2017). Eurasian Wild  
593 Boar *Sus scrofa* (Linnaeus, 1758). In M. Melletti & E. Meijaard (Eds.), *Ecology,*  
594 *Conservation and Management of Wild Pigs and Peccaries* (1st ed., pp. 202–233).  
595 Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781316941232.023>
- 596 Lazagabaster, I. A. (2019). Dental microwear texture analysis of Pliocene Suidae from Hadar  
597 and Kanapoi in the context of early hominin dietary breadth expansion. *Journal of*  
598 *Human Evolution*, 132, 80–100. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2019.04.010>

- 599 Louail, M., Ferchaud, S., Souron, A., Walker, A. E. C., & Merceron, G. (2021). Dental  
600 microwear textures differ in pigs with overall similar diets but fed with different seeds.  
601 *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 572, 110415.  
602 <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2021.110415>
- 603 Lucas, P. W. (2004). *Dental Functional Morphology: How Teeth Work* (1st ed.). Cambridge  
604 University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511735011>
- 605 Lucas, P. W., Casteren, A. van, Al-Fadhalah, K., Almusallam, A. S., Henry, A. G., Michael, S.,  
606 Watzke, J., Reed, D. A., Diekwisch, T. G. H., Strait, D. S., & Atkins, A. G. (2014). The  
607 Role of Dust, Grit and Phytoliths in Tooth Wear. *Annales Zoologici Fennici*, 51(1–2),  
608 143–152. <https://doi.org/10.5735/086.051.0215>
- 609 Lucas, P. W., Constantino, P., Wood, B., & Lawn, B. (2008). Dental enamel as a dietary  
610 indicator in mammals. *BioEssays*, 30(4), 374–385. <https://doi.org/10.1002/bies.20729>
- 611 Lucas, P. W., Omar, R., Al-Fadhalah, K., Almusallam, A. S., Henry, A. G., Michael, S., Thai,  
612 L. A., Watzke, J., Strait, D. S., & Atkins, A. G. (2013). Mechanisms and causes of wear  
613 in tooth enamel: Implications for hominin diets. *Journal of The Royal Society Interface*,  
614 10(80), 20120923. <https://doi.org/10.1098/rsif.2012.0923>
- 615 Madden, R. H. (2014). *Hypsodonty in Mammals: Evolution, Geomorphology and the Role of*  
616 *Earth Surface Processes*. Cambridge University Press.  
617 <https://doi.org/10.1017/CBO9781139003384>
- 618 Mainland, I. L. (2003). Dental microwear in grazing and browsing Gotland sheep (*Ovis aries*)  
619 and its implications for dietary reconstruction. *Journal of Archaeological Science*,  
620 30(11), 1513–1527. [https://doi.org/10.1016/S0305-4403\(03\)00055-4](https://doi.org/10.1016/S0305-4403(03)00055-4)
- 621 Martin, F., Plastiras, C.-A., Merceron, G., Souron, A., & Boissarie, J.-R. (2018). Dietary niches  
622 of terrestrial cercopithecines from the Plio-Pleistocene Shungura Formation, Ethiopia:

- 623 Evidence from Dental Microwear Texture Analysis. *Scientific Reports*, 8(1), 14052.  
 624 <https://doi.org/10.1038/s41598-018-32092-z>
- 625 Martin, L. F., Krause, L., Ulbricht, A., Winkler, D. E., Codron, D., Kaiser, T. M., Müller, J.,  
 626 Hummel, J., Clauss, M., Hatt, J.-M., & Schulz-Kornas, E. (2020). Dental wear at macro-  
 627 and microscopic scale in rabbits fed diets of different abrasiveness: A pilot  
 628 investigation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 556, 109886.  
 629 <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2020.109886>
- 630 Merceron, G., Blondel, C., Brunetiere, N., Francisco, A., Gautier, D., & Ramdarshan, A.  
 631 (2017). Dental microwear and controlled food testing on sheep: The TRIDENT project.  
 632 *Biosurface and Biotribology*, 3(4), 174–183. <https://doi.org/10.1016/j.bsbt.2017.12.005>
- 633 Merceron, G., Escarguel, G., Angibault, J.-M., & Verheyden-Tixier, H. (2010). Can Dental  
 634 Microwear Textures Record Inter-Individual Dietary Variations? *PLoS ONE*, 5(3),  
 635 e9542. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0009542>
- 636 Merceron, G., Hofman-Kamińska, E., & Kowalczyk, R. (2014). 3D dental microwear texture  
 637 analysis of feeding habits of sympatric ruminants in the Białowieża Primeval Forest,  
 638 Poland. *Forest Ecology and Management*, 328, 262–269.  
 639 <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.05.041>
- 640 Merceron, G., Kallend, A., Francisco, A., Louail, M., Martin, F., Plastiras, C.-A., Thiery, G.,  
 641 & Boisserie, J.-R. (2021). Further away with dental microwear analysis: Food resource  
 642 partitioning among Plio-Pleistocene monkeys from the Shungura Formation, Ethiopia.  
 643 *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 572, 110414.  
 644 <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2021.110414>
- 645 Merceron, G., Ramdarshan, A., Blondel, C., Boisserie, J.-R., Brunetiere, N., Francisco, A.,  
 646 Gautier, D., Milhet, X., Novello, A., & Pret, D. (2016). Untangling the environmental

- 647 from the dietary: Dust does not matter. *Proceedings of the Royal Society B: Biological*  
648 *Sciences*, 283(1838), 20161032. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.1032>
- 649 Merceron, G., Scott, J., Scott, R. S., Geraads, D., Spassov, N., & Ungar, P. S. (2009). Folivory  
650 or fruit/seed predation for Mesopithecus, an earliest colobine from the late Miocene of  
651 Eurasia? *Journal of Human Evolution*, 57(6), 732–738.  
652 <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2009.06.009>
- 653 Moore, D. M., & Reynolds Jr., R. C. (1989). *X-ray diffraction and the identification and*  
654 *analysis of clay minerals*. Oxford University Press.
- 655 Neaux, D., Blanc, B., Ortiz, K., Locatelli, Y., Schafberg, R., Herrel, A., Debat, V., & Cucchi,  
656 T. (2021a). Constraints associated with captivity alter craniomandibular integration in  
657 wild boar. *Journal of Anatomy*, 239(2), 489–497. <https://doi.org/10.1111/joa.13425>
- 658 Neaux, D., Blanc, B., Ortiz, K., Locatelli, Y., Laurens, F., Baly, I., Callou, C., Lecompte, F.,  
659 Cornette, R., Sansalone, G., Haruda, A., Schafberg, R., Vigne, J.-D., Debat, V., Herrel,  
660 A., & Cucchi, T. (2021b). How Changes in Functional Demands Associated with  
661 Captivity Affect the Skull Shape of a Wild Boar (*Sus scrofa*). *Evolutionary Biology*.  
662 <https://doi.org/10.1007/s11692-020-09521-x>
- 663 Percher, A. M., Merceron, G., Nsi Akoue, G., Galbany, J., Romero, A., & Charpentier, M. J.  
664 (2017). Dental microwear textural analysis as an analytical tool to depict individual  
665 traits and reconstruct the diet of a primate. *American Journal of Physical Anthropology*,  
666 165(1), 123–138. <https://doi.org/10.1002/ajpa.23337>
- 667 Price, M., & Hongo, H. (2020). The Archaeology of Pig Domestication in Eurasia. *Journal of*  
668 *Archaeological Research*, 28(4), 557–615. [https://doi.org/10.1007/s10814-019-09142-](https://doi.org/10.1007/s10814-019-09142-9)  
669 9
- 670 R Core Team (2020). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation  
671 for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <https://www.R-project.org/>.

- 672 Rabenold, D., & Pearson, O. M. (2011). Abrasive, Silica Phytoliths and the Evolution of Thick  
673 Molar Enamel in Primates, with Implications for the Diet of *Paranthropus boisei*. *PLoS*  
674 *ONE*, 6(12), e28379. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0028379>
- 675 Rivals, F., Gardeisen, A., & Cantuel, J. (2011). Domestic and wild ungulate dietary traits at  
676 Kouphovouno (Sparta, Greece): Implications for livestock management and  
677 paleoenvironment in the Neolithic. *Journal of Archaeological Science*, 38(3), 528–537.  
678 <https://doi.org/10.1016/j.jas.2010.10.007>
- 679 Ross, C. F., Iriarte-Diaz, J., & Nunn, C. L. (2012). Innovative Approaches to the Relationship  
680 Between Diet and Mandibular Morphology in Primates. *International Journal of*  
681 *Primatology*, 33(3), 632–660. <https://doi.org/10.1007/s10764-012-9599-y>
- 682 Rowley-Conwy, P., Albarella, U., & Dobney, K. (2012). Distinguishing Wild Boar from  
683 Domestic Pigs in Prehistory: A Review of Approaches and Recent Results. *Journal of*  
684 *World Prehistory*, 25(1), 1–44. <https://doi.org/10.1007/s10963-012-9055-0>
- 685 Schulz, E., Calandra, I., & Kaiser, T. M. (2010). Applying tribology to teeth of hoofed  
686 mammals. *Scanning*, 32(4), 162–182. <https://doi.org/10.1002/sca.20181>
- 687 Schulz, E., Calandra, I., & Kaiser, T. M. (2013). Feeding ecology and chewing mechanics in  
688 hoofed mammals: 3D tribology of enamel wear. *Wear*, 300(1), 169–179.  
689 <https://doi.org/10.1016/j.wear.2013.01.115>
- 690 Schulz, E., Piotrowski, V., Clauss, M., Mau, M., Merceron, G., & Kaiser, T. M. (2013). Dietary  
691 Abrasiveness Is Associated with Variability of Microwear and Dental Surface Texture  
692 in Rabbits. *PLoS ONE*, 8(2), e56167. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0056167>
- 693 Schulz-Kornas, E., Winkler, D. E., Clauss, M., Carlsson, J., Ackermans, N. L., Martin, L. F.,  
694 Hummel, J., Müller, D. W. H., Hatt, J.-M., & Kaiser, T. M. (2020). Everything matters:  
695 Molar microwear texture in goats (*Capra aegagrus hircus*) fed diets of different

- 696 abrasiveness. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 552, 109783.  
697 <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2020.109783>
- 698 Scott, J. R. (2012). Dental microwear texture analysis of extant African Bovidae. *Mammalia*,  
699 76(2). <https://doi.org/10.1515/mammalia-2011-0083>
- 700 Scott, R. S., Teaford, M. F., & Ungar, P. S. (2012). Dental microwear texture and anthropoid  
701 diets. *American Journal of Physical Anthropology*, 147(4), 551–579.  
702 <https://doi.org/10.1002/ajpa.22007>
- 703 Scott, R. S., Ungar, P. S., Bergstrom, T. S., Brown, C. A., Childs, B. E., Teaford, M. F., &  
704 Walker, A. (2006). Dental microwear texture analysis: Technical considerations.  
705 *Journal of Human Evolution*, 51(4), 339–349.  
706 <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2006.04.006>
- 707 Service du Patrimoine naturel (collectif) (2017). *Inventaire naturaliste de la Réserve*  
708 *zoologique de la Haute-Touche (Indre) du 1er au 3 juin 2016*. Service du  
709 patrimoine naturel, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
- 710 Sierra, A., Balasse, M., Rivals, F., Fiorillo, D., Utrilla, P., & Saña, M. (2021). Sheep husbandry  
711 in the early Neolithic of the Pyrenees: New data on feeding and reproduction in the cave  
712 of Chaves. *Journal of Archaeological Science: Reports*, 37, 102935.  
713 <https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2021.102935>
- 714 Sierra, A., Merino, G. O., Rivals, F., & Saña, M. (2020). Feeding practices and management of  
715 domestic mammals during the Neolithic in the Iberian Peninsula through dental  
716 microwear. *Historical Biology*, 1–13. <https://doi.org/10.1080/08912963.2020.1860957>
- 717 Souron, A. (2017). Diet and Ecology of Extant and Fossil Wild Pigs. In M. Melletti & E.  
718 Meijaard (Eds.), *Ecology, Conservation and Management of Wild Pigs and Peccaries*  
719 (1st ed., pp. 29–38). Cambridge University Press.  
720 <https://doi.org/10.1017/9781316941232.005>



- 721 Souron, A., Merceron, G., Blondel, C., Brunetière, N., Colyn, M., Hofman-Kamińska, E., &  
722 Boisserie, J.-R. (2015). Three-dimensional dental microwear texture analysis and diet  
723 in extant Suidae (Mammalia: Cetartiodactyla). *Mammalia*, 79(3).  
724 <https://doi.org/10.1515/mammalia-2014-0023>
- 725 Teaford, M. F., & Oyen, O. J. (1989). In vivo and in vitro turnover in dental microwear.  
726 *American Journal of Physical Anthropology*, 80(4), 447–460.  
727 <https://doi.org/10.1002/ajpa.1330800405>
- 728 Teaford, M. F., Ross, C. F., Ungar, P. S., Vinyard, C. J., & Laird, M. F. (2021). Grit your teeth  
729 and chew your food: Implications of food material properties and abrasives for rates of  
730 dental microwear formation in laboratory *Sapajus apella* (Primates). *Palaeogeography*,  
731 *Palaeoclimatology*, *Palaeoecology*, 110644.  
732 <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2021.110644>
- 733 Teaford, M. F., Ungar, P. S., Taylor, A. B., Ross, C. F., & Vinyard, C. J. (2017). In vivo rates  
734 of dental microwear formation in laboratory primates fed different food items.  
735 *Biosurface and Biotribology*, 3(4), 166–173. <https://doi.org/10.1016/j.bsbt.2017.11.005>
- 736 Thiery, G., Gibert, C., Guy, F., Lazzari, V., Geraads, D., Spassov, N., & Merceron, G. (2021).  
737 From leaves to seeds? The dietary shift in late Miocene colobine monkeys of  
738 southeastern Europe. *Evolution*, 75(8), 1983–1997. <https://doi.org/10.1111/evo.14283>
- 739 Ungar, P. S., Grine, F. E., & Teaford, M. F. (2008). Dental Microwear and Diet of the Plio-  
740 Pleistocene Hominin *Paranthropus boisei*. *PLoS ONE*, 3(4), e2044.  
741 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0002044>
- 742 USDA, United States Department of Agriculture (1987). *Soil Mechanics Level 1 Module 3*  
743 *USDA Soil Textural Classification Study Guide*. USDA Soil Conservation Service,  
744 Washington DC.

- 745 van Casteren, A., Lucas, P. W., Strait, D. S., Michael, S., Bierwisch, N., Schwarzer, N., Al-  
746 Fadhalah, K. J., Almusallam, A. S., Thai, L. A., Saji, S., Shekeban, A., & Swain, M. V.  
747 (2018). Evidence that metallic proxies are unsuitable for assessing the mechanics of  
748 microwear formation and a new theory of the meaning of microwear. *Royal Society*  
749 *Open Science*, 5(5), 171699. <https://doi.org/10.1098/rsos.171699>
- 750 Vanpoucke, S., Mainland, I., De Cupere, B., & Waelkens, M. (2009). Dental microwear study  
751 of pigs from the classical site of Sagalassos (SW Turkey) as an aid for the reconstruction  
752 of husbandry practices in ancient times. *Environmental Archaeology*, 14(2), 137–154.  
753 <https://doi.org/10.1179/146141009X12481709928328>
- 754 Ward, J., & Mainland, I. L. (1999). Microwear in Modern Rooting and Stall-fed Pigs: The  
755 Potential of Dental Microwear Analysis for Exploring Pig Diet and Management in the  
756 Past. *Environmental Archaeology*, 4(1), 25–32. <https://doi.org/10.1179/env.1999.4.1.25>
- 757 Wilkie, T., Mainland, I., Albarella, U., Dobney, K., & Rowley-Conwy, P. (2007). A dental  
758 microwear study of pig diet and management in Iron Age, Romano-British, Anglo-  
759 Scandinavian, and medieval contexts in England. In U. Albarella, K. Dobney, A.  
760 Ervynck, & P. Rowley-Conwy (Eds.), *Pigs and Humans: 10,000 Years of Interaction*  
761 (pp. 241–254). Oxford University Press.
- 762 Winkler, D. E., Schulz-Kornas, E., Kaiser, T. M., Codron, D., Leichliter, J., Hummel, J., Martin,  
763 L. F., Clauss, M., & Tütken, T. (2020). The turnover of dental microwear texture:  
764 Testing the” last supper” effect in small mammals in a controlled feeding experiment.  
765 *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 557, 109930.  
766 <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2020.109930>
- 767 Winkler, D. E., Schulz-Kornas, E., Kaiser, T. M., De Cuyper, A., Clauss, M., & Tütken, T.  
768 (2019). Forage silica and water content control dental surface texture in guinea pigs and

- 769 provide implications for dietary reconstruction. *Proceedings of the National Academy*  
770 *of Sciences*, 116(4), 1325–1330. <https://doi.org/10.1073/pnas.1814081116>
- 771 Winkler, D. E., Tütken, T., Schulz-Kornas, E., Kaiser, T. M., Müller, J., Leichliter, J., Weber,  
772 K., Hatt, J.-M., & Clauss, M. (2020). Shape, size, and quantity of ingested external  
773 abrasives influence dental microwear texture formation in guinea pigs. *Proceedings of*  
774 *the National Academy of Sciences*, 202008149.  
775 <https://doi.org/10.1073/pnas.2008149117>
- 776 Xia, J., Zheng, J., Huang, D., Tian, Z. R., Chen, L., Zhou, Z., Ungar, P. S., & Qian, L. (2015).  
777 New model to explain tooth wear with implications for microwear formation and diet  
778 reconstruction. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(34), 10669–  
779 10672. <https://doi.org/10.1073/pnas.1509491112>
- 780 Yamada, E., Hongo, H., & Endo, H. (2021). Analyzing historic human-suid relationships  
781 through dental microwear texture and geometric morphometric analyses of  
782 archaeological suid teeth in the Ryukyu Islands. *Journal of Archaeological Science*,  
783 132, 105419. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2021.105419>
- 784 Yamada, E., Kubo, M. O., Kubo, T., & Kohno, N. (2018). Three-dimensional tooth surface  
785 texture analysis on stall-fed and wild boars (*Sus scrofa*). *PLOS ONE*, 13(10), e0204719.  
786 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0204719>