



1987-2017 : Regard sur l'évolution de l'histoire des origines

1987-2017: An overview of the evolution of the history of origins

Brigitte Senut



Édition électronique

URL : <http://journals.openedition.org/primatologie/2787>

DOI : 10.4000/primatologie.2787

ISSN : 2077-3757

Éditeur

Société francophone de primatologie

Référence électronique

Brigitte Senut, « 1987-2017 : Regard sur l'évolution de l'histoire des origines », *Revue de primatologie* [En ligne], 8 | 2017, mis en ligne le 31 mars 2018, consulté le 30 septembre 2019. URL : <http://journals.openedition.org/primatologie/2787> ; DOI : 10.4000/primatologie.2787

Ce document a été généré automatiquement le 30 septembre 2019.



Les contenus de la *Revue de primatologie* sont mis à disposition selon les termes de la Licence Creative Commons Attribution - Pas d'Utilisation Commerciale - Pas de Modification 4.0 International.

1987-2017 : Regard sur l'évolution de l'histoire des origines

1987-2017: An overview of the evolution of the history of origins

Brigitte Senut

NOTE DE L'ÉDITEUR

Soumis le 08/12/2017, accepté le 02/03/2018.

1 Introduction

- 1 L'histoire de nos origines s'est beaucoup enrichie au cours des 30 dernières années par les nombreuses découvertes de terrain. Il y a eu une très forte tendance à ne considérer que des caractères anatomiques isolés pour accorder à tel ou tel fossile le statut d'ancêtre de l'homme. De plus, la communauté baignait encore fortement dans l'idée que les caractères des chimpanzés étaient primitifs et donc ancestraux. Les comparaisons étaient effectuées préférentiellement entre le fossile étudié, le chimpanzé (au mieux le gorille et l'orang-outan) et l'homme. Et tout caractère qui n'était pas humain (et sensé être évolué, dérivé) était primitif. Ce qui était une faute fondamentale de raisonnement, mais qui a aussi entraîné une dérive vers le créationnisme : le chimpanzé redevenait un ancêtre lointain de l'homme. Ce qui suggérait implicitement que le chimpanzé n'avait pas évolué depuis plusieurs millions d'années. De nombreux anthropologues ne l'ont pas réalisé à l'époque. Cette contribution, qui ne peut être exhaustive en raison de la foule de données, tente donc de faire un point sur les trente dernières années de débat concernant les origines de l'homme en focalisant principalement sur la paléontologie en abordant les hominoïdes fossiles et leurs environnements, en mettant en avant les avancées sur les connaissances en chronologie (qu'elle soit géologique ou moléculaire), les nouvelles

découvertes fossiles, la bipédie, les scénarios des origines sans oublier un clin d'œil sur la médiatisation des données qui quelquefois finit par occulter le débat scientifique.

2 Une définition classique des hominidés revisitée

- 2 Dans les années 1980, il était classiquement admis que pour être considérés comme un de nos ancêtres, un certain nombre de caractères dentaires et crâniens (considérés comme des traits « nobles » du squelette) devaient être établis. Toutefois, les adaptations locomotrices, souvent oubliées, et en particulier la bipédie semblaient aussi solides pour aider à reconnaître des ancêtres d'hominidés.

2.1 Une histoire de face

- 3 La face devait être aplatie, la canine petite, l'émail dentaire épais, il ne devait pas y avoir de diastème aux mâchoires et l'usure des canines devait s'effectuer bout à bout et non pas sur le côté de la dent comme chez les grands singes. Enfin, au niveau du squelette, posséder un mode de locomotion bipède faisait du spécimen considéré un ancêtre idéal de notre lignée.
- 4 Au début des années 1980, de très nombreux travaux développés sur le dimorphisme sexuel et les caractères de vie chez les primates actuels et un certain nombre de données ont pu être appliquées aux fossiles de primates. C'est à cette époque que les fameux ramapithèques asiatiques datés à l'époque de 13 à 15 Ma environ perdaient leur statut d'ancêtre le plus ancien des hominidés ; ils s'avéraient être des femelles des sivapithèques (voir la synthèse du débat dans Senut, 2004) avec lesquels ils co-existaient dans les mêmes gisements fossilifères d'Asie. Sur les mêmes critères, de nombreux hominoïdes fossiles africains, comme les kenyapithèques (considérés un temps comme des ramapithèques africains) n'étaient plus considérés comme des ancêtres lointains de l'homme. Et il a été montré par Pickford (1986) que, dans les collections kényanes, la plupart des pièces attribuées à des hominidés appartenaient à des femelles, alors que celles qui étaient attribuées à des hominoïdes non-humains étaient toutes mâles !

Figure 1



Dimorphisme sexuel chez *Pan troglodytes* (1 : mâle ; 2 : femelle).
Sexual dimorphism in *Pan troglodytes* (1 = male ; 2 = female).

- 5 Or, lorsque des comparaisons plus détaillées du dimorphisme sexuel chez les hominoïdes modernes ont montré que la face était plus aplatie chez les femelles de grands singes que chez les mâles, que la canine était plus petite et losangique chez celles-ci. Les différences devinrent moins tranchées. De plus, les canines étant plus grandes, en forme de poignard chez les mâles avec des racines très longues, il apparaissait que le prognathisme était souvent lié à la taille de la canine. En outre, un aspect qui a été oublié est que les primates arboricoles ont tendance à avoir une face plus plate que les terrestres. Ceci est bien connu chez les Cercopithecoidea : si on compare un crâne de mandrill et celui d'un colobe ou d'un nasique, il est clair que le premier présente une face beaucoup plus longue. Chez les singes sud-américains, les faces sont en général assez aplaties et ce sont aussi des primates largement arboricoles. Il est intéressant de remarquer que les écureuils terrestres ont aussi tendance à posséder un museau plus allongé que les arboricoles. Le caractère « aplatissement de la face » ne serait donc pas un caractère suffisant pour considérer tel ou tel fossile comme un ancêtre potentiel humain. Il est lié non seulement au dimorphisme sexuel, mais aussi probablement au milieu de vie et donc plus complexe que ce que l'on disait à l'époque. Et cependant, dans bon nombre d'articles, pas seulement de vulgarisation, la corrélation entre face plate et statut d'ancêtre de l'homme est encore malheureusement fréquemment retrouvée !

2.2 Une histoire de dents

- 6 Une idée fréquemment admise dans les années 1980 était que l'épaisseur de l'émail est un caractère systématique et phylogénétique important. Selon cette hypothèse, plus l'émail était épais sur une molaire ou une prémolaire, plus la chance de se trouver en présence d'un hominidé fossile était grande. Cependant, les orangs-outans actuels possèdent eux aussi un émail épaissi et ce ne sont pourtant pas des hommes. Des études plus fines de l'émail, de sa croissance, mais aussi la prise en compte du type de substances absorbées et des paléoenvironnements ont conduit à modifier cette image. Généralement, l'émail des dents jugales humaines est épais, mais ceci est lié principalement au fait que notre alimentation est plutôt généraliste, à base d'éléments variés plus ou moins coriaces. Chez les chimpanzés qui se nourrissent principalement d'éléments tendres, l'émail est plus fin. Quant aux orangs-outans, ils mangent souvent des fruits à coque dure et ils cassent ces dernières avec les dents. Mais cette épaisseur n'est pas un phénomène récent. Dès le Miocène moyen en Europe ou en Afrique, certaines espèces d'Hominoïdes ont développé des dents à émail épaissi, peut-être en lien avec les modifications de l'environnement à l'époque.

2.3 Une usure bout à bout des canines

- 7 En lien avec le fait que lors de l'occlusion des mâchoires, les canines frottent généralement l'une sur l'autre chez les grands singes à fort dimorphisme sexuel ; il a été communément admis qu'une usure bout à bout était un trait caractérisant les hommes. Mais ce caractère est aussi largement lié à l'usure de la dent et chez un chimpanzé âgé (mâle ou femelle), il n'est pas rare d'observer une usure apicale. En outre, chez certaines femelles de primates, lorsque la canine est petite, on n'observe pas ce décalage (cas fréquent chez les Platyrrhiniens).

- 8 La plupart des caractères utilisés pour différencier l'homme des grands singes ont été définis par comparaison entre des crânes de grands singes mâles et d'homme. Ceci a eu pour conséquence que l'homme étant considéré comme évolué, les chimpanzés apparaissaient comme primitifs et des bons modèles de l'ancêtre. Ce qui est totalement FAUX : les chimpanzés et les bonobos sont dérivés dans de nombreux caractères et NE SONT PAS de bons modèles pour interpréter les fossiles ! Les êtres fossiles ont leur propre modèle, ni humain, ni simiesque. Et cependant, dans la plupart des travaux phylogénétiques de l'époque, les chimpanzés étaient systématiquement considérés comme primitifs. Ce fut un des résultats importants de cette décennie-là où on a même considéré que le bonobo était un bon prototype de l'ancêtre (Zihlman, 1984 ; Zihlman *et al.*, 1978). Ce qui ne veut absolument rien dire. Mais ceci a pu avoir un impact sociétal très important entraînant une recrudescence du créationnisme (notamment aux Etats-Unis), puisque le chimpanzé redevenait une sorte d'ancêtre. Et cependant, cette idée a perduré jusqu'au début des années 2000 (Pilbeam, 1996 ; Wrangham et Pilbeam, 2001).

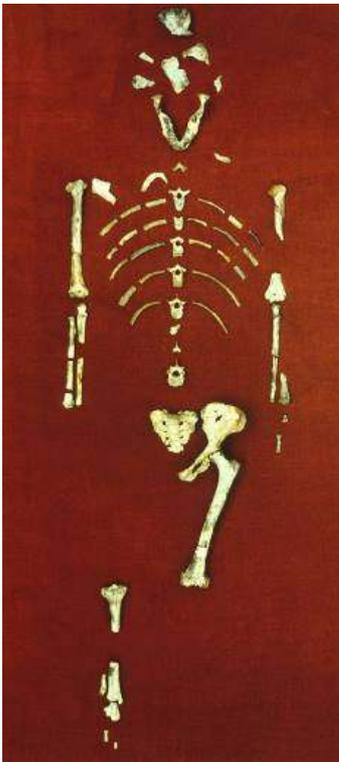
2.4 L'importance des primates actuels pour comprendre le passé

- 9 Lorsque l'on considère l'ordre des primates, la diversité des adaptations locomotrices et dentaires est remarquable et reste fondamentale pour mieux comprendre les dimorphismes sexuels ou les variations de caractères liées à la croissance. Quelquefois, des caractères établis comme humains ne sont pas aussi tranchés au sens de la variabilité, maître mot de l'évolution. Et dès les années 1980, ont été développées des analyses sur les caractères de vie des primates actuels qui permettent de mieux appréhender les hominoïdes fossiles, y compris les hominidés. Mais en dehors des restes dento-squelettiques, l'étude des comportements cognitifs est aussi importante pour mieux comprendre les cultures des hominidés anciens, la socialité et nous apprend que les barrières entre l'homme et l'animal sont de plus en plus poreuses même si elles restent souvent discutées.

3 Les ancêtres en 1987

- 10 Au moment de la création de la Société Francophone de Primatologie, les restes des plus anciens représentants de notre lignée pouvaient se compter sur les doigts des mains et on comprend bien pourquoi les scénarios évolutifs ont été si différents et contradictoires à l'époque. Les ramapithèques qui avaient eu leur heure de gloire dans les années 1960 jusqu'au début des années 1980 n'étaient plus considérés comme des ancêtres potentiels, tout comme une grande partie des hominoïdes miocènes. De plus, les données de la génétique et de la biologie moléculaire avançaient des âges de divergence aux environs de 2 à 4 millions, ce qui a engendré un abandon de l'étude des hominoïdes miocènes africains pour se concentrer sur des terrains plus jeunes, et c'est une des raisons pour lesquelles les travaux menés en Afrique sur les origines de l'homme l'ont été principalement (à quelques exceptions près) par des anthropologues plutôt que des paléontologues.

Figure 2



Squelette le plus complet d'*Australopithecus afarensis* connu en 1974.
 Most complete skeleton of *Australopithecus afarensis* known in 1974.

- 11 Une valeur sûre restait Lucy (Johanson *et al.*, 1978), un peu vieillie et datée de 3,2 Ma, mais qu'en était-il de ses ancêtres potentiels ? Dans les niveaux les plus anciens tous kényans, on connaissait le maxillaire de *Samburupithecus* vieux de 9 à 10 Ma (Ishida *et al.*, 1984 ; Ishida et Pickford, 1997), la mandibule de Lothagam (Patterson *et al.*, 1970) dans des dépôts âgés de 5,1 Ma (mais ensuite rajeunis à 4,7 Ma), la fameuse molaire trouvée dans les Collines Tugen dans la formation de Lukeino vieille de 6 Ma (Pickford, 1975), un humérus proximal à Chemeron West (5,1 Ma) (Pickford *et al.*, 1983) et un humérus distal à Kanapoi, vieux de 4 Ma (Patterson et Howells, 1967). A ces découvertes osseuses, il faut ajouter la découverte des célèbres traces de pas de Laetoli en Tanzanie datée de 3,6 à 3,8 Ma (Leakey *et al.*, 1979).
- 12 Tout cela constituait bien peu de choses pour établir les relations de parenté entre les grands singes et l'homme. Surtout que nous ne connaissions aucun reste d'ancêtres directs des grands singes actuels. Il y avait un énorme trou noir qu'il fallait combler.

4 Les avancées entre 1987 et 2017

- 13 Les progrès ont été réalisés dans de nombreux domaines, à la fois dans les géosciences, la génétique, mais aussi dans les méthodes d'étude des squelettes et des dents. Le développement de nouvelles techniques d'étude de l'anatomie a permis d'aller au plus fin des os et des dents (micro-scanners, reconstitutions 3 D, techniques biomécaniques). Mais ce sont clairement les découvertes de terrain qui ont explosé dans les années 1990 et jusqu'à aujourd'hui.

4.1 La chronologie et les méthodes de datation

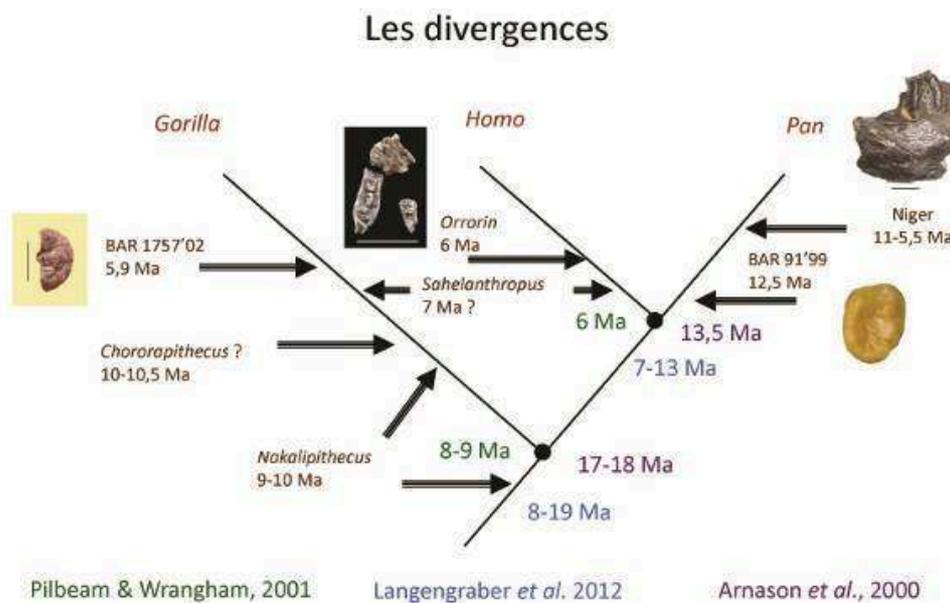
- 14 La connaissance de la chronologie des dépôts est fondamentale pour tout paléontologue et depuis la fin des années 1980, de nombreuses méthodes de datations radiométriques ont été affinées et de nouvelles techniques comme la toute nouvelle basée sur les isotopes cosmogéniques sont en plein essor et doivent être encore précisées et confrontées aux autres méthodes sur les mêmes terrains. Le paléomagnétisme complète cet éventail. Le défi restait d'estimer l'âge de terrains plus jeunes que 1Ma, car on atteignait souvent la limite des méthodes connues. Le développement de nouvelles techniques comme l'ESR (Résonance du Spin Electronique) ou celles basées sur la luminescence (OSL stimulée optiquement, TSL stimulée thermiquement) a fait beaucoup avancer les connaissances. Toutes ces techniques peuvent être confrontées aux données de la paléontologie, comme la biochronologie qui reste la méthode certainement la plus fiable. A chaque fois qu'il y a eu conflit entre une date issue des techniques de laboratoire, les données issues des faunes se sont avérées exactes, comme dans le cas de la datation du fameux crâne d'*Homo rudolfensis* KNM ER 1470, pour lequel les datations donnaient des âges proches de 2,5 Ma, alors que les associations fauniques plaidaient pour un âge plus jeune, ce qui s'est avéré correct ultérieurement (les niveaux datés ne correspondaient pas à ceux d'où provenait le crâne...). C'est aussi le cas de plusieurs gisements du Miocène ougandais, comme celui de Moroto dont l'âge de plus de 20 Ma ne s'accorde pas avec les faunes mammaliennes qui suggèrent un âge plus récent (l'âge ancien des niveaux volcaniques était probablement lié au fait que les analyses ont été perturbées car effectuées sur des roches très altérées).
- 15 Aujourd'hui, nous possédons toute une panoplie de méthodes qui permettent de couvrir toute la période où les hominoïdes, dont les hominidés ou les grands singes ont vécu (voir synthèse dans Bahain, 2017).

4.2 Les données du vivant

- 16 La génétique et la biologie moléculaire ont fait de grandes avancées depuis les années 1950 et la divergence entre grands singes et hommes a fait l'objet de nombreux travaux dans ces domaines. Les génomes de l'homme et du chimpanzé sont mieux décryptés grâce aux séquençages et on commence à appréhender les génomes des néandertaliens. Toutefois, l'approche moléculaire du temps n'est pas encore résolue, en raison notamment du fait que l'horloge ne marche pas à la même vitesse selon les taxons considérés comme cela a été suggéré au milieu des années 1980 (Britten, 1986 ; Pickford, 1987), mais aussi il a aussi été montré un ralentissement dans l'évolution des protéines d'où le souci dans le calibrage de l'horloge par rapport au temps géologique (voir revue dans Gingerich, 1986). De nombreux travaux dans les années 1980 (Goodman *et al.*, 1983 ; Hasegawa et Yano, 1984 ; Hasegawa *et al.*, 1985, 1989 ; Hasegawa 1992) ; ont proposé des dates de divergence entre grands singes et hommes qui ont impacté négativement les études paléontologiques (Pilbeam, 1996). Si cette divergence se situait aux environs de 2 Ma ou 4 Ma, il était impossible qu'un fossile plus ancien soit considéré comme un ancêtre. Et plusieurs anthropologues ont admis les dates de la biologie moléculaire et ont contraint leurs travaux sur les hominidés fossiles. La découverte de Lucy en 1974 a été fondamentale car elle a posé une date claire de la

présence d'hominidés bipèdes à 3,2 Ma. Mais par la suite des dates de 4 à 6 Ma étaient validées par la communauté, bien que certains fossiles plaident pour des dates plus anciennes. C'est pourquoi la découverte d'*Orrorin* en 2000 a été fort discutée, car elle ne convenait pas à l'« establishment » moléculaire. Si nous avions un hominidé bipède à 6 Ma, la divergence devait être plus ancienne. Petit à petit des recherches de génétique ont montré que cette dernière devait être plus ancienne (Arnason *et al.*, 2001) atteignant même 10 Ma (date proposée d'ailleurs par Coppens en 1986 dans son scénario évolutif des hominoïdes), alors que d'autres continuaient de valider des dates plus jeunes. Puis ces dernières années, plusieurs chercheurs ont montré les limites des méthodes moléculaires (Ségurel, 2017) et ont utilisé d'autres approches comme le nombre de générations (Langenraber *et al.*, 2012). En outre avec la mise en évidence récente chez dix espèces de primates de la variation des taux de substitution, il a été estimé une date de divergence entre les hommes et les chimpanzés de 12,1 millions d'années (Moorjani *et al.*, 2016). Les dates moléculaires obtenues aujourd'hui apparaissent donc un peu plus vieilles et plus cohérentes avec celles de la paléontologie.

Figure 3



Dates de divergence entre grands singes et hommes. (en violet, dates proposées par Arnason *et al.*, en 2000 ; en vert par Pilbeam et Wrangham en 2001 ; et en bleu dates par Langenraber *et al.*, en 2012).
Dates of divergences between great apes and humans (violet : dates from Arnason et al., 2000 ; green : dates from Pilbeam and Wrangham, 2001 ; blue : dates from Langenraber et al., 2012)

4.3 Les données de la paléontologie

- 17 De nouveaux taxons ont été découverts dans les régions classiquement étudiées en Afrique orientale et australe, mais il faut aussi signaler la découverte d'Australopithèques en dehors de ces zones et du Rift en Afrique centrale dans des

niveaux vieux de 3,5 Ma (Brunet *et al.*, 1995). Ceci démontre que ces hominidés n'étaient pas confinés aux régions du Rift est-africain ou au sud de l'Afrique, mais avaient probablement à l'époque une répartition plus panafricaine. Mais pour comprendre comment s'est effectué le passage entre hominoïdes non-humains et hominidés, il était évident qu'il fallait prospecter des niveaux antérieurs à 3-4 Ma et depuis 1987 les thématiques de la recherche se sont orientées vers des périodes plus anciennes. Il était fondamental de trouver des fossiles plus vieux qui permettaient d'élargir les comparaisons classiques et réductionnistes effectuées exclusivement avec les grands singes actuels.

4.3.1 Du nouveau dans le Miocène

- 18 Depuis les années 1987, les découvertes d'hominoïdes fossiles se sont multipliées, non seulement en Afrique, mais aussi en Eurasie. L'idée largement acceptée à l'époque d'une origine est-africaine de l'homme a été malmenée à plusieurs reprises, même si certains l'admettent encore. Les fossiles d'hominidés anciens (antérieurs à 3 millions d'années) étant connus en Ethiopie et au Kenya, il apparaissait que nos origines devaient être recherchées dans ces régions.
- 19 Un des problèmes est que les chercheurs se cantonnaient à travailler exclusivement sur les hominidés, mais pour comprendre les origines, il était fondamental de comprendre le passage des hominoïdes miocènes aux premiers hominidés. D'où l'importance de mieux appréhender la paléobiodiversité de ceux-ci. Sinon, on en restera à déduire nos origines d'une sorte d'apparition spontanée aux confins du Mio-Pliocène ! Malheureusement nombre de travaux concernant la phylogénie ne prennent pas en compte cet aspect temporel si important pour tout travail sur l'évolution. Il faut élargir nos vues.

4.3.1.1 Les hominoïdes miocènes

- 20 Sans nul doute, des avancées fondamentales ont été faites sur les hominoïdes miocènes et les missions de terrain très fructueuses ont conduit à la multiplication des espèces en Eurasie et en Afrique. Ces nouvelles données ont permis de combler des vides à la fois géographiques, mais aussi chronologiques. Il faut signaler la découverte dans l'Oligocène (25 Ma environ) du Kenya en 1995 (*Kamoyapithecus hamiltoni*) (Leakey *et al.*, 1995) et de Tanzanie en 2013 (*Rukwapithecus fleaglei*) (Stevens *et al.*, 2013); la reconnaissance de plus d'une dizaine de lignées d'hominoïdes de petite taille et de grande taille dans le Miocène inférieur (19-20 Ma) de l'Afrique orientale (Gebo *et al.*, 1997; Senut *et al.*, 2000; Pickford *et al.*, 2010), dans le Miocène inférieur (17-18 Ma environ) d'Egypte (Simons 1994) et d'Afrique du Sud (Senut *et al.*, 1997) et dans le Miocène moyen de Namibie (12 -13 Ma) (Conroy *et al.*, 1992) et du Kenya (Ishida *et al.*, 1984; Kunitatsu *et al.*, 2007; Nengo *et al.*, 2017). En Eurasie, il faut citer la mise au jour de nombreux restes d'hominoïdes miocènes en Turquie (*Ankarapithecus*) (Alpagut *et al.*, 1996; Kelley *et al.*, 1998), en Hongrie (*Dryopithecus*) (Kordos et Begun, 2001), en Espagne avec *Anoiapithecus*, *Pierolapithecus* dans le Miocène moyen (Moya-Sola *et al.*, 2004; 2009) et dans le Miocène supérieur (*Hispanopithecus*) (Moya-Sola et Köhler, 1993). En Bulgarie, c'est dans des niveaux datés de 7,1-7,2 Ma que le premier hominoïde a été découvert (Spassov *et al.*, 2012), qui pourrait être rapporté au genre *Graecopithecus* (Fuss *et al.*, 2017). L'Asie a livré également de nombreux hominoïdes en Chine avec *Lufengpithecus*

(Qi *et al.*, 2006 ; Ji *et al.*, 2013), en Thaïlande où des ancêtres potentiels des orangs-outans ont été signalés (*Khoratpithecus*) (Chaimanee *et al.*, 2004) et également reconnus en Birmanie (Jaeger *et al.*, 2011). Récemment, le premier hominoïde fossile a été découvert en Iran (Suwa *et al.*, 2016).

Figure 4.



Fragment de mandibule droite d'*Ugandapithecus major*, NAP XV 62'08 (échelle = 1 cm).
Right mandibular fragment of *Ugandapithecus major*, NAP XV 62'08 (scale = 1 cm).

Figure 5.



Palais de *Micropithecus clarki* NAP IV 221'08 (échelle = 0,5 cm).
Palate of *Micropithecus clarki*, NAP IV 22'08 (scale = 0.5 cm).

Figure 6.



Fémurs d'*Ugandapithecus major* (Echelle = 1 cm).
Femurs of Ugandapithecus major (scale = 1 cm).

Figure 7.



Fémur d'*Afropithecus* de Moroto II (échelle = 1 cm).
Femur of Afropithecus from Moroto II (scale) = 1 cm).

Figure 8.



Mandibule d'*Otavipithecus namibiensis* dans sa gangue.
Mandible of *Otavipithecus namibiensis* in matrix.

4.3.1.2 Des Hominidés dans le Miocène !

- 21 Les travaux de terrain sur les origines anciennes des Hominidés ont été conditionnés par les données de la biologie du vivant. Ainsi, il était plutôt difficile de rechercher des hominidés dans des niveaux plus vieux que 4 millions d'années. Or, en 1987 on savait déjà qu'il y avait des hominidés potentiels plus anciens (au Kenya, l'humérus de Chemeron par exemple vieux de 5,1 Ma, ou la mandibule fragmentaire de Tabarin âgée également de 5 Ma environ). Mais il était très difficile d'aller contre les idées reçues et acceptées par une majorité de chercheurs. Il était admis que l'homme est né dans la savane et la bipédie y était donc apparue ; la divergence entre chimpanzés et hommes devait se situer entre 4 et 6 millions d'années ; l'ancêtre commun devait avoir eu des dents similaires à celles du chimpanzé et se déplacer comme un knuckle-walker (Wrangham et Pilbeam, 2001).
- 22 Dans les années 1990, les plus anciens hominidés étaient connus entre 4 et 5 Ma, mais il faut attendre le début des années 2000 pour que les premiers restes d'hominidés soient découverts dans le Miocène supérieur au Kenya, en Ethiopie et peut-être au Tchad.
- 23 Dès qu'*Orrorin tugenensis*, un hominidé de 6 Ma était découvert en 2000 (Senut *et al.*, 2001), l'accueil a été très varié. Cette découverte était discutée par certains collègues car les restes ne collaient pas avec l'âge supposé de la dichotomie entre les grands singes et l'homme placée vers 4, peut-être 6 millions d'années. Ses dents ne présentaient pas une morphologie de chimpanzé. Bref, ils ne rentraient pas dans le moule des idées préconçues.

Figure 9.



Hypodigme d'*Orrorin tugenensis* (connu en 2000).
Hypodigm of Orrorin tugenensis (as known in 2000).

- 24 La publication d'*Orrorin* au premier trimestre 2001 (Senut *et al.*, 2001) sera suivie quelques semaines plus tard par celle d'*Ardipithecus kadabba*, un hominidé potentiel éthiopien, vieux de 5,2 à 5,8 Ma (Haile-Selassie, 2001); et en juillet suivant était annoncée la découverte de Toumai au Tchad âgé entre 6 et 7 millions d'années (Brunet *et al.*, 2002). Tous ces fossiles étaient anciens et étaient plus anciens qu'attendus. Aujourd'hui, ces trois taxons restent les plus anciens hominidés potentiels connus dans l'état actuel de nos connaissances, même s'il n'y a pas de consensus, même s'il a été proposé que les trois fossiles appartiennent au même genre *Ardipithecus* (White *et al.* 2009). Toutefois les différences observées dans le matériel attestent de la présence de trois taxons distincts dans le Miocène supérieur d'Afrique.
- 25 En 2009, un squelette assez complet d'une espèce plus récente d'*Ardipithecus*, *A. ramidus* vieux de 4,4 Ma découvert en Ethiopie était publié. Cette nouvelle espèce était considérée comme correspondant à l'hominidé le plus ancien connu (White *et al.*, 2009), mais ultérieurement, il devenait un ancêtre commun aux grands singes et à l'homme (White *et al.*, 2015). La bipédie supposée du spécimen est difficile à accepter car le genou et la hanche ne sont pas conservés et le pied est très préhensile. On peut imaginer que l'anatomie dentaire n'est pas très différente de celle des autres hominidés miocènes, car ils se nourrissaient d'éléments proches, mais clairement les locomotions n'étaient pas identiques. Il est essentiel de trouver plus de matériel dans ces périodes anciennes pour éclaircir les débats.
- 26 Il ne faut pas oublier que le continent africain est vaste et qu'une infime partie en a été prospectée. C'est pourquoi il est aujourd'hui difficile d'avancer avec certitude un lieu d'origine précis. De plus, les espèces fossiles ayant, par définition, une répartition dans

le temps et dans l'espace, il est donc encore plus complexe de répondre avec certitude à une question de lieu d'origine.

- 27 Mais récemment, une ré-étude de la mandibule de *Graecopithecus freybergi* de Grèce, et d'une prémolaire trouvée en Bulgarie (cf. *Graecopithecus* sp.), vieilles d'environ 7,1 Ma suggèrerait que les hominidés sont nés en Europe (Fuss et al., 2017). Toutefois, l'argumentation est bien mince (c'est la fusion des racines qui serait LE caractère-clé !) et aujourd'hui, cette étude est très discutée.

4.3.1.3 Découverte d'ancêtres des grands singes actuels !

- 28 Une des avancées fondamentales de ces 30 dernières années est la découverte d'ancêtres potentiels des orangs-outans, des chimpanzés et des gorilles. Si les chercheurs se sont focalisés sur les origines de l'homme, il était tout aussi intéressant (mais moins médiatique) de se concentrer sur les ancêtres des grands singes actuels. C'est également dans le Miocène supérieur que des ancêtres potentiels des gorilles et des chimpanzés ont été découverts en Afrique. En Ethiopie, il faut signaler des restes dentaires de *Chororapithecus* vieux de 9,5 Ma environ (Suwa et al., 2007), et au Kenya, ceux de *Samburupithecus* (Ishida et Pickford, 1998) âgé de 9,5 Ma, *Nakalipithecus* (Kunimatsu et al., 2007), et des restes dentaires vieux de 12,5 Ma et de 6 Ma (Pickford et Senut, 2005).
- 29 Plus récemment, un fragment de mandibule d'un proto-chimpanzé récolté au Niger en 1964 a été mis au jour dans les sous-sols du bâtiment de paléontologie au Muséum National d'Histoire Naturelle (Pickford et al., 2009).

4.3.2 Bipédie

- 30 Longtemps considérée comme un caractère des hominidés, la bipédie a été fortement discutée ces dernières années, notamment à la vue des nouvelles découvertes. On a vu resurgir dans les médias l'idée que la bipédie ne serait pas une caractéristique humaine car tous les primates peuvent la pratiquer. Cette affirmation est difficile à ne pas contester. Certes, tous les primates peuvent à un moment ou à un autre se déplacer de manière bipède, ou même prendre des postures de bipèdes, mais ceci n'est réalisé que sur de courtes distances et pendant un temps limité. La différence majeure entre l'homme et les autres primates est que chez celui-ci la bipédie peut s'effectuer sur de longues distances et pendant un temps long. Cette forme de bipédie est reflétée dans le squelette avec la colonne vertébrale à quatre courbures qui permettent d'amortir les chocs lors de la marche, le fémur allongé et incliné vers l'intérieur, un pied aux orteils non préhensiles et la présence d'une voûte plantaire à deux courbures, une longitudinale et une transversale. Les primates non-humains ne présentent pas ces caractères et dans certains cas utilisent leur queue comme stabilisateur. Et de fait, les caractères associés à la bipédie, notamment sur le fémur ou le pied, peuvent être mis en évidence très tôt dans notre histoire chez les Australopithèques, mais aujourd'hui on connaît des preuves de bipédie encore plus anciennes. Ainsi, des restes post-crâniens sont connus chez *Orrorin tugenensis* : fémurs, phalanges, humérus (Senut et al., 2001 ; Gommery et Senut, 2006) ; chez *Ardipithecus kadabba*, une seule phalange de pied (Haile-Selassie et al., 2001). Chez *Sahelanthropus tchadensis*, aucun reste de squelette n'a été décrit et la bipédie a été déduite de la position du foramen magnum sur le crâne (Brunet et al., 2002 ;). Il convient toutefois d'être prudent car le crâne écrasé est

reconstitué et la situation de ce foramen n'est pas clairement établie ; de plus, il peut être variable (Schaeffer, 1999 ; Pickford, 2005). En outre, il a été montré que la position du foramen résulte non seulement de la bipédie, mais aussi de l'accroissement du cerveau. Pour résoudre cette question, il est essentiel de mieux comprendre les adaptations locomotrices et il est probable que plusieurs formes de bipédies ont existé comme cela a été suggéré chez *Oreopithecus bambolii* du Miocène supérieur de Toscane. Et effectivement cette bipédie est différente de celle des hominidés (Köhler et Moyá-Solá, 1997). Un aspect intéressant et connu depuis les années 1970 est que la bipédie humaine est à son origine liée à l'arboricole (voir revue dans Coppens et Senut, 1991, et Senut, 2012), comme le confirment les nouvelles découvertes d'Hominidés tels qu'*Orrorin* (Senut *et al.*, 2001 ; Pickford *et al.*, 2002) et *Australopithecus sediba* (Rein *et al.*, 2017), par exemple. En fait dans la diversité des australopithèques plio-pléistocènes, on peut suggérer que tous sont bipèdes et grimpeurs aux arbres mais avec des proportions différentes ; sans oublier, que les restes de squelettes sub-complets ou complets sont rares et que la variabilité doit être mieux comprise. Les données fournies par les hominoïdes miocènes confirment que ceux-ci étaient arboricoles et une origine dans les arbres n'est donc pas à rejeter. Ce que suggèrent également des travaux récents sur les grands singes actuels (Crompton *et al.*, 2008, 2010) à partir de données biomécaniques et écologiques (voir revue dans Thorpe *et al.*, 2014).

4.3.3 Du nouveau sur les paléoenvironnements

- 31 Depuis une trentaine d'années, les méthodes d'étude des environnements ont changé. Si l'étude des adaptations locomotrices ou dentaires des grandes faunes est toujours d'actualité, la géochimie nous permet aujourd'hui de reconstituer les régimes alimentaires, notamment par l'étude des isotopes stables du carbone et de l'oxygène qui reflètent des variations dans les cycles de photosynthèse des végétaux. La mise en commun de données de domaines différents permet de mieux appréhender les reconstitutions des paléoenvironnements (Cerling *et al.*, 1997 ; Ségalen, 2007, 2017 ; Bonnefille 2010 ; Bamford *et al.*, 2014).

Figure 10.



Feuille de la Formation de Lukeino. L'assemblage de feuilles fossiles suggère un environnement de forêt sempervirente sèche, mais plusieurs spécimens présentent des pointes d'égouttures longues indiquant des endroits beaucoup plus humides.

Leaf from the Lukeino Formation. The assemblage of fossil leaves suggests a dry sempervirent forest, but several specimens with long dripping points evidence some more humid areas.

- 32 Les environnements d'émergence des hominidés ont longtemps été considérés comme plutôt ouverts (Bender *et al.*, 2012 ; Dominguez-Rodrigo 2014), mais il est apparu que les paléoenvironnements des hominidés miocènes étaient plutôt forestiers ou boisés (Pickford et Senut, 2001 ; WoldeGabriel *et al.*, 2001 ; Dericquebourg *et al.*, 2015 ; Roche *et al.*, 2013 ; Vignaud *et al.*, 2002 ; Cerling *et al.*, 2011 ; Elton, 2008).
- 33 Bien que dès le début des années 1980, Coppens (1985) avait mis en évidence la présence de niveaux plutôt boisés liés aux origines de l'homme, on a cependant associé pendant longtemps l'émergence des hominidés à des milieux ouverts, voire arides. Cependant, les recherches effectuées depuis 30 ans suggèrent un paysage plus boisé et l'étude de l'ensemble des faunes (micro- et macro-) permet d'avoir une idée plus précise de ce dernier. Les approches de la sédimentologie ont aussi beaucoup aidé, notamment pour reconstruire l'environnement d'*Orrorin tugenensis*, en mettant en évidence les ruissellements dans les environnements, la présence de calcaires lacustres, d'eaux alcalines : tout un travail de géochimiste qui complète les données squelettiques (Dericquebourg *et al.*, 2015).
- 34 Mais un aspect qui est resté un peu négligé et qui mérite d'être développé est la compréhension des structures des arbres. Certes, si les hominidés anciens présentent des caractères liés au grimper, les arbres sont présents dans l'environnement, mais quel type d'arbre ? La locomotion d'un animal est directement liée au substrat, sa flexibilité, mais aussi à son poids et résulte donc d'un compromis entre toutes les composantes (Thorpe *et al.*, 2014). Il faut continuer à étudier les modèles actuels, mais ils ne représentent pas exactement les fossiles. Ainsi les premiers hominidés bipèdes ont des proportions corporelles différentes de celle de l'homme actuel, tout comme elles sont différentes de celles de grands singes actuels. Ils grimpent certainement de manière très différente. La savane arborée (dans des milieux tropicaux à sub-tropicaux) a été considérée comme un bon milieu d'origine pour un hominidé à face raccourcie. Mais si les auteurs se sont principalement focalisés sur l'apparition des prairies, l'étude des zones boisées n'a pas connu le même engouement. Le Miombo serait un milieu propice ; décrit en 2002 (Coates-Palgrave *et al.*, 2002) il s'agit d'un terme désignant les savanes boisées de l'Afrique australe dont les essences dominantes sont *Brachystegia*, *Julbernardia* and *Isoberlinia* et qui correspond au Phytochore Zambézien de White (1986). Sa structure avec une prédominance de supports verticaux qui seraient éloignés les uns des autres serait compatible avec la morphologie du pied et les capacités manuelles de saisie telles qu'on les observe chez les hominidés anciens (Senut *et al.*, 2017). Ce type de végétation serait probablement un avantage pour se déplacer sur de longues distances. Si les Miombos sont largement répandus aujourd'hui en Afrique au sud de l'Equateur, ils peuvent avoir eu une extension beaucoup plus large dans le passé, ce qui a déjà été signalé par Bonnefille (2010) dans des sites mio-pliocènes est-africains.

Figure 11.

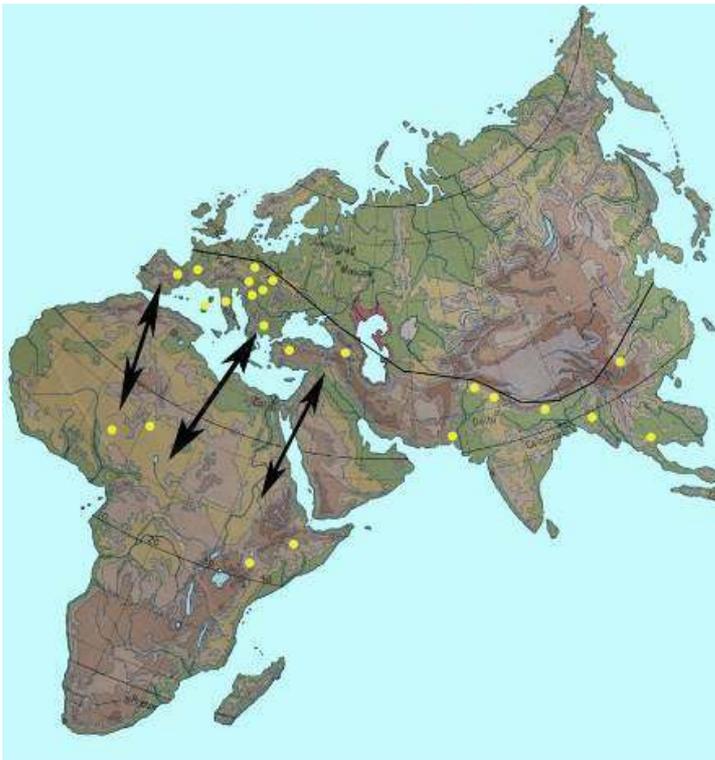


Miombo au nord de la Namibie près du fleuve Cunene.
Miombo woodland, North of Namibia in the vicinity of the Cunene River.

4.3.4 Vers une terre d'origine ?

- 35 Les chercheurs ont cherché à trouver une région d'origine des hominidés. Darwin avait proposé que le continent africain était probablement le berceau de l'homme ; puis les découvertes asiatiques allaient focaliser l'intérêt sur ce continent, jusqu'à 1924, date de la découverte du premier australopithèque en Afrique australe. Plusieurs hypothèses se sont succédé avec la Western Rift Hypothesis de Kortlandt en 1972 liée aux barrières naturelles créées par le Nil et le Zambèze, puis l'East Side Story de Coppens proposée en 1981, publiée en 1983 (et mise à jour en 1986) qui était centrée sur le Rift est-africain. Begun, quant à lui, suggère un retour vers l'Afrique à partir de l'Europe dans sa « Back to Africa Hypothesis » mise à jour en 2012 (Begun *et al.*, 2012) et plus récemment Brunet (2002) suggérait une origine à l'ouest, au Tchad. Toutefois, toutes ces hypothèses reposent sur des données géographiques partielles. En effet, les données fossiles du continent africain sont encore très limitées pour le Miocène et le Pliocène. Si on prend en compte l'évolution des environnements. On peut alors proposer un autre scénario lié aux mouvements des ceintures climatiques tropicales et on peut imaginer non pas un pays (ce qui relève plutôt de politiques locales), ni une région, mais une zone tropicale d'origine (Senut, 2011). On visualise alors des régions beaucoup plus vastes où des investigations pourraient être menées.

Figure 12.



Répartition des hominoïdes au Miocène supérieur. Le passage étant possible entre l'Eurasie et l'Afrique, les hominoïdes ont habité les zones tropicales des deux régions ; d'où la difficulté d'identifier un lieu d'origine des ancêtres des grands singes africains et des hommes. Il reste que nous n'avons aucune information sur le devenir des hominoïdes d'Afrique australe. Ont-ils évolué sur place ? Se sont-ils déplacés plus au nord ou à l'est ? Autant de questions qu'il faudra résoudre dans l'avenir, car les données sont encore bien limitées aujourd'hui.

Distribution of the Upper Miocene hominoids. Connections being possible between Eurasia and Africa, the hominoids inhabited the tropical zones of the two regions. This is why it is difficult to identify a precise cradle of modern African apes and humans. However, we still have no information on the fate of Southern Africa hominoids. Did they evolve locally? Did they migrate northwards or eastwards? Many questions remain to be solved in the future.

- 36 Mais on peut aussi se poser la question du devenir des hominoïdes d'Afrique australe découverts aux environs de 17 Ma et de 12 Ma. Ont-ils évolué sur place ? Ont-ils migré vers d'autres régions de l'Afrique ? Ou bien ont-ils tout simplement disparu ? Autant de questions auxquelles on ne pourra répondre qu'avec la découverte de nouveaux gisements, notamment dans toute l'Afrique occidentale et australe qui restent quasi-vierge pour le moment.

4.4 La médiatisation et ses dérives

- 37 Les recherches concernant les origines de l'homme ont toujours eu un retentissement important dans la presse (Saint-Blanquat, 2004 ; Pickford, 2010). Mais depuis une vingtaine d'années, on assiste à des dérives d'une sur-médiatisation, probablement en lien avec l'évolution de la recherche et aux pressions de publication (le fameux « publish » ou « perish » !). Le souci est que les journalistes ne prennent leurs références que dans les revues sensées être « sexy » ! Le fait qu'il y ait des dates d'embargo renforce l'idée que les idées qui sortent sont les meilleures, les plus originales. Mais combien de bêtises peut-on voir publier dans certains de ces articles... Au final, ce sont

les médias qui décident de l'importance ou la non-importance d'une idée. Le problème est que si les hypothèses du chercheur ne sont pas en cohérence avec celles du comité éditorial, elles n'ont aucune chance d'être retenues dans ces revues. Et petit à petit, on s'achemine vers un système de pensée unique. Ce qui est, bien évidemment, complètement anti-scientifique.

- 38 En ce qui concerne les fossiles, il est souvent présenté très rapidement une reconstitution qui sera visible dans le monde entier et qui deviendra LA reconstitution ou la référence alors que souvent les pièces sont fragmentaires et/ou écrasées. Le souci est qu'à l'ère de l'image, ce sont ces reconstitutions que l'on retient. Selon ses propres idées, on va « humaniser » un ancêtre ou le rendre plus simiesque. On oublie trop souvent que la reconstitution relève non seulement de l'information scientifique, mais aussi beaucoup des préjugés. On bâtit une sorte de « pseudo-vérité » qui impactera la recherche pendant des décennies...
- 39 Enfin, certaines annonces virent à des présentations hollywoodiennes, qui n'ont plus rien à voir avec la science. On assiste même à de véritables jeux vidéo à la recherche d'un ancêtre exceptionnel ; on surestime la dangerosité du terrain, etc. Et comme le disait Rabelais « science sans conscience n'est que ruine de l'âme ».

5 Conclusions

- 40 Au vu des toutes ces avancées, il est clair que l'approche holistique et naturaliste à longue échelle de temps s'avère essentielle pour comprendre l'émergence des hominidés, mais aussi celle des grands singes dans un contexte environnemental (et donc climatique). Aujourd'hui les données des molécules et de la paléontologie semblent se rapprocher sur des dates de divergences entre grands singes et hommes (9 - 10 Ma peut-être) et sans nul doute dans un avenir proche, nous arriverons à une meilleure cohésion.
- 41 Les découvertes probablement les plus inattendues sont celles d'ancêtres potentiels des chimpanzés au Niger et des gorilles en Afrique orientale dans des niveaux du Miocène supérieur. Leur répartition devenait panafricaine et non plus est-africaine. Plusieurs défis s'offrent à nous : il faut combler la carte de répartition des hominoïdes miocènes en Afrique. Il faut accentuer notre recherche d'ancêtres des grands singes actuels, même si cette quête est moins médiatique que le Graal de l'homme ; il faut aujourd'hui rechercher ces ancêtres dans des milieux tropicaux miocènes et multiplier les travaux de terrain qui sont les seuls à apporter les preuves irréfutables de la dichotomie entre les différents hominoïdes. Les scénarios exclusivement géographiques d'origine et d'évolution des hominoïdes modernes sont trop réducteurs. La compréhension de la structure des milieux est également fondamentale. Notre champ disciplinaire est dynamique, en pleine expansion, et je suis sûre que l'avenir offrira de nombreuses opportunités aux jeunes générations pour aller à la rencontre de nos ancêtres les plus lointains. Les 30 prochaines années vont être excitantes dans ce contexte !

Remerciements

- 42 Je voudrais remercier les organisateurs de la journée anniversaire de la SFDP 2017, Vincent Leblan et Victor Narat, pour m'avoir invitée à préparer cette intervention sur

les 30 dernières années de la paléontologie ! Mais surtout pour leur patience. Merci aussi à Martin Pickford qui a accepté de relire et critiquer ce texte.

BIBLIOGRAPHIE

- Alpagut B, Andrews P, Fortelius M, Kappelman J, Temizsoy I, Celebi H, Lindsay W. 1996. A new specimen of *Ankarapithecus meteai* from the Sinap Formation of central Anatolia. *Nature* 382:349-51. <https://doi.org/10.1038/382349a0>.
- Arnason U, Gullberg A, Schweitzer-Burguette A, Janke A. 2001. Molecular estimates of primate divergences and new hypotheses for primate dispersals and the origin of modern humans. *Hereditas* 133:217-228. <https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.2000.00217.x>.
- Bahain J-J. 2017. Des chronologies multiples et sans cesse revisitées. *Géochronique* 142:17-19.
- Begun D, Nargolwalla C, Kordos L. 2012. European Miocene hominids and the origin of African ape and human clade. *Evol Anthropol* 21:10-23. <https://doi.org/10.1002/evan.20329>.
- Bender R, Tobias PV, Bender N. 2012. The savannah hypotheses: origin, reception and impact on paleoanthropology. *Hist Phil Life Sci* 34:147-184.
- Bonnefille R. 2010. Cenozoic vegetation, climate changes and hominid evolution in tropical Africa. *Glob Planet Change* 72:390-411. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2010.01.015>.
- Brunet M, Beauvilain A, Coppens Y, Heintz E, Moutaye AHE, Pilbeam D. 1995. The first Australopithecines 2500 kilometers west of the Rift Valley (Chad). *Nature* 378:273-275. <https://doi.org/10.1038/378273a0>.
- Brunet M, Guy F, Pilbeam D, Mackaye H, Likius A, Aounta D, Beauvilain A, Blondel C, Bocherens H, Boisserie JR, De Bonis L, Coppens JY, Dejax J, Denys C, Durringer P, Eisenmann V, Fanone G, Fronty P, Geraads D, Lehmann T, Lihoreau F, Louchart A, Mahamat A, Merceron G, Mouchelin G, Otero O, Campomanes P, Ponce de Leon M, Rage JC, Sapanet M, Schuster M, Sudre J, Tassy P, Valentin X, Vignaud P, Viriot L, Zazzo A, Zollikofer C. 2002. A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa. *Nature* 418:145-151. <https://doi.org/10.1038/nature00879>.
- Britten R. 1986. Rates of DNA sequence evolution differ between taxonomic groups. *Science* 231:1393-1398. <https://doi.org/10.1126/science.3082006>.
- Cerling TE, Harris JM, MacFadden BJ, Leakey MG, Quade J, Eisenmann V, Ehleringer JR. 1997. Global vegetation change through the Miocene/Pliocene boundary. *Nature* 389:153-158. <https://doi.org/10.1038/38229>.
- Cerling TE, Wynn JG, Andanje SA, Bird MI, Korir DK, Levin NE, Mace W, Macharia AN, Quade J, Remien CH. 2011. Woody cover and hominin environments in the past 6 million years. *Nature* 476:51-56. <https://doi.org/10.1038/nature10306>.
- Chaimanee Y, Suteethorn V, Jintasakul P, Vidthayanon C, Marandat B, Jaeger JJ. 2004. A new orang-utan relative from the Late Miocene of Thailand. *Nature* 427:439-441. <https://doi.org/10.1038/nature02245>.

- Coates Palgrave K, Drummond RB, Moll EJ, Coates Palgrave M. 2002. *Trees of southern Africa*. Cape Town: Struik Publishers.
- Conroy GC, Pickford M, Senut B, Van Couvering J, Mein P. 1992. *Otavipithecus namibiensis*, nov. gen., nov. sp., first Miocene hominoid from Southern Africa (Berg Aukas, Namibia). *Nature* 356:144-148. <https://doi.org/10.1038/356144a0>.
- Coppens Y. 1983. Les plus anciens fossiles d'Hominidés. In: *Recent advances in the evolution of primates*. Rome, Vatican. Pontificiae Academiae Scientiarum Scripta varia 50: 1-9.
- Coppens Y (ed). 1985. Environnement des Hominidés au Plio-Pleistocène. Paris : Colloque International, Fondation Singer-Polignac Masson.
- Coppens Y. 1986. Evolution de l'homme. *La Vie des Sciences*. C R 3 (3):227-243.
- Coppens Y, Senut B (eds). 1991. Origine(s) de la bipédie chez les Hominidae. *Cah Paleoanthrop* CNRS, Paris, 301p.
- Crompton RH, Sellers WI, Thorpe SKS. 2010. Arborealism, terrestriality and bipedalism. *Philos Trans R Soc B* 365:3301-3314. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0035>.
- Dericquebourg P, Person A, Ségalen L, Pickford M, Senut B, Fagel N. 2015. Environmental significance of Upper Miocene phosphorites at hominid sites in the Lukeino Formation (Tugen Hills, Kenya). *Sedimentary Geology* 327:43-54. <https://doi.org/10.1016/j.sedgeo.2015.07.005>.
- Domínguez-Rodrigo M. 2014. Is the "savanna hypothesis" a dead concept for explaining the emergence of the earliest hominins? *Curr Anthropol* 55:59-81. <https://doi.org/10.1086/674530>.
- Elton S. 2008. The environmental context of human evolutionary history in Eurasia and Africa. *J Anat* 212:377-393. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7580.2008.00872.x>.
- Fuss J, Spassov N, Begun DR, Böhme M. 2017. Potential hominin affinities of *Graecopithecus* from the Late Miocene of Europe. *PLoS ONE*12(5): e0177127. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0177127>.
- Gebo DL, McLatchy L, Kityo R, Deino A, Kingston J, Pilbeam D. 1997. A Hominoid genus from the Early Miocene of Uganda. *Science* 76:401-404. <https://doi.org/10.1126/science.276.5311.401>.
- Gingerich PD. 1986. Temporal scaling of molecular evolution in primates and other mammals. *Mol Biol Evol* 3(3):205-221.
- Gommery D, Senut B. 2006. La phalange distale du pouce d'*Orrorin tugenensis*, Miocène supérieur des Tugen Hills, Kenya. *Geobios* 39:372-384. <https://doi.org/10.1016/j.geobios.2005.03.002>.
- Goodman M, Baba ML, Darga LL. 1983. The bearing of molecular data on the cladogenesis and times of divergence of hominoid lineages. In: *New interpretations of ape and human ancestry* (Ciochon RL, Corruccini RS, editors). New York: Plenum Press; pp. 67-86. https://doi.org/10.1007/978-1-4684-8854-8_3.
- Haile-Sélassie Y. 2001. Late Miocene hominoids from the Middle Awash. *Nature* 412:178-181. <https://doi.org/10.1038/35084063>.
- Hasegawa M. 1992. Evolution of Hominoids as Inferred from DNA Sequences. In: *Topics in Primatology* (Nishida T, McGrew WC, Marler P, Pickford M, de Waal FBM, editors). Tokyo: University of Tokyo Press; pp. 347-357.
- Hasegawa M, Yano T. 1984. Phylogeny and classification of Hominoidea as inferred from DNA sequence data. *Proc. Jpn Acad Sci* 60B:389-392. <https://doi.org/10.2183/pjab.60.389>.

Hasegawa M, Kishino H, Yano T. 1985. Dating of the Human-Ape splitting by a molecular clock of Mitochondrial DNA. *J Mol Evol* 22:160-174. <https://doi.org/10.1007/BF02101694>.

Hasegawa M, Kishino H, Yano T. 1989. Estimations of branching dates among primates by molecular clocks of nuclear DNA which slowed down in Hominoidea. *J Hum Evol* 18:461-476. [https://doi.org/10.1016/0047-2484\(89\)90075-4](https://doi.org/10.1016/0047-2484(89)90075-4).

Ishida H, Pickford M. 1997. A new Late Miocene hominoid from Kenya: *Samburupithecus kiptalami* gen. et sp. nov. *C R Acad Sci Paris Ila* 325:823-829.

Ishida H, Pickford M, Nakaya H, Nakano Y. 1984. Fossil anthropoids from Nachola and Samburu Hills. *African Studies Monograph, Supplementary Issue* 2:73-85.

Jaeger JJ, Soe AN, Chavasseau O, Coster P, Emonet EG, Guy F, Lebrun R, Maung A, Khyaw AA, Shwe H, Tun ST, Oo KL, Rugbumrung M, Bocherens H, Benammi M, Chaivanich K, Tafforeau P, Chaimanee Y. 2011. First Hominoid from the Late Miocene of the Irrawaddy Formation (Myanmar). *PLoS ONE* 6(4), e17065. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0017065>.

Ji XP, Jablonski NG, Su DF, Deng CL, Flynn LJ, You YS, Kelley J. 2013. Juvenile hominoid cranium from the terminal Miocene of Yunnan, China. *Chinese Science Bulletin* 58(31):3771-3779. <https://doi.org/10.1007/s11434-013-6021-x>.

Johanson D, White TD, Coppens Y. 1978. A new species of the genus *Australopithecus* (Primates, Hominidae) from the Pliocene of Eastern Africa. *Kirtlandia* 28:1-14.

Kelley J, Andrews P, Alpagut B. 2008. A new hominoid species from the middle Miocene site of Paşalar, Turkey. *J Hum Evol* 54:455-479. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2007.08.007>.

Köhler M. et Moyá-Solá S. 1997. Ape-like or hominid-like? The positional behavior of *Oreopithecus bambolii* reconsidered. *Proc Nat Acad Sci USA* 94:11747-11750. <https://doi.org/10.1073/pnas.94.21.11747>.

Kordos L, Begun DR. 2001. A new cranium of *Dryopithecus* from Rudabánya, Hungary. *J Hum Evol* 41:689-700. <https://doi.org/10.1006/jhev.2001.0523>.

Kortlandt A. 1972. *New Perspectives on Ape and Human Evolution*. Amsterdam: Stichting voor Psychobiologie, 100 pp.

Kunimatsu Y, Nakatsukasa M, Sawada Y, Sakai T, Hyodo M, Hyodo H, Itaya T, Nakaya H, Saegusa H, Mazurier A, Saneyoshi M, Tsujikawa H, Yamamoto A, Mbua E. 2007. A new Late Miocene great ape from Kenya and its implications to the origins of African great apes and humans. *Proc Natl Acad Sci USA* 104:19220-19225. <https://doi.org/10.1073/pnas.0706190104>.

Langergraber KE, Prüfer K, Rowney C, Boesch C, Crockford C, Fawcett K, Inoue E, Inoue-Muruyama M, Mitani JC, Muller MN, Robbins MM, Schubert G, Stoinski TS, Viola B, Watts D, Wittig RM, Wrangham RW, Zuberbühler K, Pääbo S, Vigilant L. 2012. Generation times in wild chimpanzees and gorillas suggest earlier divergence times in great ape and human evolution. *Proc Natl Acad Sci USA* 109:15716-15721. <https://doi.org/10.1073/pnas.1211740109>.

Leakey MD, Hay RL. 1979. Pliocene footprints in the Laetolil Beds, Northern Tanzania. *Nature* 278:317-323. <https://doi.org/10.1038/278317a0>.

Leakey MG, Ungar PS, Walker A. 1995. A new genus of large primate from the late Oligocene of Lothidok, Turkana District, Kenya. *J Hum Evol* 28:519-531. <https://doi.org/10.1006/jhev.1995.1040>.

Moorjani P, Amorim CEG, Arndt PF, Przeworski M. 2016. Variation in the molecular clock of primates. *Proc Natl Acad Sci USA* 113 (38):10607-10612. <https://doi.org/10.1073/pnas.1600374113>.

- Moyá-Solá S, Köhler M. 1993. Recent discoveries of *Dryopithecus* shed new light on the evolution of great apes. *Nature* 365:543-545. <https://doi.org/10.1038/365543a0>.
- Moyá-Solá S, Köhler M, Alba DM, Casanovas-Vilar I, Galindo J. 2004. *Pierolapithecus catalaunicus*, a New Middle Miocene Great Ape from Spain. *Science* 306:1339-1344. <https://doi.org/10.1126/science.1103094>.
- Moyá-Solá S, Alba DM, Almécija S, Casanovas-Vilar I, Köhler M, De Esteban-Trivigno S, Robles JM, Galindo J, Fortuny J. 2009. A unique Middle Miocene European hominoid and the origins of the great ape and human clade. *Proc Natl Acad Sci USA* 106:9601-9606. <https://doi.org/10.1073/pnas.0811730106>.
- Nengo I, Tafforeau P, Gilbert CC, Fleagle JG, Miller ER, Feibel C, Fox D, Feinberg J, Pugh KD, Berruyer C, Mana S, Engle Z, Spoor F. 2017. New infant cranium from the African Miocene sheds light on ape evolution. *Nature* 548:169-174. <https://doi.org/10.1038/nature23456>.
- Patterson B, Behrensmeyer AK, Sill WD. 1970. Geology and fauna of a new Pliocene locality in northwestern Kenya. *Nature* 226:918-921. <https://doi.org/10.1038/226918a0>.
- Patterson B, Howells WW. 1967. Hominid humeral fragment from Early Pleistocene of Northwestern Kenya. *Science* 156:64-66. <https://doi.org/10.1126/science.156.3771.64>.
- Pickford M. 1975. Late Miocene sediments and fossils from the northern Kenya Rift Valley. *Nature* 256:279-284. <https://doi.org/10.1038/256279a0>.
- Pickford M. 1986. Sexual dimorphism in Proconsul. In: *Sexual dimorphism in Primates* (Pickford M, Chiarelli B, editors). Florence: Il Sedicesimo. pp. 133-170. <https://doi.org/10.1007/BF02437490>.
- Pickford M. 1987. The diversity, zoogeography and geochronology of monkeys. *Hum Evol* 2(1): 71-89. <https://doi.org/10.1007/BF02436532>.
- Pickford M. 2005. Orientation of the foramen magnum in late Miocene to extant African apes and hominids. *Anthropologie Brno* 43(2-3):103-110.
- Pickford M. 2010. Marketing Palaeoanthropology: The Rise of Yellow Science. In: *Le patrimoine paléontologique Des trésors du fond des temps*. JP Saint Martin, S Saint Martin, G Oaie, A Seghedi, D Grigorescu (editors), Geoecomar : Bucarest. pp. 215-269.
- Pickford M, Coppens Y, Senut B, Morales J, Braga J. 2009. Late Miocene hominoid from Niger. *C R Palevol* 8:413-425. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2008.11.003>.
- Pickford M, Johanson DC, Lovejoy CO, White TD, Aronson J. 1983. A hominid humeral fragment from the Pliocene of Kenya. *Am J Phys Anthropol* 60:337-346. <https://doi.org/10.1002/ajpa.1330600306>.
- Pickford M, Musalizi S, Senut B, Gommery D, Musiime E. 2010. Small apes from the Early Miocene of Napak, Uganda. *Geo-Pal Uganda* 3:1-111.
- Pickford M, Senut B. 2001. The geological and faunal context of Late Miocene hominid remains from Lukeino, Kenya. *C R Acad Sci Paris* 332:145-152. [https://doi.org/10.1016/S1251-8050\(01\)01528-2](https://doi.org/10.1016/S1251-8050(01)01528-2).
- Pickford M, Senut B. 2005. Hominoid teeth with chimpanzee- and gorilla-like features from the Miocene of Kenya: implications for the chronology of the ape-human divergence and biogeography of Miocene hominoids. *Anthropol Sci* 113:95-102. (Published online 13 July 2004). <https://doi.org/10.1537/ase.04S014>.
- Pickford M, Senut B, Gommery D, Treil J. 2002 Bipedalism of *Orrorin tugenensis* revealed by its femora. *C R Palevol* 1:191-203. [https://doi.org/10.1016/S1631-0683\(02\)00028-3](https://doi.org/10.1016/S1631-0683(02)00028-3).

- Pilbeam D. 1996. Genetic and morphological records of the Hominoidea and hominid origins: a synthesis. *Mol Biol Evol* 5:155-168. <https://doi.org/10.1006/mpev.1996.0010>.
- Qi G, Dong W, Zheng L, Zhao L, Gao F, Yue L, Zhang Y. 2006. Taxonomy, age and environment status of the Yuanmou hominoids. *Chinese Science Bulletin* 51(6):704-712. <https://doi.org/10.1007/s11434-006-0704-5>.
- Rein TR, Harrison T, Carlson KJ, Harvati K. 2017. Adaptation to suspensory locomotion in *Australopithecus sediba*. *J Hum Evol* 104:1-12. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2016.12.005>.
- Roche D, Ségalen L, Senut B, Pickford M. 2013. Stable isotope analyses of tooth enamel carbonate of large herbivores from the Tugen Hills deposits: Palaeoenvironmental context of the earliest Kenyan hominids. *E P S L* 381:39-51. <https://doi.org/10.1016/j.epsl.2013.08.021>.
- Schaeffer MS. 1999. Brief communication: Foramen magnum-carotid foramina relationship: Is it useful for species designation? *Am J Phys Anthropol* 110:467-471. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1096-8644\(199912\)110:4<467::AID-AJPA7>3.0.CO;2-R](https://doi.org/10.1002/(SICI)1096-8644(199912)110:4<467::AID-AJPA7>3.0.CO;2-R).
- Ségalen L. 2017. Géochimie et environnements des premiers hominidés du Mio-Pliocène. *Géochronique* 142:25-29.
- Ségalen L, Lee-Thorp JA, Cerling T. 2007. Timing of C4 grass expansion across sub-Saharan Africa. *J Hum Evol* 53:549-559. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2006.12.010>.
- Ségurel L. 2017. Divergence homme-grands singes : apport de la génétique. *Géochronique* 142:14-16.
- Senut B. 2004. Origins of hominids: From *Ramapithecus-Kenyapithecus* to *Orrorin*. In: Miscelánea en homenaje a Emiliano Aguirre, Vol. III: Paleoantropología, Zona Arqueológica, Madrid: Museo Arqueológico Regional, n°4, 372-380.
- Senut B. 2011. Origin of hominids: European or African origin, neither or both? *Estudios Geológicos* 67(2):395-409. <https://doi.org/10.3989/egeol.40613.196>.
- Senut B. 2012. From hominid arboreality to hominid bipedalism. In: *African genesis-Perspectives on hominin evolution* (Reynolds SC, Gallagher A editors), Cambridge: Cambridge University Press, pp. 77-98. <https://doi.org/10.1017/CBO9781139096164.007>.
- Senut B, Pickford M, Gommery D, Kunitatsu. 2000. A new genus of Early Miocene hominoid from East Africa: *Ugandapithecus major* (Le Gros Clark et Leakey, 1950). *C R Acad Sci Paris, sér IIa* 331:227-233.
- Senut B, Pickford M, Gommery M, Mein P, Cheboi K, Coppens Y. 2001. First hominid from the Miocene (Lukoleino Formation, Kenya). *C R Acad Sci Paris. sér. IIa* 332:137-144.
- Senut B, M. Pickford, D. Gommery, Ségalen L. 2017. Palaeoenvironments and the origin of hominid bipedalism. *Historical Biology* (Tribute to Percy Milton Butler) 30:284-296. <https://doi.org/10.1080/08912963.2017.1286337>.
- Senut B, Pickford M, Wessels D. 1997. Panafrican distribution of Lower Miocene Hominoidea. *C R Acad Sci Paris t. 325, sér. II a* 741-746. [https://doi.org/10.1016/S1251-8050\(97\)89119-7](https://doi.org/10.1016/S1251-8050(97)89119-7).
- Simons EL. 1994. New monkeys (Prohylobates) and an ape humerus from the Miocene Moghara Formation of Northern Egypt. Proc. XIV Int. Primatol. Conf. Strassbourg, France, 1993, 247-253.
- Spassov N, Geraads D, Hristova L, Markov GN, Merceron G, Tzankov TK, Stoyanov K, Böhme M, Dimitrova A. 2012. A hominid tooth from Bulgaria: The last pre-human hominid of continental Europe. *J Hum Evol* 62:138-145. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2011.10.008>.

- Stevens NJ, Seiffert ER, O'Connor PM, Roberts EM, Schmitz MD, Krause C, Gorscak E, Ngasala S, Hieronymus TL, Temu J. 2013. Palaeontological evidence for an Oligocene divergence between Old World monkeys and apes. *Nature* 497:611-614. <https://doi.org/10.1038/nature12161>.
- Suwa G, Kono RT, Katoh S, Asfaw B, Beyene Y. 2007. A new species of great ape from the Late Miocene epoch in Ethiopia. *Nature* 448:921-924. <https://doi.org/10.1038/nature06113>.
- Suwa G, Kunitatsu Y, Ataabadi MM, Orak Z, Sasaki T, Fortelius M. 2016. The first hominoid from the Maragheh Formation, Iran. *Palaeobio Palaeoenv* 96:373-381. <https://doi.org/10.1007/s12549-016-0234-3>.
- Thorpe SKS, Holder R, Crompton RH. 2007. Origin of human bipedalism as an adaptation for locomotion on flexible branches. *Science* 316:1328-1331. <https://doi.org/10.1126/science.1140799>.
- Thorpe SKS, McClymont JM, Crompton RH. 2014. The arboreal origins of human bipedalism. *Antiquity* 88:906-926. <https://doi.org/10.1017/S0003598X00050778>.
- Vignaud P, Durringer P, MacKaye HT, Likius A, Blondel C, Boisserie JR, De Bonis L, Eisenmann V, Etienne ME, Geraads D, Guy F, Lehmann T, Lihoreau F, Lopez-Martinez N, Mourer-Chauviré C, Otero O, Rage JC, Schuster M, Viriot L, Zazzo A, Brunet M. 2002. Geology and palaeontology of the Upper Miocene Toros-Menalla hominid locality, Chad. *Nature* 418:152-155. <https://doi.org/10.1038/nature00880>.
- White F. 1986. *La végétation de l'Afrique [The vegetation of africa]*. Paris : Orstom-Unesco.
- White TD, Asfaw B, Beyene Y, Haile-Selassie Y, Lovejoy CO, Suwa G, WoldeGabriel G. 2009. *Ardipithecus ramidus* and the paleobiology of early hominids. *Science* 326:75-86. <https://doi.org/10.1126/science.1175802>.
- White TD, Lovejoy CO, Asfaw B, Carlson JP, Suwa G. 2015. Neither chimpanzee nor human, *Ardipithecus* reveals the surprising ancestry of both. *Proc Natl Acad Sci USA* 112:4877-4884. <https://doi.org/10.1073/pnas.1403659111>.
- WoldeGabriel G, Haile-Selassie Y, Renne PR, Hart WK, Ambrose SH, Asfaw B, Heiken G, White T. 2001. Geology and palaeontology of the Late Miocene Middle Awash valley, Ethiopia, Afar Rift, Ethiopia. *Nature* 412:175-181. <https://doi.org/10.1038/35084058>.
- Wrangham R, Pilbeam D. 2001. African apes as time machines. In: *All apes great and small, Vol. 1: African apes*. (Galdikas B, Briggs N, Sheeran L, Shapiro G, Goodall J, editors). New York: Kluwer Academic/Plenum Publishers, pp. 5-17.
- Zihlman A. 1984. Body build and tissue composition in *Pan paniscus* and *Pan troglodytes* with comparisons to other hominoids. In: *The Pygmy Chimpanzee* (Susman RL, editor), New York: Plenum Press: pp. 179-200. https://doi.org/10.1007/978-1-4757-0082-4_8.
- Zihlman A, Cronin JE, Cramer DL, Sarich VM. 1978. Pygmy chimpanzee as a possible prototype for the common ancestor of humans, chimpanzees and gorillas. *Nature* 275:744-746. <https://doi.org/10.1038/275744a0>.

RÉSUMÉS

Les trente dernières années, les études sur les origines de l'homme ont connu une véritable révolution grâce au développement des missions de terrain, mais aussi à celui des méthodes de datation qui permettent de meilleures calibrations des dépôts et donc de mieux suivre les changements évolutifs dans le temps. On a ainsi doublé la date de l'origine potentielle de notre lignée. Les hominidés fossiles ont généralement été comparés exclusivement aux grands singes

africains et aux hommes modernes ; les caractères des premiers étant généralement considérés comme primitifs. Le développement des études sur les hominoïdes fossiles ont permis de mieux préciser l'état des caractères : si le chimpanzé semblait (encore récemment) être un « bon modèle » de l'ancêtre commun aux grands singes et aux hommes, cette idée est largement controversée aujourd'hui. Les avancées de la génétique ont permis d'affiner les relations entre les primates et les dates de divergence entre l'homme et les grands singes. Aujourd'hui, on observe un rapprochement entre les données de la génétique et celles de la paléontologie. Le principe de l'uniformitarisme largement utilisé en paléontologie prend toute sa dimension dans les études de l'évolution humaine : le développement des travaux de terrain, mais aussi de laboratoire, sur les primates non-humains modernes s'avèrent essentiels pour établir des modèles comparatifs permettant de mieux appréhender les comportements culturels et locomoteurs du passé, les caractères de vie, mais aussi les milieux de vie. Les reconstitutions des environnements toujours largement basées sur les paléobiota, sont aujourd'hui complétées par les approches géochimiques sur l'émail des dents mammaliennes (précision des régimes alimentaires), mais aussi sur les sédiments (mise en évidence de phases d'aridité, par exemple). L'approche holistique et naturaliste à longue échelle de temps s'avère essentielle pour comprendre l'émergence des hommes, mais aussi celle des grands singes dans un contexte environnemental (et donc climatique).

Over the last thirty years, studies on human origins have undergone a real revolution due to the development of fieldwork, to the improvement of dating methods that allow better calibration of deposits and a better understanding of evolutionary changes in time. The date of the potential origin of our lineage has been doubled. Fossil hominids were generally compared only to African great apes and modern humans; the apes generally being regarded as primitive. The development of studies on fossil hominoids has made it possible to better define the state of the characters: whereas the chimpanzee seemed (until recently) to be a "good model" of the common ancestor of great apes and humans, this idea is highly controversial today. Advances in genetics have made it possible to refine relationships between primates and dates of divergence between humans and great apes. Today, dates from genetics and palaeontology are becoming compatible. The principle of uniformitarianism widely used in palaeontology is important in the study of human evolution: the development of fieldwork and laboratory research on modern non-human primates is essential for establishing comparative models which permit a better understanding of the cultural and locomotor behaviors of the past, the life characters, but also the living environments. The reconstructions of environments largely based on palaeobiota, are now supplemented by geochemical studies of the enamel of mammalian teeth (reconstruction of diets), but also of the sediments (highlighting phases of aridity, by example). The holistic and naturalistic approach over a long time span turns out to be essential to understand the emergence of humans, but also of great apes in an environmental (and thus climatic) framework.

INDEX

Mots-clés : évolution, Hominoidea, origines

Keywords : evolution, Hominoidea, Origins

Thèmes : paléontologie

AUTEUR

BRIGITTE SENUT

Centre de Recherches sur la Paléobiodiversité et les Paléoenvironnements (CR2P, UMR 7207),
Sorbonne Universités - MNHN, CNRS, UPMC-Paris6, Muséum national d'histoire naturelle, Paris,
France.

Auteure pour la correspondance : brigitte.senut@mnhn.fr