



BRIGITTE SENUT, MARTIN PICKFORD

## COMMENT *ORRORIN* A CHANGÉ NOS CONCEPTIONS SUR LES ORIGINES DES HOMINIDÉS

**RÉSUMÉ:** Avant la découverte d'*Orrorin* en 2000, on admettait que les plus anciens hominidés avaient vécu dans des milieux de savane il y a 5 millions d'années et que l'ancêtre commun aux grands singes africains et aux hommes ressemblait à un chimpanzé. *Orrorin*, vieux de 6 millions d'années avec son fémur de bipède, son anatomie dentaire différente de celle des chimpanzés, sa phalange terminale de pouce à la morphologie spatulée humaine et non pas réduite, permet d'invalidier ces affirmations; par ailleurs le milieu s'avère bien boisé et non pas sec. En fait, *Orrorin* apparaît plus proche de *Homo* (microdontie, petit trochanter projeté médialement, morphologie de la phalange du pouce) que d'*Australopithecus* (mégaodontie, petit trochanter projeté postérieurement, pouce encore plus spatulé), ce qui soulève la question de la position des Australopithèques dans l'évolution de l'homme. *Orrorin* présente des caractères simiesques, comme la diaphyse distale de l'humérus qui ressemble aux chimpanzés et aux Australopithèques, l'épaulement bas des canines, la présence d'une gouttière mésiale aux canines supérieures, le décalage des racines aux prémolaires inférieures. Toutefois, ces traits existent chez de nombreux grands singes miocènes.

La découverte d'*Orrorin* a obligé les paléontologues à modifier leurs idées sur le tempo des événements évolutifs et le type d'environnement dans lequel la transition a eu lieu. Elle remet également en cause la place des Australopithèques dans la phylogénie: ces derniers n'apparaissent pas comme des ancêtres directs, mais une branche latérale éteinte. Il semble donc bien que les hominidés anciens ont hérité de nombreux caractères de leurs ancêtres miocènes (microdontie, dents jugales à émail épais, du diastème post-canine, de la facette aiguë, fémur platymérique, splanchnocrâne court), et que pour plusieurs de ces caractères, les chimpanzés sont dérivés (faible épaisseur de l'émail dentaire, présence d'un diastème post-canine, diaphyse fémorale arrondie, splanchnocrâne allongé et adaptation au knuckle-walking). La polarité des caractères doit donc être révisée, tout comme l'idée que l'ancêtre commun aux grands singes et aux hommes ressemblait au chimpanzé actuel et se comportait comme lui.

**MOTS CLÉS:** *Orrorin tugenensis* – Miocène supérieur – Collines Tugen – Hominidae – Locomotion – Paléoenvironnement

**ABSTRACT:** Prior to the discovery of *Orrorin* in 2000, it was widely accepted that the earliest hominids evolved in a savannah environment some 5 million years ago and that the common ancestor of African apes and humans resembled a chimpanzee. *Orrorin*, which is 6 million years old, changed all that and more, because its femora reveal that it was an obligate biped, its dentognathic remains are unlike those of chimpanzees, its terminal thumb phalanx is spatulate and human-like, not at all like the reduced, more pointed ones of extant African apes, and its palaeoenvironment was well wooded to forested. Indeed, *Orrorin* is closer to extant *Homo* in some features of its anatomy (microdonta, lesser trochanter of the femur projecting medially, thumb morphology) than it is to australopithecines (megadonta, lesser trochanter of the femur projecting posteriorly, thumb more spatulate), which raises questions about the role of australopithecines in human evolution. There are some ape-like features in *Orrorin*, in particular the distal humerus which is like that of

*chimpanzees and australopithecines, the canines which have low shoulders, the presence of a mesial groove in upper canines, and lower premolars with offset roots, but these features occur in many Miocene apes.*

*The discovery of *Orrorin* obliges palaeontologists to modify their ideas on the timing of events and the paleoenvironment in which the ape-hominid transition took place. It also raises important questions about the validity of the widely accepted concept that australopithecines gave rise to humans, suggesting instead that australopithecines represent a side branch in the hominid family that went extinct without issue. Furthermore, it is now clear that early hominids inherited many of their features from Miocene ancestors (microdony, thick enamelled cheek teeth, lack of post-canine diastemata, lack of canine/p3 honing, platymeric femora, short splanchnocrania) and that chimpanzees, instead of being primitive in these parts of their anatomy, are in fact derived (thin enamelled cheek teeth, presence of diastemata, rounded femoral diaphysis, elongated splanchnocranium, knuckle walking locomotion). The polarity of these features therefore requires revision as does the widely publicised idea that the common ancestor of African apes and humans looked and behaved like a chimpanzee.*

**KEY WORDS:** *Orrorin tugenensis* – Upper Miocene – Tugen Hills – Hominidae – Locomotion – Paleoenvironment

## INTRODUCTION

L'homme est né dans un milieu de savane il y a près de 5 millions d'années et l'ancêtre commun aux grands singes africains et aux hommes ressemblait probablement au chimpanzé et se déplaçait probablement au sol comme ce dernier: autant d'idées reçues médiatisées depuis près de 20 ans et que la découverte des restes d'*Orrorin* en 2000 allait remettre en question. Tout cela étant lié, bien évidemment, à la définition même du terme "hominidé". Jusqu'à la fin du XXème siècle, les australopithèques étaient considérés comme des ancêtres directs de l'homme, même si certains auteurs avaient signalé la présence possible d'autres formes d'hominidés à la même époque, ce qui impliquait que les hominidés plio-pléistocènes étaient plus diversifiés qu'on ne le pensait et que les australopithèques pouvaient avoir été une branche latérale de l'évolution humaine (voir Senut, 1992 pour une revue). A cette époque, la majorité des paléoanthropologues admettaient que l'ancêtre des plus anciens hominidés serait trouvé dans le Pliocène inférieur. Or, bien avant la fin du XXème siècle, on connaissait plusieurs restes d'hominidés potentiels, comme la mandibule de Lothagam, par exemple (à l'époque considérée comme vieille de 7 Ma environ, Patterson *et al.* 1970); la fameuse molaire de Lukeino (Pickford 1975), l'humérus distal de Kanapoi (Patterson, Howells 1967) ou celui de Chemeron Northern Extension (Pickford *et al.* 1983, Senut 1983) mais ces restes étaient trop fragmentaires pour être considérés à leur juste valeur par une majorité de paléoanthropologues et il y avait une tendance à ne pas les considérer dans les phylogénies. Puis, Coppens (1981, 1983) s'intéressa à ces restes anciens, en tint compte pour expliquer la dichotomie entre les grands singes africains et les hominidés dans sa formalisation de l'"East Side Story" basée sur des changements environnementaux, la chronologie et la géographie. Le rift est-africain aurait constitué une barrière écologique entre les grands singes adaptés à un milieu forestier à l'ouest et les premiers hominidés se développant dans des milieux en voie d'assèchement à l'est aux environs de 7 à 8 Ma. Les éléments les plus importants de cette hypothèse étaient chronologique et écologique (changement climatique engendrant des modifications dans

les modèles de végétations régionales), alors qu'en dépit de son nom, l'aspect géographique a toujours été marginal en terme de scénario évolutif.

Ce fut plus tard à l'aube du troisième millénaire, près de 40 ans après la découverte des fameux kenyapithèques, que l'idée d'un ancêtre Miocène supérieur allait être reconsidérée avec la découverte d'*Orrorin tugenensis* au Kenya dans le bassin du lac Baringo (Senut *et al.* 2001).

## UNE IDENTIFICATION DIFFICILE

L'identification des plus anciens hominidés demeure une tâche difficile, car la définition de la famille varie beaucoup d'un auteur à l'autre. Pour certains, il faudrait restreindre le terme "Hominidae" aux humains et à leurs ancêtres bipèdes, alors que pour d'autres, ce terme devrait inclure tous les grands singes et hommes actuels et fossiles; enfin, les plus extrêmes considèrent que tous les grands singes africains devraient être inclus dans le genre *Homo* (Czelusniak, Goodman 1998), ou bien pour d'autres que seuls le chimpanzé et le bonobo (à l'exclusion du gorille) devraient être regroupés avec *Ardipithecus*, *Australopithecus* et les hommes dans ce genre (Wildman *et al.* 2003). Toutefois, les moléculistes et les anatomistes s'accordent sur le fait que *Pongo*, *Pan* et *Gorilla* n'appartiennent pas au même groupe zoologique, une position largement acceptée au XIXème et une partie du XXème siècle: la famille des Pongidae est aujourd'hui restreinte au genre *Pongo* (Greenfield 1979). *Homo* est plus proche des grands singes africains et peut-être plus proche de *Pan* que de *Gorilla*. Pour le moment, il apparaît plus raisonnable de restreindre le terme Hominidae aux hommes et leurs ancêtres bipèdes directs.

## L'ASPECT MOLÉCULAIRE DE LA DIVERGENCE – L'APPROCHE NÉONTOLOGIQUE ET SES PROBLÈMES

Depuis plus d'une trentaine d'années, l'histoire de la divergence entre les grands singes et les hommes a été largement dominée par les résultats opposés obtenus par

les molécularistes d'un côté et les paléontologues de l'autre. Nous savons depuis plus de deux siècles que les grands singes africains sont nos plus proches parents et tous les travaux montrent la proximité entre les grands singes africains et l'homme. Mais ces trente dernières années, les études moléculaires (en particulier celles de l'ADN génomique et de l'ADN mitochondrial) soulignent un plus fort rapprochement entre les chimpanzés et les hommes. Ce rapprochement étant assez important, certains auteurs ont même proposé de les nommer *Homo pan*, *Homo gorilla* en les classant parmi les Hominidae (Czelusniak, Goodman 1998). Les mêmes études soulignent le plus fort rapprochement du chimpanzé (ou quelquefois, le bonobo) de l'homme et il est donc largement admis que ce grand singe africain est notre plus proche parent. Toutefois, l'approche néontologique ne confirme pas les données paléontologiques, ni les données actuelles anatomiques. Plus récemment, une ré-étude cladistique des caractères a mis en évidence le rapprochement avec les orangs-outans (Grehan 2005).

Mais l'impact médiatique a été si fort que pratiquement tout le monde a accepté presque sans débat que le plus proche parent de l'homme est le chimpanzé qui est censé partager 98% ou plus de son matériel génétique (et même 99,4% pour Wildman *et al.* 2003). Il n'y a, cependant, pas de consensus clair chez les scientifiques (Marks 2002). C'est dans ce cadre complexe que nous tentons de comprendre nos ancêtres plus anciens.

## LE CHIMPANZÉ PROTOTYPE DE L'ANCÊTRE COMMUN?

Les idées préconçues sur l'apparence de l'ancêtre obscurcissent le débat. Depuis de nombreuses années, des auteurs ont considéré le chimpanzé et quelquefois, le bonobo comme bon prototype de l'ancêtre et c'est encore le cas aujourd'hui pour bon nombre d'entre eux. Ils considèrent que l'ancêtre commun aux hommes et aux chimpanzés ressemblait probablement au chimpanzé, marchait comme ces derniers en se déplaçant en pratiquant le knuckle-walking et qu'il devait posséder des dents à émail fin (Pilbeam 1996). Et de fait, de très nombreux anthropologues utilisent le chimpanzé moderne comme animal de comparaison privilégié pour les recherches sur les origines de l'homme; ils admettent (souvent sans démonstration) que les caractères simiesques sont primitifs, par opposition aux caractères humains considérés comme dérivés. Or, les chimpanzés sont loin d'être des animaux primitifs: leur locomotion, comme leurs adaptations dentaires sont très évoluées. Considérer, à priori, leurs caractères comme primitifs est donc une erreur. Les hommes présentent, de leur côté, un mode de locomotion, lui aussi, très dérivé mais dans une voie différente de celle des chimpanzés. C'est pourquoi il apparaît illusoire de déterminer la polarité de ce complexe fonctionnel sur la base exclusive des animaux modernes, qui ne sont que

des reliques d'une diversité passée beaucoup plus forte et qu'il est impératif de tenir compte des données fournies par les grands singes miocènes pour bâtir la phylogénie des hominoïdes.

L'approche comparative qui ne tenait compte que des chimpanzés et des hommes a conduit à la recherche de caractères magiques comme la face plate, la petite canine, l'usure bout à bout des canines, la perte de la facette aiguisoir du complexe C/p3, la perte du diastème entre canine et prémolaire ou la présence d'émail épais ou épaissi sur les dents pour définir les caractères hominidés. Il est vrai que si on compare ces deux primates, ces caractères semblent clairs et évidents. Mais si l'on inclut les grands singes miocènes dans cette comparaison, on s'aperçoit que ces fameux traits hominidés sont en fait bien plus largement répartis chez les fossiles du Miocène inférieur et moyen, notamment les femelles de grands singes, suggérant ainsi que la face aplatie, la petite canine, l'usure bout à bout des canines, absence de la facette aiguisoir du complexe C/p3, absence du diastème entre canine et prémolaire ou l'émail épaissi sont des caractères primitifs chez les hominoïdes (Kunimatsu 1992). Non seulement, la plupart d'entre eux sont identiques chez *Ramapithecus* et *Kenyapithecus*, ce qui avait fait placer ces derniers dans les années 70 sur notre lignée (Simons 1961, Simons, Pilbeam 1965, Leakey 1961/62, Andrews 1971), idée discutée par Genet-Varcin (1969) et Greenfield (1978), mais on les connaît également chez *Ugandapithecus*, *Nacholapithecus*, *Afropithecus*, et *Proconsul* parmi les grands singes miocènes africains, et chez *Gigantopithecus* et *Ouranopithecus* parmi les eurasiatiques. En ce qui concerne l'épaisseur de l'émail, il faut préciser que la plupart des grands singes du Miocène possèdent un émail épais ou épaissi sur leurs dents jugales. Il s'agit donc d'une plésiomorphie pour les hominoïdes.

L'absence de la facette aiguisoir C/p3 s'avère être la règle plutôt que l'exception chez les hominoïdes miocènes. Chez les grands singes à dimorphisme sexuel marqué, les femelles ne la présentent pas ou bien elle est faiblement développée; mais chez certaines espèces, c'est aussi le cas chez les mâles.

La morphologie de la canine à petite couronne associée à une longue racine est typique des grands singes africains miocènes, comme *Ugandapithecus*, *Nacholapithecus*, *Afropithecus* et *Kenyapithecus*. Elle est exprimée chez certains Australopithèques et quelques représentants de la lignée du genre *Homo* (*Orrorin*, "*Australopithecus anamensis*"); cependant, d'autres comme *Paranthropus*, *Homo* réduisent la taille de la racine.

Le prognathisme de la face est un caractère intéressant, car à part *Afropithecus*, aucun des grands singes miocènes ne présente de face allongée. La morphologie observée chez les gorilles et les chimpanzés est probablement dérivée parmi les grands singes. Les faces humaines sont encore plus courtes que celles de la plupart des grands singes miocènes. Le prognathisme de la face chez les hominoïdes est peut-être lié aussi à l'environnement. Les mammifères arboricoles présentent souvent des faces raccourcies alors

que les terrestres ont tendance à présenter un museau plus allongé. Chez les mammifères arboricoles (et en particulier chez les primates), on observe une tendance au développement de la vision aux dépens de l'olfaction, le museau se réduisant, la face devient plus orthognathe ou plus courte antéro-postérieurement (Senut 2004). En revanche, chez les mammifères quadrupèdes, le museau tend à être allongé, l'olfaction étant prédominante. Dans les lignées de primates, les arboricoles qui deviennent terrestres (par exemple, les babouins) présentent un allongement du museau. On peut penser que le prognathisme de la face chez les grands singes actuels par comparaison avec les grands singes miocènes est lié à leur vie terrestre. Si les hommes ont conservé une face plate en liaison probablement avec leur mode de locomotion, la bipédie qui nécessite une vision binoculaire stéréoscopique, mais aussi par la position de leur tête sur la colonne vertébrale verticale, bien au-dessus du niveau du sol et donc loin des odeurs terrestres.

En revanche, la face allongée, la grande canine ou un émail fin sont des caractères dérivés du groupe des chimpanzés. En particulier, la faible épaisseur de l'émail aux dents jugales des chimpanzés est dérivée au sein des hominoïdes (Pickford 2005a). Exclure les fossiles miocènes des comparaisons entre grands singes et hommes modernes revient à gommer la diversité du passé, qui permet de comprendre l'évolution. Les fossiles sont porteurs de la quatrième dimension, celle du temps, celle qui enregistre la chronologie des événements biologiques.

## UNE DÉFINITION VARIABLE

Mais comment définir les hominidés? Le mode de locomotion, la bipédie, est probablement le plus cohérent car la plupart des éléments du squelette présentent des modifications liées à une innovation évolutive fondamentale au sein des hominoïdes. D'autres hominoïdes, comme *Oreopithecus*, par exemple, ont pu pratiquer une forme de bipédie, mais cette dernière n'est pas de type humain. Seuls les hominidés sont des bipèdes obligatoires.

Récemment, certains auteurs (Brunet *et al.* 2002) ont proposé d'utiliser le terme "hominidé" pour regrouper par convenance tous les taxons qui sont plus proches des humains que des chimpanzés et n'ont aucune connotation avec un schéma taxonomique. Il est difficile d'accepter une telle définition et ce, pour plusieurs raisons. Premièrement, la définition d'une entité biologique devrait se suffire à elle-même et ne pas faire référence à un autre taxon, sinon cela devient une diagnose différentielle. Deuxièmement, le chimpanzé a beaucoup évolué depuis sa séparation d'avec les hommes, et il ne peut donc pas constituer un bon modèle pour décider si une espèce est plus proche de l'homme ou du chimpanzé. De nombreux grands singes miocènes présentent des caractères squelettiques plus proches de l'homme que du chimpanzé, mais ils ne sont toutefois pas des hominidés (bien que cela ait souvent été proposé). Enfin, la définition est vague, car elle ne renferme

aucun caractère permettant de déterminer les affinités de l'espèce considérée.

La découverte des restes d'*Orrorin*, hominidé bipède, dans les Collines Tugen au Kenya, dans des niveaux vieux de 6 millions d'années, permet de relancer le débat et de montrer que le chimpanzé n'est pas un bon prototype de l'ancêtre commun et que la dichotomie grands singes-hommes est plus ancienne que 6 millions d'années.

## L'HORLOGE MOLÉCULAIRE ET SES VARIATIONS

Tant que le groupe des Ramapithèques et des Kenyapithèques était reconnu comme hominidé, la divergence entre grands singes et hommes était considérée très ancienne (aux alentours de 16 Ma voire même 20 Ma). Mais dans les années 70, avec le développement des techniques moléculaires, des âges beaucoup plus jeunes étaient retenus, de 4 Ma à 2 Ma comme proposés par Wilson et Sarich (1969). La fameuse Lucy, bipède (*Australopithecus afarensis*) découverte dans des niveaux vieux de 3 millions d'années environ, était en accord avec ces dates et 4 Ma était classiquement admise pour la dichotomie grands singes/hommes (Wilson, Sarich 1969). En outre, certains caractères de Lucy proches de ceux des chimpanzés confortaient l'idée d'un ancêtre ressemblant au chimpanzé. Puis, il fut démontré que la fameuse horloge moléculaire n'était pas très fiable, puisqu'elle ne marchait pas à des vitesses constantes (Wolpoff 1982, Britten 1986, Pickford 1987, Stanyon 1989). Suivirent toute une série d'articles sur l'âge de la divergence variant largement (2,5 Ma à 4 Ma) en fonction de la méthode de calibration utilisée ou du type de protéine considérée. Toutefois, les fossiles semblaient donner un âge plus ancien, comme le montrait Greenfield (1980) qui estimait la divergence comprise entre 10 et 5 Ma. Mais devant l'impact des données néontologiques, un âge de 4 Ma était accepté et donc tous les fossiles antérieurs exclus a priori de notre ancestralité. C'est en 1980, lors d'une réunion au Vatican qu'une date consensuelle de 7 Ma était adoptée par les protagonistes. La découverte d'*Orrorin tugenensis* dans la Formation de Lukeino, vieille de 6 Ma obligeait à admettre que la divergence entre les grands singes et l'homme devait être située plus anciennement que 6 Ma, date généralement acceptée (mais avec réticence) par les molécularistes.

## LA DÉCOUVERTE D'ORRORIN TUGENENSIS

En 1974, était découverte dans la Formation de Lukeino à Cheboit (Collines Tugen, District de Baringo, Kenya) une molaire inférieure isolée d'un hominidé vieux de 6 millions d'années (Pickford 1975). Le statut taxonomique de cette dent a été très discuté (Senut 1998), mais à l'automne 2000, étaient découverts dans plusieurs nouveaux gisements (Kapsomin, Kapcheberek et Aragai) de la même formation

des restes d'un hominidé bipède vieux de 6 millions d'années (Bishop, Pickford 1975, Chapman, Brook 1978, Pickford, Senut 2001, Sawada *et al.* 2002), confirmant le statut d'hominidé de la première dent (Senut *et al.* 2001, Pickford, Senut 2001, Sawada *et al.* 2002; Pickford *et al.* 2002, Galik *et al.* 2004, Senut, Pickford 2004, *Figure 1*). Cette découverte a permis de remettre en question les affirmations publiées depuis ces 10 dernières années: l'âge de la dichotomie entre les grands singes et l'homme devait être vieillie, le prototype de l'ancêtre commun ne ressemblait probablement pas aux chimpanzés; la bipédie reste le meilleur caractère pour définir les hominidés; enfin, cette dernière n'est probablement pas apparue dans un milieu de savane sèche.

### L'âge

Les restes d'*Orrorin* proviennent de la Formation de Lukeino qui surmonte le trachyte de Kabarnet, datée par K/Ar, paléomagnétisme et biochronologie à 6,1 Ma; elle est recouverte par le basalte de Kaparaina dont l'âge est estimé à 5,7 Ma (Sawada *et al.* 2002). Au sein de la Formation de Lukeino, Cheboit et Aragai sont les sites les plus vieux, suivis par Kapsomin et enfin Kapcheberek situé dans les niveaux supérieurs de la Formation.

### Les fossiles

Aujourd'hui, près de 20 spécimens d'*Orrorin* ont été reconnus. Ils consistent en une mandibule fragmentaire en trois morceaux, plusieurs dents isolées, trois fragments fémoraux, un humérus fragmentaire, une phalange proximale de doigt V de la main et une phalange distale de pouce. Le genre est défini par: des dents jugales plus petites que celles des Australopithèques, une canine supérieure petite à faible hauteur, présentant une gouttière mésiale étroite et peu profonde; une petite M3 triangulaire; une p4 aux racines décalées et à la couronne oblique; des petites m2 et m3 rectangulaires ressemblant à celles du genre *Homo*; un émail épais aux dents jugales; une échancrure buccale bien développée aux dents jugales; pas de cingulum aux molaires; un fémur avec une tête sphérique à l'antéversion nette, un col fémoral allongé à section ovale; un petit trochanter saillant médialement; une répartition des corticales dans le col fémoral rappelant celle de l'homme et des australopithèques; une gouttière bien marquée pour le muscle obturateur externe dont le rôle dans la bipédie a été démontré, une fossette digitale profonde; un humérus à la crête brachioradiale verticale; une phalange proximale de la main courbe; et la dentition petite par rapport à la taille corporelle. *Orrorin* s'isole d'*Australopithecus* par la morphologie de ses dents jugales plus petites et moins allongées mésio-distalement. Il diffère d'*Ardipithecus* par son émail épais. Les canines supérieure et inférieure présentent une morphologie simiesque, que l'on retrouve chez les femelles de chimpanzé et les grands singes miocènes; elles sont toutefois réduites par rapport à celles de *Pan*. L'apex de la canine supérieure est pointu, presque sectorial et une facette d'usure peu développée est

visible lingualemment. Les fémurs indiquent qu'*Orrorin* était bipède (Senut *et al.* 2001, Pickford *et al.* 2002, Galik *et al.* 2004); toutefois, les autres os postcrâniens indiquent qu'il pouvait grimper aux arbres (Gommery, Senut, *sous presse*). La platymérie fémorale présente chez *Orrorin* est connue chez l'homme et souvent associée à la bipédie, mais inconnue chez les grands singes actuels; c'est pourquoi, elle est souvent considérée comme un trait humain; toutefois, on la retrouve chez certains grands singes miocènes comme *Proconsul nyanzae* ou *Ugandapithecus* (Gommery *et al.* 1998) par exemple et elle peut être considérée comme un caractère primitif d'hominoïde. Son absence chez les chimpanzés et les gorilles représenterait la condition dérivée.

### L'apport d'*Orrorin*

Au moment de sa découverte, *Orrorin* était le seul hominidé bipède connu plus vieux que 5 Ma et suggérait donc que la dichotomie entre les grands singes africains et les hominidés devait être plus ancienne que 6 Ma et que les dates classiques de divergence plus récente estimées par les moléculaires ne s'accordaient pas avec les données paléontologiques.

Les caractères dentaires et locomoteurs montraient qu'*Orrorin* était différent des Australopithèques. C'est un animal microdonte aux dents postcanines petites et une taille corporelle relativement grande tandis que les Australopithèques sont des hominidés mégadontes aux dents post-canines grandes associées à une taille corporelle relativement petite. Les hommes actuels sont tous microdotes. La découverte d'*Orrorin* permettait donc de confirmer que les Australopithèques n'étaient peut-être pas des ancêtres directs, mais plutôt une branche latérale de notre arbre évolutif.

*Orrorin* n'a pas vécu dans un environnement ouvert, mais bien plus forestier comme le suggèrent les restes fauniques comme les impalas, les colobes, les civettes arboricoles, les chevrotains d'eau, les céphalophes, les chauve-souris frugivores, les damans arboricoles et les restes de végétation qui renferment de grandes feuilles aux longues pointes d'égoutture (Pickford, Senut 2001, 2004, Pickford *et al.* 2004, Senut *in press*). Dans ses stades initiaux, la bipédie n'était donc pas liée à un environnement sec.

La découverte d'*Orrorin* fut suivie de celle d'autres restes dans des terrains du Miocène supérieur d'Afrique, *Ardipithecus kadabba* en Ethiopie en 2001 (Haile-Selassie 2001), puis celle la même année de *Sahelanthropus tchadensis* au Tchad (Brunet *et al.* 2002) reconstitué récemment (Zollikofer *et al.* 2005), dont les bipédies sont discutées (Wolpoff *et al.* 2002, Senut, Pickford 2004, Senut, *sous presse*, Pickford 2005b).

### UNE DICHOTOMIE ENCORE PLUS ANCIENNE?

Au cours des 10 dernières années, plusieurs fossiles d'aspect simiesque furent mis au jour dans le District de Baringo au



FIGURE 1. Restes d'*Orrorin tugenensis* trouvés en 2000.

Kenya: une molaire inférieure vieille de 12,5 Ma dans la Formation de Ngorora et trois dents dans la Formation de Lukeino découvertes dans les mêmes niveaux qu'*Orrorin tugenensis* (Pickford, Senut 2004). Ces découvertes sont en accord avec les travaux de Arnason *et al.* (2001) sur les dates de divergence des différents hominoïdes.

#### Ngorora

C'est en 1998 qu'une molaire inférieure (m2) fut trouvée dans la Formation de Ngorora à Kabarsero (Pickford, Senut 2004) dont l'âge avait été estimé à 12,5 Ma (Bishop, Pickford 1975). Elle se rapproche morphologiquement des dryopithèques européens (Begun 2002) et des chimpanzés

par sa faible épaisseur de l'émail, la périphérisation des cuspidés et la présence d'un grand bassin central. Une molaire supérieure découverte dans les mêmes formations dans les années 70 appartient probablement à *Kenyanthropus* (voir Senut 1998 pour revue) et ne correspond pas en taille au même primate que la dent nouvellement découverte.

### Kapsomin

Sur le site de Kapsomin, une incisive supérieure découverte à l'automne 2000 avait été placée dans l'hypodygme d'*Orrorin tugenensis*, mais sa taille ne semblait pas correspondre au reste du matériel. Toutefois, à l'époque il semblait logique de penser qu'il n'y avait qu'un seul primate de grande taille dans ce gisement. Cette incisive s'isole de celles des Australopithèques et autres hominidés par l'absence de fosse linguale, sa couronne relativement basse par rapport à la longueur de la racine, et son profil anguleux, rappelant la morphologie observée chez *Gorilla*.

Lors des prospections réalisées en 2002, une demi-molaire supérieure d'un hominoïde de grande taille était trouvée dans les mêmes niveaux que ceux d'*Orrorin*, mais de morphologie (grand trigone, grande *fovea distale*, *cuspidés principales* hautes et moins gonflées, profond sillon buccal et pénétration de dentine) et de taille différentes de celles de l'hominidé (Pickford, Senut 2004). La plupart des caractères morphologiques sont présents chez *Gorilla*, mais différent de ceux de *Pan*.

### Cheboit

Une molaire inférieure découverte en 2003 à Cheboit, à proximité du site qui avait livré la première dent d'hominidé en 1974, présente une morphologie compatible avec celle de la demi-molaire supérieure de Kapsomin et elles appartiennent probablement au même taxon.

## CONCLUSIONS

Dans l'étude des origines des hominidés, il apparaît aujourd'hui qu'il est essentiel de ne pas restreindre ses échantillons de comparaison aux seuls hominoïdes actuels, comme le font le plus souvent les paléanthropologues. La connaissance des hominoïdes miocènes est fondamentale dans la compréhension de l'évolution des caractères et tant qu'ils ne seront pas pris en considération, nous resterons piégés dans une quête d'un chaînon manquant mythique. A la lueur des données paléontologiques et anatomiques récentes, on ne peut pas considérer la morphologie "chimpanzée" (très dérivée dans les dents et le squelette locomoteur) comme une bonne représentation de celle de l'ancêtre commun aux grands singes africains et à l'homme. Les découvertes réalisées dans les cinq dernières années en Afrique, montrent que la dichotomie est plus ancienne que 6 Ma. Il convient donc de focaliser nos recherches de terrain sur les terrains d'âge compris entre 12 et 4 Ma, qui est pauvre en données. Cette période est importante car il faut combler les lacunes, mais aussi accroître notre

connaissance de la variabilité des différentes espèces d'hominoïdes connues.

Le caractère le moins controversé aujourd'hui pour définir les hominidés est la bipédie. Même si plusieurs types de bipédies ont pu exister dans le passé, la bipédie de type humain est reconnue avec des variantes chez les Australopithèques, *Orrorin* and *Homo*. En particulier, les adaptations à l'arboricole sont variables, plus clairement marquées chez certains taxons, moins dans d'autres et très peu chez *Homo*. Des formes très variées d'hominidés anciens ont pu exister, et dans l'état actuel de nos connaissances, le plus ancien bipède reconnu est *Orrorin*; quant à *Ardipithecus* (Haile-Selassie 2001) et *Sahelanthropus* (Brunet *et al.* 2002, Wolpoff *et al.* 2002), leur bipédie n'est pas démontrée aujourd'hui (Senut 2004, Senut, Pickford 2004, Senut *sous presse*, Pickford 2005b).

En ce qui concerne les paléoenvironnements au Miocène supérieur, les découvertes récentes montrent clairement que les hominidés n'ont pas émergé dans un milieu de savane sèche, mais plutôt dans des milieux humides, de forêt (Pickford, Senut 2001, Senut *sous presse*, Vignaud *et al.* 2002, Haile-Selassie *et al.* 2004).

La découverte d'*Orrorin* a donc changé de nombreuses perspectives sur nos origines: il n'y aurait pas eu de stade quadrupède terrestre, l'ancêtre ne ressemblait pas aux chimpanzés, il n'y a pas eu de stade mégadonte, la dichotomie entre les grands singes et l'homme date du Miocène supérieur, enfin l'environnement des premiers hominidés aurait été forestier et non pas ouvert.

Enfin, nous avons mis en évidence la co-existence de deux types d'hominoïdes de grande taille sur plusieurs sites: Kabarsero (12,5 Ma), Kapsomin et Cheboit (6 Ma), comme cela avait été suggéré dans les sites ougandais de Napak (Miocène ougandais) et Moroto (Miocène moyen) (Gommery *et al.* 1998, 2002, Senut *et al.* 2000).

La présence d'un grand singe "chimpanziforme" à Ngorora et d'un grand singe "gorilliforme" associé à Kapsomin et Cheboit avec des hominidés suggèrent que nous sommes peut-être en train de combler une lacune sur l'origine des grands singes africains modernes: un défi pour le 3ème millénaire.

## REMERCIEMENTS

Nous remercions bien vivement nos collègues David Frayer et Marta Dočkalová de nous avoir invités à participer à ce volume mémorial en l'honneur du Prof. Jan Jelínek. Ce travail n'aurait pu être réalisé sans l'aide de nos collègues du Community Museum of Kenya et notre équipe de terrain. Les travaux ont été financés par un crédit du Ministère des Affaires Etrangères (Commission des Fouilles archéologiques), le CNRS (PICS 1048, UMR 5143) et le Collège de France (Chaire de Paléanthropologie et de Préhistoire). Enfin, nos chaleureux remerciements vont au Professeur Yves Coppens pour son soutien constant et bienveillant.

## RÉFÉRENCES

- ANDREWS P., 1971: *Ramapithecus wickeri* mandible from Fort Terman, Kenya. *Nature* 230: 192–194.
- 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.
- BEGUN D., 2002: European hominoids. In: W. C. Hartwig (Ed.): *The Primate Fossil Record*. Pp. 339–368. Cambridge University Press, Cambridge.
- BISHOP W. W., PICKFORD M., 1975: Geology fauna and palaeoenvironments of the Ngorora Formation, Kenya Rift Valley. *Nature* 254: 185–192.
- BRITTEN R., 1986: Rates of DNA sequence evolution differ between taxonomic groups. *Science* 231: 1393–1398.
- BRUNET M., GUY F., PILBEAM D., MACKAYE H., LIKIUS A., AHOUNTA D., BEAUVILAIN A., BLONDEL C., BOCHERENS H., BOISSERIE J.-R., DE BONIS L., COPPENS Y., DEJAX J., DENYS C., DURINGER P., EISENMAN V., FANONE G., FRONTY P., GERAADS D., LEHMANN T., LIHOREAU F., LOUCHAR A., MAHAMAT A., MERCERON G., MOUCHELIN G., OTERO O., CAMPOMANES P., PONCE DE LEON M., RAGE J.-C., 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.
- CHAPMAN G. R., BROOK M., 1978: Chronostratigraphy of the Baringo Basin, Kenya. In: W. W. Bishop (Ed.): *Geological Background to Fossil Man*. Pp. 207–223. Scottish Academic Press, Geological Society of London.
- COPPENS Y., 1981: Le cerveau des hommes fossiles. *C. R. Acad. Sci. Paris, suppl. Vie Académique* 292: 3–24.
- COPPENS Y., 1983: Les plus anciens fossiles d'hominidés. Recent advances in evolution of primates. *Pontificiaie academiae scientiarum scripta varia* 50: 1–9.
- CZELUSNIAK J., GOODMAN M., 1998: Where DNA sequences place *Homo sapiens* in a phylogenetic classification of primates. In: M. A. Raath, H. Soodyall, D. Barkhan, K. L. Kuykendall, P. V. Tobias (Eds.): *Abstracts of Contributions to Dual Congress 1998*. P. 14. University of the Witwatersrand, Johannesburg.
- GALIK K., SENUT B., PICKFORD M., GOMMERY D., TREIL J., KUPERAVAGE A. J., ECKHARDT R. B., 2004: External and internal morphology of the BAR 1002'00 *Orrorin tugenensis* femur. *Science* 305: 1450–1453.
- GENET-VARCIN E., 1969: *Les singes actuels et fossiles*. Boubée Paris. 244 pp.
- GOMMERY D., SENUT B., sous presse: La phalange distale du pouce d'*Orrorin tugenensis*, Miocène supérieur du Kenya. *Geobios*.
- GOMMERY G., SENUT B., PICKFORD M., 1998: Nouveaux restes postcrâniens d'Hominoidea du Miocène inférieur de Napak, Ouganda. *Ann. Paléont. (Vert. – Invert.)* 84: 287–306.
- GOMMERY G., SENUT B., PICKFORD M., MUSHIME E., 2002: Le squelette d'*Ugandapithecus major*. *Ann. Paléont.* 88: 167–186.
- GREENFIELD L. O., 1978: On the dental arcade reconstruction of *Ramapithecus*. *J. of Hum. Evol.* 7: 345–359.
- GREENFIELD L. O., 1979: On the adaptative pattern of "*Ramapithecus*". *Amer. J. of Phys. Anthropol.* 50, 4: 527–548.
- GREENFIELD L. O., 1980: A late divergence hypothesis. *Amer. J. of Phys. Anthropol.* 52: 351–365.
- GREHAN G. R., 2005: The orang-utan and the enigma of human origin. *The Systematist* 24: 1–7.
- HAILE-SELASSIE Y., 2001: Late Miocene hominoids from the Middle Awash. *Nature* 412: 178–181.
- HAILE-SELASSIE Y., WOLDEGABRIEL G., WHITE T. D., BERNOR R. L., DEGUSTA D., RENNE P. R., HART W. K., VRBA E., STANLEY V., HOWELL F. C., 2004: Mio-Pliocene mammals from the Middle Awash, Ethiopia. *Geobios* 37: 536–552.
- KUNIMATSU Y., 1992: Allometry of the nuchal plane in hominoids, and its reduction in relation to bipedalism in hominids. In: S. Matano, R. Tuttle, H. Ishida (Eds.): *Topics in Primatology, vol. 3. Evolutionary Biology, Reproductive Endocrinology, and Virology*, Pp. 209–220. University of Tokyo Press, Tokyo.
- LEAKEY L. S. B., 1961/1962: A new lower Pliocene fossil primate from Kenya. *Ann. Mag. Nat. Hist.* 13, 4: 689–696.
- MARKS J., 2002: *What Does it Mean to Be 98% Chimpanzee?* University of California Press, Berkeley. 312 pp.
- PATTERSON B., BEHRENSMEYER A. K., SILL W. D., 1970: Geology and fauna of a new Pliocene locality in northwestern Kenya. *Nature* 226: 918–921.
- PATTERSON B., HOWELLS W. W., 1967: Hominid humeral fragment from Early Pliocene of Northwestern Kenya. *Science* 156: 64–66.
- PICKFORD M., 1975: Late Miocene sediments and fossils from the Northern Kenya Rift Valley. *Nature* 256: 279–284.
- PICKFORD M., 1987: The diversity, zoogeography and geochronology of monkeys. *Hum. Evol.* 2, 1: 71–89.
- PICKFORD M., 2005a: Incisor–molar relationships in chimpanzees and other hominoids: implications for diet and phylogeny. *Primates* 46, 1: 21–32.
- PICKFORD M., 2005b: Orientation of the foramen magnum in Late Miocene to extant African apes and hominids. *Anthropologie XLIII*, 2-3: 191–198.
- PICKFORD M., JOHANSON D. C., LOVEJOY C. O., WHITE T. D., ARONSON J. L., 1983: A hominid humeral fragment from the Pliocene of Kenya. *Amer. J. of Phys. Anthropol.* 60: 337–346.
- 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.
- PICKFORD M., SENUT B., 2004: 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. *Anthrop. Sci.* 2004, Publication électronique. 8 p.
- PICKFORD M., SENUT B., GOMMERY D., TREIL J., 2002: Bipedalism in *Orrorin tugenensis* revealed by its femora. *C. R. Palevol.* 1: 191–203.
- PICKFORD M., SENUT B., MOURER-CHAUVIRÉ C., 2004: Early Pliocene Tragulidae and peafowls in the Rift Valley, Kenya: evidence for rainforest in East Africa. *C. R. Palevol.*, 3: 179–189.
- PILBEAM D., 1996: Genetic and morphological records of the Hominoidea and hominid origins: a synthesis. *Mol. Biol. Evol.* 5: 155–168.
- SAWADA Y., PICKFORD M., SENUT B., ITAYA T., HYODO M., MIURA T., KASHINE C., CHUJO T., FUJI H., 2002: The age of *Orrorin tugenensis*, an early hominid from the Tugen Hills, Kenya. *C. R. Palevol.* 1: 293–303.
- SENUT B., 1983: Quelques remarques à propos d'un humérus d'Hominoïde pliocène provenant de Chemeron (Bassin du Lac Baringo, Kenya). *Folia primatol.* 41: 267–276.
- SENUT B., 1998: Grands singes fossiles et origine des hominidés. *Primatologie* 1: 91–134.



- SENU T B., 1992: French contribution to the study of human origins: the case of *Australopithecus afarensis*. *Hum. Evol.* 7, 4: 15–24.
- SENU T B., 2004: Origins of hominids: from *Ramapithecus-Kenyapithecus* to *Orrorin*. In: E. Baquedano, S. Rubio Jara (Eds.): *Miscelanea en homenaje a Emiliano Aguirre*. Volumen III: Paleoantropologia 4, Alacala de Henares, Museo Arqueologico Regional: 373–380.
- SENU T B., sous presse: Bipédie et climat. *C. R. Palevol*.
- SENU T B., PICKFORD M., 2004: La dichotomie grands singes–hommes revisitée. *C. R. Palevol*. 3: 265–276.
- SENU T B., PICKFORD M., GOMMERY D., KUNIMATSU Y., 2000: A new genus of Early Miocene hominoid from East Africa: *Ugandapithecus major* (Le Gros Clark and Leakey, 1950). *C. R. Acad. Sci. Paris, série IIa*, 331: 227–233.
- SENU T B., PICKFORD M., GOMMERY D., MEIN P., CHEBOI K., COPPENS Y., 2001: First hominid from the Miocene (Lukeino Formation, Kenya). *C. R. Acad. Sci. Paris*, 332: 137–144.
- SIMONS E. L., 1961: The phyletic position of *Ramapithecus*. *Postilla Y. P. M.*, 57: 1–9.
- SIMONS E. L., PILBEAM D., 1965: A preliminary revision of Dryopithecinae (Pongidae, Anthroipoidea). *Folia primatol.* 3: 81–152.
- STANYON R., 1989: Implications of biomolecular data for human origins with particular reference to chromosomes. In: G. Giacobini (Ed.): *Hominidae*. Pp. 35–44. Jaca Book, Milan.
- VIGNAUD P., DURINGER P., MACKAYE H. T., LIKIUS A., BLONDEL C., BOISSERIE J.-R., de BONIS L., EISENMANN V., ETIENNE M.-E., GERAADS D., GUY F., LEHMANN T., LIHOREAU F., LOPEZ-MARTINEZ N., MOURER-CHAUVIRÉ C., OTERO O., RAGE J.-C., 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.
- WILDMAN D. E., UDDIN M., LIU G., GROSSMAN L. I., GOODMAN M., 2003: Implications of natural selection in shaping 99.4% non synonymous DNA identity between humans and chimpanzees: enlarging genus *Homo*. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 100, 12: 7181–7188.
- WILSON A., SARICH V., 1969: A molecular time scale for human evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 63: 1088–1093.
- WOLPOFF M., 1982: *Ramapithecus* and Hominid origins. *Curr. Anthropol.* 23, 5: 501–522.
- WOLPOFF M. H., SENUT B., PICKFORD M., HAWKS J., 2002: *Sahelanthropus* or *Sahelpithecus*? *Nature* 419: 581–582.
- ZOLLIKOFER C. P. E., PONCE DE LEON M. S., LIEBERMAN D. E., GUY F., PILBEAM D., LIKIUS A., MACKAYE H. T., VIGNAUD P., BRUNET M., 2005: Virtual cranial reconstruction of *Sahelanthropus tchadensis*. *Nature* 434: 755–759.

Brigitte Senut  
Département "Histoire de la Terre"  
Muséum National d'Histoire Naturelle  
CP 38, Paléontologie  
8, rue Buffon  
75005 Paris, France  
E-mail: bsenut@mnhn.fr

Martin Pickford  
Chaire de Paléoanthropologie et de  
Préhistoire, Collège de France  
Département "Histoire de la Terre"  
Muséum National d'Histoire Naturelle  
CP 38, Paléontologie  
8, rue Buffon  
75005 Paris, France  
E-mail : pickford@mnhn.fr

