



Thèse présentée pour obtenir le grade de  
Docteur de l'Université Louis Pasteur  
Strasbourg I

Discipline : Sciences de la Vie  
Par Claude STOLL

# **HISTOIRE DES IDEES SUR L'EVOLUTION DE L'HOMME**

## **Tome I**

Soutenue publiquement le 24.10.2008

### **Membres du Jury**

**Directeur de Thèse : M. Jean-Marie VETTER, Professeur, ULP**  
**Co-Directeur de Thèse : M. Jean-Claude GALL, Professeur, ULP**  
**Rapporteur Interne : M. Jean-Jacques ROEDER, DR, CNRS**  
**Rapporteur Externe : Mme Brigitte SENUT, Professeur, MNHN**  
**Rapporteur Externe : M. Josué FEINGOLD, DR INSERM, U.155**

## REMERCIEMENTS

Commencer à rédiger les Remerciements d'une thèse est un moment particulièrement apprécié, tout d'abord parce que, comme il s'agit de la partie que l'on rédige en dernier, cela signifie que la rédaction du manuscrit est (enfin !) terminée, et ensuite parce que c'est le moment où l'on peut faire apparaître la dimension vraie du travail. Une image relativement courante décrit le thésard seul dans ses questionnements ; en ce qui concerne ce travail, cela n'a pas été le cas. Au contraire, cette période de réalisation de thèse a été pour nous l'occasion d'une véritable aventure humaine.

Si l'on suit l'évolution de ce travail, nos remerciements vont au Professeur Jean-Claude Gall qui nous a accueilli à l'Institut de Géologie et nous a donné les moyens de faire ce travail. Il a dirigé notre thèse. Il a eu la patience de nous encadrer durant ces cinq années. Nous voudrions lui exprimer notre reconnaissance pour ses précieux conseils lors de nos conversations scientifiques, pour son encadrement, sa vision scientifique, sa pédagogie et les conseils avisés qu'il nous a prodigués tout au long de ce travail de thèse. Nous avons une lourde dette de gratitude envers lui.

Nous voudrions également exprimer notre gratitude au Professeur Jean-Marie Vetter passionné d'histoire de la médecine, mais aussi, comme il l'a démontré ici, d'histoire de l'homme. Il n'a pas compté son temps pour répondre à nos questions et nous conseiller. Ses grandes qualités d'écoute et son dynamisme ont été particulièrement importants. Sans son aide, les choses auraient sûrement été bien différentes.

Nous remercions aussi beaucoup la "découvreuse" du plus célèbre fossile des premiers hommes, Brigitte Sénut, qui nous a si gentiment accueilli et guidé dans notre travail. Ses précieux conseils nous ont permis d'avancer sur le terrain de la paléontologie, discipline que nous connaissions très mal. Les articles et les ouvrages que non seulement elle nous a indiqués (mais aussi donnés ou prêtés) nous ont permis de marcher dans la bonne direction et de parcourir beaucoup plus sûrement les étapes de notre cheminement.

Nous remercions notre collègue et ami le Docteur Josué Feingold avec qui nous avons parcouru la plupart des nombreuses années de notre carrière. Il nous a initié avec sa rigueur, son sens aigu de la pédagogie reconnu et apprécié de tous, à la génétique des populations, discipline passionnante que certains des acteurs de la théorie synthétique de l'évolution ont marqué de leur empreinte. Nous le remercions pour tout ce qu'il nous a appris et pour avoir accepté de juger notre travail.

Nous tenons aussi à remercier le Docteur Jean-Jacques Roeder d'avoir accepté de juger notre thèse, en prenant du temps sur ses très prenantes recherches en primatologie.

Nous voudrions exprimer notre profonde gratitude au Docteur André Pichot, certainement le plus grand spécialiste de Lamarck, qui nous a accueilli au tout début de notre projet et qui nous a fait profiter de sa grande expérience, aussi bien dans les aspects théoriques que pratiques de notre travail.

Nous remercions aussi les bibliothécaires des bibliothèques strasbourgeoises et parisiennes que nous avons mis à contribution pour consulter les ouvrages anciens, en particulier, dont nous avons eu besoin. Leur disponibilité et leur compétence ne nous ont jamais fait défaut.

Madame Marie-Hélène Chevalier, qui fut jadis, dans notre service hospitalier, une secrétaire de qualité exceptionnelle, a assuré avec talent, dévouement et patience la dactylographie et la présentation de notre texte.

## RESUME

Si l'on ne peut toujours pas répondre avec précision à la question d'où vient l'homme, on dispose aujourd'hui d'un certain nombre de données qui ont permis de progresser dans notre compréhension des conditions qui ont conduit à l'émergence de l'humanité à partir des primates.

Jusqu'au 18<sup>ème</sup> siècle, la place singulière occupée par l'homme au sein du monde vivant faisait l'objet de débats entre théologiens et philosophes. La transformation des espèces ne pouvait se concevoir car la vision du monde qui prévalait alors en Occident reposait sur deux affirmations majeures: 1) l'univers avait été construit par un Créateur intelligent ; 2) le monde était statique, invariable. Un changement dans les idées s'opéra progressivement grâce aux progrès enregistrés dans différents domaines scientifiques : la philosophie naturelle, la biologie, et la géologie. La période entre 1740 et 1840 fut cruciale pour l'histoire naturelle. Le concept d'évolution des espèces vivantes était déjà "dans l'air" durant la seconde moitié du 18<sup>ème</sup> siècle. Certains historiens des sciences n'ont pas hésité à qualifier d'évolutionnistes des esprits éclairés comme Diderot, Rötig, Herder, Goethe ou Kant. En réalité, ces « novateurs » étaient des essentialistes qui expliquaient l'apparition de nouvelles formes de vie par des créations successives. Toutefois, selon Maupertuis (1698-1759) il y avait beaucoup trop de diversité et d'hétérogénéité dans la nature pour que le monde ait été créé par « dessein ». Il expliquait l'origine du monde vivant par la génération spontanée d'animaux et de plantes et par l'élimination des déficients. Cependant, ce dernier mécanisme n'avait rien à voir avec la sélection naturelle.

### **Du fixisme au transformisme : l'homme et le singe s'inscrivent dans une histoire :**

Le naturaliste Georges-Louis Leclerc de Buffon (1707-1788) fut l'un des premiers à avoir eu l'intuition de l'immense durée des temps géologiques. En contradiction avec les affirmations des textes de la Genèse figurant dans l'Ancien Testament, il propose un âge de 75 000 ans pour la Terre au lieu des 6 000 ans de la Bible (il envisagera même des durées de l'ordre de 3 millions d'années). En outre, il s'intéresse à la variabilité des caractères au sein des espèces vivantes. Elargissant ses observations, il admet que les individus s'éloignent du type originel ou idéal en fonction des différences de nature de leur environnement. Buffon croyait à la possibilité d'une descendance des espèces à partir d'ancêtres communs. L'espèce n'est plus considérée comme une entité fixe. Désormais les deux obstacles qui s'opposaient à une conception évolutionniste de la vie étaient levés. La durée considérable des temps géologiques et la variabilité naturelle des espèces rendaient concevables la transformation des êtres vivants.

Elève de Buffon, Jean-Baptiste de Lamarck (1744-1829) énonce, dès 1800, les principes de sa théorie évolutionniste. D'après lui, l'ordre naturel des êtres se caractérise par la coexistence d'espèces primitives et d'espèces évoluées. Celui-ci résulte de la création continue des êtres les plus simples (par génération spontanée) et de leur transformation progressive. Les circonstances, c'est-à-dire l'environnement, sont responsables de la diversité des espèces car à chaque changement, elles suscitent de nouveaux besoins. En d'autres termes, la fonction crée l'organe. Bien que Lamarck ne l'ait jamais formulé ainsi, de tels processus impliquent l'hérédité des caractères acquis. Par rapport à Linné (1707-1778) qui classa l'homme près des singes, Lamarck va plus loin en faisant descendre l'homme du singe. Dans son ouvrage de référence "Philosophie zoologique" (1809), il évacue les sciences naturelles du domaine de la théologie. Lamarck fut critiqué par son contemporain Georges Cuvier (1769-1832), créationniste notoire, qui récusait l'idée de transformation des espèces. Cuvier reconnaissait dans l'histoire de la vie l'existence de différentes périodes séparées par des catastrophes qui, à chaque fois, assuraient le renouvellement des faunes et des flores.

Etienne Geoffroy Saint-Hilaire (1772-1844), spécialiste de l'anatomie comparée, apporte une contribution majeure aux idées de Lamarck. A l'âge de 23 ans, il énonce le principe de l'unité de plan d'organisation des êtres vivants. La loi des connexions préside comme cause à l'ordre et à l'harmonie qui règnent dans le monde vivant, tandis que la loi de balancement rend compte de la compensation des caractères anatomiques. Dès 1833, il explique, dans un essai, pourquoi des animaux peuvent être différents malgré un plan d'organisation commun. Geoffroy Saint-Hilaire a eu le mérite d'envisager, pour la première fois, des liens de descendance entre les espèces disparues et les espèces actuelles.

**Le darwinisme :** l'homme et le singe ont même origine.

L'année 1859 marque une date-clé dans l'histoire des idées sur l'évolution des espèces. C'est celle de la publication par Charles Darwin (1809-1882) de : "De l'Origine des espèces au moyen de la sélection naturelle". Darwin propose une théorie évolutionniste matérialiste qui fait intervenir la variation et la sélection. Ses idées sont débarrassées de tout préjugé théologique ou philosophique. La sélection naturelle résulte du fait qu'à chaque génération, il naît plus d'individus que ne peuvent en supporter les ressources de l'environnement, une idée empruntée au pasteur et économiste Thomas Malthus (1766-1834). Comment fonctionne-t-elle? Les individus d'une même espèce sont différents entre eux. Ils sont pourvus de caractères distincts qui en avantagent certains ou en défavorisent d'autres, selon les conditions du milieu et selon les partenaires sexuels. Ceux qui survivent sont les plus aptes qui vont se reproduire et transmettre leurs caractères à la génération suivante. Selon Darwin, qui ignorait encore les processus de l'hérédité, la micro-évolution suffit à expliquer l'apparition de nouvelles espèces, voire de nouvelles lignées, ce qui correspond, en fait, à la macro-évolution. Un tel schéma implique des transformations progressives, plus ou moins régulières. C'est le gradualisme. Pour Darwin il n'existe pas de changements rapides ou de sauts au cours de l'évolution. En 1871, Darwin situera l'origine de l'homme dans un pays chaud, à l'Eocène en s'écartant du groupe des singes catarrhiniens.

Darwin n'est pas seul à avoir proposé que les espèces évoluent sous l'influence de la sélection naturelle. Avant lui, Alfred Russel Wallace (1823-1913) avait fait une proposition analogue. Wallace publia en 1855, antérieurement à « De l'Origine des espèces », un article célèbre "Sur la loi qui a présidé à l'introduction de nouvelles espèces", publication qui est une préfiguration de la théorie de l'évolution. Wallace qui était convaincu de la réalité de l'évolution dès 1845, rechercha alors les facteurs responsables du changement évolutif. Il conclut que ce dernier est dû à la lutte pour l'existence qu'il qualifia de sélection "stabilisante". Il exposa sa thèse très clairement dans un article de 1858. Bien que Wallace parvint avant Darwin aux conclusions exposées dans « De l'Origine des espèces », son article fut lu devant la Linnean Society de Londres, après celui de Darwin, le 1er juillet 1858. Wallace n'en tint pas rigueur à Darwin, dont il défendit la théorie pour laquelle il proposa le terme darwinisme.

Un autre défenseur des idées de Darwin fut le biologiste Ernst Haeckel (1834-1919) dont les travaux exercèrent une immense influence dans le monde scientifique, non seulement en Allemagne où il était plus connu que Darwin, mais dans toute l'Europe. Son ouvrage le plus célèbre, "Anthropogénie", fut traduit dans de nombreuses langues. Haeckel situe l'origine de l'homme à l'Eocène, dans un continent aujourd'hui disparu qu'il appelle la Lémurie, et fait du Pithécantrophe, découvert par Dubois à Java en 1891, une forme de passage entre les grands singes et l'homme, le chaînon manquant. Sa contribution majeure à l'histoire de l'origine des espèces, a été la théorie de la récapitulation : l'ontogenèse récapitule la phylogenèse c'est-à-dire le développement d'un individu retrace toute l'histoire de sa lignée.

Avec Auguste Weissmann (1834-1914), l'essor de la toute jeune science de l'hérédité apporte des arguments nouveaux à la théorie de l'évolution. Désormais, on élimine définitivement l'idée fautive de la transmission des caractères acquis en distinguant les cellules somatiques des cellules germinales qui, seules, transmettent les gènes au fil des générations.

**Le mutationnisme :** une explication des changements évolutifs

La redécouverte des lois de Mendel par Hugo De Vries (1848-1935) et les généticiens du 20<sup>ème</sup> siècle, marque un tournant dans la compréhension des mécanismes de la spéciation. Avec Thomas Morgan (1866-1945) ils établissent que la variabilité au sein des populations résulte de mutations. Si les mutations s'avèrent le plus souvent délétères, certaines peuvent cependant donner naissance à des caractères nouveaux, originaux, quelquefois monstrueux.

**La théorie synthétique :** l'élaboration d'une vision cohérente de l'évolution.

Dans les années 1940, avec Dobzhansky (1900-1975), Huxley (1887-1975), Simpson (1902-1984) Mayr (1904-2005), Fisher (1890-1962), Haldane (1892-1964) et d'autres, s'impose la théorie synthétique de l'évolution encore appelée néodarwinisme. Elle incorpore les données nouvelles de la génétique et les observations des paléontologues. Elle stipule que l'évolution s'effectue d'une manière graduelle, la sélection naturelle agissant à la manière d'un filtre sur la variabilité inhérente à toute population d'êtres vivants. Ses processus entraînent, au cours du temps, une complexité progressive des organismes.

**La théorie neutraliste :** le rôle de la dérive génétique.

Chez les primates et chez l'homme, des régions étendues du génome semblent "silencieuses" : elles se dupliquent et ne sont pas soumises à la sélection ; elles se révèlent neutres. A partir de ce constat, le biologiste japonais Motoo Kimura (1924-1994) a proposé, dans les années 1970, une théorie dite neutraliste de l'évolution. Il explique l'évolution des fréquences des gènes par les seuls effets de la dérive génétique, par un effet d'échantillonnage, et par des variantes apparues par mutation, et ceci, en l'absence de sélection. Le neutralisme explique l'essentiel de l'évolution moléculaire et l'extraordinaire polymorphisme qui caractérise les populations sexuées.

**"Evo-dévo" et la génétique du développement :** une approche pluridisciplinaire.

1977 va marquer le retour des études évolutionnistes sur l'ontogenèse. On associe, dans une même approche appelée "évo-dévo", les avancées récentes dans les domaines de la génétique du développement, de l'embryologie, de l'anatomie et de la paléontologie. Un même complexe de gènes rend compte de la grande unité reconnue dans les plans d'organisation du règne animal. L'accent est mis sur des modalités évolutives comme la cooptation, l'exaptation, les paramorphisms ou les hétérochronies du développement dont la néoténie est un cas particulier. Les mécanismes génétiques sont progressivement élucidés. Des hétérochronies survenues dans le développement du cerveau, dans l'ossification du crâne et de la face, dans la répartition de la pilosité rendent compte de la divergence entre pongidés et hominidés.

**L'émergence de l'homme d'après les données de la paléontologie.**

Au cours de la deuxième moitié du 19<sup>ème</sup> siècle et jusqu'au début du 20<sup>ème</sup> siècle, prévalut chez certains scientifiques la thèse de l'évolution polyphylétique des primates : l'homme n'était pas classé à part des singes mais plutôt entremêlé à eux. Au fur et à mesure que s'accumulèrent les découvertes d'hommes fossiles de plus en plus anciens, l'histoire paléontologique des hominidés se précisa. Depuis la fin de l'ère tertiaire, il y a 7 ou 8 millions d'années, se sont succédés les Australopithèques, *Homo habilis*, *Homo erectus*, les Néanderthaliens et *Homo sapiens*. En règle générale, l'évolution de la lignée humaine est

rapportée à un changement de mode de vie lui-même consécutif à un changement climatique global, à savoir le passage d'une vie en milieu forestier à la vie dans la savane. Dans cette perspective, Yves Coppens propose en 1982 ce qui a été appelé "l'East Side Story". Selon cette hypothèse, il y aurait eu divergence au sein des populations de primates de l'Afrique de l'Est, entre les Panidés, les descendants occidentaux des ancêtres que nous partageons avec eux, et les homininés, les descendants orientaux de ces mêmes ancêtres. Cette conception est aujourd'hui remise en cause.

La phylogénie des hominidés est encore très discutée et de nombreux scénarios ont été proposés depuis les années 1980. Malgré ces divergences, un scénario revient le plus souvent, celui d'un ancêtre (*H. habilis* ou *H. ergaster*) qui serait sorti d'Afrique, il y a un peu moins de 2 millions d'années, pour envahir le reste du monde. Aujourd'hui, des nombreuses espèces d'homininés qui peuplaient la Terre, ne subsiste plus qu'une seule espèce, *Homo sapiens*.

### **Du Primate à l'homme par le caryotype et la biologie moléculaire.**

L'analyse du caryotype de quelques 200 espèces et sous-espèces de mammifères, y compris des primates, a démontré que les remaniements chromosomiques sont fréquents, mais ne s'accumulent pas au même rythme selon les groupes. Le modèle classique de l'évolution par bipartition, issu des études effectuées par Dobzanski sur la *Drosophile*, ne peut pas s'appliquer. Dutrillaux propose de lui substituer un modèle par réseau. Les mécanismes possibles induisant la modification des structures chromosomiques peuvent se traduire de plusieurs manières : l'apparition de structures nouvelles, l'accroissement de structures pré-existantes, une modification de la formule chromosomique par mal ségrégation ou la fusion chromosomique et la formation de chromosomes nouveaux.

Dès 1975, les premières comparaisons de séquences de protéines entre l'homme et le chimpanzé avaient démontré que ces deux espèces diffèrent très peu, de quelques pour cent seulement. Trente ans plus tard, le séquençage des génomes complets de ces deux espèces ont confirmé les premières études : la divergence des deux génomes n'est que de 1,23 %. Malgré cela, il y a de nombreuses différences entre les deux génomes, comme, par exemple, des différences dans les éléments transposables, les insertions et délétions, les variants du nombre de copies et dans certains gènes. Se pose, alors, la question de savoir ce qui nous fait humain.

### **Du primate à l'homme : synthèse de données divergentes.**

Les études qui tentèrent de reconstruire les liens phylétiques des hominoïdés c'est-à-dire les relations de parenté entre les grands singes et l'homme, en utilisant des caractères anatomiques, débouchèrent sur des scénarios fort variés. Des analyses génétiques récentes suggèrent que l'homme et les chimpanzés forment un groupe-frère, avec les gorilles, l'orang-outan et les gibbons phylogénétiquement plus éloignés, confirmant ainsi ce que certaines analyses des restes fossiles avaient indiqué avant les données de la biologie moléculaire. On attendait beaucoup du séquençage des génomes pour comprendre nos origines. S'il a effectivement permis de rapprocher sans ambiguïté l'homme et le chimpanzé, la date de leur divergence n'est pas encore totalement définie. Déduire une chronologie à partir de l'étude des génomes, n'est pas évident. L'un des apports de la génétique est d'avoir révélé un paradoxe : il y a un décalage entre l'histoire des gènes, leur divergence, et l'histoire des espèces, la spéciation. Si le chimpanzé est le cousin de l'homme pour une majorité de gènes, le gorille l'est également mais pour d'autres gènes.

Une question encore très débattue demeure celle de l'homínisation. De nombreux scénarios d'homínisation ont été proposés. Ils font appel à pas moins de 21 caractères qui s'enchaînent mutuellement. Certes, le développement du cerveau est essentiel. Mais où situer dans l'histoire des homíninés l'apparition de la bipédie, du langage, de la fabrication d'outils?

### **Perspectives d'avenir.**

La recherche sur l'évolution des êtres vivants a beaucoup progressé au cours des dernières années. Les techniques moléculaires permettent maintenant de voir l'évolution en action, et de constater que l'évolution peut être rapide dans certains cas, comme celui des poissons cichlides.

Grâce à la biologie moléculaire, l'épigénétique revient au premier plan, car elle semble jouer un rôle important dans la spéciation.

Ce qui différencie surtout l'homme des autres mammifères et de ses apparentés les plus proches en particulier, est la taille de son cerveau. Le séquençage des génomes de l'homme, du chimpanzé et d'autres primates, a relancé l'étude de ce problème car on peut maintenant rechercher les changements génomiques propres au cerveau humain. L'imagerie cérébrale s'avère également prometteuse.

Certains phénomènes du développement ont fait l'objet d'études de prévisions. Ces prévisions ont été appliquées avec succès à une série d'espèces animales, démontrant ainsi qu'il est possible d'appliquer des règles du développement ayant une prévision évolutionniste dans des systèmes naturels.

Les spécialistes de la Biologie Systémique Dynamique qui étudient les changements des ensembles biologiques au cours du temps prévoient de créer, dans les prochaines dizaines d'années, un homme "virtuel" simulant les interactions entre des dizaines de milliers de protéines et d'autres composantes cellulaires. La porte serait-elle ouverte à la re-crédation de nos ancêtres ?

## **ABREVIATIONS**

a-CGH = array-CGH, (voir micro-arrays et CGH).

BAC = chromosome bactérien artificiel. Vecteur plasmidique permettant le clonage dans *E. Coli* de fragments d'ADN de grande taille, jusqu'à 350 kb.

Bp = paires de base purique (adénine ou guanine) et pyrimidique (thymine ou cytosine) reliées entre elles par des liaisons hydrogènes. Elles constituent les séquences du programme génétique spécifique des espèces.

CGH = hybridation génomique comparative. Hybridation in situ soustractive et compétitive à l'aide de sondes fluorescentes de différentes couleurs permettant de déceler les régions du gène amplifiées ou délétées.

ERV = répétition virale endogène.

FISH = hybridation in situ révélée par fluorescence.

INDELS = insertion/délétions de paires de bases.

LINE = éléments longs dispersés.

LTR = répétitions longues terminales.

Ma = Millions d'années auparavant.

NWM = singes du Nouveau Monde.

ORF = séquence à cadre de lecture ouvert.

OWM = singes du Vieux Monde.

PCR = réaction de polymérase en chaîne. Amplification élective d'une séquence d'ADN double brin effectuée in vitro par extension itérative de deux amorces, situées de part et d'autre de la région considérée, grâce à une ADN polymérase entraînant une duplication exponentielle de chaque brin.

QTL = (quantitative trait loci) loci impliqués dans l'hérédité quantitative, les caractères quantitatifs.

RT = rétrotransposase.

SINE = éléments courts dispersés.

SLH = spécifique à la lignée humaine.

SNP = polymorphisme d'un seul nucléotide. Variation de séquence génomique ne portant que sur un seul nucléotide.

VNC = variation du nombre de copies. Une des formes de polymorphisme génomique caractérisée par une variabilité du nombre d'exemplaires contigus de grands segments génomiques (100 kb à plusieurs Mb) renfermant ou non des gènes. Ce sont des délétions ou duplications de segments d'ADN qui sont présents en nombre variable de copies par rapport à un génome de référence.

• <b>REMERCIEMENTS</b>	<b>2</b>
• <b>RESUME</b>	<b>3</b>
• <b>ABREVIATIONS</b>	<b>7'</b>
• <b>TABLE DES MATIERES</b>	<b>8</b>
<b>I. INTRODUCTION</b>	<b>11</b>
<b>II. DU FIXISME AU TRANSFORMISME ET A L'EVOLUTION HUMAINE</b>	<b>18</b>
II.1. DE L'ANTIQUITE A LAMARCK	18
II.1.1. Aristote	18
II.1.2. L'impact du christianisme	19
II.1.3. L'émergence de l'évolutionnisme	20
▪ Les sciences physiques	
▪ La révolution géologique	
▪ Les progrès de l'histoire naturelle	
II.1.4. Linné	24
II.1.5. Maupertuis	25
II.1.6. Buffon	26
II.1.7. Lamarck	28
II.1.8. De 1809 à 1859 :	37
France : Cuvier et Etienne Geoffroy Saint-Hilaire	
Angleterre : les géologues, Chambers (Les Vestiges)	
Allemagne : Herder, Unger	
II.2. DARWIN ET WALLACE	
II.2.1. Darwin	46
II.2.2. Wallace	49
II.3. LA FIN DE L'HEREDITE DES CARACTERES ACQUIS. WEISMANN.	53
II.4. L'ONTOGENESE RECAPITULE LA PHYLOGENESE. HAECKEL.	53
II.5. LE DARWINISME AVANT 1940.	57
II.6. LA DECOUVERTE DES MUTATIONS, LE MUTATIONNISME	58
II.6.1. MENDEL	58
II.6.2. De VRIES	58
II.6.3. LE DEBUT DE LA GENETIQUE MODERNE. MORGAN	58
II.6.4. LES MONSTRES PROMETTEURS	59
II.7. LA RECHERCHE D'UN CONSENSUS. LA THEORIE SYNTHETIQUE DE L'EVOLUTION	59
Dobzhanky, Mayr, Huxley, Simpson, Rensch, Fisher, Haldane, Wright.	
II.8. LES DEVELOPPEMENTS RECENTS	59
II.8.1. Evo-dévo	59
II.8.2. La théorie neutraliste de l'évolution. Kimura.	84
II.8.3. La théorie de l'équilibre ponctué. Eldredge et Gould.	84
II.8.4. Le darwinisme revisité	84
II.8.5. Le néolamarckisme	84

<b>III. LES DONNEES PALEONTOLOGIQUES ET LEUR INTERPRETATION.</b>	<b>86</b>
III.1. LES DECOUVERTES ANTERIEURES A 1980.	86
III.1.1. Histoire de l'évolution de l'homme durant le siècle qui a suivi 1859.	86
III.1.2. Apports des principaux paléontologues français :	126
a) Piveteau ; b) Boule et Vallois ; c) Genet-Varcin ;	
d) de Bonis ; e) Coppens.	
III.2. LES DECOUVERTES RECENTES	127
III.2.1. Place de l'homme parmi les primates	127
III.2.2. Les fossiles d'Hominoïdés :	130
a) Les grands singes fossiles oligo-miocènes;	
b) Les hominidae du pliocène	
III.2.3 La chronologie d'une divergence	135
III.2.4 La phylogénie des hominidés	137
III.2.5 Apparition du genre <i>Homo</i> ( <i>Homo habilis</i> )	149
III.2.6 Disparition des Néandertaliens (Anténéandertaliens et Néandertaliens)	160
<b>IV. L'APPROCHE BIOLOGIQUE</b>	<b>168</b>
IV.1. EVOLUTION DES CHROMOSOMES DES MAMMIFERES	
IV.2. GENOMIQUE COMPARATIVE	171
IV.2.1. Les comparaisons <i>in silico</i> des bases de données de génomes	172
IV.2.2. La génomique comparative de génomes entiers	173
IV.2.3. La comparaison du génome humain à celui du chimpanzé	173
IV.2.4. Les éléments transposables	179
IV.2.5. Les indels et les variants du nombre de copies	179
IV.2.6. Régulation génique et évolution	183
IV.3. ETUDES MOLECULAIRES ET PLACE DE L'HOMME PARMIS LES PRIMATES	185
<b>V. EMERGENCE DE L'HUMANITE</b>	<b>192</b>
V.1. EVOLUTION DES HOMINOIDES	192
V.1.1. Relations entre hominoïdés actuels d'après les caractères génétiques	193
V.1.2. Relations entre hominoïdés actuels d'après l'étude des caractères phénotypiques	196
V.1.3. La chronologie d'une divergence	201
V.1.4. La place des Australopithèques.	207
V.2. LES ORIGINES DE L'HOMME MODERNE	216
V.2.1. Apport de la paléontologie	216
V.2.2. Apport de la génétique	229
V.2.3. Critiques des modèles proposés	242
V.2.4. Origine géographique de l'homme moderne	247
a) Apport de la paléontologie	
Origine africaine de l'homme	
Origine eurasienne de l'homme	
Origine asiatique de l'homme	
b) Apport de la génétique	

V.3. LE PROCESSUS DE L'HOMINISATION	262
V.3.1 Scénarios d'hominisation pendant le siècle qui a suivi 1859	262
V.3.2 Scénarios d'hominisation de 1965 à 2007	264
V.3.3 Anthropologie naïve	268
V.3.4. Bipédie	269
V.3.5. Outils	278
V.3.6. Langage	284
V.3.7. Feu	288
<b>VI. PERSPECTIVES D'AVENIR</b>	<b>292</b>
VI.1. Evolution en action et évolution rapide.	292
VI.2. Epigénétique	296
VI.3. Evolution du cerveau humain	301
VI.4. Progrès dans le séquençage des génomes et dans la synthèse d'ADN	320
VI.5. Prévisions évolutionnistes et biologie systémique	322
<b>VII. CONCLUSIONS</b>	<b>325</b>
<b>VIII. NOTES</b>	<b>337</b>
<b>IX. REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES</b>	<b>371</b>
<b>GLOSSAIRE</b>	<b>481</b>
<b>ANNEXES</b>	<b>483</b>
Annexe 1 : Linné	483
Annexe 2.1 : Darwin selon le Museum of Natural History of New-York.	486
Annexe 2.2. : Darwin et l'origine des espèces	496
Annexe 3 : Wallace	524
Annexe 4 : Weismann	532
Annexe 5 : Le Darwinisme avant 1940	539
Annexe 6 : Le Mutationnisme	544
Annexe 7 : La théorie synthétique	561
Annexe 8 : Evo Dévo	576
Annexe 9 : La théorie neutraliste. Kimura.	714
Annexe 10 : La théorie de l'équilibre ponctué	720
Annexe 11 : Le Darwinisme revisité	726
Annexe 12 : Le néolamarckisme	738
Annexe 13 : Apport des principaux paléontologues français avant 1980	741
Annexe 14 : Caractères des fossiles d'hominoïdes	776
Annexe 15 : Les grands singes fossiles, les hominoïdes du Pliocène et la dichotomie d'une divergence	788
Annexe 16 : Cladisme	801
Annexe 17 : Description des anténéanderthaliens et des néanderthaliens	803
Annexe 18 : Origine et épanouissement des hommes de Néanderthal (Boule)	807
Annexe 19 : Evolution des chromosomes des mammifères	811
Annexe 20 : Génomique comparative	827
Annexe 21 : Anthropologie naïve, anthropologie savante.	849
Annexe 22 : Le développement embryonnaire	865

# CHAPITRE I.

## INTRODUCTION

D'où venons-nous ? Que sommes-nous ? Où allons-nous ? Ces questions que l'homme se pose depuis la nuit des temps n'ont toujours pas trouvé de réponses satisfaisantes malgré les progrès scientifiques de plus en plus marqués. Nous laisserons à d'autres le soin de répondre à la deuxième et à la troisième question. Nous essaierons ici de répondre à la première question. Comme ce travail le démontre, la réponse ne peut, aujourd'hui encore, qu'être partielle et incomplète parce que la machine à remonter le temps n'a pas encore été inventée et que, si on ne cède pas aux sirènes de l'anthropologie naïve, la démarche scientifique dans ce domaine est très difficile car elle repose essentiellement sur l'empirisme.

Depuis toujours, l'homme s'est interrogé sur ses origines. Dépourvu de repères, il s'est d'abord tourné vers les religions, croyant trouver son salut dans le créationnisme. Toutefois, ce dernier doit scinder l'homme en deux composantes, l'âme et le corps, pour répondre aux angoissantes questions que se pose l'homme, il est incapable d'expliquer les origines du corps humain autrement que par la création surnaturelle.

Citer le nom du premier scientifique qui a posé la question de l'origine de l'homme est impossible car nous ne savons pratiquement rien de ce que furent les connaissances biologiques des Sumériens, des Babyloniens, des Egyptiens et des autres civilisations ayant précédé les Grecs (Mayr 1982). Aristote fut le premier à dresser l'histoire naturelle détaillée d'un grand nombre d'espèces animales, mais parce qu'il croyait en un monde parfait, il n'émit aucune idée évolutionniste.

A l'époque de la Renaissance, on s'intéressa à l'histoire naturelle et à l'anatomie, mais pas à l'évolution. Descartes démontra, par l'échec de sa méthode, le cartésianisme, que l'on ne peut résoudre les problèmes biologiques par le raisonnement mathématique (Mayr 1982). Les deux pionniers de la microscopie, Anton Van Leeuwenhoek (1632-1723) et Marcello Malpighi (1628-1694) et la découverte des insectes comme sujet d'étude scientifique par les nombreux naturalistes des XVIIe et XVIIIe siècles amenèrent à découvrir la diversité de la nature. La croissance exponentielle des collections induisit un besoin pressant, celui de la classification. L'ère de la classification atteignit son apogée avec Carl Linné (1707-1778). Toutefois Linné pensait qu'il était impossible qu'une espèce puisse se changer en une autre espèce. Ces travaux jetèrent cependant les bases sur lesquelles allait se développer, quelques décennies plus tard, la théorie de l'évolution. Maupertuis introduisit en France la pensée de Newton et il y ajouta les conceptions de Leibniz. C'est ainsi que Buffon et Lamarck vont connaître les théories de Leibniz qui vont les influencer. Pour rendre compte de l'existence des organismes, Maupertuis combina les concepts de génération spontanée et de *scala naturae*. Il fut le premier à suivre la transmission d'un caractère sur plusieurs générations et à établir un arbre généalogique. Un courant de pensée différent de celui de Linné fut introduit par Buffon avec son ouvrage l'Histoire Naturelle (1749), important travail d'histoire naturelle. Buffon libère la pensée contemporaine dans des domaines nombreux et divers. Cependant, il n'alla jamais tout à fait jusqu'à une théorie de l'évolution, mais il prépara indéniablement le terrain pour Lamarck (1744-1829). Etienne Geoffroy Saint-Hilaire fut un grand spécialiste de l'anatomie comparée. Il essaya de répondre à la question de savoir pourquoi les animaux peuvent être différents les uns des autres malgré un plan d'organisation commun. Il a été proposé qu'il soit le père de "évo-dévo". Lamarck émit sa théorie évolutionniste, avancée pour la première fois, dès 1802, dans le "Discours" et développée, en 1809, dans la

"Philosophie Zoologique". Lamarck fut féroce­ment attaqué par Cuvier (1769-1832) qui fut à l'origine d'un mouvement de recherche en anatomie comparée ainsi qu'en paléontologie ; toutefois, Cuvier s'opposa farouchement à Lamarck et à la notion d'évolution. Il a ainsi joué un rôle paradoxal dans l'histoire de la théorie de l'évolution. Malgré les attaques de Cuvier, Lamarck impressionne nombre de ses lecteurs y compris l'anglais Chambers, auteur des "Vestiges" (1844) et les porteurs de la Naturphilosophie en Allemagne. En dépit des critiques, Lamarck prépara le terrain pour Darwin.

C'est dans ce contexte que Charles Darwin (1809-1882) proposa sa théorie de l'évolution en 1859. L'évolution se traduit par des changements dans les adaptations et la diversité biologique. Lamarck avait ignoré l'origine de la diversité, Darwin au contraire porta toute son attention sur l'origine de la diversité, c'est-à-dire sur l'origine des nouvelles espèces. Darwin proposa que tous les organismes proviennent d'un petit nombre d'ancêtres communs et probablement même d'une seule forme de vie originelle. L'homme était ainsi inclus dans le courant de l'évolution, même si Darwin ne l'a pas dit explicitement en 1859, mais seulement douze ans plus tard. Ce fut là la première révolution darwinienne. Darwin fut également novateur dans sa manière d'envisager les causes de l'évolution. Pour lui, la sélection naturelle est le seul facteur dirigeant l'évolution qui est graduelle. L'essence du darwinisme repose sur l'affirmation que la sélection naturelle est la première force directrice de l'évolution. En effet, elle crée les phénotypes mieux adaptés par préservation différentielle, génération après génération, des organismes les mieux adaptés à partir d'un réservoir de variants aléatoires qui fournissent seulement le matériau brut sans donner eux-mêmes une direction. La sélection naturelle est un créateur, elle construit l'adaptation, étape après étape. Cette deuxième révolution darwinienne ne fut pas acceptée par tous les biologistes avant la période d'élaboration de la "théorie synthétique" de l'évolution entre 1936 et 1947.

Un contemporain de Darwin, Alfred Russel Wallace, lui aussi anglais, était arrivé aux mêmes conclusions que Darwin, mais avant lui. Les deux hommes étaient très différents mais tous deux avaient lu Lyell et Malthus, tous deux étaient naturalistes et avaient réalisé des collections d'histoire naturelle dans les archipels tropicaux. Wallace a joué un rôle important, d'une part en ayant compris, avant Darwin, que la sélection naturelle est à l'origine de l'évolution des espèces, d'autre part en obligeant Darwin à accélérer la publication de son livre "l'Origine des Espèces" en 1859.

Darwin avait trouvé en la personne de son concitoyen Thomas H. Huxley un ardent défenseur de ses idées. Huxley devint le porte-parole de Darwin. L'idée que l'homme pouvait descendre du singe était très désagréable à la pensée victorienne. Même Wallace refusa de le dire. Darwin, dans l'origine des espèces, ne parle pas de l'homme. Par contre, en 1863, Huxley publia un ouvrage "Evidence de la place de l'homme dans la nature", dans lequel il était postulé que l'homme descend du singe. Un autre défenseur des idées de Darwin fut Ernst Haeckel (1834-1919) en Allemagne. Haeckel, lui aussi, écrit que l'homme descend du singe. Avec son imagination romantique, il alla même jusqu'à reconstruire le "chaînon manquant" entre l'homme et les singes, le nommant *Pithecanthropus*. A cette époque, les conceptions sur l'hérédité et ses bases physiques étaient vagues, l'hérédité était flexible pour les uns, inflexible pour les autres. Darwin lui-même dans sa théorie de la pangenèse, voyait la cellule comme l'unité de structure de l'organisme. On ne se posait pas de questions sur les rapports entre le noyau et le cytoplasme de la cellule. Il fallut attendre les travaux d'August Weismann (1834-1914) pour avoir la première théorie vraiment cohérente de l'hérédité. En 1883 et 1885, Weismann proposa que tout le matériel génétique est contenu dans le noyau. Il rejeta formellement l'hérédité des caractères acquis.

Entre-temps, Mendel avait découvert les lois de l'hérédité qui portent maintenant son nom, mais la publication de ses travaux en 1865 passa inaperçue. Il fallut attendre près de 40 ans de plus pour que la "redécouverte" des lois de Mendel soit enfin divulguée par, en particulier, De Vries. Cette "redécouverte" fut également importante pour l'évolution car elle ouvrit la porte à une nouvelle vision de l'évolution : le mutationnisme sous l'impulsion de De Vries et de Morgan.

Pour De Vries (1848-1935), il y avait deux sortes de variations : « La variabilité ordinaire, aussi appelée individuelle, ne peut [...] conduire à une transgression des frontières de l'espèce, même dans les conditions de sélection les plus fortes et les plus discontinues ». Par conséquent, la spéciation devrait consister en la naissance soudaine d'une nouvelle espèce par le biais de la production d'un variant discontinu. La naissance d'une espèce, pour De Vries, résultait de la naissance de nouveaux caractères. Les espèces naissent par mutation, une étape soudaine au cours de laquelle un caractère unique ou un ensemble de caractères se trouvent changés en même temps. De Vries ne pensait pas en termes de populations. La parution de l'ouvrage de De Vries intitulé « Die Mutationstheorie », en 1901, fit plus grande impression sur le monde de la biologie que la redécouverte des lois de Mendel.

T.H. Morgan (1866-1945) fut d'abord enthousiasmé par la théorie de De Vries. Les mendéliens pensaient qu'une évolution par mutation réfutait l'évolution graduelle par sélection. Morgan pensait que la pression de mutation, à elle seule suffisait à accomplir tout ce que Darwin avait assigné à la sélection naturelle.

Parmi les généticiens, certains étaient intéressés par les aspects liés à l'évolution et désiraient comprendre les bases génétiques de l'évolution. Ils se rendirent alors compte que l'évolution était un phénomène de population et devait être étudiée en tant que telle. Une nouvelle discipline se développa, désignée plus tard, sous le nom de génétique des populations. Elle étudie les changements de fréquence des gènes dans les populations. Elle est formée de deux types de recherches indépendantes, l'une est la génétique mathématique des populations représentée par R.A. Fisher, J.B. Haldane et S. Wright qui travaillent sur des populations statistiques et l'autre, qui s'occupe des populations réelles d'animaux ou de plantes représentée surtout par Th. Dobzhansky travaillant sur la drosophile et que Ford rebaptisa génétique écologique en 1964.

Dans le premier tiers du XXe siècle, un fossé sépare les généticiens expérimentalistes des naturalistes. Ce fossé était si profond qu'il semblait impossible à combler. Toutefois, une nouvelle génération de généticiens et la reconnaissance par les naturalistes que l'interprétation génétique de cette seconde génération n'était plus opposée au gradualisme et à la sélection naturelle firent qu'en l'espace de 12 ans, de 1936 à 1947, les scientifiques de tout courant et de tout pays acceptèrent deux conclusions majeures. La première est que l'évolution est graduelle, qu'elle s'explique par de petits changements génétiques et de recombinaisons, des mises en ordre de cette variation génétique par la sélection naturelle. La seconde est qu'en introduisant le concept de population, en considérant les espèces comme des agrégats de population reproductivement isolés, en analysant l'effet des facteurs écologiques (occupation de niches, concurrence, radiation adaptative) sur la diversité et l'apparition des taxa supérieurs, on explique tous les phénomènes adaptatifs d'une manière compatible avec les mécanismes génétiques connus et avec les données d'observation des naturalistes. En 1942, ce consensus fut baptisé "synthèse évolutive" par Julien Huxley, un petit-fils de Thomas Huxley. Cette théorie synthétique de l'évolution, ou néo-darwinisme, regroupe encore d'autres acteurs comme E. Mayr ou B. Rensch. En réalité, le terme néo-darwinisme a été forgé par Romanes (1896) pour dénommer la théorie de l'évolution présentée par Weismann qui adopta un sélectionnisme intransigeant, un darwinisme sans recours à un mécanisme d'hérédité flexible.

La synthèse évolutionniste ouvrit la voie à la discussion de nouveaux problèmes. Ce fut un évènement décisif dans l'histoire de la biologie évolutionniste, le plus important depuis la publication de l'origine des espèces en 1859 (Mayr, 1982). A court terme, la synthèse permit la réfutation de concepts erronés comme l'hérédité "flexible", le saltationnisme et l'essentialisme dans l'évolution. La synthèse réaffirme vigoureusement l'importance de la sélection naturelle, du gradualisme, de l'adaptation et de la diversification, la double nature de l'évolution, de la structure populationnelle des espèces, du rôle évolutif des espèces et de l'hérédité inflexible.

L'évolution et la biologie du développement étaient totalement séparées l'une de l'autre autour des années 1900 et le restèrent complètement pendant près des trois quarts du XXe siècle. Elles commencèrent seulement à se réintégrer dans les dernières années de la décennie 1970 et les premières années de la décennie 1980 pour éventuellement produire l'entité interdisciplinaire que nous connaissons maintenant comme la biologie développementale évolutionniste ou "évo-dévo". Les deux principaux catalyseurs de cette réintégration furent une série d'ouvrages dont le plus notable fut "Ontogeny and phylogeny" de S.J. Gould en 1977, et les progrès en génétique du développement qui furent rendus possibles par la découverte des gènes HOX dans les années 1980. Entre 1900 et 1975, seules quelques rares voix isolées avaient rappelé, de manière intermittente, aux scientifiques que les deux grands processus de la création biologique – l'évolution et le développement – étaient profondément intriqués. Parmi elles, on note les néo-darwiniens J. Huxley et De Beer, le mutationniste Goldschmidt, D'Arcy Thomson et l'inclassable Waddington.

Les acteurs de "evo-dévo" se nomment R. Raff, B.K. Hall, W. Arthur. La plupart sont venus de l'embryologie et, s'ils s'intéressent à la fois à l'évolution et au développement des animaux et des plantes, aucun ne place l'homme au centre de ses préoccupations.

En même temps que évo-dévo se développait, furent connus les travaux du généticien japonais Motoo Kimura. Kimura, vers 1970, publia sa théorie neutraliste de l'évolution. Ce livre fit l'effet d'une bombe dans le monde de l'évolutionnisme, dominé depuis trois décennies par la théorie synthétique néo-darwinienne de l'évolution. Kimura remet en question le dogme darwinien disant que le moteur de l'évolution est la sélection naturelle. En effet, les observations et les calculs de Kimura arrivent à la conclusion que la sélection n'est que le moteur secondaire de l'évolution. Elle assure l'adaptation et le caractère fonctionnel des êtres vivants, mais elle ne provoque pas le changement à elle seule. En effet, il existe des mutations neutres au regard de la sélection naturelle. Ces mutations neutres constitueraient même la très grande majorité des variations génétiques. Elles se répandent ou disparaissent sous l'effet du hasard. Cette théorie neutraliste de Kimura a révolutionné la vision qu'on avait de l'évolution. Cette dernière prend l'aspect d'un processus aléatoire, la sélection naturelle n'est plus l'agent directeur de l'évolution, elle permet seulement la réalisation de l'adaptation.

L'année même de la publication de la théorie neutraliste de l'évolution deux paléontologues américains, N. Eldredge et S.J. Gould proposent une alternative au gradualisme phylétique prôné par la théorie synthétique de l'évolution. En effet, pour celle-ci, l'évolution est toujours extrêmement lente, graduelle, imperceptible et permanente, sans discontinuité. La théorie de l'équilibre ponctué, proposée par Eldredge et Gould affirme que l'état normal des espèces est la stase évolutive, c'est-à-dire l'immobilité totale. La vie ne se modifie pas en permanence et très lentement comme le soutenait, après Darwin, la théorie synthétique de l'évolution mais au contraire, toute l'évolution se ferait par des modifications épisodiques majeures et très rapides. L'apparition d'une nouvelle espèce ne demanderait pas des millions d'années comme l'affirme la théorie synthétique de l'évolution, mais seulement quelques milliers d'années. Des évènements rares, les spéciations, produiraient de nouvelles espèces. Ces spéciations surviendraient lorsqu'une espèce est scindée en plusieurs populations

dont au moins un petit isolat périphérique composé d'un très petit nombre d'individus. Cette petite population, par isolement, formerait rapidement une nouvelle espèce, avant de rester en stase plusieurs millions d'années, jusqu'à la prochaine spéciation. Ce modèle a été vivement critiqué par certains dans les années 1970. La plupart des chercheurs prônent maintenant une position intermédiaire : le gradualisme phylétique et l'équilibre ponctué coexistent parfois dans les mêmes lignées, correspondant à deux modes évolutifs différents. Ce débat, tout comme les critiques contre le neutralisme, n'en démontrent pas moins que la théorie considérée comme synthétique était loin d'être complète. Et ceci d'autant plus que de nouvelles conceptions se font jour à la même époque. Toute l'évolution ne s'explique pas en termes d'avantage sélectif et d'évolution adaptative. En plus du hasard et des mutations neutres, les êtres vivants doivent se plier aux contraintes de leur histoire évolutionniste passée et aux autres contraintes comme par exemple celles liées au fonctionnement de la cellule et aux simples lois physiques qui orientent leur développement. Ces contraintes peuvent non seulement empêcher la sélection de produire la meilleure adaptation possible, mais aussi orienter l'évolution dans un autre sens que ne le ferait la seule sélection naturelle appelée quelquefois "néo-mutationnisme". Cette vision de l'évolution, sans nier le rôle de la sélection naturelle, lui fait partager le premier plan des mécanismes évolutifs avec le hasard et les contraintes historiques et structurelles sans rapport avec l'adaptation. Le cheminement évolutif est compris, comme le résultat de la juxtaposition, à tous les niveaux, de phénomènes à déterminisme sélectif et d'une composante aléatoire. C'est sur cette base que s'édifierait une véritable macroévolution indépendante. Ce sont toujours les mêmes paramètres sélectifs qui agissent, mais ils se manifestent à tous les niveaux d'intégration, de la compétition entre gènes à celle entre clades, en passant par tous les niveaux hiérarchiques : organismes, populations, espèces. C'est cette convergence de causes qui définit le darwinisme "revisité".

Concernant l'évolution vers l'homme, peu de choses sont dites sur ce sujet jusqu'à il y a une vingtaine d'années. Comme nous l'avons vu, les premiers à en avoir parlé ont été Lamarck, T. Huxley et E. Haeckel. Darwin ne parle pas de l'homme dans l'origine des espèces. Il en parle, par contre, dans son ouvrage paru en 1871 : la descendance de l'homme et la sélection sexuelle. Si Darwin situe l'origine de l'homme en Afrique, il ne parle pas des mécanismes d'apparition de l'homme autre que la sélection naturelle, qui, pour lui, est capable à elle seule, d'être à l'origine de notre émergence.

On a ainsi crû, pendant longtemps, que l'évolution vers l'homme nécessitait l'intervention d'un principe directeur que celui-ci s'appelle orthogénèse ou sélection (sans parler, bien sûr du créationnisme qui n'est pas de l'évolution, de même que le dessein intelligent). La version moderne de l'évolution, si elle retient encore la sélection naturelle, ne lui fait plus jouer le rôle majeur, et attribue l'apparition de notre espèce également aux hasards de l'histoire, de la dérive génétique et des mutations.

L'histoire de cette évolution est relativement récente s'étendant de 1856 à nos jours. La notion d'homme fossile n'a été reconnue que récemment en 1856, au moment de la découverte dans le ravin de Neander, en Prusse rhénane, des premiers restes de l'Homme de Néanderthal. Depuis la fin du XIXe et le début du XXe siècle, les découvertes de restes humains fossiles se sont succédées, d'abord en Europe (Néanderthaliens, Cro-Magnon...), puis en Asie (Pithécantropes, Sinanthropes) et ensuite en Afrique (dès 1924 l'enfant de Taung en Afrique du Sud, puis en Afrique orientale). Depuis 1994, les découvertes de fossiles, notamment sur le continent africain, se sont accélérées à un rythme soutenu couvrant l'Afrique australe, l'Afrique orientale et s'étendant jusqu'au Tchad. Ces fossiles sont de plus en plus anciens, allant de 2,5 à 3,5 Ma (millions d'années) jusqu'à 6 à 7 Ma pour les plus récemment découverts. Durant la dernière décennie, le nombre de genres d'homininés décrits est passé de quatre (*Homo*, *Paranthropus*, *Praeanthropus*, *Australopithecus*) à plus de dix, y

compris *Kenyanthropus*, *Ardipithecus*, *Orrorin*, *Sahelanthropus*. Dans de telles conditions, des hypothèses anciennes ont dû être abandonnées tandis que de nouvelles hypothèses ont été émises et la dichotomie grands singes-homme revue. Il semble bien aujourd'hui que l'ancêtre de notre lignée se trouve en Afrique où les plus anciennes preuves d'une bipédie de type proche de celle de l'homme sont connues vers 6 Ma, dans le Miocène supérieur et qu'il fréquentait des environnements assez humides (Senut et Pickford 2004).

Les recherches de biologie moléculaire se sont développées parallèlement à celles des fossiles. Partant, il y a plus de 20 ans, de techniques de comparaison de séquences de protéines et d'hybridation ADN-ADN de régions à la fois codantes et non codantes qui avaient déjà abouti à la conclusion que l'homme et le chimpanzé sont les plus proches, ces techniques se sont affinées avec la comparaison de séquences d'ADN nucléaire ou mitochondriale. Il a été ainsi possible d'établir des arbres phylogénétiques des hominoïdés à partir de la comparaison de séquences multiples indépendantes d'ADN pour conclure que l'homme et le chimpanzé sont des espèces sœurs alors que le gorille, l'orang-outan et le gibbon sont plus distants. Au tout début du XXI<sup>e</sup> siècle, le séquençage de génomes entiers, y compris celui de l'homme, de la souris, du rat, du poulet, du macaque et de certains poissons, a permis à la génomique comparative de prendre un nouvel essor. La publication, en 2005, de la séquence presque complète (à 94 %) du génome du chimpanzé, a révélé bien des surprises lorsqu'on l'a comparé au génome humain : les différences entre les deux génomes ne sont que de 1,23 %. Alors se pose la question de savoir pourquoi le chimpanzé et l'homme sont-ils si distincts, qu'elle est la signification d'une si petite différence ? Le tout est de savoir maintenant, parmi ce 1,2 % de différence, quels changements sont fonctionnels et contribuent aux si nombreuses différences biologiques qui se sont accumulées entre l'homme et le chimpanzé depuis leur ancêtre commun. La génomique comparative qui en est encore à ses premiers stades de développement, ne semble pas la plus appropriée pour répondre à cette question. Les études des modifications de l'expression génique, études qui débutent seulement, donneront certainement des pistes. Mais toutes ces études ne pourront apporter de réponses à la question posée que si on peut confronter leurs résultats aux données fossiles. Or, les fossiles d'hominidés non humains font cruellement défaut. On ne dispose actuellement que de très peu de fossiles de chimpanzé et de fossiles d'hominidés âgés de 6 à 10 Ma. C'est pourquoi il n'est pas encore possible de savoir quand la dichotomie entre grands singes et homme s'est effectuée, et ceci d'autant plus que certains favorisent une trichotomie. Beaucoup d'efforts restent à fournir pour répondre à la question : d'où venons-nous ? Cependant, de nouvelles avancées, dans plusieurs domaines, laissent entrevoir des perspectives d'avenir. En effet, on a pu "voir l'évolution en action" en étudiant des bactéries et suivre une évolution rapide, celle des poissons cichlides.

L'épigénétique a fait une entrée remarquée dans le domaine de l'évolution. On a, ici, des modifications du phénotype sans que la séquence génomique ne soit modifiée, un deuxième code, le code histone existe à côté du code génétique. Les informations nécessaires au bon fonctionnement de l'organisme ne sont pas toutes portées par le matériel génétique. D'autres facteurs, dits épigénétiques, transmis aux descendants, bien que non codés par les gènes, commandent le fonctionnement des cellules.

Le cerveau (humain) dont l'étude est abordée, depuis peu de temps, avec toutes les poussées technologiques récentes (études de l'ADN et de l'ARN, des protéines et imagerie, en particulier) commence à livrer certains de ses secrets car il est possible maintenant, non seulement d'étudier des centaines de gènes à la fois, mais encore d'évaluer leur expression.

Les concepts généraux de la deuxième moitié du XX<sup>e</sup> siècle (transcription et traduction de l'ADN transformées en structures cellulaires et en molécules fonctionnelles, assurant la multiplication des cellules, contrôlant leur avenir et leurs activités) n'ont pas

permis de donner des réponses satisfaisantes aux questions posées. Une nouvelle vision du vivant est nécessaire pour répondre à la complexité de la vie. Le développement de méthodes nouvelles telles que celles proposées par la biologie intégrative ou systémique qui vise, en s'appuyant sur la modélisation et la simulation, à une compréhension plus globale du fonctionnement du vivant à tous les niveaux (cellule, organe, organisme, écosystèmes, espèces), est nécessaire. Un autre champ d'étude s'ouvre grâce à la biologie de synthèse qui permet de concevoir des systèmes biologiques nouveaux, s'inspirant, par exemple, de programmes informatiques.

Les nouvelles avancées permettront peut-être, un jour, de savoir d'où nous venons.

## CHAPITRE II

### II. DU FIXISME AU TRANSFORMISME ET A L'EVOLUTION HUMAINE.

#### II.1. DE L'ANTIQUITE A LAMARCK

##### II. 1.1. ARISTOTE.

Les premières conceptions sur les origines n'étaient pas évolutionnistes. Les VIIème, VIème et Vème siècles avant Jésus-Christ ont été des périodes de commerce très florissant. Les Grecs, en particulier, allèrent jusqu'en Egypte et en Mésopotamie, mais jusqu'à la fin du Moyen Âge et à la Renaissance, il n'y avait pas de science au sens actuel du terme. Les philosophes occupaient alors la place des scientifiques et ils s'efforçaient de comprendre le monde dans lequel ils vivaient. Certains d'entre eux avaient émis des théories fantaisistes sur la génération d'organismes : premiers animaux naissant de l'humidité et enfermés dans des écorces épineuses qui s'ouvraient et tombaient (Anaximandre (610-656 av. J.C.), parties du corps formées séparément et tout en flottant, s'attirant les unes les autres jusqu'à atteindre des combinaisons parfaites (Empédocle 492-432 av. JC) (Mayr, 1989). Les philosophes grecs qui suivirent et qui n'étaient pas naturalistes, acceptèrent l'idée de la génération spontanée à partir de la vase et de la terre humide. Le premier grand naturaliste connu fut Aristote.

Aristote (384-322 av. J.C.) laissa de nombreux ouvrages, soit écrits de sa main, soit notes prises par ses disciples à son école, le lycée, traitant de tous les sujets, en particulier de la biologie. Pour les grecs anciens et pour Aristote, les objets inanimés et les êtres vivants sont formés des mêmes éléments naturels, par la même matière, si bien que le vivant n'est pas à rechercher dans cette matière, mais plutôt dans la forme. Aristote s'intéresse à la forme des êtres vivants, la forme étant, pour lui, l'âme des êtres vivants. « L'âme, c'est la forme. Il est évident que l'âme est substance première [la forme], que le corps est matière, et que l'homme en général, ou l'animal en général, est composé de l'âme et du corps pris l'un et l'autre universellement » (Aristote, Métaphysique, Z, 11, 1037a).

Outre l'âme, Aristote définit les êtres vivants par le mouvement, au sens large de transformation, pas seulement de déplacement (Pichot, 2004). Une troisième caractéristique des êtres vivants est la chaleur vitale qu'il appelle chaleur innée. La physiologie d'Aristote est l'étude de l'animation du corps par l'âme. Cette physiologie est finaliste. Aristote s'est intéressé, en particulier, à la nutrition, à la respiration et à la génération. C'est cette dernière qui intéresse ici. Par la génération, l'être se reproduit semblable à lui-même, et, si l'immortalité lui est refusée en tant qu'individu, il y atteint en tant qu'espèce. À travers la succession des individus de la même espèce, la forme est ainsi conservée ; et c'est la forme qui est essentielle (dans tous les sens du mot). Par cette voie, les êtres vivants se rapprochent donc des êtres divins et de leur immortalité. C'est ainsi par une tendance vers la perfection divine (donc de manière finaliste) qu'Aristote explique la génération (Note 1).

Ainsi, cette génération est une véritable reproduction de la forme semblable à elle-même au cours des générations. Le fait que la reproduction ait pour but la conservation, voire la perpétuation, de la forme n'empêche pas Aristote de croire à l'hérédité des caractères acquis. Il faut alors supposer que les caractères en question sont "accidentels" et non pas "essentiels", c'est-à-dire qu'ils ne relèvent que de la matière et non de la forme (leur hérédité n'altère donc pas celle-ci, qui se transmet inchangée).

Aristote a cru en la génération spontanée (Note 2).

En dehors de cette génération spontanée, les êtres vivants sont le résultat de la reproduction sexuée. La femelle fournit la matière et le mâle la forme, l'âme (Note 3).

Aristote nous dit ensuite comment se déroule l'embryogenèse au début (Note 4), et par la suite (Note 5).

Par conséquent, l'évolution des espèces est incompatible avec les idées d'Aristote pour qui les formes sont immuables. Toutefois, Aristote admit que « la Nature passe des objets inanimés aux plantes et aux animaux selon une séquence continue ». Cette notion fut convertie par Lovejoy (1936) en une *scala naturae* ou Grande Chaîne des Êtres, ce qui facilita l'émergence de la pensée évolutionniste au XVIIIème siècle. Cette grande Chaîne des Êtres est un principe philosophique.

De nombreux historiens ont essayé d'expliquer pourquoi les Grecs n'avaient pas su ou pu fonder l'évolutionnisme. Les principales raisons de cet échec sont l'absence de conception du temps ou, à l'inverse, l'idée d'éternité ou de changement cyclique, l'adhésion à l'essentialisme, une conception incompatible avec la variation ou le changement, la vision d'un cosmos parfait.

A la chute de l'empire romain, une nouvelle idéologie qui eut une grande influence, s'imposa à la pensée occidentale, le christianisme.

## II.1.2. L'IMPACT DU CHRISTIANISME

Mayr a très bien décrit cet impact dans son Histoire de la Biologie (1989) « L'homme ne fut plus capable de penser et de spéculer comme il lui plaisait : la parole de Dieu était la mesure de toute chose, et celle-ci était révélée dans les Saintes Écritures. Au lieu d'une éternité intemporelle, les religions chrétiennes et juives prônèrent la croyance en un Auteur de toutes choses, tout-puissant, qui avait créé le monde à partir du néant et qui, au Jugement dernier, y mettrait fin. Il avait façonné la terre en six jours, ce qui était suffisant pour permettre toutes sortes de commencements, mais non pour entamer des phénomènes évolutionnistes. Il n'y avait pas non plus assez de temps pour qu'une évolution ait pu se produire après la Création, celle-ci ayant eu lieu 4000 avant Jésus-Christ, si l'on en croyait les généalogies figurant dans la Bible. Pourtant, on trouve dans l'Ancien Testament de nombreuses allusions à des séquences linéaires (comme dans le cadre des six jours de la Création) qui convenaient mieux comme base à la pensée évolutionniste que le monde constant ou cyclique des Grecs ».

Les premiers Pères de l'Église étaient libéraux dans leur interprétation de la Bible : chacun étant chrétien convaincu, il n'y avait pas d'hérésies à craindre. Il n'existait pas non plus de science, ce qui aurait nécessité des positions plus rigoureusement définies. Saint Augustin (Gilson, 1960) adopta une interprétation allégorique de la Création. Selon lui, la Création n'avait pas seulement donné des produits achevés, elle avait aussi accordé à la nature le pouvoir de produire des organismes. En fait, leur essence, leur "*naturae*", dans son langage, avait bien été créée au commencement, mais elle n'avait émergé, ou été activée, que bien plus tard. Toutes les parties de la nature, la terre comme l'eau, avaient la capacité d'engendrer du nouveau, vivant ou inanimé. Par conséquent, la génération spontanée n'était pas un problème pour le fidèle; elle pouvait se produire à tout moment.

Les mille ans qui suivirent la fondation du christianisme furent une période malheureuse de stagnation intellectuelle. Les universités scolastiques tentèrent d'établir la vérité par des déductions et des arguments légalistes, mais les controverses interminables qui résultèrent de cette approche ne pouvaient qu'être stériles. Une renaissance se produisit, venant d'une direction tout à fait différente, d'un renouveau de l'intérêt pour la nature, d'une renaissance de

l'histoire naturelle, comme cela apparaît bien dans les travaux de Frédéric II et d'Albert le Grand. Qu'ils fussent aristotéliens ou non, les savants catholiques du Moyen Âge, en dépit de leurs références à la *Chaîne des Êtres* ou à une hiérarchie des phénomènes du monde, maintinrent l'idée d'une stricte fixité des espèces.

Selon Mayr (1989), l'événement le plus important de la période pourrait bien avoir été la révolte des philosophes scolastiques. Une faction émergea, plus tard appelée "nominalisme", qui rejeta les positions de l'essentialisme. Pour les essentialistes, tous les membres d'une espèce partagent la même essence. Cette dernière n'est pas affectée par des influences externes ou par des accidents occasionnels. Par conséquent, l'étude de la nature consistait simplement en une étude des espèces. Par contre, pour les nominalistes, il n'y avait pas d'essence. Tout ce que nous avons, en fait, ce sont des noms attachés à des groupes d'objets. Une fois que l'on a le nom "chaise", on peut réunir par une accolade tous les objets tombant sous la définition "chaise", qu'il s'agisse de chaises de salle à manger, de chaises de jardin ou de chaises capitonnées. Les attaques à l'encontre de l'essentialisme (relevant de ce qu'on appelle le "réalisme"), menées par les nominalistes, marquèrent pour celui-ci un premier affaiblissement. Certains aspects des théories des philosophes inductivistes et empiristes d'Angleterre, depuis Bacon, ont eu une tonalité nominaliste, et il n'est pas impossible qu'il y ait eu continuité idéologique. En fait, le nominalisme fut peut-être une anticipation de la pensée "populationnelle" (Mayr, 1989).

La Réforme marqua un net recul dans l'émergence de l'évolutionnisme, l'apparition du protestantisme renforçant l'autorité de la Bible. Il conduisit au fondamentalisme, interprétation littérale du "Verbe". Les autres interprétations libérales, telles celles de Saint Augustin, furent dès lors rejetées.

Curieusement, ce que l'on appelle la révolution scientifique des XVI<sup>e</sup> et XVII<sup>e</sup> siècles, mouvement confiné aux sciences physiques, ne provoqua aucun changement dans l'attitude envers le créationnisme. Les chefs de file de la physique et des mathématiques — Descartes, Huygens, Boyle et Newton — croyaient en un Dieu, vu comme une personne, et étaient de stricts créationnistes. La mécanisation de la représentation du monde (Dijksterhuis, 1961), révolution conceptuelle majeure de cette période, ne requérait pas, et ne pouvait d'ailleurs pas tolérer, d'évolution. Un monde stable, spécialement créé et maintenu par des lois générales, tout cela faisait sens pour qui était imprégné d'essentialisme et croyait en un univers parfait.

La philosophie aussi était réactionnaire. Pour Mayr (1989), il n'y a pas de trace de pensée évolutionniste véritable dans les écrits de Bacon, Descartes ou Spinoza. Descartes soulignait que Dieu étant omnipotent, il n'avait pu créer que la perfection, et rien ne pouvait évoluer à partir de ce qui était parfait dès l'origine. Curieusement, ce fut la théologie, sous l'aspect d'une théologie naturelle, qui prépara la voie à la pensée évolutionniste, bien davantage que la philosophie.

### **II.1.3. L'ÉMERGENCE DE L'ÉVOLUTIONNISME**

L'émergence de l'évolutionnisme ne pouvait se faire que si se produisait un affaiblissement de la vision du monde prévalente en Occident jusqu'au XVIII<sup>e</sup> siècle. Celle-ci reposait sur deux affirmations majeures : 1) l'univers avait été construit par un Créateur intelligent et 2) le monde était statique, invariable.

Toutefois, après le Moyen Âge, aux XVII<sup>e</sup>, XVIII<sup>e</sup> et XIX<sup>e</sup> siècles, survint une étonnante révolution intellectuelle. Quelles en furent les causes ? Fut-elle le résultat de la recherche scientifique, d'un changement général dans le milieu culturel et intellectuel ? Apparemment, selon Mayr (1989), ce fut un peu des deux :

« Dès le XIV<sup>e</sup> siècle, un nouvel esprit souffla sur l'Occident. L'ère des voyages, la redécouverte de la pensée des anciens, la Réforme, les philosophies de Bacon et de Descartes, le développement de la littérature séculière, la révolution scientifique..., tout cela contribua à affaiblir les croyances antérieures. La révolution scientifique dans les sciences physiques s'appuyant sur un traitement rationnel des phénomènes naturels, les explications surnaturelles devenaient inacceptables.

Ces changements n'affectèrent pas que la science. L'effervescence gagna tous les domaines ».

Toujours selon Mayr (1989), trois grands progrès scientifiques relativement indépendants, aux XVI<sup>e</sup>, XVII<sup>e</sup> et XVIII<sup>e</sup> siècles ont préparé l'émergence de l'évolutionnisme : la philosophie naturelle (les sciences physiques), la géologie et l'histoire naturelle.

#### II.1.3.1. Le rôle des sciences physiques (de Copernic et Galilée jusqu'à Newton et Laplace).

L'élaboration des lois générales comme la loi de la gravitation, qui gouvernent tous les phénomènes physiques expliquaient les mouvements des planètes mais également les phénomènes fonctionnels chez les êtres vivants. On accepta de plus en plus l'idée d'un monde infini dans l'espace et le temps, car plus on se familiarisait avec le concept de l'infinité de l'espace, et plus on percevait la possibilité d'une théorie semblable pouvant s'appliquer au temps.

L'idée que l'univers, dans son ensemble, avait évolué, fut développée pour la première fois par un philosophe, Emmanuel Kant (1724-1804) qui dit que le monde a commencé sous forme d'une nébuleuse universelle chaotique qui s'est mise à tourner et produire les planètes, les étoiles et les galaxies. Ce processus est graduel (Note 6.). De nouvelles galaxies, de nouvelles étoiles, apparaîtront sans cesse.

#### II.1.3.2. La révolution géologique

En géologie, des changements plus profonds encore survinrent. Au XVIII<sup>e</sup> siècle, les savants étudiant la nature prirent conscience pour la première fois des changements constants que la surface de la terre a subis, et est encore en train de subir. Une science nouvelle se développa, la géologie, dont la tâche la plus importante était d'ordre historique, consistant à reconstituer la séquence des événements survenus sur terre au cours du temps. Plusieurs recherches avaient conduit à la notion que la surface de la terre n'avait pas toujours été telle que nous la voyons aujourd'hui; autrement dit, que la terre avait une histoire.

L'une de ces lignes de recherche découlait de la découverte de volcans éteints dans la région du Puy-de-Dôme en France. On avait réalisé que le basalte, une roche très répandue, n'était rien d'autre qu'une lave issue d'explosions volcaniques anciennes, et que les couches les plus profondes devaient être les plus anciennes.

A la même époque, on avait reconnu que la plupart des strates géologiques sont des dépôts sédimentaires. De plus, leur étude démontra qu'ils atteignaient des épaisseurs énormes, souvent de l'ordre de 3 000 mètres, voire jusqu'à plus de 30 000 mètres. Cette découverte produisit un choc car elle prouvait que l'âge de la terre était très ancien : il avait nécessairement fallu beaucoup de temps pour que s'accumulent des strates sédimentaires d'une telle épaisseur. On découvrit aussi que ni les couches volcaniques, ni les strates sédimentaires n'étaient restés comme telles après s'être déposées. Elles avaient subi une

érosion par les eaux, qui y avaient creusé des vallées. De plus, de nombreuses couches sédimentaires avaient été plissées, quelquefois violemment; et même dans certains cas, complètement retournées.

« Tout ceci est si bien admis aujourd'hui qu'on a du mal à se rendre compte à quel point ces idées ont paru révolutionnistes aux XVII<sup>e</sup> et XVIII<sup>e</sup> siècles, et les résistances qu'elles ont suscitées » (Mayr, 1989).

Le grand âge de la terre contrastait avec l'enseignement de l'Eglise qui avait adopté 4000 ans avant Jésus-Christ comme date de la Création.

### II.1.3.3. Les progrès de l'histoire naturelle.

L'intérêt développé à partir des années 1520 pour la nature et, en particulier, pour de nouvelles espèces de plantes, d'oiseaux, de poissons et d'autres espèces animales et végétales fit se poser des questions. Pourquoi la plupart des espèces d'Europe Occidentale n'avaient pas été mentionnées dans la Bible ni dans les écrits d'Aristote ou de Pline par exemple. La Bible ne parlait que de la flore et de la faune du Proche-Orient, alors que des faunes entièrement nouvelles de toutes les régions du monde étaient décrites au XVI<sup>e</sup>, XVII<sup>e</sup> et XVIII<sup>e</sup> siècles. La diffusion de ces faits biogéographiques porta un coup au créationnisme. Darwin les utilisera plus tard pour preuves de l'évolution.

La découverte des fossiles posa d'autres dilemmes aux créationnistes. On a d'abord crû que les fossiles croissaient à partir des roches, comme les cristaux. Puis, on se rendit compte que les fossiles étaient des restes d'organismes ayant vécu antérieurement. Deux faits permirent d'écarter l'explication avancée par les créationnistes, à savoir que les fossiles étaient des vestiges du déluge. L'un de ces faits fut la découverte, parmi les fossiles, de plantes et d'animaux inconnus, disparus. L'autre fut l'essor de la stratigraphie qui démontra que les couches fossilifères sont stratifiées et que chaque strate a une faune et une flore distinctes.

Cette recherche stratigraphique fut menée par de nombreux auteurs dont les deux plus célèbres furent William Smith en Angleterre et Georges Cuvier en France. Ni ce dernier, nous y reviendrons, ni aucun des géologues britanniques, y compris Lyell, de la première moitié du XIX<sup>e</sup> siècle, ne tirèrent de leurs observations la conclusion qu'il y avait un changement évolutif constant de ces faunes. Au contraire, ils pensaient que chaque faune fossile avait été décimée par une catastrophe pour être remplacée par une nouvelle faune créée.

Durant la période des Lumières au XVIII<sup>e</sup> siècle, l'émancipation graduelle par rapport aux positions traditionnelles de la philosophie, de la religion et de la politique devint un véritable mouvement révolutionnaire, surtout en France, et amena de nouvelles conceptions du monde vivant.

Le siècle qui s'est écoulé entre 1740 et 1840 a été crucial pour l'histoire de l'évolution, car c'est au cours de ce siècle que le concept d'évolution est apparu. Durant cette période se développèrent les idées de progrès et d'évolution.

Le progrès impliqua croissance et développement. Pascal n'avait-il pas comparé le développement de l'humanité à la croissance de l'individu. Pour Leibniz, le développement était important dans la mesure où il inclut continuité et plénitude (Note 7)

Toutefois, il fallut attendre Lamarck pour que le concept philosophico-politique de progrès soit converti en une théorie scientifique de l'évolution.

L'idée de progrès est apparentée, et prend en partie sa source, dans le concept de *Grande Chaîne des Êtres* (Lovejoy, 1936), formulé différemment chez les scolastiques du

Moyen Âge, puis aux XVII<sup>e</sup> et XVIII<sup>e</sup> siècles. Il est fondé sur l'acceptation d'une continuité linéaire (mais aussi d'un ordre hiérarchique) depuis le monde des objets inanimés et celui des plantes, jusqu'aux animaux inférieurs, supérieurs, et enfin à l'homme (et, idéalement, des anges jusqu'à Dieu). Le concept additionnel de plénitude postulant que tout ce qui est possible existe réellement, a été associé à celui de la *scala naturae*. Il ne pouvait y avoir de vide, les trous entre les maillons de la chaîne étaient tellement petits que celle-ci était pratiquement continue. Chez Leibniz, qui s'appesantit sur cette continuité, l'influence de préoccupations mathématiques est patente. En fait, il exprima souvent en termes mathématiques ses réflexions à ce sujet. Avant lui, la *scala naturae* était un concept parfait dès son élaboration, et un mouvement vers plus de perfection étant impossible, tout changement ne pouvait être que détérioration, dégradation (Mayr, 1989).

La notion de perfectionnement croissant sur laquelle était fondée la *scala naturae* pouvait être exprimée de différentes manières par "plus d'âme" (au sens d'Aristote), plus de conscience, plus de raison, une approche vers Dieu, etc. Il s'agissait d'une hypothèse, car aucune observation ne confirmait l'existence de cette chaîne parfaite, continue et linéaire. Au contraire, partout les discontinuités surgissaient entre les mammifères et les oiseaux, les poissons et les invertébrés, les fougères et les mousses... D'où une grande satisfaction lorsque l'on découvrit les coraux et d'autres organismes (comme les zoophytes) reliant fort à propos, les plantes aux animaux. On pensait que les autres discontinuités seraient comblées par des découvertes futures. Parmi les nombreux disciples de Leibniz, nul ne fut plus conséquent que Charles Bonnet (1720-1793) qui établit une "échelle des êtres naturels" très élaborée dans laquelle l'écureuil volant, la chauve-souris et l'autruche assuraient une continuité entre les mammifères et les oiseaux. Pour lui, "organisation" était le critère déterminant le rang dans la chaîne. Si ses vues impliquaient une évolution, ce n'était jamais qu'un déploiement de potentialités préexistantes

Les fossiles, et d'autres données prouvant les extinctions, contredisaient le principe de plénitude, et demandaient à être expliqués. Leibniz s'y employa. Leibniz (Gottfried Wilhelm von, 1646-1716) un mathématicien, un métaphysicien et un théologien a émis le concept de "monade". Pour Leibniz toute substance se développe suivant des lois intérieures, suivant sa propre tendance : chacune a sa loi propre. Ainsi, si nous connaissons la nature de l'individu, pouvons-nous en dériver tous les états changeants. Cette loi de l'individualité implique des passages à des états non seulement nouveaux, mais plus parfaits. Ce qui existe est donc pour Leibniz l'individuel ; il n'existe que des unités. Ni les mouvements, ni même les corps n'ont cette substantialité. Sans substance absolument simple et indivisible, il n'y aurait aucune réalité. Leibniz nomme "monade" cette réalité. La monade est conçue selon le modèle de notre âme (Note 8).

Ces monades, en se développant selon une loi interne, ne reçoivent aucune influence de l'extérieur. Dès lors, comment expliquer que tout se passe dans le monde comme si les monades s'influençaient mutuellement ? Leibniz explique cette concordance par une harmonie universelle entre tous les êtres, et par un créateur commun de cette harmonie.

Leibniz, dans son ouvrage intitulé, *Protogaea* (1693), admit que de nombreux organismes existant dans des périodes antérieures avaient disparu depuis, et que beaucoup parmi ceux qui vivaient à présent n'existaient pas alors. Il postula que «même les espèces d'animaux ont de nombreuses fois été transformées», par les changements qui ont affecté la croûte terrestre. Cependant, le nombre des monades restait constant, et la théorie de Leibniz n'impliquait pas une phylogénèse comme celle que nous comprenons aujourd'hui : il s'agissait simplement d'une évocation de potentiels préexistants. Ainsi, la chaîne des êtres avait subi des changements au cours du temps, sans que les essences sous-jacentes aient bougé. Cette nouvelle version fut interprétée par Lovejoy (1936) comme une

"temporalisation" de la Chaîne des Êtres. Contrairement à ce que l'on dit parfois, cela n'avait rien à voir avec la théorie de l'évolution.

Le principe de plénitude ne s'accordant pas avec les extinctions, il fallait interpréter ces animaux disparus comme des stades primitifs des animaux contemporains. C'était, par exemple, l'interprétation de Bonnet (1769), tandis que Robinet (1769) avançait une théorie plus fantaisiste, selon laquelle de nouveaux types apparaissaient par le biais de combinaisons entre prototypes primitifs. Rien de nouveau n'était créé néanmoins, puisque le potentiel de toute chose préexistait. Pour Robinet, « le premier axiome de la philosophie naturelle » était que « l'Échelle des Êtres constituait un tout avec d'innombrables degrés, sans ligne de séparation réelle ; qu'il n'y avait que des individus et pas de règnes, ni de classes, ni de genres, ni d'espèces » (Guyénot, 1941 : 386). La chaîne, selon lui, résultait d'actes successifs de création par la nature, mais il n'y avait ni évolution, ni continuité génétique. Curieusement on trouve des idées assez semblables, exprimées en termes plus créationnistes, jusqu'en 1857, dans les écrits de Louis Agassiz (1887).

#### II.1.4. LINNÉ

Carl Linné (1707-1778) était né en Suède d'une famille pauvre. Il était anti-évolutionniste, aussi semble-t-il paradoxal d'en parler ici. Cependant, il joua un rôle non négligeable dans l'évolutionnisme en jetant les bases d'une classification hiérarchique naturelle qui, par la suite, imposa le concept de descendance d'ancêtres communs.

Linné, dans sa délimitation des genres, des ordres et des classes remplaça la continuité de la vie par une hiérarchie de discontinuité, ce qui était en accord avec sa pensée essentialiste, mais ne s'accordait pas avec l'idée de continuité qui est au centre de l'évolutionnisme. Toutefois Linné proposa, dans sa fameuse *Philosophica Botanica* en 1750, que les ordres et les classes sont reliés : « Tous les groupes de plantes montrent des relations d'apparement de tous les côtés, à la manière des pays sur une carte du monde ».

Insistant sur la constance et la fixité des espèces, Linné fit de l'origine des espèces un problème scientifique qu'il posa dans sa théorie de l'origine des espèces par hybridation qu'il développa à la fin de sa vie (Mayr, 1989). Un des grands défis de la pensée évolutionniste fut de réconcilier la continuité avec la discontinuité. Or Linné porta un grand intérêt aux équilibres de la nature et à la lutte pour l'existence, arrière-plan conceptuel de la théorie de la sélection naturelle. C'est ainsi que « beaucoup des arguments avancés par Darwin proviennent de Linné, même s'ils en sont la réfutation » (Mayr, 1989, p. 464). ( Voir ANNEXE 1).

Le concept d'évolution était, pour ainsi dire, "dans l'air", pendant toute la seconde moitié du XVIII<sup>e</sup> siècle, et certains historiens des sciences ont qualifié d'évolutionnistes trois Français : Maupertuis, Buffon et Diderot. Le même honneur a été accordé par les historiens allemands à Rödiger, Herder, Goethe et Kant. Les recherches ultérieures n'ont pas confirmé ces assertions. Tous ces "précurseurs" étaient des essentialistes et expliquaient la survenue de nouveaux types par de nouvelles créations (plutôt que par l'évolution des types existants), ou croyaient simplement en un déploiement ("évolution" *stricto sensu*) de potentialités immanentes. Si on peut exclure Diderot qui ne traita pas du tout d'évolution, il faut retenir Maupertuis et Buffon. Ce dernier prépara indéniablement le terrain pour Lamarck et, à ce titre, il fut un précurseur de Lamarck.

### II.1.5. MAUPERTUIS

Pierre-Louis Moreau de Maupertuis (1698-1759) introduisit en France la pensée de Newton. Il fut le premier à reconnaître que le concept de forces et mouvements sur lequel était bâtie la pensée newtonienne ne pouvait pas, à lui seul, expliquer la chimie ou la biologie. C'est pourquoi Maupertuis y ajouta les conceptions de Leibniz. C'est ainsi que Buffon va connaître les théories de Leibniz qui influencèrent la plupart des philosophes et des scientifiques français du XVIII<sup>e</sup> siècle, y compris Lamarck.

Si Maupertuis s'intéressa surtout aux mathématiques, il n'en dédaigna pas pour autant les phénomènes biologiques. Toutefois, Maupertuis ne fut pas un évolutionniste. Ses théories étaient plus celles d'un cosmologiste que d'un biologiste. Comme le dit Mayr (1989) : « Son importance tient à ce qu'il s'opposa aux tendances déterministes et créationnistes du newtonisme et retourna à Lucrèce et aux Épicuriens, en expliquant par le hasard l'apparition des nouveaux types. Pour lui, il y avait beaucoup trop de diversité et d'hétérogénéité dans la nature pour que le monde ait été créé par "dessein". Il critiqua les théologiens naturels, faisant valoir par exemple que l'existence de plantes vénéneuses et d'animaux venimeux était incompatible avec le concept de "sagesse et de bonté du Créateur" ».

Niant l'existence d'un Créateur, les matérialistes (athées) devaient, d'une manière ou d'une autre, expliquer l'existence des organismes. Pour ce faire, ils firent appel aux idées de Lucrèce pour qui les organismes peuvent apparaître par génération spontanée. Mais ce processus de type *deus ex machina* autorisait diverses versions. On imaginait que des molécules ou des germes vivants, en se combinant au hasard, pouvaient produire des organismes supérieurs. De telles idées furent défendues jusqu'au milieu du XVIII<sup>e</sup> siècle, non seulement par Maupertuis, mais aussi par La Mettrie, Diderot, et d'autres. Une autre explication était de combiner les concepts de génération spontanée et de *scala naturae*. Il n'y avait pas de germes vivants répandus dans la nature; par conséquent, la génération spontanée faisait surgir la vie de la matière inanimée, mais ne pouvait engendrer que des organismes très simples; ces derniers se transformaient en créatures de plus en plus complexes, le long d'une *scala naturae* temporalisée. C'était, dans son essence, la théorie de l'évolution de Lamarck.

Les explications de Maupertuis relatives à l'origine du monde vivant impliquaient une génération spontanée d'animaux et de plantes, ainsi que l'élimination des déficients. Il s'agit d'une théorie sur l'apparition des nouveaux types, comme celles qui étaient répandues chez les Grecs, et non pas d'une théorie de l'évolution. Toutefois, il faut souligner, comme Roger (1963) l'a fait remarquer, que cette théorie de l'élimination des nouveaux variants défectueux n'a rien à voir avec la sélection naturelle.

N'ayant reçu aucune formation en histoire naturelle, Maupertuis ne trouvait pas ridicule l'idée qu'une combinaison fortuite de matériaux pouvait engendrer n'importe quel organisme, fût-ce un éléphant (Note 9).

Maupertuis étudia l'hérédité par l'une des deux méthodes utilisées pour cela à son époque pour l'étude des généalogies, l'autre méthode étant celle des croisements. On peut, dans l'espèce humaine, suivre la transmission de caractères très apparents pendant plusieurs générations. C'est ainsi que Maupertuis, en 1745, fut capable de suivre la transmission de la polydactylie (le fait d'avoir six doigts et /ou six orteils au lieu de 5) sur quatre générations. Pour Maupertuis, le père et la mère contribuaient tous deux au patrimoine génétique de l'enfant. Partant de ces observations, Maupertuis émit une théorie pangénétique de l'hérédité, basée sur les conceptions d'Hippocrate et d'Anaxagore qui avançaient que des particules (des "éléments") fournis par le père et par la mère, étaient responsables des caractères des enfants. La plupart des composantes de cette théorie de Maupertuis se retrouveront dans les théories ultérieures de Naudin, de Darwin et de Galton.

Ces études de génétique amenèrent Maupertuis à expliquer l'apparition de nouveaux types (des espèces) par une théorie que nous « appellerions aujourd'hui de spéciation par mutation » (Mayr 1989). Selon cette théorie, une nouvelle espèce survient lorsque apparaît un mutant, les races commencent fortuitement par des individus. Par cela on peut dire que Maupertuis était un précurseur de De Vries.

Maupertuis étant essentialiste, il était capable d'imaginer la production de nouvelles essences mais il ne pouvait concevoir une amélioration continue et graduelle des populations par la sélection des individus les mieux adaptés. Maupertuis ne fut pas « le fondateur de la théorie de la sélection naturelle comme on l'a quelquefois prétendu » (Mayr, 1989). Néanmoins, le monde de Maupertuis n'était pas statique, le temps y jouait un rôle non négligeable.

### **II.1.6. BUFFON**

Georges-Louis Leclerc De Buffon (1707-1788) est né la même année que Linné, mais contrairement à Linné, il était issu d'une famille aristocratique française aisée. Il s'initia à la science et passa une année en Angleterre où il étudia la physique, les mathématiques et la physiologie des plantes. A son retour en France, il fut nommé intendant du Jardin du Roy en 1739, grâce au patronage du ministre Maurepas. Il prit ce poste avec enthousiasme et décida d'écrire une histoire universelle qui engloberait toute la nature, des minéraux à l'homme. Cette histoire universelle comprit trente cinq volumes publiés entre 1749 et l'année de son décès, 1788, et neuf volumes posthumes. Dans cette volumineuse histoire naturelle, Buffon traita de presque tous les problèmes soulevés ultérieurement par les évolutionnistes. Mais Buffon ne fut pas évolutionniste et cela pour diverses raisons. Tout d'abord, parce que les théologiens de la Sorbonne avaient encore beaucoup d'influence et de pouvoir et Buffon dut, par exemple, rétracter certaines affirmations sur l'âge de la terre. Buffon avait calculé que la terre devait avoir au moins 500.000 ans, mais il dut déclarer seulement 168 000 ans. Ensuite, si Buffon rangea les espèces selon une séquence précise, ce fut uniquement dans un but utilitaire en commençant par les espèces les plus utiles, les plus importantes et les plus familières à l'homme, c'est à dire les espèces domestiques : chevaux, vaches, chiens... puis les animaux sauvages et ceux de la zone tempérée avant les animaux exotiques. Cette classification ne pouvait pas être utilisée pour des considérations sur l'évolution. Buffon avait placé l'homme le plus haut « Tout, même son apparence extérieure démontre la supériorité de l'homme sur tous les autres êtres vivants » (Buffon, 1766). Il était convaincu que les animaux ne peuvent pas penser ; par conséquent, il ne pouvait pas accepter l'idée que l'homme ait évolué à partir des animaux.

Buffon est probablement le premier à avoir donné une définition biologique de l'espèce, telle qu'elle subsiste encore aujourd'hui : « On doit regarder comme la même espèce celle qui, au moyen de la copulation, se perpétue et conserve la similitude de cette espèce, et comme des espèces différentes celles qui, par les mêmes moyens, ne peuvent rien produire ensemble » (1749, Histoire naturelle, vol. 2, pp 10-11).

Les premières conceptions de Buffon au sujet de la classification naturelle sont décrites, dans les « Premiers Discours » (Œuvr. Phil.: 13 a-b, 1753), comme suit « Il me semble que la seule façon de faire une classification naturelle et informative, c'est de mettre ensemble les choses qui sont semblables, et de séparer celles qui diffèrent [classification ascendante !]. Si des individus montrent une ressemblance parfaite, ou montrent des différences qui ne peuvent être perçues qu'avec difficulté, ils seront considérés de même espèce [il poursuit en décrivant comment reconnaître des espèces différentes de même genre et de genres distincts]. Ceci constitue la méthode que l'on devra suivre pour ranger les productions naturelles. Il faut bien

comprendre, cependant, qu'il ne faudra pas considérer les ressemblances et les différences seulement sur une partie, mais sur l'ensemble des caractères, et qu'il faudra prendre en compte la forme, la taille, l'aspect extérieur, le nombre et la position des différentes parties ainsi que la substance de la chose elle-même. »

Cependant, Buffon croyait à la possibilité d'une descendance d'ancêtres communs (Note 10)

Mais cette déclaration est suivie de nombreux arguments contre la possibilité qu'une espèce puisse dériver d'une autre.

Les descriptions anatomiques très précises que Buffon a des différentes espèces, ont servi de base à beaucoup d'études ultérieures. Elles ont révélé de nombreuses homologies d'espèces, en particulier de leur squelette. Buffon écrit : « Prenez le squelette de l'homme, inclinez les os du bassin, raccourcissez les os des cuisses, des jambes et des bras, allongez ceux des pieds et des mains, soudez ensemble les phalanges, ... ce squelette cessera de représenter la dépouille d'un homme et ce sera le squelette d'un cheval ». Plus il décrit les espèces, plus les homologies apparaissent. On trouve chez Buffon beaucoup d'éléments qui seront des bases pour la théorie du transformisme. Mais il faudra attendre Lamarck pour que la théorie du transformisme soit formulée.

En résumé, Buffon a eu un rôle de précurseur dans des domaines très variés comme l'âge de la terre, la succession des époque, la dérive possible des continents, une définition très moderne de l'espèce biologique, l'anatomie comparée, l'identification des homologies entre organes d'espèces différentes, la possibilité de passer d'une forme à une autre par simple déformation du squelette.

Même si Buffon n'était pas évolutionniste, il n'y a pas de contradiction à dire qu'il est cependant le père de l'évolutionnisme (Mayr, 1989). Il fut le premier à discuter de problèmes que personne avant lui n'avait soulevés.

La plupart des auteurs cités jusqu'à présent étaient français, car la France occupait une position dominante dans le domaine intellectuel dans le monde. Dans le reste de l'Europe, en Allemagne en particulier, le théisme rigide s'affaiblissait au profit du déisme libéral, c'est à dire le rejet de toute révélation, y compris celle de la Bible. En Allemagne, il faut toutefois citer Herder qui traita de la « montée de l'homme », mais aussi de l'univers et du monde des animaux et des plantes dans son ouvrage en quatre volumes : Idées sur la philosophie de l'histoire de l'humanité (1784-1791). Il y dit : « Nous voyons la forme de l'organisation s'élever, et avec elle, les pouvoirs et les propensions des créatures deviennent plus variés jusqu'à ce que, finalement, elles s'unissent, autant que faire se peut dans la forme de l'homme. ». Mais comme les autres allemands, il était essentialiste, niant la transformation d'une espèce en une autre.

La philosophie, la physique et la physiologie étaient très avancées en Angleterre au XVII<sup>e</sup> et au début du XVIII<sup>e</sup> siècles, mais ce pays ne contribua quasiment pas à la pensée évolutionniste à cette époque. L'exception est Erasme Darwin, le grand-père de Charles Darwin. Dans son ouvrage Zoonomia (1794), il livre quelques spéculations évolutionnistes mais, selon Mayr (1989), il ne les poussa jamais plus avant, et n'eut ainsi que peu d'impact sur les développements ultérieurs. On commet généralement bien des erreurs à son sujet :

1) Il aurait anticipé Lamarck, ou même Lamarck lui aurait emprunté des idées. En fait, l'hérédité des caractères acquis et d'autres idées que l'on trouve chez les deux auteurs étaient très répandues à cette époque. Lamarck ne connaissait pas Erasme Darwin.

2) Il aurait beaucoup influencé son petit-fils. En fait, il n'y a guère de trace des idées d'Erasme Darwin dans l'Origine des espèces, et Charles Darwin a lui-même explicitement nié cette

influence, quoiqu'il ait lu la *Zoonomia*, ainsi que le prouvent ses carnets de notes (Hodge, 1981).

3) Il aurait été un penseur original. En fait, il avait surtout des dons de synthèse et de vulgarisation. Pratiquement, toutes ses idées proviennent d'auteurs antérieurs qu'il connaissait bien car il lisait beaucoup. Ses idées réputées évolutionnistes avaient été émises déjà par les théologiens naturels et les éleveurs d'animaux britanniques.

Le manque d'intérêt pour l'évolution en Angleterre, au XVIII<sup>e</sup> siècle, a plusieurs causes. L'épanouissement de l'empirisme à cette époque amena à n'accorder d'importance qu'aux sciences physiques et expérimentales. L'histoire naturelle était l'affaire des pasteurs qui, bien sûr, croyaient au Dessein et à la perfection d'un monde créé, ce qui était incompatible avec le concept d'évolution.

A la fin du XVIII<sup>e</sup> siècle, "l'âge de la raison", les phénomènes naturels ne pouvaient plus être expliqués par la révélation. De nombreuses découvertes faites dans tous les domaines firent en sorte que la Bible ne pouvait plus être considérée comme une source d'explications scientifiques. Trois faits majeurs, notamment, attendaient leur explication : l'origine de la diversité et son arrangement apparent ordonné dans un système naturel, la parfaite adaptation des organismes les uns par rapport aux autres et par rapport à leur environnement, et comment expliquer la discontinuité des espèces supérieures avec la continuité générale des phénomènes de la vie. Certains esprits étaient prêts pour accueillir certaines explications proposées par un naturaliste français, Lamarck.

La vie scientifique française a été marquée par deux fortes personnalités au cours de la première moitié du 19<sup>e</sup> siècle : Cuvier et Lamarck. La notoriété de ces deux naturalistes a largement dépassé les frontières de la France car ils ont accédé à une notoriété internationale. Toutefois, ces deux maîtres des Sciences Naturelles vont s'affronter sur les problèmes débattus à cette époque : l'histoire de la terre et de la vie

### **II.1.7. LAMARCK (1744-1829)**

Jean-Baptiste Pierre Antoine de Monet, chevalier de Lamarck est né le 1<sup>er</sup> Août 1744 à Bazentin-le-Petit dans le nord de la France, le cadet de 11 enfants dans une famille noble mais pauvre, de militaires. Son père et plusieurs de ses frères étaient militaires. Il entre au Séminaire des Jésuites d'Amiens en 1756, mais après la mort de son père, il s'engagea dans l'armée à l'âge de 17 ans, à l'été 1761.

Il fit avec bravoure la guerre de Sept ans. Lors de la première bataille de cette guerre, il se distingua par sa bravoure et fut promu officier. Après la fin de la guerre, il passa 7 ans en garnison dans le sud de la France jusqu'à ce qu'une blessure par accident l'oblige à quitter l'armée à l'âge de 29 ans pour vivre à Paris, subvenant à ses besoins en rédigeant des articles de dictionnaire pour compléter sa maigre pension.

Après avoir travaillé comme agent de banque à Paris, il commença à étudier la médecine et la botanique. Il deviendra rapidement un expert en botanique et publia, en 1778, son livre sur les plantes de France : *Flore de France*, grâce au soutien de Buffon.

Il est mort en 1829. Il publia sa *Philosophie zoologique*, son ouvrage fondamental, en 1809, à l'âge de 65 ans, sous l'Empire, à une époque de réactions politiques et philosophiques contre les Lumières. Or Lamarck est un homme du XVIII<sup>e</sup> siècle. Il a systématisé l'idée que les espèces ne sont pas immuables, qu'elles se modifient au cours du temps, et s'engendrent les unes les autres. C'est la croyance en ce transformisme qui fait de Lamarck le

véritable père de la théorie de l'évolution, même si à l'époque on ne parlait pas encore d'évolution.

Au système nominaliste et artificiel de classification ayant cours à cette époque, Lamarck veut substituer une classification basée sur l'ordre généalogique, chronologique. Il admet une parenté par descendance entre les différentes espèces. Bien qu'il fut aussi botaniste, auteur d'une flore, Lamarck dissocie le règne végétal et le règne animal. Il négligera les végétaux pour ne s'intéresser qu'aux espèces animales et aux transformations qu'elles subissent.

Lamarck fut le premier à convertir, en un système de descendance, la chaîne continue de la séquence créée pour mener vers une perfection toujours accrue. Buffon le choisit comme tuteur de son fils. Ce fut l'occasion pour lui d'accompagner en voyage, en Italie et dans d'autres pays européens, le fils de Buffon. Ce fut le seul voyage que fit Lamarck. En 1788, Buffon lui donna un poste d'assistant au département de botanique du Muséum d'Histoire Naturelle, poste qu'il occupa pendant cinq ans. Pendant cette période, Lamarck publia beaucoup sur les plantes. Il croyait alors en des espèces bien délimitées « créées au commencement » et ne changeant pas par la suite. Il n'était pas évolutionniste à cette époque de sa vie.

En 1793, il fut nommé professeur chargé des "animaux inférieurs" (Lamarck lui-même leur donnera le nom d'invertébrés). A quarante neuf ans, il commença alors de nouvelles études qui révolutionnèrent ses conceptions.

L'une de ses nouvelles obligations était de donner, tous les ans, un cours sur les invertébrés. Plusieurs années de suite, sa première conférence était intitulée "Discours d'ouverture". Ces conférences ont été préservées et publiées en partie plus tard. Dans son Discours d'ouverture de l'année 1799, il affirme encore que les espèces sont invariables. Par contre, l'année suivante, le 11 mai 1800, le Discours d'ouverture contient les nouvelles théories évolutionnistes et les points principaux de sa théorie évolutionniste qui seront contenus dans sa Philosophie zoologique publiée 9 ans plus tard. En un an, à cinquante cinq ans, Lamarck a opéré une conversion étonnante. Qu'est-ce qui a pu pousser Lamarck à abandonner sa vision du monde et à la remplacer par une autre, complètement inédite et révolutionnaire ? Mayr (1989) a essayé de répondre à cette question : « Les tentatives faites jusqu'ici pour expliquer l'évolutionnisme de Lamarck sont toutes insatisfaisantes, parce qu'elles ne parviennent pas à séparer ses idées sur les changements évolutifs de ses efforts pour expliquer leurs mécanismes génétiques et physiologiques ».

Lamarck a souffert de l'historiographie "progressiste". Lamarck avait des dettes intellectuelles vis-à-vis de Descartes, Newton, Leibniz et Buffon. Mais, sa pensée fut aussi modelée par le matériel zoologique à sa disposition, en particulier par l'observation de la variation chez les mollusques et leur histoire fossile. Hodge (1971 a, b) souligne très justement qu'il ne faut pas interpréter Lamarck dans les termes de la théorie évolutionniste de Darwin. En effet, Lamarck n'a avancé aucune théorie sur l'origine des espèces, de même qu'il n'a pas envisagé une descendance d'ancêtres communs. De manière étonnante pour un naturaliste du début du XIX<sup>e</sup> siècle, il a écarté toute considération relative aux distributions géographiques, un ensemble d'informations dans lequel Darwin a puisé ses plus puissants arguments pour établir sa théorie de la descendance d'ancêtres communs.

Pour Lamarck, l'ordre naturel se caractérise par la coexistence des espèces primitives et des espèces évoluées. Elle ne peut pas expliquer l'extinction des espèces car, même si certaines d'entre elles disparaissent en se transformant en de nouvelles formes, la création continue des êtres les plus simples (par génération spontanée) et leur transformation progressive entraînent forcément la coexistence de quasiment toutes les espèces, par une

sorte de renouvellement continu. Et pourtant, il existe des fossiles d'espèces disparues. Lamarck est manifestement embarrassé par cette question ; il finit par n'admettre de disparition que pour quelques espèces de grands animaux, et par en rendre responsable l'homme. Paradoxalement, les fossiles, qu'on considère habituellement comme une preuve paléontologique de l'évolution, sont une difficulté dans la thèse transformiste lamarckienne. Lamarck, au lieu de s'intéresser à la différence entre les formes fossiles et les formes actuelles, insiste au contraire sur leur parenté, et se sert de celle-ci pour contrer la théorie des révolutions géologiques de Cuvier, en faisant de cette parenté un argument en faveur de la continuité à la fois biologique et géologique (Pichot 2004,654). Il n'y a rien chez Lamarck qui corresponde à la destruction des espèces les unes par les autres, dans une concurrence de type darwinien.

La thèse de Lamarck, telle qu'elle est exposée dans la Philosophie zoologique, entraîne une conception assez compliquée de la classification des êtres vivants, actuels et fossiles. La superposition des deux dimensions, synchronique et diachronique, entraîne une identité entre les formes fossiles et les formes actuelles, mais en même temps leur (possible) différence du fait de leur origine différente. Pour prendre un exemple très simple (ne se trouvant pas chez Lamarck, qui ne semble pas s'être aperçu de ces complications) les reptiles actuels auront (à peu près) les mêmes formes que les reptiles fossiles, mais ils ne seront pas la simple continuation inchangée de ceux-ci ; ils seront issus des poissons contemporains des reptiles fossiles, tandis que les descendants des reptiles fossiles seront maintenant les mammifères ; du fait de cette différence d'origine, les reptiles actuels pourront donc être différents des reptiles anciens, tout en ayant globalement la même organisation (la croissance de la complexité est nécessaire à sa théorie transformiste, car celle-ci a pour fonction d'expliquer les formes complexes à partir des formes simples, les formes simples par une génération spontanée). Ce sera l'un des points de désaccord avec Cuvier qui prônait, au lieu d'une série linéaire de complexité croissante, une classification en quatre embranchements distincts, à l'intérieur de chacun desquels les animaux étaient caractérisés par un plan de composition radicalement différent de celui en vigueur dans les autres embranchements (animaux vertébrés, mollusques, articulés et rayonnés).

Nous allons envisager, tout d'abord, la théorie de Lamarck, le transformisme, puis nous verrons les mécanismes évoqués par Lamarck pour l'expliquer.

### **Le transformisme.**

Pour expliquer comment cet ordre de la nature, associant synchronie et diachronie, se met en place, deux facteurs sont évoqués par Lamarck : 1) la tendance à la complexification des êtres vivants, c'est à dire à la différenciation d'organes spécialisés dans diverses fonctions ; 2) la variation des circonstances, c'est à dire de l'environnement (les variations géologiques, climatiques, etc...).

1) La tendance à la complexification : La tendance des êtres vivants à complexifier leur organisation est souvent oubliée dans les présentations succinctes du transformisme lamarckien (qui en général le résume à l'hérédité des caractères acquis). Or, elle joue un rôle essentiel, bien que son mécanisme ne soit pas très clairement expliqué par Lamarck. En général, il n'en parle que pour l'opposer aux circonstances qui contrarient sa linéarité et "en font varier les produits" (Note 11).

La complexification des espèces repose donc sur le même principe que la complexification progressive de l'organisme au cours du développement ; l'une prolonge l'autre à travers les générations. La reproduction sert de relais entre les étapes successives nécessaires à la nature dans ses productions (faute d'une complexification continue d'un seul

être ; la raison de cette discontinuité n'est pas expliquée par Lamarck, peut-être est-elle liée à l'endurcissement des tissus lors du développement).

## 2) L'opposition des circonstances :

Pour expliquer que, dans la nature, les êtres ne respectent pas une échelle régulière, une gradation linéaire, Lamarck dit que la diversité des êtres vivants est la conséquence de la diversité des circonstances auxquelles s'est heurtée la tendance à la complexification. Ce sont les circonstances, c'est à dire l'environnement, qui sont responsables de la diversité des espèces. La conception lamarckienne concilie ainsi le continuisme et le discontinuisme. Elle est continuiste, car les formes vivantes se transforment progressivement, de manière insensible. Elle est également continuiste car la tendance à la complexification est une tendance continue, sans à-coups. Cependant, la réalisation de cette continuité, en se heurtant aux circonstances, devient d'une certaine manière discontinuiste. L'ordre naturel n'est réalisé que dans ses grandes lignes, avec des ramifications et des lacunes. Les circonstances font que toutes les formes ne sont pas réalisées en une série continue se complexifiant progressivement (Note 12).

L'influence des circonstances est plus ou moins conséquente, en fonction des différentes parties de l'animal qu'elle atteint. Un organe pourra d'autant plus varier, sous l'effet des circonstances, qu'il est plus ou moins essentiel à la vie (Note13).

Les organes sans relation directe avec l'environnement (e.g. les organes internes) subiront moins l'effet des circonstances (Note 14).

C'est de cette tendance à la complexification opposée aux circonstances que vont naître de nouvelles espèces (Note 15).

Chez l'animal un peu évolué, les circonstances créent de nouveaux besoins, ces derniers sont à l'origine de nouvelles actions de l'animal, ces nouvelles actions deviennent de nouvelles habitudes qui vont modifier le corps de l'animal selon le principe "la fonction fait l'organe". C'est ce que Lamarck appelle sa première loi. Ces modifications deviennent héréditaires dans certaines conditions, c'est sa deuxième loi. Nous allons envisager ces deux lois de Lamarck.

### La fonction fait l'organe.

Lamarck, et c'est tout à fait clair dans la citation ci-dessus, prend quasiment au pied de la lettre la formule voulant que la fonction fasse l'organe, bien qu'il ne l'ait pas lui-même jamais formulé ainsi. C'est-à-dire qu'il dépasse largement la simple constatation du renforcement des organes qui servent et de l'affaiblissement de ceux qui ne servent pas (l'exercice musculaire en donne un exemple trivial), pour affirmer que, les nouvelles circonstances entraînant de nouveaux besoins, et ces nouveaux besoins nécessitant de nouvelles fonctions, il y a effectivement création de nouveaux organes pour réaliser ces fonctions (Pichot 2004,669). Réciproquement, le défaut d'utilisation d'un organe non seulement l'affaiblit, mais le fait disparaître (Note 16).

Pour Lamarck, la création d'un nouvel organe et son renforcement ne sont pas des processus radicalement différents. Ils reposent sur le même principe, ce principe selon lequel la fonction fait l'organe, reçoit donc la même explication que le développement de l'organisme et la tendance à la complexification des espèces.

Ainsi, Lamarck s'oppose au créationnisme de Cuvier qui affirmait que si les êtres vivants ont des organes adaptés à leurs besoins, c'est parce que Dieu les a créés. C'est pourquoi Lamarck donne la priorité aux besoins, non aux organes.

L'adaptation au milieu, le développement individuel et la transformation des espèces ont tous trois le même moteur qui est la tendance à la complexification des animaux.

Contrairement à ce qui se passera chez Darwin, l'évolution lamarckienne n'est en effet pas sous-tendue par l'adaptation, mais par une tendance à la complexification.

#### L'hérédité des caractères acquis.

Lamarck l'appelle sa deuxième loi. Pour lui, les changements acquis sont hérités (Note 17).

Des précisions importantes et particulièrement pertinentes sont données ici par Pichot (2004,680-681) : « Tout d'abord, Lamarck ne le nomme jamais hérédité des caractères acquis, tout simplement parce que cette notion n'existait pas à son époque sous cette forme. Il n'y avait pas une opposition nette entre ce qui était inné et ce qui était acquis ; on savait certes que l'individu recevait de naissance certaines qualités et en acquérait d'autres, mais cette distinction s'arrêtait là : une fois que ces éléments hérités et acquis étaient "mêlés" dans l'individu, ils n'étaient plus séparés, et la transmission à la descendance portait aussi bien sur les uns que sur les autres (avec parfois disparition pendant une génération, puis réapparition ; c'est ce qu'on nommait l'atavisme). La limite entre les deux sortes de caractères était très floue ; à la rigueur, on aurait pu opposer les caractères hérités et les caractères acquis, mais certainement pas les caractères héréditaires et les caractères acquis. Cette opposition n'apparaît qu'à la fin du XIXe siècle, avec A. Weismann, et elle dépend étroitement d'une conception de l'hérédité bien définie où, justement, ce qui est acquis n'est pas héréditaire, non seulement au sens qu'il n'a pas été hérité mais au sens qu'il n'est pas héréditaire. Il y a donc quelque anachronisme à parler d'hérédité des caractères acquis dans le cas de Lamarck, dans la mesure où la distinction des caractères dans cette formule présuppose leur opposition, et que celle-ci n'a été conçue qu'à la fin du XIXe siècle.

Par ailleurs, quelque nom qu'on lui donne, ce n'est pas une idée typiquement lamarckienne, bien que son transformisme ne puisse se concevoir sans elle. C'était, à l'époque de Lamarck, une opinion tellement commune qu'il ne se donne même pas la peine de l'argumenter dans sa Philosophie zoologique. On y cherchera donc en vain des exemples d'hérédité des caractères acquis...Lamarck n'a pas décrit le moindre mécanisme pour cette hérédité des caractères acquis... C'est effectivement le point le plus faible de son transformisme et on peut le lui reprocher, mais certainement pas parler d'une "hérédité lamarckienne"... L'opposition de Darwin à la conception lamarckienne ne porte absolument pas sur ce point (ni même sur son principe selon lequel la fonction fait l'organe), mais sur la question de la tendance des êtres vivants à la complexification ».

Voyons maintenant comme Lamarck voit apparaître l'homme.

#### L'origine de l'homme

Linné, en créant la classe des mammifères, va placer l'homme dans sa classification et il va le rapprocher des singes. Lamarck va aller plus loin; avec son transformisme, Lamarck fait descendre l'homme du singe, une race de quadrumane, les singes, devenant bimanues (Note 18).

Lamarck dit ensuite qu'une telle race deviendrait maîtresse des autres, elle acquerrait le langage et serait dominante (Note 19).

Lamarck disait qu'on avait besoin de sa nouvelle théorie pour expliquer deux phénomènes bien connus dans le monde des organismes. Le premier était que les animaux démontrent une série graduée de "perfectionnements". Sous ce terme, il entendait un accroissement graduel de "l'animalité", allant des animaux les plus simples jusqu'à ceux dotés de l'organisation la plus complexe, et culminant dans l'homme. Il n'exprima pas le perfectionnement en termes d'adaptation à l'environnement ou en fonction du rôle qu'un organisme joue dans l'économie de la nature, mais en termes de complexité. L'autre

phénomène exigeant une explication, c'était l'étonnante diversité des organismes: «Tout ce qui est possible d'imaginer a effectivement existé». Apparemment, il se référait au principe de plénitude.

Lamarck y ajouta la transformation réelle des espèces selon une lignée phylétique : « A la suite de beaucoup de générations qui se sont succédées les unes aux autres, les individus, qui appartenaient originellement à une autre espèce, se trouvent à la fin transformés en une espèce nouvelle, distincte de l'autre. » (Philosophie zoologique, 1809: 38-39). Partout dans ses discussions, Lamarck a souligné que le changement évolutif était lent et graduel (Note 20).

De nombreux auteurs ayant étudié l'œuvre de Lamarck se sont demandés quelles nouvelles observations ou nouvelles intuitions l'avaient poussé à adopter son point de vue de 1800. Ce qui s'est produit (Burkhardt, 1977), c'est que, à la fin des années 1790, Lamarck a pris en main la collection de mollusques du Muséum de Paris, à la mort de son ami Bruguière. Et quand il commença à étudier cette collection, qui contenait à la fois des mollusques récents et des fossiles, il s'aperçut que beaucoup d'espèces actuelles de moules et d'autres mollusques marins avaient des analogues dans les espèces fossiles. En fait, il était souvent possible de ranger les fossiles des couches anciennes et récentes du tertiaire selon une série chronologique se terminant par une espèce actuelle. Dans les cas où le matériel était complet, il était même possible d'établir des séries phylétiques virtuellement sans rupture. Dans d'autres cas, l'espèce récente remontait loin dans les couches de l'ère tertiaire. La conclusion devint inévitable que de nombreuses séries phylétiques avaient subi un changement lent et graduel au cours du temps. Probablement aucun autre groupe d'animaux, à part les mollusques marins, ne pouvait fournir une telle conclusion. Cuvier, à cette époque, étudiait les mammifères fossiles qui ont évolué en moyenne beaucoup plus rapidement que les mollusques marins; il trouva qu'aucun éléphant, ou autre animal fossile, n'avait d'analogue vivant, et il arriva à la conclusion que les espèces les plus anciennes s'étaient éteintes pour être remplacées par des espèces nouvelles. Sa reconnaissance des séries phylétiques fut primordiale pour Lamarck, parce qu'elle lui fournit la solution d'un problème qui apparemment le troublait depuis longtemps, celui de l'extinction des espèces.

Avec l'intensification de l'étude des fossiles, il était devenu évident que beaucoup d'espèces fossiles n'étaient pas du tout semblables à celles d'aujourd'hui. Les ammonites, si abondantes dans de nombreux dépôts mésozoïques, en sont un exemple bien connu. Le problème devint plus aigu lorsque des fossiles de mammifères eurent été découverts au XVIII<sup>e</sup> siècle, les mastodontes en Amérique du Nord et les mammoths en Sibérie. Finalement, Cuvier décrivit des faunes entières de mammifères fossiles dans divers horizons du bassin de Paris. Les plus exigeants des naturalistes et des chercheurs s'occupant de fossiles durent finalement accepter le fait que la terre avait été habitée dans des époques antérieures par des créatures éteintes depuis, et à différents moments. Blumenbach reconnut une période plus ancienne d'extinction pour les organismes marins comme les bivalves, les ammonites et les térébratules, et une extinction plus récente pour les organismes ayant des espèces apparentées survivantes, comme l'ours des cavernes ou le mammoth. Herder avait déjà parlé des multiples révolutions de la terre, et d'autres auteurs avaient mentionné des catastrophes ayant entraîné des extinctions. Pour d'autres naturalistes, le concept d'extinction était inacceptable pour diverses raisons. Il était aussi inconcevable pour les théologiens naturels que pour les newtoniens, pour lesquels tout l'univers est gouverné par des lois. Il violait les concepts d'équilibres dans la nature, qui ne pouvaient fournir aucune explication aux extinctions (Lovejoy, 1936 : 243, 256).

L'opinion selon laquelle les phénomènes d'extinction étaient incompatibles avec l'omnipotence et la bienveillance de Dieu avait été très répandue durant tout le XVII<sup>e</sup> siècle. A l'occasion d'une discussion sur les fossiles, John Ray dit en 1703: «Il s'ensuivrait que de

nombreuses espèces de coquillages auraient disparu du Monde, ce que les Philosophes ont jusqu'ici refusé d'admettre, estimant que la destruction de quelque espèce que ce soit équivaldrait à un démembrement de l'Univers, le rendant imparfait; ils pensent au contraire que la Divine Providence prend spécialement soin de préserver les oeuvres de la Création.» (PhysicoTheological Discourses, 3<sup>e</sup> éd., 1713: 149).

La plupart des philosophes des lumières, et ceux de la première moitié du XIX<sup>e</sup> siècle, étaient déistes. Leur Dieu n'était pas autorisé à interférer avec l'univers une fois qu'il l'avait créé. Toute interférence aurait été un miracle, et quel philosophe aurait pu se permettre de défendre les miracles après ce que Hume et Voltaire avaient dit d'eux? D'où un formidable dilemme : ou l'on niait les extinctions, ce que fit (plus ou moins) Lamarck, ou l'on postulait une loi établie au temps de la Création, et rendant compte de la disparition constante d'espèces anciennes et de l'apparition de nouvelles espèces dans les temps géologiques. Mais comment mettre en oeuvre une telle loi «d'introduction de nouvelles espèces » sans qu'il s'agisse de «créations spéciales » ? C'était l'objection (jamais complètement articulée) que Darwin fit à Lyell. De nombreuses tentatives furent faites pour résoudre le problème des extinctions.

Au cours des XVII<sup>e</sup> et XVIII<sup>e</sup> siècles, quatre explications furent avancées, aucune d'elles n'impliquant d'extinction naturelle.

La première était que les animaux éteints avaient péri lors du Déluge ou d'une quelconque catastrophe. Cette explication, très populaire dans la première moitié du XIX<sup>e</sup> siècle, était tout à fait incompatible avec le gradualisme de Lamarck. En outre, puisque beaucoup d'"espèces disparues" étant aquatiques, elle n'était pas très rationnelle.

Une seconde explication était que les espèces supposées éteintes pouvaient peut-être survivre dans quelque région encore inexplorée du globe : « Il y a encore tant de portions de la surface du globe où nous n'avons pas pénétré, tant d'autres que les hommes capables d'observer n'ont traversées qu'en passant, et tant d'autres encore, comme les différentes parties du fond des mers, dans lesquelles nous avons peu de moyen pour reconnaître les animaux qui s'y trouvent, que ces différents lieux pourraient bien receler les espèces que nous ne connaissons pas » (Lamarck, 1809: 44).

Finalement, certains expliquèrent les extinctions en disant qu'elles avaient été l'œuvre de l'homme. Cette troisième explication était particulièrement appréciée pour ce qui est des grands mammifères comme le mammoth et le mastodonte.

Ces explications laissaient cependant irrésolue une grande partie du problème des extinctions. La découverte d'espèces fossiles analogues à d'autres, vivant actuellement, fournit à Lamarck la solution longtemps cherchée de l'énigme, c'est-à-dire la quatrième explication : «Ne serait-il pas possible que les individus fossiles dont il s'agit appartenissent à des espèces encore existantes, mais qui ont changé depuis, et ont donné lieu aux espèces actuellement vivantes que nous trouvons voisines ? » (1809 : 45). En d'autres termes, les extinctions seraient un pseudo-problème. La plénitude n'est rompue nulle part; les espèces étranges que l'on trouve à l'état de fossiles existent encore, elles ont changé dans une telle proportion qu'on ne peut plus les reconnaître, sauf quand on peut suivre dans une série ininterrompue d'horizons fossiles une évolution se déroulant de manière extrêmement lente. Le changement évolutif était donc la solution du problème de l'extinction. En outre, l'évolution était une nouvelle façon de mettre en évidence l'harmonie de la nature et la sagesse du Créateur.

Lorsqu'il eut tiré ses conclusions, Lamarck nota aussitôt que cette explication était logique pour une autre raison encore. La terre avait toujours changé, durant sa longue existence. Puisqu'une espèce devait être en harmonie avec son environnement, que l'environnement change constamment, elle devait aussi changer toujours, afin de rester en

équilibre avec son environnement. Sinon, elle se verrait menacée d'extinction. En introduisant le facteur temps, Lamarck avait découvert le talon d'Achille de la théologie naturelle. Il est possible d'imaginer qu'un Être suprême crée un organisme parfait dans un monde statique de courte durée. Cependant, comment des espèces pourraient-elles rester parfaitement adaptées à un environnement continuellement changeant? Comment le Dessein aurait-il prévu tous les changements de climat, de structure physique de la surface de la terre, de composition des écosystèmes (prédateurs et concurrents), si la terre était vieille de centaines de millions d'années ? Les adaptations, dans de telles conditions, ne pouvaient être maintenues que si les organismes s'ajustaient constamment aux circonstances, c'est-à-dire évoluaient. Bien que les théologiens naturels, par ailleurs bons naturalistes, aient reconnu l'importance de l'environnement et de l'adaptation des organismes à celui-ci, ils n'avaient pas pris le temps en considération. Lamarck fut le premier à avoir reconnu l'importance cruciale de ce facteur.

L'évolutionnisme de Lamarck, tout nouveau qu'il fût, s'appuyait sur ses études géologiques antérieures (Lamarck, 1802 a). En bon adepte de Leibniz, Lamarck était uniformitariste, comme en fait la plupart des naturalistes du XVIIIe siècle. Il postula un grand âge pour la terre, et comme Buffon, il envisagea que des changements continus s'étaient produits durant ces intervalles de temps. Les choses changeaient constamment, mais de manière extrêmement lente. Cette vision d'un monde changeant graduellement s'accordait bien avec une interprétation évolutionniste, mais s'opposait au monde à régime constant de Hutton, lequel n'acceptait aucune idée de changement directionnel.

L'évolutionnisme, naturellement, était encore moins compatible avec l'essentialisme, c'est-à-dire la croyance en des types invariables et nettement séparés les uns des autres. Pour un essentialiste, les changements dans la faune de la terre ne s'expliquaient que par des extinctions catastrophiques et de nouvelles créations, point de vue qui fut celui de Cuvier et de ses disciples. Lamarck s'opposa à toute forme de catastrophisme, comme on peut le voir dans ses écrits zoologiques et dans son Hydrogéologie (1802 a : 103).

Même si sa nouvelle théorie sur les transformations avait résolu plusieurs problèmes, elle devait encore faire face à de formidables énigmes. Si Lamarck avait adhéré sans critique à la chaîne des êtres de Bonnet, avec sa transition graduelle, sans interruption entre la nature inanimée jusqu'aux êtres parfaits, il n'aurait eu qu'à appliquer son principe de transition d'une espèce dans une autre à la *scala naturae*. Mais il n'était pas un strict disciple de Bonnet, même s'il croyait en une gradation du perfectionnement. Dans ses premiers écrits déjà, il soulignait qu'il n'y avait pas de transition entre la nature inanimée et les êtres vivants. En tant que créateur du concept de biologie, il soutenait le point de vue de l'unité essentielle des animaux et des plantes, mais niait toute gradation entre les deux règnes.

Cependant, les différences entre Lamarck et Bonnet étaient plus profondes encore. Les recherches d'anatomie comparée du Muséum de Paris, en particulier dans les années 1790, avaient révélé de plus en plus de discontinuité entre les divers types morphologiques, les vertébrés, les mollusques, les araignées, les insectes, les vers, les méduses, les infusoires, etc. Contrairement à ce que disait Bonnet, ces divers types ne pouvaient représenter une série continue et graduée d'espèces. « Une pareille série n'existe pas; mais je parle d'une série presque régulièrement graduée dans les masses principales, telles que les grandes familles; série bien assurément existante, soit parmi les animaux, soit parmi les végétaux; mais qui, dans la considération des genres et surtout des espèces, forme en beaucoup d'endroits des ramifications latérales, dont les extrémités offrent des points véritablement isolés.» (Discours d'ouverture XIII: 29, 1806) L'image de la chaîne linéaire est progressivement remplacée dans les écrits de Lamarck par celle d'un arbre buissonnant. En 1809, il reconnaît deux lignages distincts d'animaux, l'un conduisant des infusoires aux polypes et aux radiaires, l'autre

englobant la majorité des animaux et provenant des vers, lesquels seraient apparus par génération spontanée. A partir de 1815, Lamarck reconnut un nombre encore plus grand de lignages distincts.

Le processus de branchement était pour Lamarck un processus d'adaptation et non pas, comme dans le cas de Darwin et des évolutionnistes ultérieurs, un processus capable à lui seul de produire la diversité chez les espèces. La diversité de la vie organique était devenu un problème irritant pour ceux qui ne croyaient plus en un monde créé et répondant à un Dessein. La génération spontanée semblait la seule alternative concevable à la "création spéciale", afin de rendre compte de l'origine des nouvelles lignées phylétiques (Farley, 1977). Afin que « les corps vivants soient réellement des productions de la nature, celle-ci doit avoir eu et doit avoir encore la capacité de produire certains d'entre eux directement », disait Lamarck (1802 b: 103). Cependant, connaissant le travail de Redi et Spallanzani, et contrairement à Maupertuis, La Mettrie et Diderot, Lamarck niait que les molécules organiques puissent se combiner en animaux complexes comme les éléphants, même dans les conditions climatiques plus chaudes des époques antérieures de la terre (Note 21).

Lamarck fut le premier évolutionniste. Comme le dit Mayr (1989) dans certaines histoires de la biologie, on fait figurer de grandes listes de premiers évolutionnistes. En fait, H.F. Osborn a rempli tout son livre, « From the greeks to Darwin » (1894), des listes de ces prédécesseurs de Darwin. Une analyse plus serrée des faits conduit à infirmer des considérations de ce type. Une véritable théorie de l'évolution doit faire l'hypothèse d'une transformation graduelle d'une espèce en une autre, et cela à l'infini. Or les précurseurs décrits par Osborn soutenaient des théories n'expliquant que l'origine des nouveaux types ou des théories portant sur le déploiement des potentialités immanentes d'un type. On peut, par conséquent, affirmer que Lamarck fut le premier évolutionniste ».

Lamarck affirme même que l'homme continuera à évoluer puisque l'évolution est un processus continu : « Cette race prééminente ayant acquis une suprématie absolue sur toutes les autres, elle sera parvenue à mettre entre elle et les animaux les plus perfectionnés une différence et, en quelque sorte, une distance considérable » (Lamarck, 1809).

Il a été beaucoup reproché à Lamarck son manque d'explication du changement évolutif. S'il n'a pas, contrairement à Darwin, évoqué un mécanisme comme la sélection naturelle, il n'en a pas moins invoqués des causes.

### **Quels sont les mécanismes du changement évolutif évoqués par Lamarck ?**

Pour Lamarck, il existe deux mécanismes à la source du changement évolutif. Le premier est une tendance à acquérir toujours plus de complexité, ce que Lamarck appelle perfection (Note 22)

Le second mécanisme est la capacité de réaction aux conditions particulières de l'environnement (Note 23).

Lamarck affirme le deuxième principe de l'adaptation évolutive dans sa "Seconde Loi", l'hérédité des caractères acquis.

En ce qui concerne l'hérédité des caractères acquis, Lamarck ne précise pas par quel mécanisme cette hérédité des caractères acquis peut s'effectuer. Cette absence de précision est certainement due au fait que ce concept était si bien ancré dans les esprits au XIX<sup>e</sup> siècle, qu'il n'avait pas besoin de l'expliquer. Mayr (1989 p. 484) donne des précisions importantes sur cette loi et sur la théorie de Lamarck : « Curieusement, lorsque le lamarckisme connut un regain de faveur vers la fin du XIX<sup>e</sup> siècle, ceux qui ne l'avaient jamais lu dans le texte

crurent que cette théorie affirmait l'hérédité des caractères acquis. Ainsi Lamarck fut tantôt félicité, et tantôt blâmé, pour avoir avancé un concept qui étaient pourtant accepté à cette époque.

Avant d'en finir avec l'explication du paradigme de Lamarck, je voudrais souligner que cette théorie ne contenait pas les deux principes particuliers qu'on lui a souvent attribués : l'induction directe des nouveaux caractères par l'environnement et l'effet de la volition ». Lamarck lui-même rejeta l'induction directe, comme nous l'avons vu plus haut dans le paragraphe 2) l'opposition des circonstances.

« Même dans le cas des plantes qui n'ont pas d'activités comportementales comme les animaux et, par conséquent, pas d'habitudes *per se*, de grandes altérations des circonstances environnementales produisent néanmoins des différences dans le développement de leurs parties; de telle sorte que ces différences produisent et développent certaines parties, tandis qu'elles réduisent et causent la disparition d'autres. Tout cela est apporté par les changements produits dans la nutrition de la plante, dans l'absorption et la transpiration, dans la quantité de chaleur, de lumière, d'air et d'humidité qu'elle reçoit habituellement ». En d'autres termes, les changements dans la structure d'une plante sont produits par les activités internes de cette plante, en rapport avec sa réponse à l'environnement, comme c'est le cas quand une plante croît en direction de la lumière.

Le second principe attribué à tort à Lamarck concerne l'effet de la volition. Darwin parle de la «théorie absurde de Lamarck, selon laquelle les adaptations proviendraient d'une volonté sourde des animaux » (lettre du 11 janvier 1844 à J.D. Hooker). Cette incompréhension était due en partie à une mauvaise traduction (dans l'édition anglaise) du terme "besoin" en "désir", et à la sous-estimation de la chaîne de causalité détaillée élaborée par Lamarck, allant des besoins aux efforts, aux excitations physiologiques, à la stimulation de la croissance, et à la production de structures. Lamarck n'était pas naïf au point de penser que la volonté pouvait produire de nouvelles structures. Pour bien comprendre sa pensée, il faut se rappeler qu'il n'était pas vitaliste, et n'acceptait que des explications mécanistes. Il n'était pas non plus dualiste, son oeuvre ne comporte aucune référence à quelque dualité que ce soit entre l'esprit et la matière. Enfin, il n'était pas un adepte de la téléologie, et ne reconnaissait aucun système de guidage de l'évolution vers un but prédéterminé par un Être suprême.

Une analyse détaillée du modèle explicatif de Lamarck montre qu'il était remarquablement complexe. Il s'appuyait sur des croyances admises, telles l'effet de l'usage et du non-usage, et de l'hérédité des caractères acquis; il reconnaissait le phénomène de génération spontanée pour les organismes les plus simples, comme chacun pouvait le démontrer par la production d'infusoires obtenue en trempant dans l'eau une poignée de foin (ceci en admettant la démonstration de Spallanzani et Redi, selon laquelle la génération spontanée était impossible pour les organismes supérieurs), et il faisait usage des idées physiologiques de Cabanis sur l'excitation des fluides subtils par leurs efforts et leurs effets sur les structures. Son paradigme était convaincant pour le non-spécialiste. Pour cette raison, certaines des idées lamarckiennes étaient encore acceptées presque cent ans après la publication de l'Origine des espèces.

### **II.1.8. DE 1809 A 1859.**

En France, pendant cette période, la scène fut occupée par Georges Cuvier et par Etienne Geoffroy Saint-Hilaire.

### II.1.8.1. CUVIER

**Georges Cuvier** (1769-1832) ne fut pas un évolutionniste et s'opposa farouchement à Lamarck. Toutefois, ses nombreuses découvertes furent exploitées pour soutenir la théorie de l'évolution.

Georges Cuvier est né à Montbéliard en 1769. Après avoir fait ses études à Stuttgart, car il était sujet allemand, il fut précepteur d'une famille protestante en Normandie (il était lui-même luthérien). Puis, il vint à Paris en 1795. Il gravit rapidement tous les échelons puisque, dès 1800, il était membre de l'Institut, Professeur au Collège de France et Professeur (suppléant) au Muséum d'Histoire Naturelle de Paris. Cuvier est surtout connu pour son catastrophisme. Laurent (1984,14-20) a bien décrit le catastrophisme de Cuvier (Note 24)

Même si Cuvier n'a pas employé le mot de créations successives, le fait de créations répétées ne s'en impose pas moins dans sa conception de l'Histoire de la Terre.

Cuvier, qui était un spécialiste de l'anatomie comparée des vertébrés, voulait établir des lois de l'Histoire Naturelle. Pour lui, chaque être vivant « peut être considéré comme une machine partielle, coordonnée à toutes les autres machines dont l'ensemble forme ce monde » (Leçon d'anatomie comparée t.1, 1835, p.17). La plus connue des lois formulées par Cuvier est la loi de corrélation des organes : «Tout être organisé forme un ensemble, un système unique et clos, dont les parties se correspondent mutuellement, et concourent à la même action définitive par une réaction réciproque. Aucune de ces parties ne peut changer sans que les autres changent aussi ; et par conséquent chacune d'elles, prise séparément, indique et donne toutes les autres».

C'est en appliquant ce principe que Cuvier a réussi, avec un tel succès, à reconstituer un grand nombre de formes disparues. «Une seule dent m'a, pour ainsi dire, tout annoncé», proclame-t-il triomphalement à propos de la reconstruction du *Mósasaurus* ; «une fois le genre déterminé par elle, tout le reste du squelette est en quelque sorte venu s'arranger de soi-même, sans peine de ma part, comme sans hésitation». Les «lois immuables de la zoologie» ont admirablement servi Cuvier dans son travail ardu de « résurrection » du passé (Note 25).

Comme le dit Laurent (1984,71) : « On a souvent fait le procès des lois anatomiques de Cuvier, et, en particulier, de cette "loi" la plus célèbre, celle de la corrélation des organes. Ce sont évidemment les Transformistes qui l'ont attaquée le plus fréquemment, en apportant à son encontre un grand nombre de données paléontologiques. Il est étonnant que Cuvier n'ait pas remarqué ces faits, car il en connaissait suffisamment qui dérogeaient à ces lois. Mais les fixistes eux-mêmes n'ont pas été plus indulgents pour lui. De Blainville s'est plu à relever les erreurs commises par Cuvier au nom de ce principe, ses nombreuses hésitations, et aussi ses échecs. « M. G. Cuvier, en cherchant à déterminer les os...qui paraissent avoir appartenu à quatre (sic) espèces de carnassiers assez différents, tels que blaireaux, civettes, loutres, viverras, mangoustes, n'a pas réussi à le faire. Mais alors on peut se demander comment M.G. Cuvier a pu dire qu'il soit suffisant d'un seul os, même incomplet, pour déterminer l'espèce animale à laquelle cet os avait appartenu ; tout autre que lui aurait dit, sans hésiter, qu'il est impossible d'affirmer à quel animal tel ou tel os a appartenu ».

Cuvier était farouchement opposé à Lamarck et à son transformisme à tel point que Cuvier est plus connu aujourd'hui pour son anti-transformisme que pour son catastrophisme, alors qu'au 19<sup>ème</sup> siècle, c'est ce dernier qui avait fait sa célébrité.

Laurent (1984,90-91) a analysé les raisons qu'avait Cuvier de nier le transformisme. En réalité, ce que Cuvier niait, c'était la possibilité de passer d'une forme à une autre (Note 26).

Mais nier qu'il y a eu des changements dans les espèces est une chose ; proclamer que les espèces sont immuables en est une autre. Or, c'est pourtant ce que fit Cuvier.

### II.1.8.2. ETIENNE GEOFFROY SAINT-HILAIRE

**Etienne Geoffroy Saint-Hilaire** (1772-1844), qui avait fait venir Cuvier à Paris, avait adopté quelques unes de ses idées. Tous deux avaient fait paraître en commun un mémoire sur une nouvelle division des mammifères et sur les principes qui doivent servir de base dans cette sorte de travail (Magasin encyclopédique, t2, 1795, p. 164-190). En réalité, comme l'a bien montré Laurent (1984), c'est Cuvier qui en est le principal auteur. Les idées qui y sont exprimées ne sont pas celles de Geoffroy Saint-Hilaire qui abandonnera très vite le travail de classification qu'il considère comme dépassé.

Geoffroy Saint-Hilaire considéra le principe de corrélation de Cuvier comme une grave erreur. Il se démarqua par rapport à Cuvier. Son trait de génie fut de saisir d'emblée le principe des connexions comme base de sa vision unitaire du monde vivant. Le principe des connexions a été pour lui le moyen d'affirmer son originalité scientifique par rapport à Lamarck.

Etienne Geoffroy Saint-Hilaire fut un grand spécialiste de l'anatomie comparée. Dans ses premiers travaux, il n'est pas question d'évolutionnisme. Mais, vers la fin des années 1820, il étudiait des reptiles fossiles provenant de la région de Caen. Il s'attendait à ce que ces fossiles soient du type *Plesiosaurus*, communs au Mésozoïque. Or, quelle ne fut pas sa surprise de constater qu'il n'en était rien et qu'ils étaient apparentés aux gavials (animaux proches des crocodiles) vivant actuellement. Il émit alors l'hypothèse que les crocodiles du Jurassique s'étaient transformés en raison « de la puissante capacité de l'environnement à modifier les corps organisés ». En 1833, il publia un essai dans lequel il essayait d'expliquer pourquoi des animaux peuvent être différents les uns des autres malgré un plan d'organisation commun. Ses explications relevaient de la physiologie. En effet, il invoquait l'effet de l'environnement sur la respiration, cette dernière nécessitant un changement dans l'environnement des « fluides respiratoires ». Tout cela amenait une modification de la structure des organismes.

En classant les mammifères et les oiseaux dans ses collections du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris (il était professeur au Muséum), Etienne Geoffroy Saint-Hilaire avait remarqué que les mêmes éléments se répétaient régulièrement et « en des places respectivement les mêmes » (Principes de Philosophie Zoologique, 1830, p. 84). Il constata que « le pied de devant... successivement appliqué au vol, à la natation, au saut, à la course, etc. ; être ici un outil à fouiller, là des crochets pour grimper, ailleurs des armes offensives ou défensives; ou même devenir, comme dans notre espèce, le principal organe du toucher, et, par suite, un des moyens les plus efficaces de nos facultés intellectuelles ».

Par le principe des "analogues" (ce terme correspond à homologues dans le vocabulaire des anatomistes), Geoffroy Saint-Hilaire va faire ses simplifications unitaires et développer une loi. Pour ce faire, il est nécessaire d'« échapper à l'influence sollicitieuse des formes et des fonctions ». Par exemple, si l'on considère « l'extrémité antérieure » des animaux vertébrés, il est facile d'y reconnaître « quatre portions : l'épaule, le bras, l'avant-bras, et une portion terminale, formant la main chez l'homme, la griffe dans le chat, une aile dans la chauve-souris, etc... ». (1830, p.9). Il réduit les membres à des dessins géométrique composés de « tronçons » et c'est le principe des connexions qui va lui permettre de les identifier sous des formes et des fonctions différentes (Note 27). Soit trois organes A, B, C ; leurs relations normales seront dans l'ordre A-B-C, jamais A-C-B ; si l'on trouve la « relation insolite » A-C, c'est que « B n'a pas été produit ». Un organe est « plutôt détruit entièrement, disparu, que transposé ». Le principe des connexions « tient lieu de boussole... dans la recherche des matériaux identiques ». L'«élément», l'«unité de composition» sont définis, non par leur forme ou leur fonction, mais par leurs relations, leurs « connexions constantes» avec les

autres matériaux avoisinants, et surtout «fondamentalement avec les vaisseaux qui les créent et qui les vivifient».

Il y a donc «une loi» que la Nature «s'est imposée» : elle tend toujours, répète Geoffroy Saint-Hilaire, « à faire reparaître les mêmes éléments, en même nombre, dans les mêmes circonstances, et avec les mêmes connexions ». Cette loi est celle qui « préside comme cause à l'ordre et à l'harmonie qui règnent » dans les ouvrages de la Nature. « Le principe des connexions est invariable » : voilà le principe heuristique fondamental en Zoologie (Note 28).

C'est par ce seul moyen que Geoffroy Saint-Hilaire saura, par exemple, reconnaître la similitude de l'hyoïde des animaux vertébrés les plus différents, ou comparer la nageoire des poissons à la main de l'homme. La différence entre les caractères anatomiques des structures homologues (analogues) est expliquée par Geoffroy Saint-Hilaire par sa « loi de balancement ». Cette loi dit que si un caractère anatomique est relativement trop bien développé dans une espèce animale particulière, un autre caractère sera relativement moins bien développé. Un exemple de cette loi de « compensation », donné par Geoffroy Saint-Hilaire, est celui du sternum des vertébrés. Ce dernier est le plus développé dans le plastron de la tortue dans lequel il identifie neuf os. Le sternum de tous les autres vertébrés doit être interprété en fonction de ces neuf os, car il doit y avoir homologie. Par conséquent, la loi de balancement fera que, si un des os du sternum est développé de manière excessive, comme dans le cas du sternum des oiseaux, les autres os seront de taille réduite.

Le but de Geoffroy Saint-Hilaire était d'établir qu'il y a transformation et non pas d'établir une hiérarchie taxonomique ou phylogénétique.

Déjà, à l'âge de 23 ans, en 1795, il va énoncer son principe majeur de l'unité de plan d'organisation dans un addendum à un mémoire sur les lémuriers. Selon ce principe, si les formes, dans chaque classe d'animaux, varient, elles résultent toutes d'organes communs à tous les animaux. Les différences rencontrées dans chaque famille de la même classe sont dues uniquement à un autre arrangement, c'est à dire à une modification des mêmes organes. Ainsi, pour Geoffroy Saint-Hilaire, un segment (un anneau) de l'exosquelette d'un arthropode est l'homologue d'une vertèbre d'un vertébré avec les appendices des arthropodes correspondant aux côtes des vertébrés. C'est ainsi que, dans un mémoire en 1820, il rassemble les "Hauts-Vertébrés" de Cuvier avec les "Dermo-Vertébrés" (les articulés) ce qui incorpore ses deux fameuses hypothèses : les appendices des arthropodes correspondent aux côtes des vertébrés et l'anatomie d'un "Dermo-Vertébré" correspond à celle d'un vertébré ayant subi une rotation de 180° de son axe rostro-caudal. La "chorde" nerveuse d'un invertébré est ventrale, alors que celle d'un vertébré est dorsale. Cette proposition, la théorie invertébré/vertébré dorso-ventrale, n'a pas pu être démontrée par l'anatomie comparative traditionnelle, mais elle l'a été par des techniques développées ces dernières décennies. L'intégration de l'évolution et du développement dans une discipline, "évo-dévo", a démontré qu'il existe des homologies que l'on peut trouver entre les phyla au plan de la génétique du développement, ce qui justifie les idées d'un précurseur comme Geoffroy Saint-Hilaire. C'est pourquoi, il a été proposé que Geoffroy Saint-Hilaire soit le père d' "évo-dévo" (Panchen, 2001). Nous parlerons plus loin de "evo-dévo".

L'apport sans doute le plus important d'Etienne Geoffroy Saint-Hilaire est bien d'avoir introduit un élément nouveau dans la science zoologique avec son principe des connexions. Cependant, ce n'était qu'un instrument au service de l'unité de plan dont il avait fait son principe premier et universel. La loi des connexions n'était là, en fait que pour réduire les formes à un seul type ; elle était pour lui «le fil conducteur qui... permet de reconnaître le type sous toutes ses modifications» (Note 29).

Geoffroy Saint-Hilaire fut vivement critiqué par Cuvier : «Ce que Cuvier mettait en cause, d'une manière expresse, c'était la double conception de Geoffroy Saint-Hilaire : le principe de l'unité de plan de tous les animaux et le principe des connexions, ainsi que le lien entre les deux principes, tel que Geoffroy le proclamait : le principe des connexions comme fondement de l'unité de plan dans le règne animal ». Une violente polémique éclata entre les deux savants. En réalité, le débat était entre les défenseurs de la téléologie – l'explication des caractéristiques anatomiques en termes d'adaptation – dont Cuvier était l'un des plus ardents défenseurs et les partisans de la morphologie transcendantale – la recherche d'homologies plutôt que d'explications adaptatives dont Geoffroy Saint-Hilaire était le chef de file. Dans les années qui suivirent, entre 1823 et 1825, Geoffroy Saint-Hilaire orienta ses recherches dans un nouveau domaine, celui de l'Embryologie, la Tératologie et la Paléontologie évolutive.

La voie de l'embryologie allait fournir à Etienne Geoffroy Saint-Hilaire une autre possibilité de développer son explication de l'unité du monde animal, dans la nouvelle direction qu'il donnait à cette conception. La comparaison des organes l'avait fait remonter aux formes embryonnaires, et placer les différenciations à ce niveau. Or la science de l'Embryologie fournissait un certain nombre de "monstres", et c'est chez eux que Geoffroy Saint-Hilaire va désormais chercher l'origine des formes qui se différencient. C'est en effet le rapprochement qu'il fait dans ses études entre l'Embryologie et la Tératologie qui va lui fournir l'explication de la diversité du monde animal.

Les études qu'il avait menées jusque-là n'étaient basées que sur des observations, nombreuses au demeurant. Engagé maintenant dans la recherche des causes, il était normal que Geoffroy Saint-Hilaire essayât d'aller plus loin, et il entreprit d'en savoir davantage en se livrant à des expérimentations. « Dans une suite de phénomènes aussi complexes », écrit Isidore, qui devait continuer l'œuvre de son père sur ce point, « il entre nécessairement bien des éléments inconnus, bien des causes d'action dont on ne saurait se rendre compte, quand on ne peut ni les provoquer, ni les modifier, ni les faire disparaître à volonté. C'est là ce qui a conduit Geoffroy Saint-Hilaire à en appeler des résultats de l'observation dans notre espèce, à l'expérimentation chez les animaux, particulièrement chez les Oiseaux ». Ces recherches, réalisées en 1820 et 1822, et surtout en 1826, à Auteuil, confirmaient ses vues antérieures sur la formation des Monstres : ils « résultent d'une perturbation, survenue dans le cours du développement d'embryons d'abord parfaitement réguliers ».

En soutenant ce point de vue, Etienne Geoffroy Saint-Hilaire s'opposait aux préformationnismes. Pour ceux-ci, la cause de la monstruosité se trouvait dans le germe lui-même ; pour Etienne Geoffroy Saint-Hilaire, au contraire, la cause était dans un agent extérieur. C'est ce qui lui permet, comme le fait remarquer son fils Isidore, une problématique de recherche de la cause, par l'observation et l'expérimentation.

La comparaison entre les fœtus des êtres dits supérieurs et les formes adultes des animaux dits inférieurs, amène un changement dans le système d'explication de l'unité du monde animé de Geoffroy Saint-Hilaire. Comme le dit Laurent (1984) : « Alors que, lorsqu'il était sous l'emprise de l'idée d'unité idéale des êtres, il était opposé à toute représentation de série hiérarchique parmi les animaux même vertébrés, maintenant, au fur et à mesure qu'il est amené à concevoir la série des êtres sur le modèle du développement de l'embryon, il est porté à la considérer selon une trajectoire continue et ascendante, comme « une série progressive » (Note 30).

Le problème de la parenté entre les êtres anciens et les êtres actuels avait été posé, mais personne, hormis Lamarck mais insuffisamment, n'y avait répondu. En 1825, Geoffroy Saint-Hilaire a eu le mérite pour la première fois, d'envisager des liens de descendance entre les espèces du passé et les espèces actuelles (Note 31).

Pour Etienne Geoffroy Saint-Hilaire, l'environnement induisait directement le changement organique, point n'était nécessaire un changement d'habitudes pour expliquer les changements physiologiques comme l'affirmait Lamarck. Geoffroy croyait que certaines modifications entraînées par l'environnement pouvaient être plus favorables ou plus défavorables que d'autres. Les animaux chez qui apparaissaient des modifications néfastes « cesseraient d'exister et seraient remplacés par d'autres dont les formes avaient été changées pour correspondre aux nouvelles circonstances », ce qui correspondait à une élimination. Pour Geoffroy, l'environnement agissait pendant la vie embryonnaire. C'est pourquoi il effectua de nombreuses expériences sur l'embryon de poulet.

Mais si Geoffroy pensait que les espèces vivantes, descendues des espèces antédiluviennes, s'étaient modifiées sous l'influence de facteurs externes, il n'évoquait pas la descendance d'ancêtres communs. Par conséquent, il n'était pas évolutionniste, même si le contraire a été dit concernant un revirement dans ces dernières années. Un autre argument pour dire que Geoffroy n'était pas évolutionniste, est qu'il croyait que la même unité de plan s'appliquait à tout le règne animal. Or, cette thèse a été réfutée.

Ainsi, grâce à l'Embryologie, la Tératologie et la Paléontologie, Geoffroy Saint-Hilaire envisage la possibilité de transformations réelles. En tenant compte des données concrètes des espèces fossiles, les transformations deviennent alors pour lui des filiations. Il s'agit donc bien là d'un véritable Transformisme.

### II. 1.8.3. ANGLETERRE

En Angleterre, contrairement à la France, durant la première moitié du XIX<sup>e</sup> siècle, ce sont les géologues qui occupaient la scène. Dans ce pays, la science et le dogme chrétien étaient liés. La plupart des enseignants universitaires étaient des hommes de religion et la plupart des scientifiques mêlaient études scientifiques et théologiques. C'est sans doute une des raisons qui expliquent le maintien de la théologie naturelle en Angleterre jusqu'à la publication de l'origine des espèces par Charles Darwin en 1859.

Dans ce pays, on a admis, pendant des générations, le dogme des historiens britanniques selon lequel, comme l'avait dit T.H. Huxley, la doctrine de l'uniformitarisme appliquée à la biologie conduisait nécessairement à la théorie de l'évolution. Etant donné que Charles Lyell avait été le grand champion de l'uniformitarisme, l'idée que les conceptions évolutionnistes de Darwin venaient de lui, s'était imposée. Or, c'est douteux dans la mesure où l'uniformitarisme de Lyell était, en réalité, opposé à l'évolution. L'important, pour l'histoire de l'évolutionnisme, ce n'est pas l'uniformitarisme de Lyell, mais qu'il ait opéré un glissement : au lieu des spéculations vagues de Lamarck sur la progression, la perfection croissante et d'autres aspects de l'"évolution verticale", Lyell a porté son attention sur le problème concret des espèces. Se demander quelles sont les causes de l'extinction des espèces conduisait à des interrogations d'ordre écologique. Celles-ci, ainsi que la question "Comment les espèces de remplacement sont-elles introduites ?", se posèrent à Darwin lorsqu'il lut les *Principles of geology*<sup>\*</sup>, pendant et après son voyage sur le *Beagle*. Grâce à Lyell, Darwin introduisit ces questions dans son programme de recherche (Mayr 1989).

Selon Mayr (1989), ce type de rapport, entre Lyell et Darwin, illustre d'une façon presque pédagogique les relations qui se produisent souvent entre scientifiques. Il s'agit du pendant de la notion de "précurseur". On a souvent dit, et avec raison, que Lamarck, bien qu'évolutionniste authentique, n'a pas été le précurseur de Darwin, qui élaborait ses théories sur les fondements posés par Lyell. Mais on peut difficilement dire que Lyell a été un précurseur

---

<sup>\*</sup> Le livre principes de Lyell paru en 1830-1833 à Londres.

de Darwin, puisqu'il s'opposa avec intransigeance à l'évolution. Il était essentialiste, créationniste, et son cadre conceptuel était incompatible avec celui de Darwin. Cependant, il fut le premier à se concentrer sur le rôle crucial des espèces dans l'évolution, ce qui poussa Darwin à choisir cette voie pour résoudre le problème de l'évolution, même si, pour ce faire, il lui fallut démontrer que les solutions de Lyell étaient fausses.

Toutefois, un événement fit grand bruit dans ce climat calme, ce fut la publication, en 1844, d'un ouvrage intitulé "Vestiges of the Natural History of Creation". Le contenu de cet ouvrage était si révolutionnaire que l'auteur avait tout fait pour ne pas être identifié. Adam Sedgwick, président de la Société de Géologie, se fit l'apôtre de vives réactions qui suivirent la parution de ce livre. Il exprima ces critiques dans un texte de quatre cents pages à l'image de cet extrait : «Le monde ne peut supporter d'être subverti, et nous sommes prêts à mener une guerre d'extermination contre tout ce qui viole nos modestes principes et mœurs sociales. Notre maxime est que les choses doivent rester à la place qui leur convient, si l'on veut qu'elles puissent fonctionner ensemble pour quelque bien que ce soit. Puisqu'il n'est pas séant pour nos radieuses jeunes filles et mères de famille de salir leurs blanches mains avec le scalpel impur de l'anatomiste, il ne faudrait pas non plus que la joyeuse mélodie de leur pensée puisse être empoisonnée, ni que leur sentiment de modestie puisse être troublé par les chants attirants de cet auteur qui vient au-devant d'elles avec une fausse philosophie» (In Mayr, 1989).

On peut deviner le succès que connut Les Vestiges, après de telles critiques. Onze éditions parurent entre 1844 et 1860.

L'identité de l'auteur ne fut connue qu'à sa mort, en 1871. Le livre avait été écrit par Robert Chambers, auteur de livres et d'essais populaires dont la fameuse « Chambers Encyclopedia ». Chambers était un néophyte avec, par conséquent, beaucoup de lacunes. Néanmoins, Chambers postula l'évolution. Puisqu'il n'y a rien dans la nature inorganique «dont on ne puisse rendre compte par l'action des forces ordinaires de la nature», pourquoi ne pas considérer «la possibilité que les plantes et les animaux aient été produits d'une manière naturelle» ?

Chambers proposa « Le principe du Développement Progressif comme l'explication la plus simple - impliquant de lents et graduels mouvements, comme c'est généralement le cas dans la nature -, explication attrayante pour la science et compatible avec elle, se départissant d'une présomption dogmatique d'ignorance ». Chambers avait reconnu deux choses, sur la base des données disponibles : 1) que la faune avait évolué au cours du temps sur tout le globe; 2) que les changements avaient été lents et graduels, et en aucune façon corrélatifs à des événements catastrophiques.

Malgré quelques remarques dénigrant Lamarck, la théorie de Chambers était, sur de nombreux points, semblable à celle de Lamarck, qui consistait en un perfectionnement graduel des lignées évolutives.

Chambers organisa son argumentation de la manière suivante :

1) La recherche sur les fossiles montre que les plus anciennes couches géologiques ne contiennent aucun reste organique. Vient l'ère des invertébrés fossiles; puis une période où les poissons sont les seuls vertébrés existants; puis une autre, où l'on rencontre des reptiles, mais encore aucun oiseau ni mammifère, etc.

2) Dans les grands ordres d'animaux, il y a eu progression du plus simple au plus complexe, « les formes les plus élevées et les plus typiques ayant toujours été atteintes en dernier ».

3) Il existe une unité fondamentale d'organisation dans tout grand groupe d'animaux, comme le révèle l'étude de l'anatomie comparée.

4) Les données de l'embryologie - mises en évidence par von Baer - démontrent que les «embryons passent par des stades qui évoquent des espèces apparentées plus primitives.»

Bien qu'il proposât l'évolution, Chambers ne fut en aucune manière un précurseur de Darwin, car le processus évolutif qu'il décrivit reposait sur des explications puériles et fausses.

Il a souvent été dit qu'Herbert Spencer avait proposé une théorie de l'évolution. Or cela est faux car pour Spencer (1862), l'évolution était un principe métaphysique comme le démontre cette définition : « L'évolution est une intégration de matière, accompagnée simultanément d'une dissipation de mouvement, au cours de laquelle la matière passe d'une homogénéité indéfinie, incohérente, à une hétérogénéité cohérente et définie, tandis que le mouvement résiduel subit une transformation parallèle » (In Mayr, 1989).

Spencer se fit le principal avocat de l'hérédité des caractères acquis. Pour lui le terme d'évolution signifiait une progression vers un stade plus élevé et une plus grande complexité, ce qui est loin des conceptions de Darwin.

## II. 1.8.4. ALLEMAGNE

L'Allemagne de Herder, jusqu'aux années 1840, passa par une phase de romantisme que Mayr (1989) gratifie du mot exubérant. Pour lui, la situation en Allemagne à cette époque était la suivante : « C'était un mouvement optimiste, qui voyait partout le développement, l'amélioration, l'élévation vers de hauts niveaux de perfection, et qui entretenait des idées dérivées de la *scala naturae* et du concept de progrès, si populaires chez les philosophes des lumières. Ce mouvement donna naissance à la *Naturphilosophie*. On n'a pas toujours réalisé à quel point certains mouvements romantiques, en particulier celui-ci, exprimaient une rébellion contre le réductionnisme et le mécanisme newtoniens. Goethe manifesta cette tendance comme personne, notamment dans son *Farbenlehre*. Réduire les phénomènes et les processus du monde organique à des mouvements et des forces était inacceptable pour la plupart des naturalistes, lesquels avançaient de nombreuses alternatives. Ainsi, certains revenaient à la théologie naturelle, et expliquaient toute chose en termes de Création et de Dessein. Ceux qui ne voulaient pas invoquer Dieu pour tout expliquer élaborèrent une vision nouvelle de la nature, influencée par Leibniz, et prônant des notions de qualité, de développement, de singularité, recourant à un certain finalisme ». Schelling et Oken, en particulier, manifestèrent un profond dégoût pour le mécanisme du newtonisme. La *Naturphilosophie* fut une réaction à l'encontre de l'interprétation mécaniste naïve de phénomènes organiques complexes, lesquels étaient, en fait, inaccessibles à une explication aussi simpliste. Les représentants les plus connus de la *Naturphilosophie* — Schelling, Oken et Carus — étant en réalité essentialistes. Ils ne furent pas capables d'élaborer une théorie de l'évolution. Mais, tous parlèrent beaucoup du développement, entendant par là l'un ou l'autre de ces processus : un déploiement de potentialités préexistantes (plutôt que la modification du type lui-même); ou une origine "saltatrice" de nouveaux types par le biais de la génération spontanée à partir de la matière inorganique, ou des types préexistants. Pour Mayr (1989), une grande partie de cette littérature, entre autre l'œuvre d'Oken, relève du fantastique, ou tout simplement du grotesque. La plupart de ses conclusions sont basées sur des analogies, souvent ridicules.

Il est extrêmement difficile de faire une évaluation de cette littérature et de son influence à long terme. Certains historiens ont estimé qu'elle a retardé la venue de l'évolutionnisme en Allemagne, d'autres pensent qu'elle lui a préparé le terrain; c'est pourquoi Darwin et l'évolution ont été acceptés plus facilement dans ce pays. En revanche il est certain qu'il y a un contraste remarquable entre l'Allemagne et l'Angleterre pré-darwiniennes. Tandis qu'en Angleterre, aucun scientifique de renom ne croyait en l'évolution, en Allemagne, l'idée en était répandue. L'embryologiste von Baer affirmait en 1876, que, dans son oeuvre de 1828, il s'"était vigoureusement opposé à la théorie alors dominante de la transformation" (p. 241). En 1834, il ne lui « paraissait pas probable que les animaux eussent dérivé les uns des autres par le biais de la transformation », quoique dans la même conférence, il disait approuver l'idée, exposée par Buffon et Linné, que des espèces appartenant au même genre aient pu se développer à partir d'une forme originelle commune.

Dans le grand manuel d'anatomie comparée (1821: 329-350) de J.F. Meckel (1781-1833), de nombreuses pages sont consacrées à l'évolution, en particulier à l'origine des nouvelles espèces. Il dresse la liste de quatre mécanismes possibles : 1) la fréquence des générations spontanées; 2) la tendance intrinsèque au changement; 3) l'effet direct de l'environnement; et 4) l'hybridation. Meckel, considère l'évolution comme un processus naturel, si bien que Dieu ou la Création ne sont mentionnés nulle part. Durant la première moitié du XIXème siècle, tout le monde acceptait les idées évolutionnistes en Allemagne, il est ainsi surprenant que pas un seul biologiste allemand n'ait élaboré une théorie de l'évolution.

Il n'en est pas de même en Autriche où le botaniste viennois Franz Unger (1800-1870) fut un évolutionniste. Dans un ouvrage "Sur l'histoire du monde des plantes" (1852), il consacra un chapitre à l'évolution sous le titre de l'origine des plantes, leur multiplication et l'origine des différents types. Il écrit que les plantes aquatiques et marines plus simples ont précédé les plus complexes : "C'est dans la végétation marine consistant en thallophytes, en particulier les algues, que l'on doit chercher la source originelle de toutes les sortes de plantes apparues par la suite. Il ne fait pas de doute que ce lignage empiriquement reconstruit peut être, en théorie, poursuivi plus loin en arrière, jusqu'à une cellule originelle qui aurait donné naissance à la totalité du monde végétal. Nous ne savons rien de l'existence de cette plante, ou plutôt, de cette cellule originelle, et encore moins de la manière dont elle a pu apparaître. Ce qui est certain cependant, c'est qu'elle représente l'origine de toute la vie organique, et par conséquent, de tous les développements ultérieurs."

Il poursuit en disant qu'on devrait s'attendre à l'invariabilité des espèces, les parents produisant toujours des rejetons leur ressemblant. Cela suppose que les nouvelles espèces ont pris naissance par génération spontanée, comme la cellule primordiale. Toutes les données contredisant cette possibilité, "il n'y a pas d'autre alternative que de rechercher la source de leur diversité dans le monde des plantes lui-même, non seulement pour les espèces, mais pour les genres et les catégories supérieures". Il ajoute, perspicace, qu'il y a de trop nombreuses régularités dans les apparentements entre espèces pour que les nouvelles espèces soient apparues à la suite d'influences purement externes. "Ceci indique que la cause de la diversité dans le monde des plantes ne peut être externe, en un mot, chaque nouvelle espèce de plante qui apparaît doit provenir d'une autre plante". Dès que l'on accepte ceci, la totalité du règne des plantes apparaît comme une unité organique. "Les taxa inférieurs, les taxa supérieurs, loin d'être des agrégats accidentels, ou des constructions mentales arbitraires, paraissent alors unis les uns aux autres d'une manière génétique, formant une véritable unité intrinsèque".

Gregor Mendel qui fut l'élève de Unger a rapporté que les questions de son maître sur l'origine des nouvelles espèces furent à l'origine de ses travaux en génétique (Olby, 1966).

C'est ainsi, qu'entre 1809 et 1859, beaucoup d'auteurs fournirent toujours plus de données en faveur d'une idée de l'évolution, d'un changement évolutif, mais les adversaires de cette idée étaient trop puissants pour que cette idée s'impose et il fallut attendre un événement extraordinaire pour vaincre ces résistances. Cet événement fut la publication, le 24 novembre 1859, de l'"Origine des Espèces" de Charles Darwin.

## II.2. DARWIN ET WALLACE

### II.2.1. DARWIN (1809-1882)

On peut parler de Darwin comme d'un des plus grands génies de tous les temps et présenter son œuvre de manière didactique et simplifiée comme le fit récemment le Museum of Natural History de New-York (voir ANNEXE 2.1). Mais si l'on se réfère au contexte historique qui a précédé et suivi la parution de son ouvrage fondamental, l'Origine des espèces, les choses ne sont pas aussi simples.

En dépit des efforts de philosophes et de biologistes comme Lamarck, le concept d'un monde créé et stable régna sans partage jusqu'à ce que Charles Darwin y mette fin une fois pour toutes. Mayr (1989) a essayé de répondre aux questions posées par la publication du livre de Darwin : Qui est donc cet homme, qui accomplit une telle prouesse, et comment y est-il parvenu? Est-elle due à son éducation, à sa personnalité, à son travail assidu, à son génie? Les historiographes ont débattu de ces questions dès qu'ils ont commencé à écrire sur Darwin. Voici comment Mayr, un des "pères" de la synthèse que nous envisagerons plus loin, qui est également un historien de l'évolution et un des meilleurs connaisseurs de Darwin, répond à ces questions (Mayr, 1989) (Note 32).

En résumé, Charles Darwin est né en 1809 dans une famille de médecins. Il est né naturaliste comme il l'a dit lui-même et l'est vraiment devenu ensuite par ses observations de la nature, ses lectures, son amitié avec Henslow, son professeur de botanique à Cambridge où son père l'avait envoyé pour apprendre la médecine, comme son frère. Mais il n'avait aucun goût pour la médecine et décida de réorienter ses études pour devenir prêtre. Il apprit également la géologie. C'est d'ailleurs après son retour d'une excursion avec Sedgwick, un professeur de géologie, qu'il trouva une invitation pour participer à un voyage autour du monde, sur le *Beagle* (Voir ANNEXE 2.2.).

Comme nous l'avons vu, dans l'Origine des espèces, Darwin ne parle pas de l'homme. Il faut attendre 1871 et la parution de "La descendance de l'homme et la sélection sexuelle" pour qu'il en parle.

Dans la préface de "La descendance de l'homme et la sélection sexuelle", Darwin écrit (p. XXIV) « L'unique objet de cet ouvrage est de considérer : premièrement, si l'homme, comme toute autre espèce, descend de quelque forme pré-existante ; secondairement, le mode de son développement ; et troisièmement, la valeur des différences existant entre ce que l'on appelle les races humaines. ».

Dans le chapitre premier de cet ouvrage, Darwin rappelle ce qu'il a déjà écrit dans "l'Origine des espèces", à savoir les preuves à l'appui de l'hypothèse que l'homme descend d'une forme inférieure, répondant ainsi à la question : l'homme est-il le descendant modifié de quelque forme pré-existante ?

C'est dans le deuxième chapitre de son ouvrage, intitulé "Sur le mode de développement de l'homme de quelque type inférieur, après avoir traité de la variabilité du corps et de l'esprit chez l'homme, de l'hérédité, des causes de la variabilité, de la similitude des lois de la variation chez l'homme et chez les animaux inférieurs, de l'action directe des conditions d'existence, des effets de l'augmentation ou de la diminution d'usage des parties, des arrêts de développement, de retour ou atavisme, de la variation corrélative du taux d'accroissement, des obstacles à l'accroissement" que Darwin aborde les plus proches voisins de l'homme dans la section intitulée : sélection naturelle. Il y écrit : « Examinons maintenant les plus proches voisins de l'homme, et, par conséquent, les représentants les plus fidèles de nos ancêtres primitifs. La main des quadrumanes a la même conformation générale que la nôtre, mais elle est moins parfaitement adaptée à des travaux divers. Cet organe ne leur est pas aussi utile pour

la locomotion que les pattes le sont à un chien; c'est ce qu'on observe chez les singes, qui marchent sur les bords externes de la paume de la main, ou sur le revers des doigts repliés, comme l'orang ou le chimpanzé. Leurs mains sont toutefois admirablement adaptées pour grimper aux arbres. Les singes saisissent, comme nous, de fines branches ou des cordes avec le pouce d'un côté, les doigts et la paume de l'autre. Ils peuvent aussi soulever d'assez gros objets, porter par exemple à leur bouche le goulot d'une bouteille. Les babouins retournent les pierres et arrachent les racines avec leurs mains. Ils saisissent à l'aide de leur pouce, opposable aux doigts, des noix, des insectes et d'autres petits objets, et, sans aucun doute, prennent ainsi les œufs et les jeunes oiseaux dans les nids. Les singes américains meurtrissent les oranges sauvages, en les frappant sur une branche, jusqu'à ce que, l'écorce se fendant, ils puissent l'arracher avec leurs doigts. D'autres singes ouvrent avec les deux pouces les coquilles des moules. Ils s'enlèvent réciproquement les épines qui peuvent se fixer dans leur peau, et se cherchent mutuellement leurs parasites. A l'état sauvage, ils brisent à l'aide de cailloux les fruits à coque dure. Ils roulent des pierres ou les jettent à leurs ennemis ; cependant, ils exécutent tous ces actes lourdement, et il leur est absolument impossible, ainsi que j'ai pu l'observer moi-même, de lancer une pierre avec précision». Darwin continue de comparer l'homme aux singes (Note 33).

Ainsi, Darwin décrit déjà très bien les activités des singes et leur comportement et il considère que les singes anthropomorphes sont quasiment bipèdes. Le volume du cerveau, par contre, lui pose problème. « Le cerveau a certainement augmenté en volume à mesure que les diverses facultés mentales se sont développées. Personne, je suppose, ne doute que, chez l'homme, le volume du cerveau, relativement à celui du corps, si on compare ces proportions à celles qui existent chez le gorille ou chez l'orang, ne se rattache intimement à ses facultés mentales élevées. Nous observons des faits, analogues chez des insectes : chez les fourmis, en effet, les ganglions cérébraux atteignent une dimension extraordinaire ; ces ganglions sont chez tous les hyménoptères beaucoup plus volumineux que chez les ordres moins intelligents, tels que les coléoptères. D'autre part, personne ne peut supposer que l'intelligence de deux animaux ou de deux hommes quelconques puisse être exactement jaugée par la capacité de leur crâne. Il est certain qu'une très petite masse absolue de substance nerveuse peut développer une très grande activité mentale; car les instincts si merveilleusement variés, les aptitudes et les affections des fourmis que chacun connaît, ont pour siège des ganglions cérébraux qui n'atteignent pas la grosseur du quart de la tête d'une petite épingle. A ce dernier point de vue, le cerveau d'une fourmi est un des plus merveilleux atomes de matière qu'on puisse concevoir, peut-être même plus merveilleux encore que le cerveau de l'homme.

L'opinion qu'il existe chez l'homme quelque rapport intime entre le volume du cerveau et le développement des facultés intellectuelles repose sur la comparaison des crânes des races sauvages et des races civilisées, des peuples anciens et modernes, et par l'analogie de toute la série des vertébrés ».

Dans les chapitres III et IV, Darwin compare l'homme sans défense aux singes (Note 34)

Ensuite, Darwin est embêté pour nous choisir, comme ancêtre, le chimpanzé ou le gorille (Note 35).

Il parle aussi dans ces deux chapitres de la comparaison des facultés mentales de l'homme avec celles des animaux inférieurs avec des sous-chapitres sur la différence immense entre la puissance mentale du singe le plus élevé et celle du sauvage le plus grossier, de la communauté de certains instincts, des émotions, de la curiosité, de l'imitation, de l'attention, de la mémoire, de l'imagination, de la raison, des instruments et armes employés par les animaux, de l'abstraction, de la conscience de soi, du langage, du sentiment, de la beauté et de la croyance en Dieu, aux agents spirituels, des superstitions, du sens moral, de

l'origine de la sociabilité, de l'homme, animal sociable. Dans ce dernier sous-chapitre, il écrit (p. 116) : « A en juger par l'analogie de la grande majorité des quadrumanes, il est probable que les animaux à forme de singe, ancêtres primitifs de l'homme, étaient également sociables ; mais ceci n'a pas pour nous une bien grande importance ».

Darwin résume ainsi ces chapitres : « On ne peut douter qu'il existe une immense différence entre l'intelligence de l'homme le plus sauvage et celle de l'animal le plus élevé. Si un singe anthropomorphe pouvait se juger d'une manière impartiale, il admettrait que, bien que capable de combiner un plan ingénieux pour piller un jardin, de se servir de pierres pour combattre ou pour casser des noix, l'idée de façonner une pierre pour en faire un outil serait tout à fait en dehors de sa portée. Encore moins pourrait-il suivre un raisonnement métaphysique, résoudre un problème de mathématiques, réfléchir sur Dieu, ou admirer une scène imposante de la nature. Quelques singes, toutefois, déclareraient probablement qu'ils sont aptes à admirer, et qu'ils admirent la beauté des couleurs de la peau et de la fourrure de leurs compagnes. Ils admettraient que, bien qu'ils soient à même de faire comprendre par des cris à d'autres singes quelques-unes de leurs perceptions ou quelques-uns de leurs besoins les plus simples, jamais la pensée d'exprimer des idées définies par des sons déterminés n'a traversé leur esprit ».

Dans tout son ouvrage, si Darwin, comme on vient de le lire ci-dessus, dit que les ancêtres primitifs de l'homme sont des animaux à forme de singes, il ne s'étend pas sur cette affirmation, ne fait pas de comparaison entre l'homme et les différents grands singes. Il parle surtout de la morale, et des facultés mentales de l'homme, les comparant aussi bien au lapin qu'au chien ou à l'hirondelle, mais pas de manière spécifique aux grands singes.

Par contre, dans le chapitre VI qu'il intitule « affinités et généalogie de l'homme », Darwin s'étend sur la place de l'homme dans la nature et sur la patrie et l'antiquité de l'homme.

Darwin décrit d'abord des ressemblances entre l'homme et les singes supérieurs (Note 36)

Ainsi, pour Darwin, hommes et singes se ressemblent beaucoup.

Darwin envisage ensuite les phases inférieures de la généalogie de l'homme en essayant de remonter aussi loin que possible les traces de la généalogie de l'homme après que ce dernier se soit écarté du groupe catarrhinien ou des Simiadés du Vieux Monde. Il envisage alors les lémuriens et pense que les Simiadés descendent des ancêtres des lémuriens existants, et que ceux-ci descendent à leur tour, de formes très inférieures de la série des mammifères (Note 37).

Pour Darwin, l'homme est à classer parmi les catarrhiniens (Note 38).

Darwin redit ici que l'homme descend des catarrhiniens (Note 39).

Darwin pose, maintenant, la question de la patrie et de l'antiquité de l'homme : « Nous sommes naturellement amenés à rechercher quelle a pu être la patrie primitive de l'homme, alors que nos ancêtres se sont écartés du groupe catarrhinien. Le fait qu'ils faisaient partie de ce groupe prouve clairement qu'ils habitaient l'ancien monde, mais ni l'Australie, ni aucune île océanique, ainsi que nous pouvons le prouver par les lois de la distribution géographique. Dans toutes les grandes régions du globe, les mammifères actuels se rapprochent beaucoup des espèces éteintes de la même région. Il est donc probable que l'Afrique a autrefois été habitée par des singes disparus très voisins du gorille et du chimpanzé ; or, comme ces deux espèces sont actuellement celles qui se rapprochent le plus de l'homme, il est probable que nos ancêtres primitifs ont vécu sur le continent africain plutôt que partout ailleurs. Il est inutile, d'ailleurs, de discuter longuement cette question car, pendant l'époque miocène

supérieure, un singe presque aussi grand que l'homme, voisin des Hylobates anthropomorphes, le Dryopithèque de Lartet, a habité l'Europe ; depuis cette époque reculée, la terre a certainement subi des révolutions nombreuses et considérables, et il s'est écoulé un temps plus que suffisant pour que les migrations aient pu s'effectuer sur la plus vaste échelle ».

Ainsi pour Darwin, la patrie de l'homme est l'Afrique. Notre ancêtre avait un régime frugivore (Note 40)

En ce qui concerne l'antiquité de l'homme, la divergence homme-singe s'est produite à l'éocène (Note 40).

Darwin insiste ensuite sur le fait qu'il ne faut pas rechercher le chaînon manquant, car il n'existe pas, les formes voisines se sont éteintes (Note 41).

Darwin envisage plus loin que les Placentaires dérivent des Implacentaires ou Marsupiaux. Les monotrèmes sont clairement voisins des marsupiaux et constituent une troisième division encore inférieure dans la grande série des Mammifères. Ils ne sont représentés actuellement, que par l'Ornithorynque et l'Echidné. Ils se rattachent à la classe des reptiles.

Darwin conseille alors la consultation des ouvrages du professeur Häckel pour conclure que tous les membres du règne des vertébrés (mammifères, oiseaux, reptiles, amphibiens et poissons) dérivent de quelque animal pisciforme.

Darwin reconstitue alors la conformation des ancêtres de l'homme. « Les premiers étaient sans doute couverts de poils, les deux sexes portaient la barbe, leurs oreilles étaient probablement pointues et mobiles ; ils avaient une queue... Le pied devait être alors préhensible et nos ancêtres vivaient sans doute habituellement sur les arbres, dans quelque pays chaud, couvert de forêts. Les mâles avaient de fortes canines qui constituaient pour eux des armes formidables. A une époque antérieure, l'utérus était double ; les excréments étaient expulsés par un cloaque ; et l'œil était protégé par une troisième paupière ou membrane clignotante. En remontant plus haut encore, les ancêtres de l'homme menaient une vie aquatique.... Ils ont probablement consisté en un groupe d'animaux marins ressemblant aux larves des Ascidiens existants ».

L'homme a donc une généalogie prodigieusement longue, mais de qualité peu élevée, comme le dit Darwin. Il ajoute qu'il semble que le monde se soit longuement préparé à l'avènement de l'homme, ce qui est paradoxal pour quelqu'un qui pense que l'évolution n'est pas dirigée vers un but. Ainsi, Darwin situe l'origine de l'homme dans un pays chaud, à l'éocène en s'écartant du groupe catarrhinien et il était frugivore.

### **II.2.2. WALLACE Alfred Russel (1823-1913)**

Alfred Russel Wallace arriva, en 1858, à une interprétation de l'évolution similaire à celle de Darwin, mais avant Darwin. Wallace était très différent de Darwin. Contrairement à Darwin, Wallace était issu d'une famille pauvre de classe moyenne de l'Angleterre victorienne et il n'avait pas fréquenté l'université. Comme Darwin, il était naturaliste. Il exerça pendant longtemps la profession de chasseur d'oiseaux et d'insectes dans les pays tropicaux (Voir ANNEXE 3 et notes 42 à 45 qui démontrent bien que, avec les notions, en particulier, de divergence à partir d'un ancêtre commun et de survie du plus apte, Wallace avait parlé de sélection naturelle avant Darwin).

Wallace, contrairement à Darwin, relie l'évolution à l'homme. Il se demandait depuis longtemps, lui qui avait vécu huit ans parmi les indigènes, quelles régulations maintenaient «les populations de sauvages presque stationnaires ». « Les facteurs de contrôle [énumérés par Malthus] — la maladie, la famine et les accidents, la guerre — représentent des moyens de limiter l'accroissement de la population et je pensais tout à coup que, dans le cas des animaux sauvages, ces facteurs de contrôle devaient agir avec beaucoup plus d'intensité; les animaux inférieurs tendant tous à s'accroître plus rapidement que l'homme, l'idée de la survie des plus aptes me vint soudain à l'esprit. »

Comme chez Darwin, la composante cruciale de la théorie est la reconnaissance de l'unicité des individus. Cinquante ans plus tard (en 1908), Wallace en donna le récit suivant : « Il me vint alors à l'esprit en un éclair — comme cela avait été le cas de Darwin vingt ans plus tôt — la certitude que ceux qui, année après année, survivent à tous les risques de destruction doivent être ceux qui ont quelque petite supériorité leur permettant d'échapper à une forme de mort à laquelle la grande majorité succombe — autrement dit, selon la formule bien connue, que les plus aptes doivent survivre. J'entrevis aussitôt que la variabilité, présente chez tous les êtres, pouvait fournir la matière ».

En dépit de ces petites différences dans la démarche, Wallace était d'accord avec Darwin dans ses conclusions : la variabilité illimitée des populations, leur exposition à une décimation régulière et drastique, devaient nécessairement conduire au changement évolutif. Au bout d'un certain temps cependant, la pensée de Wallace divergea de plus en plus de celle de Darwin, à propos de la sélection naturelle. En 1867 par exemple, il renonça à invoquer le principe d'usage et de non-usage, et dans les années 1880, il fut l'un des premiers à soutenir avec enthousiasme le rejet, prononcé par Weismann, de l'hérédité des caractères acquis. Il ne croyait pas à une catégorie particulière de sélection telle que la "sélection sexuelle", et encore moins au "choix de la femelle" (Chapitre XII). Il pensait aussi que les mécanismes d'isolement reproductif étaient le résultat de la sélection. Cependant, il perdit son audace pour ce qui est de l'application du sélectionnisme à l'homme : il considéra en effet que la sélection naturelle n'avait pas pu doter les premiers hommes d'un cerveau aussi volumineux et d'une conscience morale. Quelque puissance supérieure avait dû en être responsable.

En conclusion, si l'on veut attribuer une dénomination au XIXème, il faudrait appeler le XIXème siècle, le siècle de Wallace et de Darwin.

Le tableau suivant, modifié selon Kohn et Kottler (1985), compare Darwin et Wallace :

## DARWIN ET WALLACE

Charles DARWIN (1809)

Alfred WALLACE (1823)

Mars 1837 devient évolutionniste

Sept. 1838 formule la sélection naturelle

1844 Ecrit *Essay*, les montre à Hooker

1842 lit le *Journal* de Darwin

1845 lit les *Vestiges*, devient évolutionniste

1848-1852 En Amérique du Sud avec H.W. Bates

1854-1862 Dans l'archipel malais

Sept 1855 « sur la loi qui a régulé de nouvelles espèces »

Nov. 1855 Lyell lit « On the law »,  
Débute son *Journal des espèces*

Avr. 1856 Lyell rend visite à Darwin,  
l'interroge sur « law » de Wallace.  
Darwin parle à Lyell de la  
sélection naturelle.

Mai 1856 Darwin commence à écrire pour  
publication, sur les conseils de Lyell.

Oct. 1856 Wallace écrit une première lettre à  
Darwin

Avr-Mai 1857 Darwin reçoit et répond à la  
première lettre de Wallace

Juil. 1857 Darwin parle à Gray de sa croyance  
en l'évolution

Sept. 1857 Darwin parle à Gray de la  
sélection naturelle, du principe  
de divergence.

Sept. 1857 Wallace écrit une seconde lettre à  
Darwin

Déc. 1857 Darwin reçoit la deuxième lettre  
de Wallace et y répond.

Fev. 1858 Wallace formule la sélection  
naturelle, écrit « On the tendency  
of varieties to depart indefinitely  
from the original type », envoie le  
manuscrit à Darwin.

Juin. 1858 Darwin reçoit le manuscrit de  
Wallace, écrit à Lyell

1 Juil 1858. Présentation à la Société Linnean  
de Londres

20 Juil. 1858 Darwin commence *Origin*

### **II.3. LA FIN DE L'HEREDITE DES CARACTERES ACQUIS, WEISMANN Auguste (1834-1914).**

Auguste Weismann proposa la théorie chromosomique de l'hérédité et fut le principal auteur de la transformation de la thèse darwinienne en darwinisme. C'est lui qui a démontré que l'hérédité des caractères acquis est un leurre contrairement à ce que Lamarck et Darwin croyaient. Weismann assimile l'hérédité à la transmission d'une substance particulière qu'il appelle le plasma germinatif. (Voir ANNEXE 4)

### **II.4. L'ONTOGENESE RECAPITULE LA PHYLOGENSE, HAECKEL Ernst (1834-1919).**

Ernst HAECKEL, fils d'un juriste, est né en Allemagne à Postdam en 1834. Il fit des études de médecine en 1858 et, après une courte période d'exercice de la médecine, il vint à Jena pour étudier la zoologie sous la responsabilité du célèbre anatomiste Carl Gegenbauer. Il devint professeur de zoologie et d'anatomie comparée à Jena en 1862 et y resta jusqu'à sa mort en 1919.

Haeckel publia des traités majeurs sur trois groupes de protistes et d'invertébrés : les radiolaires (Die Radiolarien, 1862-1868), les éponges calcaires (Die Kalkschwämme, 1872) et les méduses (Das System der Medusen, 1879). Mais son influence dominante provient de deux articles sur la « théorie des Gastrea » (1874 et 1875 bien que l'idée fut promulguée d'abord en 1872), et plus particulièrement de trois livres : *Generelle Morphologie* (1866), *Natürliche Schöpfungsgeschichte* (1868) et *Anthropogenie* (1874). Haeckel concevait ses livres comme des travaux populaires, mais ils contiennent une masse de détails complexes avec des spéculations à la fois audacieuses et absurdes. Tous traitent grandement de reconstruction phylétique. Ses fameux arbres évolutionnistes apparaissent comme des planches dans le deuxième volume de *Generelle Morphologie* ; les arbres de Haeckel ont leurs racines (et la plupart de leurs branches) dans le principe de récapitulation (la « loi biogénétique » définie par Haeckel comme la loi de l'histoire de l'évolution), « L'ontogénie est la courte et rapide récapitulation de la phylogénie »... Durant son propre et rapide développement... un individu répète les changements les plus importants de forme évolués par ses ancêtres pendant leur développement paléontologique long et lent (1866, 2 : 300).

Ces travaux exercèrent une immense influence. Haeckel fut le maître de l'évolution en Allemagne. Il fut même plus influent que Darwin pour convaincre le monde de la réalité de l'évolution (Nordenskiöld, 1928). A partir des années 1880, il concentra une attention croissante sur les implications politiques, sociales et religieuses de ses vues biologiques, une série d'idées qu'il amalgame dans sa philosophie moniste. Le "monisme" d'Haeckel fut vu sous différents éclairages. Ses fulminations contre la religion et les privilèges établis se situent à gauche. Sa promesse que la science peut libérer l'humanité des entraves d'anciennes superstitions, le situa comme beaucoup de libéraux éclairés.

D'un côté, la liberté spirituelle et la vérité, la raison et la culture, l'évolution et le progrès sont placés sous la large bannière de la science ; d'un autre côté, sous le drapeau noir de la hiérarchie, se placent l'esclavage spirituel et la contre-vérité, l'irrationalité et la barbarie, la superstition et la régression... L'évolution est l'artillerie lourde dans la lutte pour la vérité (1874, pp XIII-XIV).

Dans son introduction "Ueber unsere gegenwärtige Kenntnis vom Ursprung des Menschen" (1898) Haeckel parle du 19ème siècle comme incomparable pour la connaissance et la culture humaines, mais aussi pour les sciences de la nature: il y est né le transformisme

ou la théorie de la descendance pour lesquels Lamarck (1809) a posé la première pierre et pour lesquels, 50 ans plus tard, Charles Darwin a eu la reconnaissance universelle (Note 46).

Haeckel s'est beaucoup intéressé à l'homme et à sa place dans la nature (Note 47).

Ainsi, ce qui intéresse essentiellement Haeckel est l'histoire de l'évolution de l'homme. Il ne s'attarde guère aux animaux autres que ceux qui ressemblent le plus à l'homme, les primates

« Ces 30 dernières années, on a distingué trois sous-ordres parmi les primates : 1) les singes inférieurs (Prosimiae) ; 2) les singes (Simiae) et l'homme (Anthropi). Le riche groupe des Simiae a été divisé en deux parties différentes géographiquement ; les singes américains ou singes de l'ouest (*Hesperopithecinae*) qui ont un conduit auditif court et des ailes du nez larges. (On les a appelés ensuite *Platyrrhinae*). A l'opposé, les singes de l'est ou du vieux monde, d'Asie et d'Afrique (auparavant aussi d'Europe) ayant un conduit auditif plus long et un nez plus étroit, ont été appelés *Cararrhinae*. L'homme a été rattaché à cette dernière catégorie. La comparaison critique de tous les organes et de leurs modifications dans le rang des singes nous amène à un résultat : les différences anatomiques entre l'homme et le gorille et le chimpanzé ne sont pas aussi grandes que les différences entre les singes humains et les singes inférieurs. La parole, le vieux dogme que seul l'homme est doué de parole et de raison doit être abandonné » (Haeckel, 1877).

Haeckel cite la phrase d'Huxley : « les différences psychologiques entre l'homme et les grands singes sont plus étroites que celles existant entre les grands singes et les singes inférieurs. Cette évidence physiologique suit exactement les données anatomiques (cerveau) » et il parle ensuite de ce qui va le faire connaître partout, la description du chaînon manquant à qui il donne le nom de Pithécanthrope.

« Le *Pithecanthropus erectus* découvert par Eugen Dubois en 1894 à Java est le chaînon manquant dans la quête des primates les plus élevés.

La cuisse des *Hylobates* et du *Pithecanthropus* se rapproche plus de celle de l'homme que de l'orang-outan, du gorille et du chimpanzé. Mais aussi le crâne, ce "mystérieux récipient" des organes de l'âme, se rapproche de celui de l'homme comme d'ailleurs aussi le gibbon. Il manque les grossières bandes osseuses qui marquent le crâne des autres anthropoïdes. La taille relative du cerveau de ces derniers est à peine la moitié de celle du gibbon. Chez le *Pithecanthropus*, le volume de la boîte crânienne est de 900 à 1000 cm<sup>3</sup>, 2/3 de la capacité de celle de l'homme moyen. Chez les anthropoïdes actuels, cette capacité est la moitié, 500 cm<sup>3</sup>. Ainsi, la capacité crânienne du *Pithecanthropus* est exactement au milieu entre les grands singes et les races humaines inférieures, "pithecoïdes", et la même chose est valable pour le profil du visage. C'est pourquoi les Pygmées actuels, les petits Weddas de Ceylan et les Akkas d'Afrique Centrale sont d'un grand intérêt.

La comparaison de tous ces caractères anatomiques fait du Pithécanthrope une forme de passage des grands singes à l'homme. En vérité, il représente le chaînon manquant tant recherché » (Haeckel, 1877).

Haeckel continue à parler des fossiles de singes (Note 48).

Pour Haeckel, les ancêtres de l'homme se situent à l'éocène et il n'y a pas de chaînon manquant jusqu'à l'homme (Note 49).

Haeckel parle ensuite de l'âme qu'il n'attribue qu'à l'homme (Note 50).

Ainsi Haeckel, prétendant maintenant qu'il n'y a pas de chaînon manquant, puisque le Pithécanthrope a été découvert, situe l'origine de l'homme à l'Eocène.

Dans "Anthropogénie ou Histoire de l'Evolution humaine (1877), Haeckel discute de la place de l'homme dans la nature. « L'effet immédiat et le plus important donné par le célèbre ouvrage du grand naturaliste anglais, Darwin, a été de susciter de nouvelles recherches sur l'origine de l'espèce humaine. Or, ces recherches ont démontré que l'espèce humaine s'était graduellement dégagée de types animaux inférieurs. Cette science, dont l'objet est d'établir l'origine animale de l'homme, nous l'appellerons phylogénie humaine ».

C'est ici qu'Haeckel va exposer sa loi "de la récapitulation".

« Ce principe biogénétique (biogénie, histoire du développement des organismes ou des êtres vivants dans le sens le plus large du mot) peut être formulé brièvement en ces termes : l'histoire des germes résume l'histoire de l'espèce ou en d'autres termes : l'ontogénie n'est que la récapitulation sommaire de la phylogénie. La série des formes par lesquelles passe l'organisme individuel, à partir de la cellule primordiale jusqu'à son plein développement, n'est qu'une répétition en miniature de la longue série de transformations subies par les ancêtres du même organisme, depuis les temps les plus reculés jusqu'à nos jours. Quand on a une fois bien compris cette proposition...on peut faire un pas de plus et dire : "la phylogenèse est la cause mécanique de l'ontogénèse. Le développement de l'espèce, conformément aux lois de l'hérédité et de l'adaptation, détermine les phases du développement de l'individu."

Cette série de différentes formes animales, sans en excepter l'homme, forme un tout bien lié, une suite ininterrompue de formes que nous désignerons par l'alphabet : A, B, C, D, etc... jusqu'à Z. Pourtant, une contradiction apparente avec ce qui précède de l'histoire du développement individuel ou l'ontogénie de la plupart des organismes, ne nous présente qu'un fragment de la série ; par conséquent, on devrait peut-être représenter celle-ci tantôt par A, B, F, H, I, K, L etc.. et dans d'autres cas par B, D, H, L, M, N, etc... C'est qu'en effet, quelques chaînons manquent d'ordinaire dans la série évolutive. P. 6,7,14) ».

Dans cet ouvrage, Haeckel retrace l'histoire de l'évolution humaine (Note 51).

Puis Haeckel passe en revue les grands thèmes qui lui tiennent à cœur (Note 52).

- Les formes du développement et de la fécondation que Haeckel décrit comme suit (Note 53).

- La segmentation de l'œuf et la formation des feuilletts du germe. C'est ici que Haeckel va exposer sa théorie des monères :

« Les plus simples des organismes que nous connaissons et même que nous puissions concevoir, sont les monères. Ces monères sont des corpuscules informes, de petite dimension, habituellement microscopiques. Elles sont constituées par une substance homogène, molle, albumineuse ou muqueuse, sans structure, sans organes, mais elles n'en sont pas moins douées des principales propriétés vitales. Les monères se meuvent, se nourrissent, se reproduisent par segmentation. Elles marquent le début de la vie à la surface de notre globe... En embryologie aussi bien qu'en phylogénie l'organisme animal débute par être simplement un glomérule muqueux et amorphe. Les animaux supérieurs et l'homme lui-même revêtent cette forme d'une si extrême simplicité, au début de leur existence individuelle. Les observations de la science contemporaine ne permettent plus de douter qu'à ce stade de son existence, notre corps soit constitué uniquement par une petite masse homogène et sans structure, une sphérule protoplasmique sans noyau. La membrane d'enveloppe persiste, mais elle semble purement passive. Quant à présent, nous nous occuperons seulement du contenu de la sphérule ovulaire du jaune homogène, qui, privé de son noyau rappelle le type monère et que, pour ce motif, nous appellerons "monérule". Au sein de cette masse protoplasmique amorphe, se forme bientôt un nouveau noyau cellulaire. A partir de ce moment commence le phénomène de la

multiplication de l'ovule qui se divise par segmentation répétée, en un grand nombre de cellules. La cellule solitaire engendre donc ainsi tout un groupe cellulaire social ».

La biogénie moniste est l'explication mécanique de l'univers et de ses composantes, y compris le vivant. Il n'y a pas de démarcation profonde dans la théorie unitaire de Haeckel. Il existe une évolution naturelle et continue de la matière, sans finalisme. Il y a là du réductionnisme car le vivant est réduit à son expression la plus simple, les propriétés du carbone (c'est la théorie du carbone). Le vivant ne représente pas une propriété émergente de la matière, il n'est pas qualitativement nouveau. Ceci s'appuie sur la théorie des monères : les plus simples de ces êtres vivants fabriqués à partir de protoplasme sans noyau (petit grumeau semi-solide albuminoïde de protoplasme).

La théorie carbogène de Haeckel stipule que l'élément carbone est au centre du vivant. On a les mêmes éléments dans l'organique et dans l'inorganique, seul le carbone est capable de construire ces composés albuminoïdes.

Haeckel pose alors la question : quelle genèse pour le vivant ? Le vivant est un état particulier de matière intermédiaire semi-solide, sans fluide et le contact avec l'eau lui donne cet état particulier. L'archigonie est la première apparition du vivant, la première apparition du plasma vivant. L'autogonie est la première apparition du corps plasmatique simple.

La plasmagonie est l'individualité en organismes primitifs : les monères. Il y a génération spontanée à partir de matière organique : abiogénèse : la génération spontanée continue à partir de l'abiogénèse. Haeckel y voit la preuve vivante de la vie primitive née par génération spontanée, par abiogénèse. L'abiogénèse est susceptible d'avoir lieu dans certaines conditions favorables même reproductibles en laboratoire.

Le problème de la vie est une évolution chimique des composés chimiques qui sont le cœur du vivant. Haeckel parle d'archigonie : origine en tant que point de départ de la vie et il propose un scénario de l'origine de la vie : il y a formation d'hydrocarbures sur la terre en fusion, transformation des cyanures simples en une série de nitrocarbures, après refroidissement de la surface, condensation d'eau et apparition de micelles, les monères qui sont des sphères de plasma homogène.

En ce qui concerne l'évolution, la théorie de la descendance des êtres organisés sortant tous d'un tronc commun comme les branches et les rameaux d'un arbre immense semble aux yeux de Haeckel une vérité indiscutable et à l'abri de toute objection. Pour Haeckel, en effet, la charpente de l'arbre est achevée, les branches absentes se développeront, les rameaux secondaires pousseront à leur tour. L'auteur a réuni tant de faits, il les a analysés avec tant de sagacité, en usant tour à tour des méthodes de comparaison, de généralisation et d'induction, que pour lui la doctrine de l'évolution semble avoir dit son dernier mot et ne peut plus donner prise à la moindre objection. Il a fait plus : en combinant les données de l'embryologie et celles de la paléontologie chronologique, il a eu la hardiesse de reconstituer par la pensée des groupes primaires, dont on ne trouve aucune trace dans les terrains paléozoïques. D'heureuses découvertes ont confirmé en partie ces prévisions.

Comme nous l'avons vu, la contribution majeure de Haeckel à l'histoire de l'origine des espèces a été sa description de l'ontogénie et de la phylogénie (Note 54).

Haeckel passe tout de suite au développement de l'embryon humain (Note 55).

Haeckel s'emploie maintenant à démontrer que les jeunes embryons de tous les vertébrés sont identiques (Note 56).

Haeckel énonce ensuite sa loi qu'il appelle biogénétique fondamentale dont nous avons déjà parlé (Note 57).

En résumé, pour Haeckel « L'ontogénie, ou l'histoire du développement individuel de chaque organisme (embryologie et métamorphologie), forme une chaîne simple, non ramifiée, une échelle ; il en est de même de la partie de la phylogénie, qui comprend l'évolution paléontologique des ancêtres directs de tout organisme individuel. Au contraire, la phylogénie, tout entière, qui se manifeste à nos yeux dans la classification systématique de tout groupe organique ou phylum, et qui comprend le développement paléontologique de toutes les branches de ce groupe, cette phylogénie forme une série évolutive ramifiée, un véritable arbre généalogique. Comparez entre eux les divers rameaux de cet arbre généalogique, et disposez les l'un près de l'autre d'après leur degré de différenciation et de perfectionnement, vous obtiendrez ainsi la série évolutive taxinomique et ramifiée de l'anatomie comparée. Cette dernière série, si on l'établit exactement, est aussi parallèle à la phylogénie tout entière, mais elle ne l'est que partiellement à l'ontogénie ; c'est qu'en effet l'ontogénie est, elle aussi, parallèle seulement à une partie de la phylogénie » (1874).

Ainsi est exposée la fameuse "loi" de la récapitulation qui rendit Haeckel célèbre. Nous en reparlerons plus loin dans le chapitre Evo-dévo. Mais il faut déjà signaler ici, que les fameuses planches dont parle Haeckel, ont été "arrangées" pour rendre son argumentation plus plausible, un des premiers exemples de la chasse aux fraudeurs qu'ont lancé les éditeurs actuels ! Un exemple d'une de ces planches dessinées par Haeckel est la Figure 1 :

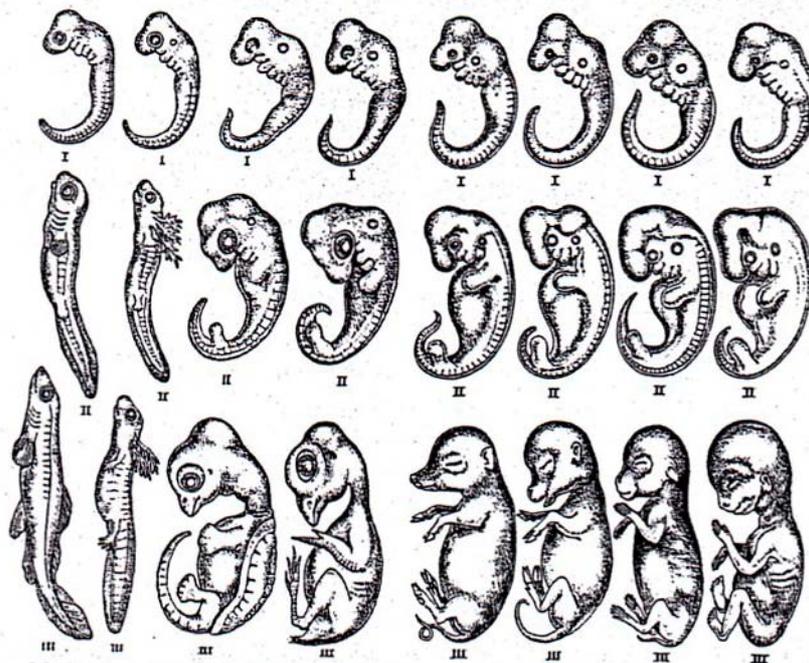


Figure 1 : Dessinée par Haeckel, cette planche montre trois étapes successives (de haut en bas) du développement embryonnaire de diverses espèces (de gauche à droite). Non conforme à la réalité, elle suggère exagérément que, dans les deux premières étapes, les embryons des espèces "plus évoluées" ressemblent aux embryons des espèces "moins évoluées".

## II.5. LE DARWINISME AVANT 1940.

En 1859, lorsque Charles Darwin proposa sa théorie de l'évolution, la théologie naturelle et la théorie du "dessein" (l'harmonie du monde vivant) régnaient en maîtres. Ils continuèrent, après 1859, à dominer la pensée, soutenus par pratiquement tous les scientifiques éminents de l'époque, le travail de Lamarck étant ignoré, oublié ou critiqué. C'est

dans ce contexte que Wallace a créé le mot "darwinisme". Ce dernier n'a cessé de changer de signification (Voir ANNEXE 5).

## **II.6. LA DECOUVERTE DES MUTATIONS, LE MUTANIONISME.**

### **II.6.1. MENDEL (1822-1884)**

Mayr, dans son ouvrage *Histoire de la Biologie* (1989) a remarquablement décrit tout ce que nous devons à Mendel, sa vie et son œuvre, en ces termes : « C'est une des grandes ironies de l'histoire des sciences, que la réponse au problème de l'hérédité ait déjà été trouvée, alors que tant de biologistes éminents la recherchaient dans les années 1870 à 1890. Elle avait été publiée dans les *Comptes rendus de la Société d'Histoire naturelle de Brünn* (Brno). Le père Gregor Mendel avait donné deux conférences devant cette société, le 8 février, puis le 8 mars 1865, au cours desquelles il avait décrit les résultats de ses expériences de croisements entre plantes, expériences menées depuis 1856. Le texte écrit de ces conférences, publié en 1866, représente l'un des grands classiques de la littérature scientifique, un mémoire scientifique exemplaire, posant clairement les objectifs, présentant de manière concise les résultats, et formulant prudemment des conclusions véritablement nouvelles ». La question se pose alors de savoir pourquoi le travail de Mendel a été négligé jusqu'en 1900, où il fut brusquement redécouvert (Voir ANNEXE 6.1.).

### **II.6.2. DE VRIES (1848-1935)**

De Vries pensait que la discontinuité des espèces résulte de la discontinuité de la variation. Il proposa que les nouvelles espèces naissent par saltation. Pour lui, la spéciation consiste en la naissance soudaine et inopinée d'une nouvelle espèce par le biais de la production d'un variant discontinu. Il s'opposait ainsi à Darwin et à son gradualisme (Voir ANNEXE 6.2.)

### **II.6.3. LE DEBUT DE LA GENETIQUE MODERNE, MORGAN (1866-1945).**

Après la mort de Darwin, en 1882, les évolutionnistes qui, jusque là étaient assez unis, se désunièrent avec l'apparition de nouvelles disciplines telles que, par exemple, l'embryologie, la cytologie et la génétique.

Beaucoup de ces nouvelles disciplines avaient une assise expérimentale qui contribua à élargir le fossé entre biologistes expérimentalistes et naturalistes s'occupant d'organismes entiers. Ces derniers étaient représentés par les botanistes, les zoologistes, et les paléontologues. Ils avaient une approche plus "spéculative" des problèmes par opposition aux premiers, qui pensaient que leurs méthodes étaient plus scientifiques et plus objectives. Thomas Morgan faisait partie des biologistes expérimentalistes. Il était convaincu que la méthode expérimentale était la seule qui « permettrait une discussion objective de la théorie de l'évolution, en opposition à la vieille méthode spéculative consistant à traiter l'évolution comme un problème d'histoire » (Morgan 1932)

Morgan fut à l'origine de la génétique moderne (Voir ANNEXE 6.3.).

## **II.6.4. LES MONSTRES PROMETTEURS**

Les monstres prometteurs sont des individus nés à la suite d'une macromutation qui a entraîné des conséquences majeures sur le phénotype des sujets qui en sont porteurs, i.e. malformations congénitales majeures, plus ou moins retard de développement et retard mental. Comme le gradualisme ne pouvait pas expliquer les changements du plan d'organisation du corps dans les transitions entre groupes apparentés, mais très différents, les mutationnistes de la première moitié du siècle ont postulé l'existence et la transmission, au moins occasionnelle, de macromutations, permettant des sauts de phénotypes entre générations et espèces successives. Or, quand ces monstres survivent, ils ne sont pas capables de se reproduire (Voir ANNEXE 6.4.).

## **II.7. LA RECHERCHE D'UN CONSENSUS. LA THÉORIE SYNTHÉTIQUE DE L'ÉVOLUTION OU LA SYNTHÈSE ÉVOLUTIONNISTE.**

La théorie de l'évolution par sélection naturelle, qui devint dominante et atteignit un certain degré de plénitude entre 1930 et 1950, a été appelée la théorie "synthétique" parce qu'elle est une synthèse de Darwin, de Mendel, des mutations et des méthodes statistiques modernes. Cette fusion d'idées originellement séparées est un travail coopératif de nombreux auteurs parmi lesquels Dobzhansky, Fisher, Ford, Haldane, Huxley, Mayr, Rensch, Simpson, Stebbins et Wright furent ceux qui apportèrent la plus grande contribution. Vers 1950, cette théorie a été présentée dans un certain nombre d'ouvrages et elle forma une orthodoxie dominante au sens où il y avait un degré élevé d'accord entre ses principaux partisans et qu'il n'y avait pas de théorie en compétition avec elle, les sceptiques n'avaient pas d'alternative à offrir. Ainsi, la théorie synthétique peut être considérée comme « une splendide culmination d'une centaine d'années d'études évolutionnistes et génétiques, et sa caractéristique comme une intégration d'idées séparées ce qui élève son prestige... Il semble que la biologie ait au moins produit une théorie compréhensible aussi imposante que celles de la physique... La théorie synthétique était une théorie nécessaire mais pas suffisante des facteurs directeurs en évolution ». (Whyte 1965, p.12) (Voir ANNEXE 7).

## **II. 8. LES DEVELOPPEMENTS RECENTS**

Dans ce chapitre, nous envisagerons 4 parties : Evo-dévo et les mécanismes, la théorie neutraliste, la théorie de l'équilibre ponctué et le darwinisme revisité.

### **II.8.1. EVO-DEVO.**

La biologie du développement et de l'évolution (évo-dévo) prend ses origines dans l'embryologie comparative du 19<sup>ème</sup> siècle et, en particulier, dans les travaux de Von Baer (1828) et de Haeckel (1866) dont les « lois » de divergence et de recapitulation furent mises en avant comme étant généralement applicables au développement quel que soit le taxon concerné. Après une période de quiescence d'un siècle, la présente évo-dévo surgit avec la découverte des gènes Hox et de l'homéoboîte dans les années 1980 (Scott et Weiner, 1984 ; McGinnis et al.1984). Un des principaux intérêts de ces vingt dernières années a été l'étude comparative des modalités de l'expression spatio-temporelle des gènes du développement (Averof et Akam,1995). Bien qu'il y ait maints exemples de conservation des modalités de l'expression de ces gènes, il y a également des exemples dans lesquels les modalités de l'expression de ces gènes diffèrent de manière importante dans des espèces proches, même lorsque le gène concerné agit à un stade très précoce du développement (Wray, 1994).

Ainsi, nous sommes passés d'un extrême à l'autre : de lois générales à des cas particuliers. Toutefois, la recherche de modalités générales est fondamentale pour la science et n'est pas facilement abandonnée, même lorsque la série de données appropriées semble très complexe, comme cela apparaît actuellement avec évo-dévo. Il y a des signes, particulièrement ces dernières années, que de nouveaux concepts généraux émergent.

Mais, avant de voir cela, il faut s'intéresser d'abord à deux fondements de évo-dévo : l'embryologie comparative et la phylogénie et les modalités d'expression des gènes.

### **Embryologie comparative et phylogénie :**

Quel est le statut actuel des lois de Van Baer et de Haeckel\* : nous avons décrit plus haut la loi de récapitulation de Haeckel. Selon Gould, la divergence est vraie, la récapitulation est fautive (Gould, 1977), mais les modalités observées dépendent du type de comparaison effectuée. Pour les comparaisons d'animaux du même niveau de complexité phénotypique, telle que les différentes classes de vertébrés, la divergence est la norme. Cependant, lorsque les comparaisons sont faites entre des niveaux de complexité très différents, les modalités qui émergent sont largement la récapitulation. Ainsi, prenons une vue plus large : les deux sont partielles et vraies, mais il y a des restrictions : l'évolution conduit à la fois à une divergence embryologique et dans certaines lignées à un allongement de la trajectoire ontogénétique : la loi de Von Baer n'est vraie qu'après le stade phylotypique. De telles études reposent sur un autre fondement, l'approche phylogénétique de la systématique développée par Hennig (1966) entre 1950 et 1970. Il s'agit d'un travail important car la théorie synthétique éclipse les considérations phylogénétiques. Ce travail est important pour deux raisons :

1. La phylogénétique revient à une position centrale mais sans déplacer les approches mécaniques aboutissant ainsi à une approche combinée modalités et processus même si Hennig se concentre pleinement sur les modalités.

2. Il développe les méthodes cladistiques\* basées sur un traitement rigoureux des données plutôt que sur l'expérience personnelle de taxa particuliers. De plus, cette méthode est maintenant utilisée pour l'analyse des données des séquences moléculaires.

### **De l'homéoboîte aux modalités d'expression.**

Les années 1980, ont été fondamentales pour évo-dévo. En effet, ces années ont été marquées par la découverte de l'homéoboîte et de sa conservation phylogénétique. Les gènes contenant l'homéoboîte révèlent un mécanisme général qui constitue un paradoxe : d'où vient la diversité s'il y a conservation, conservation non seulement de la séquence mais aussi des modalités d'expression donc de la fonction (un exemple en est les stries de segmentation de l'abdomen de la drosophile qui sont dues à l'expression du gène engrailed). Le paradoxe existe parce qu'on a des niveaux inférieurs de conservation des gènes situés en aval.

La conservation est, bien sûr, relative comme le démontre l'exemple de la divergence des modalités d'expression antéropostérieure des gènes HOX chez les insectes et chez les crustacés et la divergence morphologique, par exemple dans le nombre des segments porteurs de membres. Ici, le dessein de base est le même à un niveau plus fondamental – un segment

---

\* La loi de von Baer de la divergence dit que le développement procède du général au particulier. Les stades embryonnaires précoces d'organismes apparentés sont identiques ; des caractères distinctifs sont ajoutés plus tard au cours du développement lorsque l'hétérogénéité se différencie de l'homogénéité. Pour von Baer, la récapitulation est impossible, les jeunes embryons sont des formes générales indifférenciées et non pas des ancêtres adultes antérieurs.

\* voir le cladisme en Annexe 16.

d'arthropode. Mais il peut être différent, par exemple les modalités d'expression de certains gènes contenant des homéoboîtes chez les échinodermes ont peu de relations avec ceux des vertébrés avec symétrie bilatérale et pentaradiale, ou l'inversion de l'axe dorso-ventral avec la divergence protostomes et deutérostomes qui est intermédiaire entre les deux précédents (Arthur, 2002).

### **Evo-dévo et la théorie générale de l'évolution :**

Si la morphologie évolue, les bases qui sont les causes sous-jacentes de la morphologie doivent également évoluer d'où on pourrait penser que l'accumulation de données de la biologie évo-dévo n'a pas de conséquences particulières pour la structure générale de la théorie de l'évolution. Il n'en est rien.

Il est bien connu que le développement a eu un rôle mineur à la fois dans le travail de Darwin et dans l'établissement de la synthèse moderne au milieu du 20<sup>ème</sup> siècle. Une des raisons est que les "développementalistes" étaient conceptuellement isolés des généticiens (Dobzhansky, 1937 ; Mayr, 1942 ; Simpson, 1944) et des évolutionnistes pour qui le gène représentait une importance majeure. Les concepts développementaux de l'époque, tels que induction, gradients et champs de développement, étaient difficiles à visualiser dans une perspective génétique, et ainsi difficiles à intégrer dans une vision centrée sur le gène. Aujourd'hui, tout cela a changé. Les barrières étant tombées, la nouvelle perspective développementale a-t-elle une contribution conceptuelle à apporter à notre compréhension générale de l'évolution ? (Arthur, 2002)

En fait, plusieurs groupes de concepts ont émergé récemment de la biologie évo-dévo. Certains sont nouveaux alors que d'autres sont des résurrections ou des élaborations de concepts plus anciens. Ces concepts figurent sur le tableau 1 (Arthur 2002). Nous les envisagerons selon l'ordre indiqué sur le tableau 1 dans l'ANNEXE 8.

Toutefois, aux concepts figurant sur le tableau 1, il faut ajouter un concept majeur qui les englobe et les recouvre tous, c'est celui des hétérochronies, que nous traiterons ici.

**Tableau 1. Concepts-clés de la biologie évo-dévo**

Thème général	Concept spécifique
La nature de la variation développementale	Reprogrammation du développement Biais de mutation développementale Contraintes du développement Dérive du développement Normes de réactions du développement
Réutilisation des gènes du développement dans l'évolution	Co-optation  Exaptation Cassettes des gènes du développement Paramorphisme
Aspects de la conservation évolutionniste	Plans d'organisation Configurations évolutionnistes stables Stade/période phylotypique Zootype Homologie
Facteurs promouvant le changement évolutionniste	Modularité Dissociabilité Evolvabilité Duplication et divergence (des plans d'organisation et des gènes).
Aspects évo-dévo de la sélection naturelle	Sélection développementale interne Endiguement génératif/fardeau Co-adaptation des processus développementaux Démasquage de la variation cachée Assimilation génétique

### **HÉTÉROCHRONIES**

La théorie synthétique de l'évolution n'a guère pris en compte le développement, et par conséquent ses éventuels dérèglements. Or ces derniers peuvent être à l'origine de l'innovation en en fournissant un mécanisme ; c'est le cas des hétérochronies du développement.

Dans son ouvrage de 1866, Haeckel, le premier, soutient que le développement d'une espèce peut être modifié quant à sa vitesse et à sa durée par des perturbations appelées hétérochronies. Une hétérochronie correspond au déplacement d'un événement ontogénétique par rapport à l'ontogénie de l'ancêtre, le long de l'axe du temps à une période ontogénétique

plus précoce ou plus tardive, à un retard ou une accélération de sa mise en place (Chaline, 1999).

La notion d'hétérochronie a été développée par Bolk (1926) sous le nom de foetalisation.

## 1. LA THÉORIE DE LA FOETALISATION\* DE BOLK.

Louis Bolk (1866-1930), professeur d'anatomie humaine à l'université d'Amsterdam, développa ses idées sur la foetalisation dans une série d'écrits, culminant dans son "Das Problem der Menschwerdung" en 1926.

### 1.1. Les fondements de la théorie

#### 1.1.1. Un constat : liste des caractères « néoténiques » de l'homme.

Bolk, par exemple, a étudié le crâne de 50 hommes adultes (30 dolichocéphales et 20 brachycéphales) de 54 enfants de 1 à 2 ans et de 115 primates dont 10 gorilles et chimpanzés. Il définit un index basalis qui est  $100 \frac{A}{G}$  où G est la longueur absolue de l'horizontale de la base du crâne et A la partie antérieure de cette ligne allant de son extrémité antérieure à la perpendiculaire à cette ligne tirée à la hauteur du basion sur ce qu'il appelle le médiagramme. L'index basalis chez les hommes adultes hollandais, est de 46,99 chez ceux originaires de la Friese, de 44,76 chez ceux originaires de la Zeelande, chez les javanais, cet index est de 44,27, chez les papousiens il est de 44,61 et de 46,7 chez les « nègres ». Chez les enfants, cet index est de 42,6 la première année, autour de 41 les années suivantes, mais après 8 ans, il est augmenté autour de 43. Bolk conclut que durant la croissance le foramen magnum (trou occipital) a subi un déplacement dans la direction occipitale. Il est fixé à partir de l'âge de 8 ans.

Chez les primates, l'index basalis est très augmenté par rapport à l'homme ; En effet, il est de 61,5 (51 et 55) chez le gorille, de 59,2 (51 à 54) chez l'orang-outan, 66,0 (50 et 54) chez le chimpanzé, 75,7 (62 à 67) chez Siamang, 68,8 (61) chez *Cebus fatuellus*, 63,0 (54) chez *Ateles* (les chiffres entre parenthèses sont ceux des primates juvéniles, les autres ceux des adultes).

Bolk en déduit que « la position définitive du foramen magnum chez l'homme est peut être à considérer comme une adaptation à une nouvelle position statique par la fixation de l'état fœtal primitif transitoire. Chez les hominidés, la marche debout n'entraîne pas le déplacement du trou occipital vers l'avant, mais au contraire, elle empêche le déplacement occipital [vers l'arrière]. Les structures fœtales sont fixées à la base du crâne chez l'homme. La position centrale du foramen magnum n'a pas été la conséquence secondaire de la marche debout, mais, au contraire, cette statique a été fixée primitivement ». Chez les primates, au contraire, le foramen magnum s'est déplacé vers l'arrière.

Bolk émit sa théorie de l'évolution à partir de données qu'il accumula. Pour étayer l'argument que l'homme a évolué en conservant les caractères juvéniles de ses ancêtres, Bolk établit une liste de similarités entre l'homme adulte et le jeune singe. « Nos propriétés somatiques essentielles i.e. celles qui distinguent la forme du corps humain de celle des autres primates, ont toutes une caractéristique en commun, ce sont des caractères fœtaux qui sont devenus permanents. Ce qui est un stade transitoire dans l'ontogenèse des autres primates est devenu un stade terminal chez l'homme (1926 a p. 468). La découverte d'une mâchoire infantile chez *Homo primigenius*\* nous autorise à dire que : le développement des hommes

---

\* Le terme de Bolk pour paedomorphose

\* Dénomination à l'époque de *Homo neanderthalensis*

«diluviens» s'est déroulé dans un temps plus rapide que celui des hommes d'aujourd'hui : la phase infantile a été de durée plus courte, l'entrée dans la puberté s'est effectuée à un âge plus jeune, l'individu a été pubère plus tôt, vers 8-9 ans.

Après l'éruption des dents de lait, nous perdons 4 à 5 ans avant que l'étape suivante dans le développement de la dentition, ne survienne par l'apparition des premières dents définitives. Ensuite, nous perdons à nouveau 6 à 7 ans, voire 8 ans avant que la dentition continue d'évoluer. Ceci est aussi valable pour les dents qui apparaîtront en dernier. Chez les primates, il n'y a pas de phase de repos. Juste après l'apparition des dents de lait surviennent les premières molaires définitives ». Le développement de la dentition des hommes modernes apparaît ainsi comme un processus très retardé.

Dans son travail, le plus important (1926 c.p.6) Bolk fournit une liste abrégée de ces caractères "retardés" néoténiques dans l'ordre suivant :

- 1) Notre "faciès aplati" orthognathique (un phénomène d'étiologie complexe en relation à la fois avec la réduction faciale et avec la rétention de la flexion juvénile, reflétée, par exemple, dans le défaut d'ouverture de l'angle sphéno-ethmoïdal pendant l'orthogénie).
- 2) La réduction ou absence de pilosité cutanée.
- 3) La perte de la pigmentation des téguments, des yeux et des cheveux (Bolk affirme que les noirs sont nés avec une peau relativement claire, alors que les ancêtres primates sont aussi foncés à la naissance que par la suite).
- 4) La forme de l'oreille.
- 5) L'épicanthus des paupières (ou Mongolien).
- 6) La position centrée du trou occipital (il migra en arrière durant l'ontogénie des primates).
- 7) Le poids relativement élevé du cerveau.
- 8) La persistance des sutures crâniennes jusqu'à un âge avancé.
- 9) La grande lèvre des femmes.
- 10) La structure de la main et du pied.
- 11) La forme du pelvis.
- 12) La position du canal sexuel dirigé ventralement chez les femmes.
- 13) Certaines variations des rangées dentaires et des sutures crâniennes. D'autres caractères distinctifs ont été décrits ensuite par Montagu (1962), à la suite de Beer (1948, 1958) et de Keith (1949) ajoutant à la liste de Bolk : .
- 14) L'absence d'arcades sourcilières.
- 15) L'absence de crêtes crâniennes.
- 16) La minceur des os du crâne.
- 17) La position des orbites sous la cavité crânienne.
- 18) La brachycéphalie.
- 19) Les petites dents.
- 20) L'éruption tardive des dents.
- 21) L'absence de rotation du gros orteil.
- 22) La période prolongée de dépendance infantile.
- 23) La période de croissance prolongée.
- 24) La longue durée de vie
- 25) La grande taille du corps (en relation, selon Bolk, avec le retard d'ossification et avec la rétention des taux de croissance foétale).

Le catalogue de telles similarités entre l'adulte humain "moyen" et les singes juvéniles domine la littérature sur la néoténie humaine. Toutefois, deux autres arguments ont joué un rôle important.

1) Le status intermédiaire de fossiles d'hominidés. « La structure séquentielle *Australopithecus africanus*, *Homo erectus* et *Homo sapiens* démontre une rétention progressive de proportions juvéniles par les adultes lorsque le cerveau augmente et les mâchoires diminuent. De plus, les fossiles des enfants de Taung et de Modjokerto prophétisent, pour parler ainsi, les proportions atteintes plus tard par les descendants adultes, une référence à la forme juvénile idéalisée d'un ancêtre hypothétique n'est pas nécessaire (Bolk, 1929) ».

2) La différenciation des races humaines. Bolk essaie de soutenir son argument général en affirmant que les différences morphologiques majeures parmi les races humaines ont leur origine dans différentes intensités de néoténie. Ici, Bolk écrit (1926 c) : « Si le genre *Homo* tout entier, après être issu de sa forme ancestrale pithécoïde avait été retardé de manière égale dans toutes ses ramifications, la forme terminale de toutes les personnes vivant aujourd'hui aurait été identiques, sauf pour les différences dues à la nutrition et à l'environnement. Mais si le facteur de retardement avait opéré moins activement dans un groupe que dans un autre, ceci aurait dû donner naissance graduellement à des différences dans la forme terminale de ces groupes – à une différenciation du genre (1929, p. 6) ».

#### 1.1.2. Son argumentation : les mécanismes de l'évolution humaine (son interprétation) :

Bolk insiste sur le fait que sa liste de caractères reflète deux phénomènes différents : le retard physiologique de développement (« l'hypothèse de retardement de l'anthropogenèse » – 1926 a p.470) et la rétention somatique des proportions ancestrales juvéniles (« la théorie de la foetalisation de l'anthropogénie ». 1926 b p. 469). Les deux phénomènes sont réunis dans la relation causale la plus étroite (1926 c p. 12) car le retard de développement prolonge les taux de croissance foetale et conserve les proportions foetales. « L'essentiel dans sa forme est le résultat d'une foetalisation, celui du cours de sa vie est le résultat d'un retardement. Ces deux faits sont étroitement liés car, après tout, la foetalisation est la conséquence nécessaire du retard de la morphogenèse (1926 b p. 470-471). Si la forme foetalisée est une conséquence du retard de développement, alors la clé de l'évolution humaine réside dans la cause de son retardement. Il n'y a aucun mammifère qui ait une croissance si lente que l'homme, et aucun chez qui le développement complet ne soit atteint au bout d'un si long intervalle après la naissance... Qu'est-ce qui est essentiel chez l'homme en tant qu'organisme ? La réponse correcte est : la lente progression du cours de sa vie. Le temps lent est le résultat d'un retardement qui est graduellement survenu dans le cours des âges (1926a p. 470). La vie humaine progresse comme un film retardé (1926 c p.1) ».

Bolk concevait ce retard physiologique comme pervasif et général. Cette affirmation fournit le noyau central pour un débat ultérieur et pose les bases pour les rejets les plus précipités de la néoténie humaine. « La base biologique du principe de foetalisation consiste en une vérification du développement humain dans sa totalité" (1924 p. 344). Le corps comme un tout, a été transformé car son développement s'arrête à un âge précoce, un processus qui a été amené graduellement, bien sûr, (1926 b, p. 469). Nous sommes, par essence, un stade de transition dans l'ontogénie précoce d'un ancêtre primate, amené en avant à l'âge adulte et stabilisé à une grande taille par un retard général du développement. Notre ancêtre possédait déjà toutes les caractéristiques premières spécifiques de l'homme contemporain, mais seulement pendant une phase courte de son développement individuel (1926 c p. 8) ».

Mais comment une telle position pouvait-elle être maintenue ? L'homme, in toto, n'est sûrement pas un fœtus de primate, car il possède des caractères sans erreurs d'adaptation

récente pour caractériser une vie d'adulte, comme la position debout. Pour circonvenir cette objection, Bolk divise ses caractères en "primaires" et "consécutifs" (1926 c p. 5). Les caractères primaires sont ceux atteints par le processus essentiel d'évolution humaine : le retard de développement et ce qui le sert, la foetalisation de la forme. « Les caractères consécutifs, secondaires reflètent le modelage mineur de cette forme primaire, par les nécessités adaptatives des habitudes humaines et de l'environnement. Ils sont subsidiaires et confondants ; ils doivent être identifiés et séparés pour révéler la cause basique de l'évolution humaine ».

Si nos caractères essentiels surviennent tous ensemble par un retard de développement graduel et coordonné, quelle est la cause du retard lui-même ? Bolk affirme qu'une simple altération du système endocrinien doit en être responsable : « Le retard graduel du cours de la vie des ancêtres de l'Homme avec tous ses effets conséquents, tous deux par rapport à ses caractères morphologiques et ses propriétés fonctionnelles, ont dû avoir comme cause immédiate une modification de l'action du système endocrine de l'organisme... En contrôlant l'intensité du métabolisme, ces hormones peuvent inhiber ou promouvoir la croissance. En anthropogénèse, une action inhibitrice apparaît avoir graduellement augmenté en signification, le taux du développement devint plus lent, les progrès du développement plus retardés ». (1926 b p.471-472). Par conséquent, Bolk affirme dans sa phrase la plus importante : « Si je veux exprimer le principe de base de mes idées dans une phrase quelque peu plus fortement structurée, je dirais que l'homme, dans son développement corporel, est un fœtus de primate qui est devenu sexuellement mature » (1926 c p.8).

Bolk n'était pas un darwinien. Il croyait que des facteurs internes contrôlent la direction de l'évolution en transformant des organismes entiers le long de voies harmonieuses et définies de détermination vitalistique. Si l'évolution était dirigée par les facteurs externes de l'environnement, alors un développement harmonieux serait impossible car les caractères individuels ont des demandes adaptatives différentes. Ainsi, toute adaptation darwinienne doit être secondaire et superficielle - une transformation dirigée par des agents internes. Il n'y a pas de place pour une évolution en mosaïque dans le système de Bolk parce que nos caractères primaires physiques portent un cachet commun. Cet état est incompatible avec l'idée qu'ils se développent indépendamment les uns des autres au cours du temps, chacun comme une conséquence de ses propres facteurs causaux. « Le caractère unitaire indique une cause commune.... La foetalisation de forme ne peut pas être une conséquence de forces externes, d'influences qui opèrent sur l'organisme au-dehors. Ce ne fut pas l'effet d'une adaptation à des conditions externes changeantes ; ce ne fut pas déterminé par une lutte pour l'existence ; ce ne fut pas le résultat d'une sélection naturelle ou sexuelle... Ce fut une cause interne fonctionnelle... l'évolution humaine comme le résultat d'un principe de développement unitaire, organique » (Bolk, 1926 c p. 9).

Dans un article ultérieur, Bolk généralise ses croyances anti-darwiniennes : « Il devient de plus en plus apparent que les facteurs évolutionnistes des théories de Darwin et de Lamarck ne suffisent pas à expliquer l'origine de nouvelles espèces. Ce problème nous apparaît dans une lumière quelque peu différente qu'aux générations précédentes. Il y a une tendance générale actuellement à attribuer l'origine de nouvelles espèces à l'action de facteurs internes (1929 p. 3).

Si des forces internes dirigent l'évolution, alors la signification adaptative ne joue pas un rôle essentiel dans l'établissement du changement évolutionniste. La station debout, par exemple, pourrait être adaptative, mais elle survient comme une conséquence secondaire de caractères foetalisés comme la rétention de la flexion crânienne et la position antérieure du trou occipital (1926 c p. 6). Le problème de l'évolution humaine se réduit à la recherche d'une seule cause, interne". A travers cette union de retard comme résultat avec une sécrétion

interne comme une cause, le problème de l'évolution humaine devient purement physiologique » (1926 c p. 13).

Bolk défendit sa croyance en vitaliste, qui croyait en des tendances vitales internes dirigées et coordonnées, en comparant l'évolution à l'ontogénie. Il écrit : « L'évolution est pour la nature organisée ce que la croissance est pour l'individu ; et pour la première comme pour la dernière, les facteurs externes ont seulement une influence secondaire. Ils ne peuvent jamais avoir un rôle créateur, seulement un rôle de modelage de ce qui est déjà là...Ce que nous entendons par évolution est la manifestation de la différenciation dans le macro-organisme cosmique.

Nous pouvons, dans notre déduction concernant l'homme "diluvien" en raison des découvertes sur les mâchoires, faire un pas de plus et terminer en passant du cas particulier au cas général. Le développement de la dentition est ralenti chez l'homme moderne comparé à son ancêtre préhistorique, ou bien – en s'exprimant de manière inversée – la dentition de l'homme "diluvien" a été construite en un temps plus court que celle de l'homme récent. Mais il n'y a pas besoin d'une démonstration plus étroite pour dire que ce processus n'est pas une apparition isolée mais a une signification symptomatique. Ensuite, lorsque le déroulement du développement de la dentition s'est fait dans un temps accéléré, alors l'une ou l'autre des mâchoires a dû être en concordance avec cette accélération, les muscles de la mastication ont dû emboîter le pas aux mâchoires et ainsi de suite...

La découverte d'une mâchoire infantile d'*Homo primigenius* nous autorise à la conclusion suivante dans sa signification biologique : le développement de l'homme "diluvien" se déroule selon un temps plus rapide que celui de l'homme actuel. La durée de la phase infantile a dû être plus courte, l'entrée en puberté s'est faite à un âge plus précoce, l'individu a été mature plus tôt. Le développement de notre ancêtre "diluvien" s'accompagna de plus de ces caractères primitifs, qui sont le propre des grands singes par lesquels la reproduction a semblé commencer à l'âge de 8 ou 9 ans.

Il a déjà été remarqué brièvement auparavant, que la différence du développement des mâchoires des hommes "diluviens" et récents a une plus grande signification qu'elle ne paraît. Je vais terminer ce travail par une explication de cette remarque.

Si nous nous demandons où se situe l'essentiel de cette différence, alors la réponse est que la même chose chez l'homme actuel se produit en s'écartant du processus, qui a eu lieu chez l'homme "diluvien" en concordance avec les primates restants actuels. Cette différence est la suite d'un ralentissement du temps du développement des mâchoires. J'ai eu l'occasion, dans ce travail, de disserter sur le déroulement irrégulier du développement des mâchoires. Des phases de repos apparent alternent avec des phases d'activité intense. Après la fin de l'éruption des dents de lait, il se passe 4 ou 5 ans avant que le développement des mâchoires ne fasse une des avancées accessibles observable par l'éruption des premières molaires définitives. Ensuite, il se passe à nouveau 6 ou 7, voire 8 ans avant que le développement des mâchoires se poursuive. On est tellement habitué à cela chez l'homme qu'on n'y fait pas attention. Le développement des mâchoires chez les primates vivants, ne se fait pas du tout de manière irrégulière, comme chez l'homme. Il se fait selon un temps constant, sans phase de repos. Peu de temps, après la deuxième molaire de lait, apparaît la première molaire définitive et pendant que celle-ci se met à fonctionner, le processus de remplacement a déjà commencé à la partie antérieure des mâchoires. Et alors, le développement se poursuit, qui est à peu près concomitant avec l'achèvement du changement des dents définitives (Bolk, 1926 cp. 13) ».

## **1.2. Critique de la théorie de Bolk à la lumière des données actuelles :**

Ces critiques peuvent se distinguer en deux groupes : au plan de la biologie et au plan de la paléontologie.

1.2.1. Au plan de la biologie : La théorie de la foetalisation mit en place le socle pour toutes les discussions ultérieures. Le débat qui s'en suivit a été obscur et confus car les arguments de Bolk ont été présentés en dehors du contexte de sa position philosophique. Son impact a été ridiculisé à la lumière de la doctrine moderne et écarté entièrement car il lia des données valides et importantes à des visions évolutionnistes maintenant rejetées. Or, avec Gould (2005), on peut soutenir trois affirmations : 1) il est inopportun de dire que la théorie évolutionniste de Bolk date et est sotte aujourd'hui ; 2) les données qu'il rapporta peuvent survivre à l'effondrement de ses explications ; 3) nous devons essayer d'identifier le "bagage philosophique" sous-jacent à toutes les théories pour comprendre ce qu'un auteur dit et fait.

Les listes des caractères "retardés" de Bolk et Montagu démontrent l'extrême variabilité en type et importance des données de base présentées par les principaux partisans de la néoténie humaine. Mais, selon Gould (1977), il y a de réelles difficultés . Les caractères, par exemple, ne sont pas très indépendants : la position des orbites (17) n'est pas sans liens avec l'expansion du cerveau (7) ; la dépendance infantile prolongée (22) et la croissance prolongées (23) sont des aspects d'un retard basique plus marqué dans le développement temporel. De plus, deux phénomènes très différents sont mélangés : le ralentissement des taux de développement (8, 20, 22, 23, 24) et la rétention des formes juvéniles (tous les autres).

### 1.2.2. Au plan de la paléontologie :

Selon Gould (1977), la notion de foetalisation de Bolk contient une partie d'éléments qui doivent clairement être rejetés à la lumière de nos connaissances actuelles. Ceux-ci incluent : 1) la division de caractères en résultats primaires du retard de développement et en caractères secondaires de signification plutôt adaptative ; 2) l'insistance que le retard affecte tous les caractères essentiels au même degré dans un événement unique coordonné ; 3) la recherche d'une cause de retard dans une simple altération chimique du système glandulaire ; 4) l'absence complète de toute considération pour une signification adaptative d'un tel retard. Mais il est important de reconnaître que toutes les affirmations rejetées découlent naturellement de la vision de Bolk de l'évolution et que cette vision, cependant intenable aujourd'hui, était populaire et raisonnable à son époque.

Nous verrons plus loin que les découvertes de fossiles, y compris de fossiles de jeunes enfants, n'étaient pas la théorie de Bolk.

## **2. LA THÉORIE DE LA RÉCAPITULATION DE HAECKEL**

Nous avons vu cette théorie de Haeckel plus haut. Bolk s'est également intéressé à la récapitulation, que nous avons envisagée plus haut, non pas pour, comme il le dit, critiquer la valeur biologique de la thèse de Haeckel selon laquelle « l'ontogénie est une répétition abrégée de la phylogénie, car elle est considérée comme généralement connue... mais pour donner une réponse à ce que peut signifier cette récapitulation ».

### **2.1. Comment Bolk a-t-il intégré cette théorie dans sa démonstration ?**

Il dit, tout d'abord, que si l'on « constate un parallélisme entre le développement phylogénique et le développement ontogénique du cœur, de même il y a un parallélisme entre le développement phylogénique et ontogénique de l'appareil uro-génital. Ce sont tous deux des exemples typiques de la récapitulation.

Et pourtant, il est évident qu'on a affaire à deux phénomènes qui forment des éléments de l'ontogenèse de nature très différente. Quant au cœur, on constate une complexification morphologique qui s'effectue successivement. Chaque stade précédent forme la base d'un stade suivant ; chaque phase morphologique précédente est mise en oeuvre dans la suivante. Ici, le développement porte exclusivement le caractère d'une progression ; on peut le comparer à la construction d'une maison, des fondations jusqu'au toit.

Quant à l'appareil uro-génital, on constate bien autre chose. Chez cet organe, il y a aussi un parallélisme entre la phylogenèse et l'ontogenèse, mais c'est justement en vertu de ce parallélisme qu'une forme suivante ne prend pas toujours origine dans un stade précédent, mais s'ébauche indépendamment de celui-ci, et que les premiers stades ne sont que passagers. Ici donc progression et régression se confondent et, tandis qu'au premier cas, le cours du développement nous paraît rationnel, on ne peut pas en dire autant pour le second, puisque ici toute la première phase du développement, chez les embryons des Mammifères, nous semble superflue. C'est seulement cette dernière catégorie de récapitulations ou répétitions qui exige une explication, puisque justement dans ces cas-là, un abrégé du développement pourrait avoir lieu, et ne s'est pas effectuée » (Bolk 1926 a).

Pour expliquer la récapitulation, Bolk pense qu'il faut considérer n'importe quelle phase du développement comme un organisme intégral et s'intéresser à la fonction de chaque élément et poser la question : « Quelle peut être la fonction de cet organe dans l'organisme... quelle peut donc être la signification des organes dits para "récapitulatoires" parmi lesquels je compte, par exemple, la corde dorsale, le pronéphros, le mésonephros ». Pour trouver la solution du problème posé de la fonction probable de ces organes, Bolk dit que « le développement de la forme s'effectue sous l'influence régulatrice de ces substances chimiques, qui sont connues sous le nom d'hormones sécrétées par un groupe de corpuscules spéciaux, les organes endocrines ». Pour Bolk la fonction endocrine se manifeste déjà dans les organes spécifiques dans une phase du développement remarquablement jeune. Bolk divise les glandes endocrines en deux groupes d'une importance différente pour l'organisme, un premier qui régule principalement l'évolution de la forme, tandis que l'autre entretient la forme adulte ou définitive, l'activité du premier étant restreinte à la phase de croissance de l'individu, l'exemple le plus connu en étant le thymus. Mais pour savoir s'il est possible d'attribuer à l'activité de ces organes l'apparition de certains caractères morphologiques, Bolk prend comme exemple de ce qu'il appelle organes concrets, la corde dorsale qu'il interprète comme une récapitulation fœtale d'un organe endocrine. Bolk dit alors de la corde qu'elle « apparaît constamment chez l'embryon de tous les Mammifères, donc aussi chez l'Homme, mais la durée de son existence est bien brève, et parfois elle est si mince que, dans une coupe transversale, on ne compte que trois ou quatre cellules. Chez les Vertébrés inférieurs, chez lesquels elle persiste pendant toute la vie durant, en ayant une structure plus achevée, elle a une fonction, qui lui manque certainement chez les embryons des Mammifères. Car chez les premiers, elle a, sans doute, une signification mécanique ; comme squelette axial, elle sert d'appui au corps entier. Cette fonction est d'abord la seule qu'elle possède. Et maintenant, je vais formuler une thèse, qui, j'en conviens, est discutable, à savoir que, dans la phylogenèse, la corde dorsale fut présente avant que le mésoderme ne fut segmenté. Donc, si la corde existait déjà, avant que le mésoderme ne fut segmenté, la segmentation ou métamérie est une propriété du corps des Vertébrés, qui s'achevait avec la coopération du dit organe. Mais, même si vous n'êtes pas d'accord avec moi, quant à la relation chronologique entre l'apparition de la corde et la segmentation du mésoderme, il faut, cependant admettre qu'au moins la différenciation des somites s'est effectuée sous l'influence de la corde ».

Pour Bolk, la corde a deux fonctions : une de nature mécanique, et une autre déterminant le principe fondamental de l'organisation du corps des Vertébrés, en particulier la

‘ métamérie du corps ‘. Pour Bolk, cette dernière fonction est endocrine. « D'après cette conception de la relation des phénomènes, la corde est donc dans l'embryon de l'Homme un organe des plus importants, bien que n'agissant que pendant un temps bien limité. Et il n'est pas douteux que son activité soit toute pareille à celle des organes endocrines caractéristiques, qui paraissent plus tard dans le corps embryonnaire. Il faut se figurer que les cellules chordaïques produisent des substances chimiques, des hormones qui sont sécrétées et qui imprègnent tout le corps embryonnaire, mais qui n'ont d'affinité que pour le mésoderme qu'elles suscitent à sa différenciation ». A l'appui de cette idée, Bolk cite l'exemple du cristallin. « Vous savez que la vésicule cristallinienne de l'œil naît de l'ectoderme, à l'endroit, où la vésicule optique vient la toucher. Si on enlève cette dernière vésicule avant qu'elle n'ait atteint l'ectoderme, le cristallin ne se forme pas. Et quand on implante la vésicule optique, dans une autre région quelconque du corps embryonnaire, une vésicule cristallinienne dérive des cellules ectodermiques qui viennent en contact avec la vésicule optique transplantée. De ceci, on peut conclure que les cellules de la vésicule optique agissent comme un centre d'organisation, destinée exclusivement à la genèse du cristallin ; et il est probable que c'est par l'intermédiaire de substances chimiques, issues des éléments de cette vésicule, que l'ectoderme est porté à former un cristallin.

Or, on peut transférer l'essentiel de cet exemple à la relation entre la corde et le mésoderme. Tel que le contact de la vésicule optique avec l'ectoderme provoque dans celui-ci la genèse du cristallin, tel le contact de la corde dorsale avec le mésoderme y cause une organisation métamérique.

J'espère que l'exemple donné, qui se rapporte à un cas plus simple, suffit à vous convaincre que mon hypothèse sur la valeur de la corde dorsale n'est pas si hardie qu'elle semble l'être au premier coup d'œil. Cet organe embryonnaire engendre dans le corps fœtal des propriétés structurales fondamentales, que les organismes ont acquis pendant la période où la corde fonctionnait comme le seul squelette axial du corps, puisque ces propriétés ont été adjointes à l'organisme par la coopération de la corde.

Les autres organes embryonnaires, que j'ai mentionnés ci-devant, le pronephros, le mésonéphros, ont la même signification. Pour exposer d'une façon plus détaillée mes idées sur la fonction des organes embryonnaires endocrines, j'ai choisi la corde, puisqu'elle se prête mieux à mon but que le pronephros ou le mésonéphros. J'admets pourtant que le rôle physiologique que j'attribue à ces organes n'est pas démontrable par des phénomènes qui sont favorables à ma présomption. Car, pour le présent, je ne pourrais interpréter aucun phénomène évolutif déterminé comme le résultat probable de l'activité de ces organes. C'est qu'ils agissent dans un stade de l'ontogenèse trop avancé où la structure de l'embryon est déjà très compliquée. Mais il ne faut pas attacher trop d'importance à ce manque de preuves convaincantes ; je veux vous donner l'exposé d'un principe biologique en ces traits principaux, et non une dissertation bien élaborée sur une thèse. En outre, un principe n'est pas rejetable simplement puisque son application faillit dans un certain cas. Si vous désirez cependant une idée, une supposition, je vous propose la suivante. Ne serait-il pas possible que, ces organes dirigent la naissance et la croissance des caractères morphologiques que le corps des Vertébrés a acquis pendant la période phylogénique où le pronephros et le métonéphros participaient à l'organisation comme organes essentiels ? Les membres et les poumons, par exemple, me viennent à l'esprit. J'avoue que c'est une supposition bien hasardeuse ».

Comme Européen blanc dans la tradition raciste, Bolk place les caucasiens au pinacle. Bolk, partisan principal de la paedomorphose humaine, inversa les croyances établies concernant la récapitulation et déclara : « Dans son développement fœtal, le négro passe par une série de stades qui sont déjà devenus le stade final pour l'homme blanc ». Bolk continue en disant « qu'il croit en l'inégalité des races. Toutes les races n'ont pas atteint la même

distance sur le chemin de l'évolution humaine. La question est d'une grande importance tant au point de vue anthropologique que sociologique. Il est nécessaire d'insister sur le fait qu'un degré différent de foetalisation signifie un degré plus ou moins avancé d'hominisation. Plus une race a été somatiquement foetalisée et physiologiquement retardée, plus elle s'est éloignée de l'ancêtre pithécoïde de l'homme » (Bolk 1926 a)

Bolk, ensuite, parcourt le corps humain pour sélectionner une longue liste de caractères qui affirment la plus grande paedomorphose des blancs. Il cite un crâne plus arrondi, un prognathisme de la mâchoire moins marqué, un développement somatique plus lent et une plus longue vie.

## **2.2. Comment est perçue cette théorie aujourd'hui ?**

On sait maintenant que cette supposition de Bolk n'était pas du tout bien "hasardeuse". Bien au contraire, elle démontre les capacités visionnaires de Bolk, les substances chimiques de Bolk étant maintenant appelées morphogènes, comme nous l'avons vu plus haut.

## **3. LES HÉTÉROCHRONIES DE DÉVELOPPEMENT.**

51 ans après les travaux de Bolk paraissait le livre fondamental de Stephen Jay Gould "Ontogeny and phylogeny" (1977). Gould y démontre que les altérations de la vitesse et de la chronologie du développement sont une mécanique efficace du changement morphologique. Gould a proposé de nouvelles définitions des altérations de la vitesse et de la chronologie du développement qu'il a visualisées par un jeu de pendules soit en avance, soit en retard. Ces altérations résultent de processus génétiques qui commandent le développement. Chaline a repris la métaphore de Gould dans son livre "Les horloges du vivant" (1999) dans lequel il traite si bien des hétérochronies. Laissons-le parler : « Les hétérochronies qui intègrent des données aussi différentes que l'âge, la date d'apparition de la maturité sexuelle qui arrête la croissance globale de l'individu, la taille et la forme de l'individu, affectent essentiellement le développement des caractères, bien qu'elles aient été le plus souvent appliquées à tort à l'ensemble de l'organisme. Pour évaluer une hétérochronie, il est indispensable de connaître le moment du début de formation, le taux de croissance, le moment de la fin de la croissance et du développement de la structure considérée. Pour évaluer les hétérochronies éventuelles chez les mammifères, Sterba (1985) a comparé 1720 embryons et foetus de sept ordres de mammifères et a pu distinguer treize niveaux de développement ontogénétique caractérisés par l'apparition de structures internes ou externes.

Les hétérochronies ont fait l'objet de très nombreux travaux complémentaires d'Alberch et al. (1979), Dommergues et al.(1986), McNamara (1988), Shea (1988) et Reilly et al.(1997) qui ont permis de préciser ces notions et leur terminologie.

Les altérations du développement déterminent deux types de modalités hétérochroniques (figure). Le premier est la paedomorphose qui donne un descendant ayant à l'état adulte la morphologie juvénile de l'ancêtre. La paedomorphose résulte du fait que l'ontogenèse de certains caractères de l'espèce dérivée peut être tronquée par rapport à celle de son ancêtre soit dans sa vitesse, soit dans sa durée. Le deuxième type, inverse, est la peramorphose. Elle résulte d'un allongement de l'ontogenèse de certains caractères par rapport à celle de ses ancêtres soit dans sa vitesse, soit dans sa durée ; elle donne des descendants à morphologie nouvelle hyperadulte.

Compte tenu de la logique très mécanique de ces hétérochronies, qui semblent, nous le verrons, en partie au moins, contrôlées par des gènes de régulation, on peut dire que la construction de la morphologie d'un individu résulte du jeu d'un très grand nombre de petites

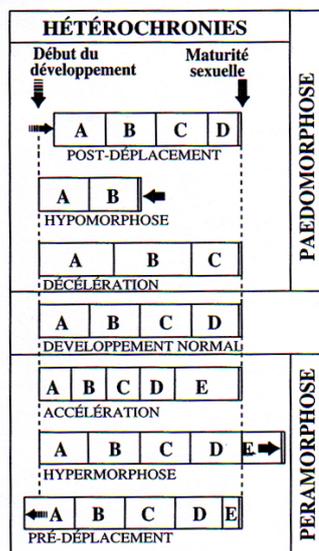
horloges internes du vivant qui interviennent selon une séquence programmée assez contraignante et fonctionnent à des vitesses différentes. Nous synthétiserons ces altérations du développement en soulignant leur impact évolutif par des exemples pris en paléontologie ou en biologie chez des espèces actuelles.

Les altérations majeures du développement d'un caractère, d'un organe ou d'un organisme global sont au nombre de six.

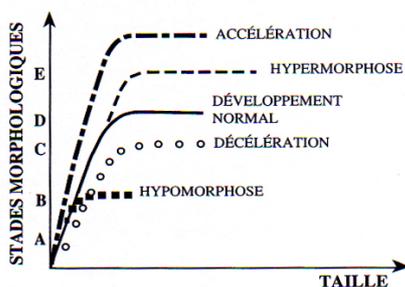
Elles peuvent toucher :

1. Sa vitesse, ralentie dans la décélération ou accélérée dans l'accélération.
2. Sa durée, raccourcie dans l'hypomorphose ou allongée dans l'hypermorphose.
3. Le signal du début du développement qui peut être avancé (pré-déplacement) ou retardé (post-déplacement).

Pour apprécier ces modifications complexes, on peut comparer entre eux les développements d'un ancêtre théorique comportant quatre phases de développement successives (A, B, C, D), à ceux des descendants obtenus par les hétérochronies (figure 28) ».



**Figure 28. Les hétérochronies du développement.** Les principales altérations de la chronologie du développement et leurs conséquences morphologiques. En haut, les hétérochronies qui tronquent le développement : la décélération avec un ralentissement du développement qui se traduit par un descendant de taille identique puisque la maturité sexuelle n'est pas touchée, mais avec la morphologie juvénile de l'ancêtre. L'hypomorphose où un développement tronqué réduit l'individu à la taille et à la morphologie du stade où il est arrêté. Enfin, le post-déplacement qui retarde l'apparition d'un caractère par rapport au développement global inchangé. En bas, les hétérochronies qui étendent le développement. L'accélération où l'accroissement de la vitesse du développement donne un descendant à taille identique à l'ancêtre, mais à morphologie hyperadulte. L'hypermorphose, lorsque la maturité sexuelle est retardée, la croissance continuant donne un descendant de plus grande taille avec une morphologie hyperadulte nouvelle. Enfin, le pré-déplacement qui fait apparaître un caractère de façon précoce par rapport au développement global inchangé (d'après Dommergues et al. 1986, McNamara, 1986, Reilly et al. 1997).



### 3.1. Les altérations (description)

#### - Les altérations de la vitesse du développement :

Elles peuvent se manifester soit par un ralentissement, soit par une accélération.

#### - La décélération ou néoténie

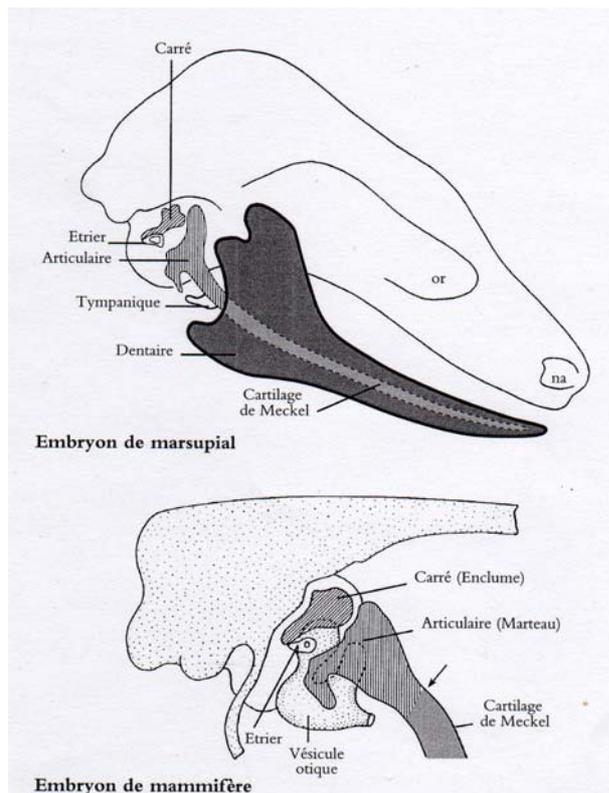
La paedomorphose peut être produite par un ralentissement du développement, une décélération. Par rapport à celui de l'ancêtre, un tel ralentissement, sans modification de sa durée, aboutit à un descendant ayant une taille identique, mais une morphologie plus juvénile,

que l'on qualifie parfois de retardée. Le ralentissement de la croissance permet en effet au développement de parcourir les étapes A, B et C, mais la phase morphologique D n'est jamais atteinte et exprimée, et le descendant a une morphologie adulte juvénile C. Une taille identique associée à une morphologie adulte juvénile caractérisent donc les individus dits néoténiques ou décélérés. C'est la célèbre néoténie des salamandres mexicaines (axolotl), que nous avons citées ci-dessus. Il existe, en effet, dans ce pays une salamandre aquatique qui ressemble à un gros têtard avec des branchies et une nageoire dorsale, l'axolotl. Cuvier avait émis l'hypothèse qu'elle devait être la larve d'une salamandre inconnue. A. Duméril éleva six axolotls dans la ménagerie du Jardin des plantes de Paris en janvier 1864. Une année plus tard, elles atteignirent leur maturité sexuelle et se croisèrent avec succès. Quelque temps après, Duméril eut la grande surprise de constater que deux des descendants s'étaient métamorphosés en formes adultes d'une salamandre terrestre appelée *Ambystoma*, qui vit en Amérique du Nord, confirmant la logique de Cuvier. En 1866, onze autres descendants se métamorphosèrent en forme terrestre, alors que les parents conservaient leur morphologie de stade larvaire ! C'est ce phénomène de conservation de caractère larvaire à l'état adulte, après l'acquisition de la maturité sexuelle, que J. Kollman (1985) a qualifié de néoténie, phénomène que Reilly et al. ont révisé en 1997 sous le nom de décélération, afin d'être en cohérence avec l'hétérochronie inverse, l'accélération. Or Reilly et al. ont démontré aussi que la paedomorphose de l'axolotl n'est pas due à une véritable néoténie, mais résulte en fait d'un arrêt précoce du développement d'*Ambystoma mexicanum* par rapport à la forme jugée ancestrale *Ambystoma tigrinum*, c'est-à-dire ce que l'on appelle maintenant une hypomorphose ! Nous verrons au chapitre suivant que la génétique de la décélération est suffisamment connue pour fournir une base d'approche des phénomènes hétérochroniques en cause. Des travaux réalisés sur les échinodermes par David et Mooi (1996) ont montré que la pentamérie associée aux échinodermes est un caractère dérivé se surimposant à une organisation fondamentalement linéaire, qui remet en question l'interprétation des Holothuries, devenues au cours des temps géologiques des échinodermes hautement paedomorphiques conservant des morphologies juvéniles ; un bel exemple de décélération.

Comme exemple de décélération, Sterba (1985) a montré que le développement du cerveau de l'ours blanc (*Thalarctos maritimus*) était retardé par rapport à celui des autres carnivores parce que, né au stade H1 comme les autres carnivores, la morphologie de son cerveau se trouve seulement au stade ontogénétique 7f\*, mais cette néoténie est compensée par un développement post-natal du cerveau. Un exemple de paedomorphose a été récemment mis en évidence chez un fossile Yanoconodon, à savoir celui de l'évolution de l'oreille moyenne dont les osselets proviennent de la mandibule. En effet, une innovation clé des mammifères modernes a été la séparation des osselets, le marteau, l'enclume et l'étrier de l'os tympanique qui est le support de la membrane tympanique de l'oreille moyenne de la mandibule. Ces osselets de l'oreille moyenne sont les homologues d'os de la mandibule et de l'articulation de la mâchoire des autres vertébrés qui ne mastiquent pas leurs aliments. Il y a de nombreux arguments venant des archives fossiles de reptiles cynodontes qui ont subi une extinction et de formes mammaliennes apparentées aux mammifères modernes, qui suggèrent que les os angulaire, articulaire et carré de ces créatures à double articulation ont été utilisés pour l'audition, alors qu'ils étaient encore attachés à la mandibule et à l'articulation de la mâchoire.

---

\* Voir annexe 22.



**Fig. 29** – Lorsque l'on analyse le développement des marsupiaux, on constate qu'à l'état embryonnaire, le dentaire ne touche pas encore le squamosal alors que marteau et enclume sont en contact. L'articulation mammalienne apparaît après l'articulation reptilienne. Par la suite, on constate que le cartilage de Meckel, situé en position interne (linguale) par rapport au dentaire, dégénère mais uniquement dans sa partie postérieure, libérant ainsi l'articulaire qui donnera le marteau, un des trois osselets de l'audition. Na : narine ; or : orbite. (d'après Devillers, 1981).

Allin (1992) fait l'hypothèse que la migration des os de l'oreille moyenne à partir de la mandibule devait passer par un stade intermédiaire au cours duquel ces os seraient rattachés en avant à la mandibule mais suspendus librement médialement à la région ptérygoïde de la mandibule. Ainsi, l'oreille moyenne définitive de mammifère est obtenue en deux étapes ontogénétiques chez les monotrèmes et chez les mammifères placentaires. Tout d'abord, il y a séparation des os de l'oreille moyenne de la mandibule aux stades embryonnaires précoces et ensuite perte de la connexion antérieure à la mandibule amenant, finalement, la réabsorption du cartilage de Meckel (le cartilage de Meckel relie les futurs osselets de l'oreille moyenne à la mandibule (Figure 29).

Chez *Yanoconodon*, un fossile daté de -125 à -122 Ma, la première étape, c'est-à-dire la séparation médiolatérale de l'oreille moyenne de la mandibule, est survenue mais la réabsorption du cartilage de Meckel ne s'est pas produite, résultant chez *Yanoconodon*, en la rétention de la connexion de l'oreille moyenne à la mandibule, situation que l'on rencontre par ailleurs, uniquement au stade embryonnaire précoce ou fœtal des mammifères (Luo et al., 2007). L'anneau tympanique et le marteau de l'embryon d'*Ornithorynque* sont connectés en avant à la mandibule par l'intermédiaire du cartilage de Meckel, mais ils sont séparés médiolatralement de la région postérieure de la mandibule. C'est cette situation que l'on a chez *Yanoconodon* adulte. Plutôt que d'envisager un scénario évolutif dans lequel l'oreille moyenne mammalienne définitive serait présente chez l'ancêtre commun des monotrèmes, des eutriconodontes (dont fait partie *Yanoconodon*) et des thériens avec ré-évolution de l'attachement de l'oreille moyenne à la mandibule chez les eutriconodontes, Luo et al. favorisent une autre possibilité, celle d'une paedomorphose. Dans ce cas, l'oreille moyenne mammalienne définitive n'est pas présente chez l'ancêtre commun des monotrèmes, des eutriconodontes et des thériens, mais elle évolue séparément chez les monotrèmes et chez les thériens. L'ossification prématurée, hétérochronique du cartilage de Meckel chez les eutriconodontes est la cause immédiate de cette connexion paedomorphique de l'oreille moyenne et de la mandibule et c'est pour cela qu'il y a une homoplasie parmi les thériens, les

monotrèmes (qui ont une oreille moyenne mammalienne définitive) et les eutriconodontes et des apparentés pré-mammaliens qui n'ont pas d'oreille moyenne mammalienne définitive.

La connexion paedomorphique de l'oreille moyenne à la mandibule des eutriconodontes est en accord avec leur absence d'épiphyse des os longs pour terminer la croissance squelettique, à la différence de ce que l'on rencontre chez les mammifères modernes qui ont des épiphyses des os longs.

#### - L'accélération

L'accélération du développement est le phénomène inverse de la décélération. « Du fait de son accélération, le développement parcourt les étapes morphologiques A, B, C et D bien plus rapidement avant la fin de la croissance, et comme celle-ci se poursuit elle s'exprime dans une phase morphologique nouvelle, E, dite hyperadulte. Une taille identique à celle de l'ancêtre, associée à une morphologie hyperadulte caractérisent les individus descendants accélérés. L'exemple que nous prendrons est encore peu connu. Il concerne des oursins actuels des grandes profondeurs. Deux genres d'oursins, appelés respectivement *Pourtalesia* et *Echinosigra*, ont des jeunes de morphologie identique de type globuleux. *Pourtalesia* se développe en acquérant une morphologie étrange en forme de bouteille. Mais *Echinosigra*, qui passe d'abord par un stade *Pourtalesia* en forme de bouteille, a un développement encore plus extrême et se transforme en une espèce d'amphore au col très allongé, qui ne ressemble plus du tout à un oursin. Que s'est-il passé ? Le développement d'*Echinosigra*, partant d'une morphologie juvénile ronde identique, a été très accéléré et s'est poursuivi au-delà de la morphologie en bouteille de *Pourtalesia* (morphologie de type D), aboutissant à la curieuse configuration en amphore d'*Echinosigra* (morphologie nouvelle E). Par ailleurs, David et Laurin(1992) ont démontré, en analysant les processus ontogénétiques au moyen des méthodes vectorielles Procrustes, que l'évolution des oursins spatangues était caractérisée par une tendance globale de type peramorphique formant des morphologies nouvelles hyperadultes.

Sterba(1985) a décrit un cas d'accélération chez le hérisson (*Erinaceus europaeus*) où les follicules des épines du dos apparaissent dès le stade 5, alors que ceux des poils qui couvrent le reste du corps se développent seulement au stade 6 » (Chaline, 1999).

#### - Les altérations de la durée du développement

D'autres phénomènes peuvent altérer le développement, notamment sa durée qui peut toucher soit l'ensemble de l'organisme, soit un caractère particulier. On sait qu'en général l'apparition de la maturité sexuelle marque la fin de la croissance. Or la maturité sexuelle peut être soit avancée, soit retardée et il en résulte des modifications morphologiques importantes de la taille et de la morphologie de l'adulte descendant. Mais la durée du développement peut seulement toucher un caractère.

#### - L'hypomorphose ou progénèse

Lorsque l'apparition de la maturité sexuelle est avancée, on parle de progénèse ou, mieux, d'hypomorphose, puisque l'hétérochronie opposée est l'hypermorphose. Les conséquences pour le descendant en sont très importantes. Puisque l'apparition précoce de la maturité sexuelle arrête la croissance, le descendant aura une taille beaucoup plus petite que celle de l'ancêtre. D'autre part, comme l'arrêt de la croissance bloque le développement, celui-ci va être tronqué à une étape plus ou moins juvénile, C, parfois B, voire A dans les conditions extrêmes. Une taille réduite associée une morphologie juvénile caractérise donc les individus

hypomorphiques. « A titre d'exemple, nous citerons le cas d'une autre salamandre, le Bolitoglosse, représentée par plusieurs espèces. Il existe deux espèces essentiellement terrestres (*B. rostrata* et *B. subpalmata*) et une espèce arboricole (*B. occidentalis*). Or la forme arboricole est plus petite que les deux espèces terrestres et elle présente diverses modifications, dont un pied palmé. P. Alberch et J. Alberch(1981)ont montré que la forme arboricole ressemblait aux jeunes des deux autres espèces. C'est-à-dire que la troncature du développement par hypomorphose a permis à l'espèce de conserver les caractères juvéniles des palmures des pattes et une petite taille qui lui permettent de monter plus facilement dans les arbres. Ici, l'altération chronologique du développement a semble-t-il permis de coloniser une niche écologique rarement fréquentée par les salamandres, les arbres.

Rappelons que c'est l'hypomorphose qui détermine l'arrêt précoce du développement d'*Ambyostoma mexicanum* qui reste à l'état larvaire.

L'arrêt précoce du développement dans le processus de l'hypomorphose (ex progonèse) est connu par de nombreux exemples chez les ammonites où il donne une image de paedomorphose » (Chaline, 1999).

#### - L'hypermorphose

Le phénomène inverse de l'hypomorphose s'appelle l'hypermorphose. Il est dû à un retard de l'apparition de la maturité sexuelle. Il s'exprimera par une modification importante par rapport à l'ancêtre. Du fait de l'apparition tardive de la maturité sexuelle, la croissance se maintient beaucoup plus longtemps et la taille continue à croître et la morphologie dépasse l'étape D ancestrale pour atteindre une morphologie hyperadulte E, voire F, si la croissance se poursuit encore. L'exemple le plus connu est celui de *Megaloceros*, des cerfs géants des tourbières quaternaires d'Irlande. L'analyse de la croissance montre que les bois ne grandissent pas proportionnellement à l'accroissement de la taille du cerf, mais bien plus vite. Le mécanisme déterminant pourrait en être la sélection sexuelle. C'est à ces phénomènes de croissance exagérée à cause des phénomènes d'allométrie, ou croissance différentielle, que l'on rapporte tous les cas décrits sous le nom d'hypertélie. « L'évolution fait parfois dans la démesure, mais il semble bien qu'il y ait une limite qui ne supporte plus les contraintes de la sélection naturelle ; c'est alors l'extinction.

Un autre exemple a été décrit par McKinney et Schoch en 1985 chez les Titanothères, des animaux tertiaires apparentés aux chevaux et aux rhinocéros. «On y observe un développement progressif des cornes qui est interprété par les auteurs comme un phénomène général d'hypermorphose » (Chaline 1999).

#### **Nanisme et gigantisme**

Il existe d'autres types d'altérations chronologiques du développement. Certaines touchent tout l'organisme comme le nanisme ou le gigantisme qui correspondent, respectivement, à une croissance ralentie ou accélérée aboutissant à un descendant bien proportionné, d'autres à des nanismes disproportionnés (Morin,1989). Mais ces phénomènes ne doivent pas être confondus avec l'hypomorphose ou l'hypermorphose (Chaline 1999).

#### **Les pré et post-déplacements du développement d'un caractère**

D'autres altérations peuvent décaler le développement d'un caractère ou d'un organe par rapport au développement global de l'organisme ; on parle alors de pré ou post-déplacement. L'acquisition de la croissance continue des molaires chez les campagnols appelés rats-taupiers a été reprise en termes d'hétérochronies par Viriot (1994)Il a montré que ce phénomène, très fréquent chez les mammifères, est le résultat d'un processus de paedomorphose associé à un post-déplacement de la formation des racines dentaires (rhizagenèse). Lorsque le post-

déplacement est tel qu'il inhibe de façon définitive la formation des racines dentaires, la croissance continue est acquise. La formation des cornes et des bois chez les mammifères est souvent liée à ce phénomène.

A l'inverse, une peramorphose peut résulter du développement plus précoce d'un caractère; c'est le pré-déplacement bien connu chez les amphibiens qui produit une ossification précoce des os (Chaline 1999).

### **Les chrono-hétérochronies**

L'évolution des rats-taupiers d'Eurasie, l'exemple quantifié qui a permis la démonstration de l'existence de l'évolution graduelle démontre que le passage du genre *Mimomys* au genre *Arvicola* (Chaline, 1974, 1990) se réalise par la modification progressive de plusieurs caractères dentaires comme la longueur et surtout par l'apparition de plus en plus tardive des racines dentaires au cours du développement. Chez les mammifères, la fermeture des racines achève la croissance dentaire, et leur apparition plus ou moins différée permet le développement partiel, ou permanent, de la croissance continue. Or ce processus graduel est contrôlé par un post-développement. Ce phénomène de déplacement graduel d'un caractère, très fréquent chez les rongeurs, mais aussi chez les ammonites, souligne une déficience du vocabulaire des hétérochronies.

« En effet, à côté des hétérochronies qui interviennent le plus souvent par saut entre l'ancêtre et le descendant au moment de la formation des individus ou des espèces, il faut prendre en compte ces hétérochronies graduelles qui se développent au cours de l'histoire temporelle d'une espèce. Je propose le terme de chrono-hétérochronie avec toutes les transpositions des diverses hétérochronies : chrono-décélération, chrono-accélération, chrono-hypomorphose, chrono-hypermorphose, chrono-pré-déplacement et chrono-postdéplacement » (Chaline, 1990)

En réalité, comme l'a démontré Chaline (1999) « Les hétérochronies peuvent intervenir successivement dans le développement ou être associées en des cocktails variés, en mosaïque. Par exemple l'évolution des cornes de Titanothères qui fait intervenir une mosaïque d'hétérochronies : un pré-déplacement (développement précoce des cornes) entre les formes éocènes et oligocènes, une accélération de nombreux caractères, dont la forme des cornes, entre *Brontotherium* et Allops, et une dissociation entre les développements des cornes et des autres caractères crâniens entre *Menodus* et *Brontops* à l'Oligocène. Les divers caractères ne sont donc pas liés, mais peuvent évoluer indépendamment ».

### **3.2. Leur implication dans l'évolution humaine.**

Les hétérochronies de développement ont été impliquées dans l'évolution humaine pour plusieurs de leurs types.

On a beaucoup parlé de la néoténie, ou de la retardation, qui affecterait le développement humain (Bolk, 1926 c ;Verhulst, 1993) mais cette idée doit être reprise d'une façon critique et discutée caractère par caractère. Un exemple indiscutable de décélération est fourni pendant le développement humain par le ralentissement de la croissance cérébrale entre la 30e et la 40e semaine; nous y reviendrons plus loin pour en tirer les conséquences. Un autre exemple de néoténie a été mis en évidence sur le ganglion vestibulaire de l'homme où l'absence de myéline autour des cellules ganglionnaires de Scarpa lui conserve un aspect foetal.. Selon Verhulst (1993), le menton de la mandibule des hommes modernes, qui apparaît entre six et treize ans, serait le résultat d'une retardation qui aurait des effets inégaux sur le développement des dents qui s'arrête vers sept ans et celui de la partie basale de la mandibule

qui se poursuit jusqu'à la maturité sexuelle. Toujours selon le même auteur, la structure des poumons et le pelage réduit de l'homme auraient la même origine.

### **L'accélération**

Le vieillissement accéléré qui touche les enfants atteints de la terrible maladie génétique de la Progeria est manifestement le résultat d'une accélération généralisée des processus de division cellulaire dont le nombre est semble-t-il plus ou moins programmé pour l'existence. Ces enfants-vieillards qui n'ont pas achevé leur croissance ont épuisé tout leur potentiel cellulaire vers quinze ans.

### **L'hypermorphose.**

Chez l'homme, la descente du larynx, qui agrandit le pharynx et permet d'avoir un langage articulé, est un phénomène tardif qui commence dans l'embryon, se poursuit chez le fœtus et s'amplifie chez le jeune. Chez l'homme, jusqu'à 1 an et demi, la position du larynx est la même que chez le chimpanzé, proche du nasopharynx où l'épiglotte et le palais se superposent, mais à cet âge, il descend progressivement. Il s'agit là d'une hypermorphose qui a des conséquences très importantes, d'une part, la possibilité de langage articulé pour l'homme, mais avec, d'autre part, comme conséquence fâcheuse l'impossibilité de boire et de respirer en même temps ; ce qui cause quelques morts par étouffement, un accident inconnu chez les singes supérieurs.

De même les innovations touchant le fémur (modification de l'épiphyse). La prolongation de la croissance de cet os qui lui donne une longueur très accrue par rapport à celle des singes supérieurs et des australopithèques est un phénomène tardif du développement qui intervient pendant la phase de substitution lié lui aussi à une hypermorphose (Senut et Tardieu, 1985 ; Tardieu, 1997).

Chaline (1999) qui parle d'hétérochronies en mosaïque, propose qu'il en est de même pour l'évolution de l'homme qui est le résultat d'un ensemble complexe de décélération, d'hypomorphoses, d'hypermorphoses, de pré-déplacements et de post-déplacements touchant, par rapport au développement de l'ancêtre commun, singe supérieur ancestral, les quatre phases du développement, respectivement embryonnaire, fœtale, de dents de lait et de dents définitives.

« Chez le chimpanzé, la phase embryonnaire dure deux semaines alors qu'elle est de huit semaines chez l'homme. Or, c'est pendant cette seule phase « que se multiplient les cellules nerveuses, les neurones, à raison de 5000 neurones/seconde, ce qui aboutit à environ 100 milliards de neurones chez l'homme. L'allongement de cette période de multiplication cellulaire chez l'homme est donc de type hypermorphique et entraîne une hypertrophie du cerveau par rapport à celui du chimpanzé.

La naissance, qui intervient après la fin de la deuxième phase dite foetale, se produit seulement 1 mois plus tard chez l'homme que chez le chimpanzé. Mais il ne faut pas oublier que l'allongement d'une semaine de la phase embryonnaire chez l'homme a décalé la phase foetale proprement dite et repoussé la naissance d'autant. En fait, la phase foetale proprement dite est plus courte chez l'homme (28 semaines) que chez le chimpanzé (30 semaines). Selon Portmann(1941), la durée de gestation devrait être de vingt et un mois, ce qui est très long. C'est donc qu'elle a été raccourcie par l'action de la bipédie qui entraîne un accouchement plus avancé que prévu ; l'accouchement précoce a donc été sélectionné. L'accroissement de la capacité crânienne chez l'homme présente l'inconvénient majeur qu'il risque d'empêcher l'accouchement si la tête du bébé est trop grosse. Que l'on se souvienne du nombre de femmes et de bébés qui, au siècle dernier, perdaient la vie au moment de l'accouchement. Le développement de la croissance cérébrale est freiné entre la 30e et la 40e semaine; il y a donc

vraie décélération qui permet à la tête du bébé de passer le canal obstétrical. On peut donc considérer la parturition humaine comme le résultat d'un post-déplacement qui aurait dû être d'environ vingt et un mois, mais a été fortement tronqué à neuf mois par la fonction de bipédie. Le bébé humain, plus prématuré que celui d'un chimpanzé, donne une image de paedomorphose.

La phase lactéale dure de trois à quatre ans chez le chimpanzé et de six à sept ans chez l'homme. Elle s'achève par l'apparition de la première molaire supérieure, ce qui correspond à un fort post-déplacement de ce caractère qui double la durée de cette phase. Pendant cette période, le trou occipital, dont la position joue un rôle majeur dans l'acquisition de la bipédie permanente, se trouve chez le jeune chimpanzé en position inférieure, ce qui explique que le jeune chimpanzé soit souvent bipède jusqu'à l'âge de 1 an et demi (1 an chez le gorille), mais la bascule de leur trou occipital vers l'arrière à cet âge est un des facteurs entraînant la quadrupédie. Cela n'est pas surprenant, puisque la position du trou occipital et la forme générale du crâne de l'homme moderne adulte sont similaires à celles d'un jeune chimpanzé, alors que la morphologie du crâne de chimpanzé adulte est très différente (Gould, 1977). Le maintien chez l'homme adulte de la morphologie crânienne primate juvénile arrondie avec le trou occipital à la base du crâne implique un processus d'hypomorphose qui tronque le développement de ce caractère, puisque la bascule vers l'arrière ne se fait pas. C'est cette observation qui a été interprétée comme foetalisation par Bolk, retardation par Gould du développement humain par rapport à celui de notre ancêtre commun primate. La bipédie est un caractère nouveau et dérivé (apomorphie), apparu pour la première fois chez les australopithèques et transmis à leurs descendants, les membres du genre *Homo*.

Lors de la phase de substitution, le même processus d'hypomorphose empêche l'apparition des caractères simiens comme le bourrelet sus-orbitaire, les canines en crocs et les muscles masticateurs puissants. Les éléments osseux qui forment le sternum, qui normalement restent séparés pendant la vie chez les singes à queue, fusionnent chez les hominidés, mais ce processus a été accéléré chez l'homme moderne où il y a fusion en un seul os avant la fin de la mise en place de la dentition. Les processus mastoïdes apparaissent juste après la naissance chez l'homme et se développent plus tardivement chez les singes supérieurs. La phase de substitution s'achève avec l'apparition de la maturité sexuelle qui marque le début de la phase adulte vers six-sept ans chez le chimpanzé et vers quatorze ans chez l'homme. Ce recul, qui correspond à un post-déplacement, double la durée de cette phase (hypermorphose) durant laquelle les membres inférieurs de l'homme atteignent leur grande dimension par rapport à ceux des singes supérieurs. C'est aussi à ce moment-là que s'effectue l'apprentissage qui permet la transmission de la culture.

Le passage d'une morphologie de singe supérieur à celle d'un homme fait donc intervenir des phénomènes complexes d'hétérochronies du développement qui jouent en mosaïque selon les deux motifs opposés qui tronquent ou allongent le développement. Une hypermorphose du système nerveux (peramorphose) allonge la durée de la phase embryonnaire, accroît la capacité crânienne et décale les phases suivantes. Une hypomorphose de la forme générale du crâne (*paedomorphose*) est un des facteurs entraînant la bipédie et empêchant l'apparition des caractères simiesques. Une décélération de la croissance crânienne à la fin de la phase foetale permet à la tête de franchir le canal obstétrical, et des post-déplacements du développement de plusieurs caractères (apparition de la première molaire supérieure, maturité sexuelle) allongent les phases de dents de lait et définitives pendant lesquelles l'homme développe ses membres inférieurs et sa pensée réfléchie » (Chaline 1999).

Par conséquent, les hétérochronies sont un mécanisme amenant à l'hominisation, mais les hétérochronies n'expliquent, cependant, ni les processus impliqués, ni tous les phénomènes

observés comme, par exemple, l'apparition de caractères nouveaux, les innovations, par mutation saltatoire. Toutefois, comme le dit Chaline (1999) « les innovations sont généralement prises dans l'engrenage mécanique des hétérochronies, qui les amplifie ou les minorise dans la dimension temporelle de la phylogénèse. Une innovation précoce amplifiée par la décélération correspond au phénomène de protérognèse, alors qu'une innovation tardive amplifiée par une accélération est connue sous le nom de la palingénèse.

Des exemples multiples ont été décrits chez les ammonites, où la coquille, qui se construit par accréation, permet d'observer les amplifications ou disparitions des caractères ».

### **3.3. Le support chromosomique des hétérochronies.**

Les détracteurs de la théorie de l'évolution, les créationnistes en particulier, affirment que les mutations ne peuvent pas faire évoluer les espèces, mais seulement faire apparaître les formes monstrueuses des malformations congénitales comme nous avons pu nous-même en observer un cas dans cet exemple (Stoll et Martel-Petit, 2005). Ce garçon est né prématurément à 36 semaines de grossesse, après une césarienne pour une complication maternelle de la grossesse, une pré-éclampsie. Dans la famille, aucun antécédent particulier n'est à signaler. Il fit ses premiers pas avec retard, à l'âge de 2 ans et demi. A 5 ans, la taille est en-dessous des normes, (95 cm (<3<sup>ème</sup> percentile) ainsi que le poids 18,6 kg (40<sup>ème</sup> percentile). Le périmètre crânien est de 54cm, supérieur aux normes (le 98<sup>ème</sup> percentile est de 53 cm). On note un développement exagéré du pénis (macropenis). Il fréquente l'école maternelle et l'école primaire. Toutefois, à l'âge de 9 ans, il ne peut plus suivre une scolarité normale et une éducation spéciale est nécessaire. La puberté survient à l'âge de 8 ans. A 14 ans, la taille est petite de 141 cm alors que le 3<sup>ème</sup> percentile est à 144 cm, le poids est inférieur aux normes, à 32,5 kg, au 3<sup>ème</sup> percentile et le périmètre crânien est de 55 cm, au 75<sup>ème</sup> percentile.

A l'examen physique, on note une distance interoculaire augmentée (hypertélorisme), un front étroit, un philtrum (la distance entre l'extrémité inférieure du nez et la lèvre supérieure) court, un menton petit et en retrait, de grandes oreilles implantées bas, une hyperlaxité articulaire, un encombrement dentaire, une cyphose dorsale et un macropénis. L'examen des chromosomes (caryotype) met en évidence une délétion de la région moyenne du bras long d'un chromosome 13 (del 13q21q31). La délétion est de novo, (le caryotype des parents est normal) et pure (il n'y a pas d'autre anomalie chromosomique). En conclusion, ce garçon avec une puberté précoce et une petite taille pourrait être un exemple de progenèse, ce qui pose la question de la présence d'une région critique pour l'évolution humaine au milieu du bras long du chromosome 13.

Ces anomalies du développement sont le prix à payer de la mécanique évolutive des mutations puisque l'on sait maintenant que des erreurs surviennent lors de la réplication de l'ADN et que la nature a mis en place des mécanismes de réparation de l'ADN. Certaines de ces erreurs non réparées, soumises à l'action de la sélection naturelle, sont le moteur de l'évolution alors que d'autres sont délétères et entraînent soit le décès de l'individu qui en est porteur, soit des malformations congénitales.

On commence à comprendre les mécanismes moléculaires des hétérochronies. Ainsi, chez *Caenorhabditis elegans*, le mutant lin-4 (e912), isolé à cause de son incapacité à pondre des œufs, a des anomalies multiples et complexes, des lignées cellulaires avec des modalités anormales de la division cellulaire, certaines divisions cellulaires se produisant de manière répétées, d'autres ne survenant pas (Ambros et Horvitz, 1984). Ces mutants lin-14, certains avec des divisions cellulaires retardées, d'autres avec des divisions cellulaires précoces,

peuvent être interprétés comme des exemples d'hétérochronie. Ruvkun et Giusto (1989) ont démontré que le gène hétérochronique *lin-14* de *Caenorhabditis elegans* code pour une protéine nucléaire qui produit un interrupteur du développement temporel.

Pendant le développement de la souche sauvage, cette protéine est localisée dans le noyau des cellules somatiques spécifiques des embryons et des jeunes larves, mais elle est absente chez les larves plus âgées et dans le soma des adultes. Un gain de fonction des mutations *lin-14* entraîne la production d'un niveau élevé de protéine *lin-14* pendant le développement, ce qui provoque des répétitions développementales des lignées cellulaires précoces. La diminution normale des taux de protéine nucléaires *lin-14* entraîne une bascule temporelle entre les types cellulaires précoces et tardifs (Ruvkun et Guisto, 1989). La protéine *lin-14* est nucléaire et elle est régulée temporellement.

La spéciation chromosomique, la proposition que des réarrangements chromosomiques pourraient faciliter la spéciation en érigeant des barrières reproductives entre les sous-populations porteuses de réarrangements chromosomiques, est en accord avec plusieurs observations expérimentales chez la drosophile et les tournesols sauvages (in Vallender et Lahn, 2004). L'hypothèse que la sélection positive pourrait agir plus fortement sur des chromosomes réarrangés que sur des chromosomes colinéaires durant la spéciation chromosomique, a été testée sur la large échelle de réarrangements chromosomiques qui existent entre l'homme et le chimpanzé, amenant à la conclusion que les réarrangements chromosomiques ont joué un rôle-clé dans la spéciation homme-chimpanzé (in Vallender et Lahn, 2004). Cependant, cette conclusion est discutée dans la littérature à cause du rôle possible de facteurs confondants, i.e. la distribution non uniformes de gènes dans le génome, et les taux de substitution stochastique inhérent aux courtes lignées (Vallender et Lahn, 2004).

### **3.4. Le contrôle environnemental des hétérochronies.**

Gould (1977) et Hall (1992) ont démontré que les altérations chronologiques du développement constituent un processus épigénétique, reliant environnement et évolution. Chaline (1999) a repris cette idée. Il écrit : « Les hétérochronies sont souvent associées aux fluctuations des paramètres climatiques par le biais de gènes thermosensibles déclenchant la production de médiateurs hormonaux dans le cas de l'hypomorphose.

#### **- Le contrôle environnemental de l'hypomorphose de l'axolotl**

L'analyse du mécanisme endocrinien de la décélération ou néoténie de l'axolotl élucidé par Norris et Gern (1976) est exemplaire. L'injection d'une petite quantité de thyroxine dans l'hypothalamus active la sécrétion de l'hormone thyroïdienne et induit la métamorphose en salamandre terrestre. Thompkins (1978), sur la base des croisements réalisés par Humphrey (1967), avait estimé que la décélération était régulée par seulement deux allèles d'un seul gène *P* qui détermine la production de thyroxine contrôlant la taille à la métamorphose et la durée de la croissance. En fait, une nouvelle série de croisements entre *Ambystoma mexicanum* et *A. tigrinum* a montré à Voss (1995) que si la couleur des phénotypes est effectivement contrôlée par un seul gène, la paedomorphose est contrôlée par au moins deux gènes, sinon plus. Ces changements s'effectuent par le biais de récepteurs sensibles à l'hormone qui induisent la dégénérescence de certains tissus et changent les fonctions d'autres tissus. Par exemple, ils contrôlent le passage de la peau larvaire à celle de l'adulte, sous l'action d'un ARN messager qui transcrit la protéine adulte nécessaire à ce passage. On a montré que certaines séquences régulatrices commandant l'expression des gènes étaient thermo-activables ; ce qui permet de comprendre certaines interactions entre la génétique et l'environnement.

Ce phénomène explique en particulier pourquoi chez de nombreuses salamandres d'Amérique centrale le passage aux formes hypomorphiques est conditionné par la température des eaux des lacs qu'elles fréquentent. Les salamandres se métamorphosent en général, mais elles peuvent devenir hypomorphiques lorsqu'elles colonisent des lacs froids de montagne. Le paramètre température semble donc jouer un rôle majeur dans l'activation, ou l'inhibition de (ou des) l'allèle(s) déterminant la métamorphose. Cet exemple montre comment le milieu intervient dans la sélection des morphologies les plus efficaces au sein d'un spectre assez large de possibles par le biais de gènes thermosensibles ou thermo-activables. On a aussi remarqué que les eaux stagnantes pauvres en oxygène renferment souvent des formes néoténiques ou décélérées.

L'analyse de la forme *Ambystoma talpoideum*, qui est facultativement paedomorphique, a montré qu'il y avait un découplage entre le développement somatique et sexuel. On observe en effet un pré-déplacement de la maturité sexuelle résultant de l'action de la sélection naturelle, et les changements morphologiques n'en sont que des conséquences secondaires. Le phénomène des hétérochronies est donc sans doute plus complexe qu'on ne l'imagine, faisant intervenir, génétique, développement, sélections sexuelle et naturelle.

#### **- Les changements d'environnement ou de zone adaptative**

Les archives paléontologiques regorgent de fossiles présentant des caractères paedomorphiques et il est évident que ce phénomène a dû jouer un rôle considérable dans l'évolution des groupes, notamment dans celui des amphibiens. En effet, si un individu ne subit pas de métamorphose, il sera condamné à rester dans le milieu aquatique, mais s'il se métamorphose, il pourra changer de milieu et coloniser le milieu continental.

La décélération est semble-t-il à l'origine du retour secondaire des vertébrés quadrupèdes terrestres (Tétrapodes) au milieu aquatique, comme les Stéréospondyles. La preuve en est donnée par la présence de nombreux caractères décélérés : os épais (ou pachyostose) et maintien des caractères juvéniles aquatiques de type têtard chez les formes adultes (persistance du cartilage).

Les processus hypomorphiques qui déterminent des formes de petites tailles permettent également de coloniser de nouveaux environnements et sont à l'origine de nouvelles lignées. Nombre d'exemples en paléontologie montrent que les nouvelles lignées commencent très souvent par de petites formes hypomorphiques (ou progénétiques). En effet, les modifications de la période d'apparition de la maturité sexuelle ont un impact sur la durée des générations qui peuvent être raccourcies ou allongées. Elles s'expriment par divers types de stratégies écologiques ou adaptatives. On distingue ainsi les stratégies r où un très grand nombre d'oeufs sont abandonnés au hasard des vicissitudes de l'environnement et les stratégies K où un petit nombre de jeunes sont pris en charge par des parents qui leur assurent une protection renforcée contre les dangers de l'environnement.

L'évolution foisonnante des ammonites à partir d'un plan d'organisation qui reste globalement simple et inchangé est sans aucun doute due à la facilité d'exploitation des stratégies hétérochroniques potentielles préexistantes. Par exemple, la conquête des mers épicontinentales jurassiques à partir des mers pélagiques de la Téthys se réalise par des paedomorphoses itératives, c'est-à-dire répétées. A l'inverse, la colonisation de certaines zones confinées de l'Europe moyenne au Jurassique se concrétise par l'apparition de formes peramorphiques.

L'évolution canalisée des lignées avec un accroissement de taille et développement d'hypertélies est souvent la conséquence d'hypermorphoses et de post-déplacements constituant des tendances évolutives.

Liées à l'environnement, les hétérochronies semblent donc constituer une mécanique souple d'adaptation. Quand on sait que des modifications de forme permettant le changement d'environnement sont contrôlées par un ou deux gènes, on comprend mieux la puissance des mutations et la nécessaire discussion des phénomènes d'adaptation que nous ferons à la fin du prochain chapitre.

#### **- Développements larvaires et changements d'écologie**

Chez les oursins, des déplacements chronologiques d'événements du développement semblent liés à des changements dans les stratégies d'histoire de vie. Ce sont des modifications qui touchent des stades précoces, mais n'affectent pas la morphologie adulte. Par exemple, chez les oursins marins, le type des larves qui se nourrissent a été perdu au moins vingt fois et s'accompagne à chaque fois d'un accroissement de la taille de l'oeuf, d'une altération du clivage géométrique, d'une troncature de la morphogenèse (hypomorphose), d'une réduction de la durée de la métamorphose et d'un changement de l'expression d'une grande variété de gènes. Il en va de même chez les amphibiens où l'on observe les mêmes types de modifications chez les larves qui ne se nourrissent pas. Selon Wray (1995), ces observations suggèrent que c'est l'écologie des larves qui dirige le développement et non l'inverse. Ensuite, la sélection naturelle pourrait agir sur ces mécanismes pour modifier la forme des larves sans entraîner de modifications du phénotype adulte. Chez les *Heliocidaris*, il semble que cette divergence se soit faite rapidement, depuis moins de 10 millions d'années, et résulterait de changements de stratégie de vie. On peut tout de même se demander si ce ne sont pas des modifications développementales qui, en modifiant la morphologie larvaire, auraient entraîné un déplacement écologique. Ici aussi on peut imaginer que le changement de l'expression de gènes commutateurs (+/-) permet deux types de développement, avec des larves obligées de se nourrir ou des larves possédant suffisamment de nourriture pour assurer leur propre croissance.

#### **- Les horloges du développement**

On constate donc que les contraintes internes du développement et les contraintes externes de l'environnement sont en étroites interactions non seulement de façon passive par le jeu des changements paléogéographiques dus à la tectonique des plaques, mais également de façon active par le biais de gènes thermosensibles.

On peut dire que les hétérochronies du développement, qui expriment la dynamique de l'évolution spatio-temporelle des structures, opèrent à la façon de véritables horloges internes contrôlant le développement de chaque caractère. Les mutations dérèglent le fonctionnement des horloges ancestrales en le ralentissant, l'accéléralant, le retardant ou l'avantant ».

### **4. L'HOMINISATION.**

Nous parlerons longuement de l'hominisation plus loin. Ici, on peut dire que la découverte récente, sur l'île isolée de Flores en Indonésie, de fossiles d'hominidés de petite taille avec petit cerveau, a fait dire aux auteurs de cette découverte qu'il pourrait s'agir de descendants de l'*Homo erectus* javanais. Comme les fossiles javanais, le sujet que nous avons étudié est de petite taille. Beaucoup de gènes et de mécanismes génétiques ont contribué à l'évolution des humains à partir d'un ancêtre commun primate (Varki 2004). Il a été suggéré récemment que l'émergence du cerveau humain a été apparemment facilitée par une duplication génique rétrotransposée, ayant acquis une expression et une fonction cérébrale spécifique affectant le neurotransmetteur glutamate (in Varki 2004).

Cependant, en dernière analyse, les gènes à eux seuls ne peuvent pas expliquer le cerveau humain, la pensée humaine ne pourra ultimement être expliquée que comme "nature via nurture" (Varki 2004). La délétion du sujet que nous avons étudié comprend beaucoup de

gènes, plus de 70, et le phénotype pourrait être produit par une haploinsuffisance pour plusieurs gènes.

## **II.8.2. LA THÉORIE NEUTRALISTE DE L'ÉVOLUTION**

Pour Mayr (1989, p.548), l'évolution stochastique fait partie, avec la variabilité génétique, d'une des deux questions non résolues des problèmes concernant la sélection. Lorsque la grande variabilité génétique des populations naturelles a été découverte dans les années 1960, King et Jukes (1969), Crow et Kimura (1970), avancèrent la thèse selon laquelle une grande partie de cette variabilité est sélectivement neutre. Ils dénommèrent la variabilité "génétique dû aux processus stochastiques (essentiellement les mutations neutres) évolution non-darwinienne"<sup>1</sup>. D'autres l'ont appelée, peut-être de manière plus appropriée, "évolution au hasard". Depuis lors, une vive controverse s'est établie sur la proportion de la variabilité génétique observée dans les populations naturelles qui serait due à la sélection, et celle due au hasard... « Mon impression personnelle, c'est que la sélection est beaucoup plus importante que ne veulent l'admettre les partisans de l'évolution non-darwinienne, mais il est vrai qu'une composante due au hasard se retrouve dans une grande part de la variabilité manifestée dans certains loci génétiques » (Mayr, 1989) (Voir ANNEXE 9).

## **II.8.3. LA THÉORIE DE L'ÉQUILIBRE PONCTUÉ**

La théorie de l'équilibre ponctué proposée par Gould et Eldredge (1977) postule que l'évolution n'est pas graduelle et continue mais qu'elle procède par de longues périodes de stase prolongée ponctuées par l'apparition brutale des espèces, le tout procédant à l'échelle des temps géologiques (Voir ANNEXE 10).

## **II.8.4. LE DARWINISME REVISITÉ ET L'EXPANSION DE LA THÉORIE DE L'ÉVOLUTION**

L'essence du darwinisme est dans l'affirmation que la sélection naturelle est une force créatrice, et dans l'affirmation réductionniste que la sélection sur les organismes individuels est le lieu de tout changement évolutionniste. Les critiques de l'adaptationisme et le gradualisme mettent en doute les conséquences traditionnelles de l'argument de la créativité, alors qu'un concept de hiérarchie, avec la sélection agissant sur des "individus" de niveau plus élevé tels que les dèmes et les espèces, est un défi à l'affirmation réductionniste (Voir ANNEXE 11).

## **II.8.5. LE NÉOLAMARCKISME**

Nous parlerons brièvement du néo-lamarckisme car on donne, à tort, ce nom aux mécanismes par lesquels la modification d'un organisme par le milieu s'inscrirait dans le matériel génétique transmissible à la descendance. Il est même courant dans le monde anglo-saxon ou néo-darwinien de dire "lamarckisme" tout court. En procédant ainsi, on prête à Lamarck une notion de matériel génétique qu'il ne pouvait avoir et on ignore qu'hérédité signifiait pour les contemporains de Lamarck, tout mode de transmission alors que génération correspondait à la seule transmission biologique. On ignore surtout les affirmations répétées de Lamarck que l'hérédité des caractères acquis prenait beaucoup de temps et non pas une seule mais de très nombreuses générations. Par conséquent, l'hérédité des caractères acquis

---

<sup>1</sup> Ce terme est trompeur puisque l'orthogénèse, le lamarckisme et le mutationisme sont des formes d'évolution non-darwinienne.

n'est pas incompatible avec la notion de sélection naturelle, compte tenu de l'usage ultérieur abusif du mot "hérédité" pour ne dire que "génétique". Chez Lamarck, les citations suspectes de néo-lamarckisme sont plus rares que chez Darwin, alors que l'hérédité des caractères acquis, au sens de génétique, était encore très présente chez Darwin et chez d'autres, jusqu'à ce que Weismann la réfute à la fin du XIX<sup>ème</sup> siècle. Elle est restée très défendue au XX<sup>ème</sup> siècle, en particulier en Union soviétique et dans notre pays, contre toutes les évidences expérimentales de l'époque (voir ANNEXE 12).

Nous avons vu et nous parlerons plus loin des effets du milieu, de l'environnement sur le génome.

## CHAPITRE III

Jusque vers 1970, c'est la paléontologie seule, à côté de l'anatomie comparée et de l'embryologie, qui a apporté des arguments en faveur des diverses hypothèses sur l'évolution de l'homme. A partir des années 1960-1970, la biologie moléculaire a fait irruption, avec plus ou moins de bonheur comme nous le verrons, dans ce domaine.

Nous allons envisager successivement l'apport de ces deux approches tout en sachant d'emblée que ces deux approches ne devraient pas être utilisées indépendamment pour interpréter l'évolution de l'homme, mais qu'elles sont étroitement imbriquées et qu'*in fine*, elles sont ou devraient être complémentaires.

Puis nous ferons une synthèse de l'origine de l'homme avant de voir ce que l'on peut entrevoir pour le futur en ce qui concerne la théorie de l'évolution de l'homme.

### III. LES DONNEES PALEONTOLOGIQUES ET LEUR INTERPRETATION.

L'apport de la paléontologie aux idées sur l'évolution de l'homme peut être divisé en deux périodes, la première étant le siècle qui a suivi la parution de "L'Origine des Espèces" par Darwin, la deuxième étant la période qui a suivi 1970-1980, car alors, la découverte de nombreux nouveaux fossiles a donné une impulsion nouvelle à ces idées qui, de plus, ont été confrontées aux données de la biologie moléculaire. Nous verrons aussi l'apport des principaux paléontologues français durant cette première période.

#### III.1.LES DECOUVERTES ANTERIEURES A 1980

##### III.1.1. Histoire de l'évolution de l'homme durant le siècle qui a suivi la parution de l'"Origine des espèces"

Si l'on s'intéresse plus particulièrement à l'histoire de l'évolution, en se limitant à l'histoire de l'homme, après la publication de « l'Origine des Espèces », en 1859, il faut se tourner vers Huxley et Haeckel, car Darwin lui-même ne parle pas de l'homme dans son livre paru en 1859, mais il en parlera plus tard dans la « Descendance de l'Homme » paru en 1871. Wallace, par contre, parle de l'homme dans la plupart de ses travaux.

Deux courants s'opposent alors : pour les uns, l'homme descend des grands singes, alors que pour les autres, l'homme ne descend pas des grands singes.

Le premier courant est représenté par T. Huxley, Haeckel, Wallace et Darwin. Pour Haeckel (1876 : 267-277, 291-297 ; 1896 : 177-183), les grands singes actuels et l'homme sont étroitement apparentés comme le démontrent l'anatomie comparée et l'embryologie. Cette opinion est renforcée par les caractères ressemblant à ceux des grands singes que l'on voit chez la plupart des races humaines actuelles. Pour Haeckel, l'homme est issu de la branche menant aux grands singes hominoïdes, probablement pendant le Miocène ou le Pliocène. Dans son arbre phylogénétique, Haeckel est plus spécifique (Figure 30) : l'homme est plus étroitement apparenté aux grands singes d'Asie (orang-outans et gibbons) que d'Afrique (chimpanzés et gorilles). Le berceau de l'humanité, selon Haeckel, est un continent englouti du sud de l'Asie, qu'il dénomme Lémurie.

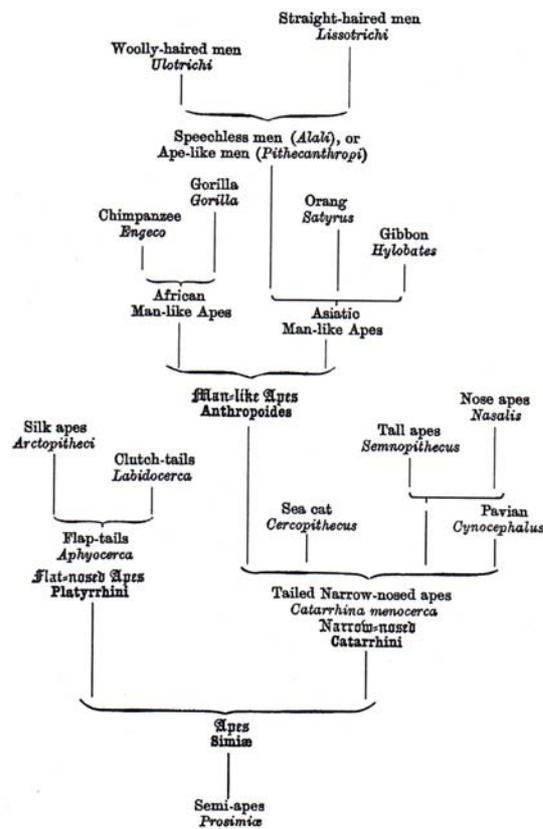


Figure 30 Arbre phylogénétique des primates d'Ernst Haeckel, en 1876

Pour d'autres auteurs comme T. Huxley, Darwin et Wallace, le lien évolutif de l'homme avec les primates se situe près de la base de la branche des hominoïdés. Par exemple, T. Huxley (1894 :144) se basant sur l'anatomie comparée et l'embryologie, dit que « les différences de structure qui séparent l'homme du gorille et du chimpanzé, ne sont pas si grandes que celles qui séparent le gorille des singes inférieurs ». En 1863, Huxley place l'homme dans une famille Anthropini, à l'intérieur de l'ordre des Primates. T. Huxley (1894 : 146-147) dit : « il n'y a pas de base rationnelle pour douter que l'homme a dû naître de la modification graduelle d'un grand singe ressemblant à l'homme ; ou comme une ramification du même groupe primitif que ces grands singes ».

Les idées de Darwin sur la phylogénie humaine sont similaires à celles d'Huxley. Il pense que les ancêtres de l'homme sont les grands singes d'Afrique. Il dit, Darwin (1871) « d'un point de vue généalogique, il apparaît que ce rang est trop élevé, et que l'homme formerait plutôt une Famille, ou probablement même seulement une sous-famille (il savait que certaines caractéristiques de l'homme le plaçait au rang d'un sous-ordre ou probablement un grade plus élevé) ». Sur un schéma non publié (Figure 31) on peut voir que Darwin pensait que la branche humaine part du tronc de la famille des primates avant que tous les grands singes hominoïdés ne divergent les uns des autres, ce qui implique que le chimpanzé et le gorille sont les apparentés actuels les plus proches de l'homme et il situe la survenue de l'homme très tôt, à l'Eocène.

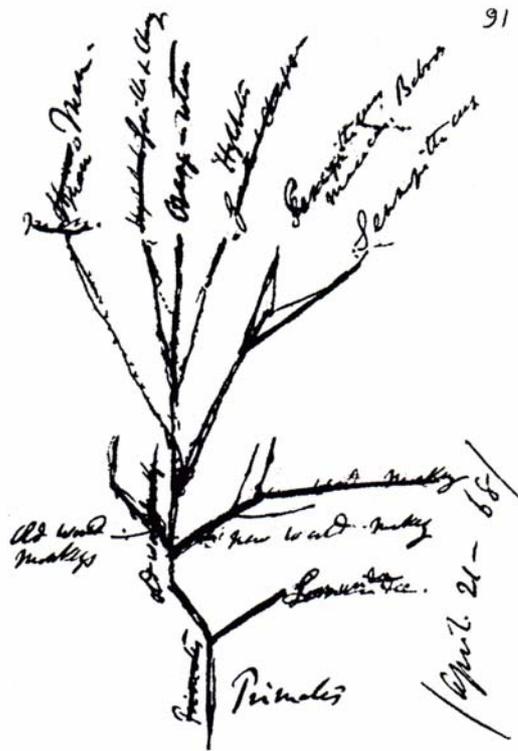


Figure 31. Arbre phylogénétique des primates de Charles Darwin, en 1868.

Wallace pense que les trois grands singes (chimpanzé, gorille et orang-outan) ont moins divergé les uns des autres que tous ensemble des humains. La conséquence phylogénétique est que les humains « ont dû, par conséquent, diverger de l'ancêtre commun avant que les types de grands singes anthropoïdes actuels aient divergé, les uns des autres (Wallace 1889 : 455-456). Pour dire cela, Wallace se base, d'une part, sur la découverte des fossiles de grands singes (*Pliopithecus* et *Dryopithecus*) alliés avec les gibbons et, d'autre part, sur les outils et les fossiles humains découverts en Europe. Wallace pense que la découverte des crânes ayant l'air ancien et moderne à Engis et Néanderthal, est en faveur d'une origine très ancienne de l'ancêtre de l'homme, à l'horizon géologique. Wallace la situe au Miocène.

Le deuxième courant est représenté par trois auteurs au moins, qui pensent que les humains ne descendent pas des grands singes anthropoïdes : Owen, Mivart et de Quatrefages.

Owen (1857, 1861) fait de l'homme une sous-classe séparée de tous les autres primates. Il l'appelle Archencephale. Pour séparer l'homme de tous les autres primates, il se base sur les structures particulières du cerveau humain (un gouffre psychologique et mental sépare l'homme des grands singes) tout en reconnaissant que l'homme et les grands singes ont beaucoup de similarités anatomiques.

Owen a souvent été considéré, à tort, comme un anti-évolutionniste. Il a établi une loi (Owen 1868 : 799-809) appelée loi dérivée qui fait dériver les espèces les unes des autres par une tendance pré-ordonnée et innée à changer indépendamment des conditions externes. Il y aurait ainsi une évolution parallèle expliquant que l'homme ne descend pas des grands singes.

Mivart (1873) dit que les caractères structuraux de l'homme sont partagés avec beaucoup de formes actuelles, primates et non-primates et que ces « liens d'affinité existant

entre différents primates, construisent un réseau plutôt qu'une échelle ». Selon lui, l'homme et les grands singes ont une origine indépendante.

De Quatrefages (1892) reconnaît également une morphologie générale similaire pour l'homme et les autres primates actuels mais alors que ces derniers sont bâtis pour grimper, l'homme est fait pour marcher, ce qui démontre qu'ils se sont développés structurellement dans des directions opposées. Bien que des faits anatomiques, physiologiques et embryologiques puissent être interprétés en faveur d'une ascendance commune de l'homme et des singes anthropoïdes actuels, si l'on se tourne vers les fossiles, il n'y a aucune preuve pour faire un rapprochement entre les races humaines les plus anciennes et les 21 espèces fossiles de primates alors connues (de Quatrefages 1894 : 192-194) : « on n'a pas encore découvert l'ancêtre commun d'où seraient issus l'Homme et les Singes ; et on ne peut pas montrer un seul terme de la série d'êtres intermédiaires, qui est censé avoir existé entre lui et nous ».

Bien qu'ils soient vagues sur leur opinion concernant l'évolution humaine, Owen, Mivart et de Quatrefages ont tendance à penser que l'homme est issu ou bien d'une espèce ancienne et primitive non apparentée aux singes anthropoïdes ou bien d'un ancêtre non-primat.

D'autres auteurs comme Schmidt et Topinard, ne précisent pas les liens entre les primates et l'homme, bien qu'ils pensent que la phylogénie de l'homme inclut non seulement les grands singes hominoïdes, mais également les autres anthropoïdes. Par exemple, Schmidt (1887 : 283-310) pense que les humains et les anthropoïdes sont issus d'une racine commune, leur ancêtre commun est avec les singes du vieux monde (OWM) ou même avec les grands singes hominoïdes, excluant ainsi probablement les singes du nouveau monde (NWM). Dans une autre période, Schmidt (1884 : 265-273) abandonne sa conception monophylétique pour une conception polyphylétique, considérant les prosimiens, les NWM et les anthropoïdes OWM (y compris l'homme) comme étant issus indépendamment de mammifères primitifs.

Topinard (1888, 1889) rassemble et regroupe tous les anthropoïdes (hominoïdes, OWM, NWM) dans la même catégorie taxonomique, laissant l'homme seul dans un sous-ordre des primates, ce qui ne l'empêche pas de postuler une émergence simiesque des humains, probablement pas à partir du tronc des hominoïdes mais plutôt directement d'une espèce anthropoïde indéterminée, ressemblant à un singe inférieur, daté du Miocène inférieur. Il écrit (Topinard 1891 : 349) : « Pour nous résumer sur l'Homme, les Anthropoïdes et les Singes, nous prendrons la comparaison de l'ordre des primates à un arbre. Les Lémuriens en sont les racines donnant naissance à une ou plusieurs souches. L'une de celles-ci est la souche des Singes, dont l'une des branches émet un rameau plus élevé, celui des Anthropoïdes. Une autre, dont le point d'origine ou de contact avec la précédente nous échappe, donne le rameau humain actuel, qui s'élève parallèlement à celui des Anthropoïdes, sans relation avec lui, et le dépasse ». Pour affirmer cela, Topinard s'appuie sur le fait qu'il reconnaît ce qu'il pense être des caractères simiesques dans le crâne de Néanderthal et dans la mâchoire de la Naulette.

Pour d'autres auteurs, comme Broca (1869, 1870) et Hartmann (1885), les humains sont probablement affiliés aux anthropoïdes, qu'ils soient Hominoïdes ou pas, mais leurs opinions sont vagues. Par exemple, Broca pense que, taxonomiquement parlant, les humains ne représentent qu'une famille distincte parmi l'ordre des Primates, une famille qui partage beaucoup de similarités avec la famille des grands singes hominoïdes, mais Broca (1869) n'interprète pas nécessairement cela comme une preuve de leur ascendance commune. Pour lui, les similarités anatomiques ne constituent pas nécessairement une preuve d'une ascendance commune. Cependant, il reconnaît que la distance séparant les humains des autres primates, a été raccourcie, d'une certaine manière, par les quelques caractéristiques

simiesques présentes dans le crâne de Néanderthal et la mâchoire de la Naulette. Ces considérations sont liées à la conception générale que Broca a de l'évolution, celle du transformisme polygénétique, dans laquelle les populations se seraient développées parallèlement (Broca 1870) avec apparition en différents endroits et à des moments différents, de nombreuses espèces. Broca, comme beaucoup d'évolutionnistes de cette époque, croit au pouvoir modificateur puissant des conditions externes. Pour lui, les races et les espèces ne sont pas amenées à changer avec une grande flexibilité, il envisage plutôt la production de variabilité par l'interfécondation et l'hybridation des races et des espèces.

Hartmann (1885) pense que les humains et les grands singes hominoïdes descendent d'un ancêtre commun mais cet ancêtre n'est pas spécifié car, pour Hartmann, aucun des primates actuels ou fossiles découverts ne représentent un tel ancêtre. Pour lui, toutes les tentatives faites pour reconstituer cet hypothétique ancêtre, ne sont que des vues de l'imagination, sans signification.

A cette époque, le racisme était monnaie courante et certains auteurs ne se sont pas privés d'émettre des hypothèses reliant l'évolution et les races humaines, hypothèses qui ont été appelées polyphylétiques. Selon ces hypothèses, aucune race humaine actuelle n'est plus étroitement apparentée avec une espèce donnée de primates modernes qu'avec les autres races humaines. Les partisans de ces hypothèses sont Vogt, Hovelacque, Hervé et Schaafhausen.

Selon Vogt (1864 : 861-864), les humains et les grands singes furent bâtis selon le même plan morphologique, ce qui témoigne de leurs relations génétiques. Pour lui, les preuves de ce lien génétique sont les suivantes : il reconnaît aux races humaines (particulièrement les "négres") un certain nombre de caractéristiques proches du type grand singe ; il identifie, dans les restes humains anciens, des caractéristiques ressemblant aux grands singes, tels que le crâne allongé et arqué (les crânes d'Engis et de Néanderthal), il voit dans les humains microcéphales un arrêt morbide du développement qui indique l'existence d'une forme intermédiaires, maintenant éteinte, entre les humains et les grands singes. Vogt est en faveur d'une origine polyphylétique de la lignée humaine. D'une part, il soutient que les différences entre certaines races humaines, qu'il appelle quelquefois espèces, sont plus grandes que les différences entre certaines espèces de grands singes. D'un autre côté, il prétend que les diverses lignées hominoïdes se sont développées non pas d'un seul type grand singe, mais de groupes de singes différents, en parallèle. A partir de là, il dit que les différentes races humaines sont issues dans le monde entier, de lignées différentes et parallèles passant d'abord par un stade ressemblant à un singe et ensuite, plus tard, par un stade ressemblant à un anthropomorphe. La conception de Vogt repose partiellement sur sa conviction que chaque espèce actuelle d'hominoïde est plus étroitement apparentée à une espèce spécifique de singes qu'à une autre espèce d'hominoïde. Dans son opinion, les orangs-outans, les gibbons et *Semnopithecus* sont généalogiquement apparentés, les chimpanzés ont des liens évolutifs avec les macaques et les gorilles ont un ancêtre commun avec les babouins. Sur cette base, Vogt (1864 : 466-467) dit : « en résumé, nous ne pouvons pas voir pourquoi certaines races américaines d'hommes ne pourraient pas dériver des grands singes américains, les Nègres des grands singes africains, ou les Négritos, peut-être des grands singes asiatiques ». Comme, à l'époque, seulement les NWM étaient connus en Amérique, la vision phylogénétique de Vogt implique que les races vivantes en Amérique sont issues d'un ancêtre ressemblant à un singe inférieur. Vogt croit que certaines branches des NWM se sont développées en espèces ressemblant à des anthropomorphes avant d'atteindre l'état humain. Pour Vogt, les OWM et les NWM sont séparés depuis longtemps, en plus d'avoir des racines évolutives différentes. Il explique alors les similarités entre les différentes races humaines actuelles par de l'interfécondité.

Comme Vogt, Schaaffhausen (1868) était partisan de la thèse polyphylétique mais il base son opinion sur des données différentes de celles de Vogt, il écrit : « mettant à part les changements que le crâne humain subit par la culture, il en reste deux types, le crâne dolichocéphale et le crâne brachycéphale. Nous n'avons pas de preuve de leur origine commune, mais qu'ils soient de descendance différente peut être déduit du fait que les régions du globe dans lesquelles les types ci-dessus sont fortement représentés, l'Afrique équatoriale et l'Asie du Sud sont également l'habitat de deux espèces de grands singes anthropoïdes (hominoïdes) qui diffèrent de manière similaire dans leur structure crânienne... Duvernoy a été le premier qui oppose le chimpanzé dolichocéphale à l'orang-outan brachycéphale. Agassiz a attiré l'attention sur le fait, qu'en Asie et en Afrique, les grands singes et les races humaines ont la même couleur de peau. J'ai, moi-même attiré l'attention sur le fait que le gorille est également dolichocéphale, et que l'approximation de deux races humaines aux grands singes des mêmes pays en couleur et en forme du crâne, apparaît comme la plus grande objection pour l'unité des espèces humaines dans l'état actuel de nos connaissances (Schaaffhausen, 1868 : 418) ».

Hovelacque (1877) et Hervé (1886) sont partisans de la conception polyphylétique de Vogt avec des lignées parallèles et différentes de races humaines évoluant par des stades ressemblant aux grands singes et aux singes inférieurs.

Se posait également à cette époque, la question de savoir si les races humaines dérivent d'une seule ou de plusieurs sources, en prenant en compte le temps évolutif. C'est ce que l'on a appelé le monogénisme (une seule source) et le polygénisme (plusieurs sources). Pour Wallace, Huxley, Haeckel et Darwin, la prise en compte d'un contexte évolutif après 1860, a permis de résoudre le débat monogénisme/polygénisme en faveur du monogénisme. En réalité, les opinions monogéniques de ces quatre auteurs, qui ont été complètement remodelées à la lumière de l'évolutionnisme, devraient plutôt être appelées monophylétisme. Par exemple, Wallace (1864) pense que ce débat peut être réconcilié avec la théorie de l'évolution au moyen de la sélection naturelle. Pour Wallace, les humains viennent d'un type unique. Il dit que la lignée humaine, à une période très précoce, était une race probablement largement distribuée et homogène, vivant dans des climats chauds. Comme certaines populations ont migré dans d'autres parties du monde et devinrent exposées à des conditions nouvelles et variées, de nombreuses populations se sont différenciées et adaptées sous la pression de la sélection naturelle, ce qui entraîne les caractéristiques qui distinguent les races humaines actuelles.

Broca et Topinard étaient polygénistes : s'ils se rapprochent des opinions de Vogt, Schaaffhausen, Hovelacques et Hervé, en s'opposant au fait que les races humaines actuelles proviennent d'une seule source, ils s'en écartent toutefois quelque peu au sens où ils ne pensent pas, comme les auteurs ci-dessus, que certaines races humaines actuelles sont plus étroitement apparentées à certaines espèces de primates actuels qu'aux autres races humaines actuelles.

Après Lamarck, (voir plus haut), Haeckel, Darwin, Hovelacque et de Mortillet ont proposé une reconstruction des ancêtres hypothétiques de l'homme.

Haeckel (1876 : 292-300) propose que l'homme descend des grands singes et il imagine un stade intermédiaire hypothétique entre cet ancêtre ressemblant à un grand singe et les hommes modernes, qu'il nomme *Pithecanthropus*, un grand singe ressemblant à un homme moderne mais ne parlant pas. Ce passage se fait en deux étapes : la première voit la spécialisation des parties inférieures (adaptées à la station debout et à la marche) et supérieures du corps (adaptées à la préhension et à la manipulation). Cette nouvelle adaptation entraîne des changements de la colonne vertébrale et des ceintures pelvienne et

scapulaire. Ce sujet a une tête allongée, des cheveux épais et laineux, la peau sombre, des membres supérieurs allongés et puissants et des membres inférieurs courts et fins. Sa marche se fait en position semi-érigée. La deuxième étape est le développement d'un langage articulé qui va s'accompagner du développement du cerveau et des capacités mentales.

Darwin (1871 : 206-207) propose le même scénario que Haeckel avec les premiers progéniteurs de l'homme couvert de poils, ayant des oreilles allongées, capables de se mouvoir, une queue, un pied capable de préhension, une grande canine (surtout chez les mâles) et vivant dans les arbres. Aussitôt que certains de ces primates vécurent à terre, dû à des conditions changeantes ou à de nouvelles stratégies alimentaires, ils se modifient pour s'adapter à la locomotion en quadrupédie ou en bipédie. Les ancêtres des humains exploitèrent cette dernière voie, ce qui entraîne des transformations au cours du temps. La libération de la main et des bras étant avantageuse, les progéniteurs de l'homme eurent une station debout de plus en plus érigée avec la partie supérieure du corps modifiée pour les capacités de préhension et avec la partie inférieure du corps modifiée pour le support ferme sur le sol. Des modifications indirectes s'ensuivirent amenant à l'usage des outils pour se défendre, permettant ainsi la réduction de la taille des mâchoires et des dents utilisées auparavant pour la défense. En dernier lieu, le prognathisme facial fut réduit et la taille du cerveau augmenta ainsi que les facultés mentales.

Hovelacque (1877) peu satisfait des descriptions de Haeckel et de Darwin, reconstruit la créature du Tertiaire fabriquant des outils et que de Mortillet appelle *Anthropopithecus* comme une espèce dont la morphologie générale est formée de plusieurs races différentes qui furent la source de la diversité humaine actuelle. Pour lui en se basant sur l'anatomie comparée, aucun des grands singes actuels n'est, en particulier, plus proche de l'homme et certaines races humaines ont des caractères plus primitifs que d'autres, les rapprochant ainsi de l'ancêtre simiesque. Les ancêtres décrits par Hovelacque ont, pour certains, un crâne dolichocéphale, pour d'autres, un crâne brachycéphale. Leur cerveau est plus petit que celui des hommes modernes, mais plus grand que celui des grands singes. La partie frontale du cerveau est très réduite et plate, comme chez les races humaines inférieures et les grands singes. Il en est de même du torus supra orbitaire comme on le voit sur les crânes fossiles de Néanderthal, Eguisheim, Engis et Gibraltar.

Après cette période, entre 1890 et 1935, on s'est essentiellement intéressé à la phylogénie, de l'homme d'une part, des primates d'autre part, les deux se regroupant bien sûr, mais pour la clarté de l'exposé, on peut essayer de les séparer.

En ce qui concerne la phylogénie humaine, deux hypothèses sont alors proposées : l'hypothèse linéaire et l'hypothèse multilinéaire.

Deux opinions distinctes sont formulées à propos des acquisitions en paléanthropologie, depuis 1860. L'une est que l'étude des fossiles humains est restreinte à la récolte cumulative de divers spécimens. L'autre dit que les fossiles ont de la signification seulement par la possibilité de les placer dans les théories sur l'évolution humaine. Sous l'influence de l'anatomie comparée, les découvertes de fossiles d'hominidés furent placées sur des arbres généalogiques en relation avec : 1) les races d'humains modernes ; 2) quelques espèces de primates non humains modernes ; 3) une combinaison des deux groupes. Il en résulta des hypothèses phylogénétiques divergentes. Avant de les envisager, il est intéressant d'illustrer comment les découvertes de fossiles sont insérées dans ce que l'on appelle leurs "cadres interprétatifs". Ceci est illustré par les réactions qui ont suivi la découverte de *Pithecanthropus erectus* en 1891-1892.

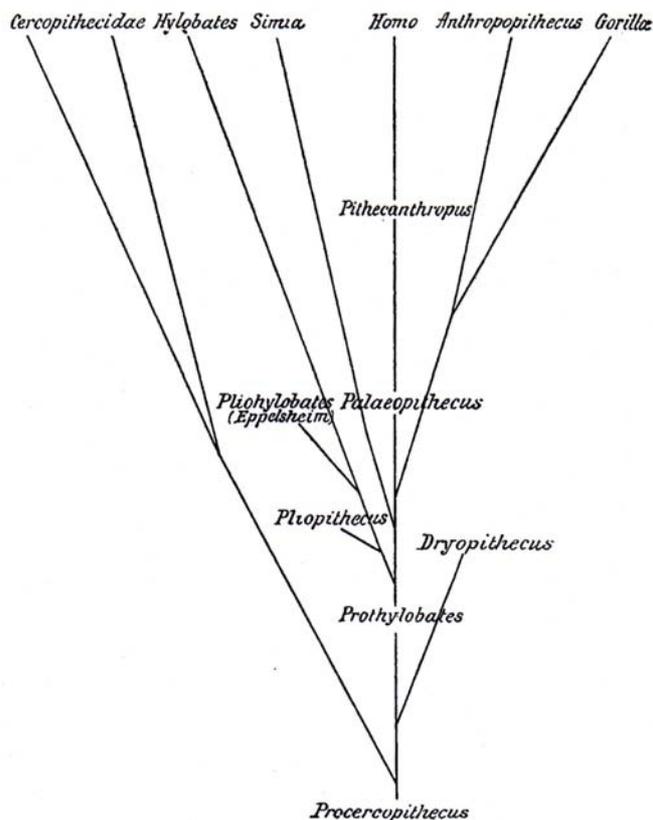
Pour Dubois, le découvreur de *Pithecanthropus erectus*, c'était plus un fossile de primate ressemblant aux humains qu'un fossile humain ayant des aspects de grands singes. Dubois

croyait avoir découvert un fossile de chimpanzé de Java, peut-être apparenté à la créature de Siwalik Hills d'Inde décrite auparavant par Lydekker mais ressemblant plus à un humain que n'importe quel singe hominoïde connu, car il était bipède.

Boule pense que ce fossile est un intermédiaire entre l'espèce humaine et les singes hominoïdes mais sans que ce soit un ancêtre de l'homme. Il est rejoint par beaucoup d'autres dont Hill-Tout, Joleaud, Klaatsh, Kollman, Krause, Sergi et Kirchow (Delisle, 2007).

Dubois avait d'abord nommé son fossile *Anthropopithecus*. Mais après avoir réalisé que sa capacité endocrânienne était plus grosse que ce qu'il avait d'abord évalué, il changea son nom en *Pithecanthropus erectus*, passant ainsi de homme-singe chimpanzé de Java à singe-homme de Java. Après 1894, Dubois (1894-1896) dit clairement que la place de *Pithecanthropus* devrait être dans l'arbre de la famille humaine. Selon lui, tous les hominoïdés, y compris l'homme, sont nés d'un hypothétique individu tertiaire ressemblant à un gibbon qu'il dénomme *Prothylobates* : (Figure 32).

Figure 32. Arbre phylogénétique des primates d'Eugène Dubois, en 1896.



A partir de là, la lignée humaine passe par un stade *Pithecanthropus* avant de donner naissance à *Homo sapiens*. Cette vision est soutenue par de Mortillet et Haeckel, mais aussi Mahoudeau, Manouvrier, Marah et Schwalbe, parmi d'autres. Dubois arrive à cette conclusion en comparant son fossile aux autres primates non humains et non pas aux races humaines actuelles. Il s'agit donc d'une interprétation phylogénétique des archives fossiles hominidés en les incorporant dans un cadre d'analyse qui exploite les connaissances de l'anatomie comparée et de l'embryologie des primates (Delisle, 2007).

Cependant, d'autres jugent que *Pithecanthropus* est un représentant de l'espèce humaine, en contradiction avec l'approche de Dubois. Par exemple, Turner (1895) pense que la calotte crânienne de *Pithecanthropus* a beaucoup de similarité avec, à la fois les races humaines modernes vivant maintenant dans des conditions sauvages (Australiens) et les races préhistoriques d'Europe (e.g. Néanderthal). Pour Turner, *Pithecanthropus* n'est pas le lien manquant car il est humain. Cette vision est soutenue par Houzé, Lydekker, Martin, Petit, Topinard, Pycraft et Dixon (Delisle, 2007).

S'il est vrai que le squelette incomplet de *Pithecanthropus* - une calotte crânienne, un fémur, une dent - permet une variété d'opinions sur sa position phylogénétique, il n'en est pas moins vrai que cet épisode révèle les modalités d'interprétation en compétition pour établir sa place dans la phylogénie humaine.

Un troisième réseau d'interprétation est aussi l'objet de l'approche divergente de l'analyse des fossiles, c'est celui des schémas parallèles. Certains auteurs pensent que tous les fossiles d'hominidés découverts doivent être comparés aux races humaines actuelles, pensant que tous ou la plupart des fossiles peuvent être placés dans un schéma dans lequel ils sont phylogénétiquement apparentés à une ou plusieurs des races humaines actuelles. Après 1890, cette conception de la phylogénie humaine a été largement négligée dans l'historiographie traditionnelle qui est largement engagée dans la dichotomie unilinéaire/plurilinéaire au cours du premier tiers du 20<sup>ème</sup> siècle. Cette conception a deux versions. La première reconnaît au moins deux types morphologiques distincts, l'un ressemblant à un singe, l'autre à un homme qui contribuent simultanément à donner naissance à différentes portions de l'humanité. C'est la vision de Verneau et de Pycraft. Pour Verneau, le type Néanderthal n'est pas un stade dans l'évolution humaine, mais plutôt une forme, parmi d'autres, menant aux humains vivants. Il écrit : « on dirait que la race de Spy (Néanderthal) et celle de Grimaldi sont deux branches collatérales d'un tronc, qu'il est encore difficile de préciser, mais qui devait ressembler dans une certaine mesure au *Pithecanthropus*. Chez elle, l'évolution s'est faite en sens divergente ». Pour Verneau (1924), l'espèce humaine était constituée, à une période très précoce, d'un ou plusieurs types ressemblant à un singe "négroïde" qui évolua et se répandit. Les races préhistoriques de Néanderthal et Grimaldi sont considérées comme deux branches distinctes de ce type évolutif "négroïde", un type encore représenté aujourd'hui, dans une forme atténuée, en Australie et en Nouvelle-Calédonie. Pour Pycraft (1925), la plupart des "espèces" actuelles de l'espèce humaine descendent directement d'un tronc commun et différencié de la période du Paléolithique supérieur. Les fossiles de Boskop, Cro-Magnon et Grimaldi font partie de ce tronc. Néanmoins, ces espèces humaines actuelles se sont interfécondées, dans une certaine mesure, avec l'élément Moustérien ou Néanderthalien. Pycraft (1925) avance que les Australiens et Dravidiens ont du sang Néanderthalien. Pour Pycraft, la race humaine divergea, à une période très précoce de son développement, en deux branches, l'une avec des rebords orbitaires peu développés, l'autre avec des rebords orbitaires très développés. La première est *Eoanthropus*, l'autre est *Pithecanthropus* et l'homme Néander. L'une, la néander, a été pour un certain temps, la race dominante. Cependant, en Europe, cette forme a été précédée par *Eoanthropus* (Figure 33).

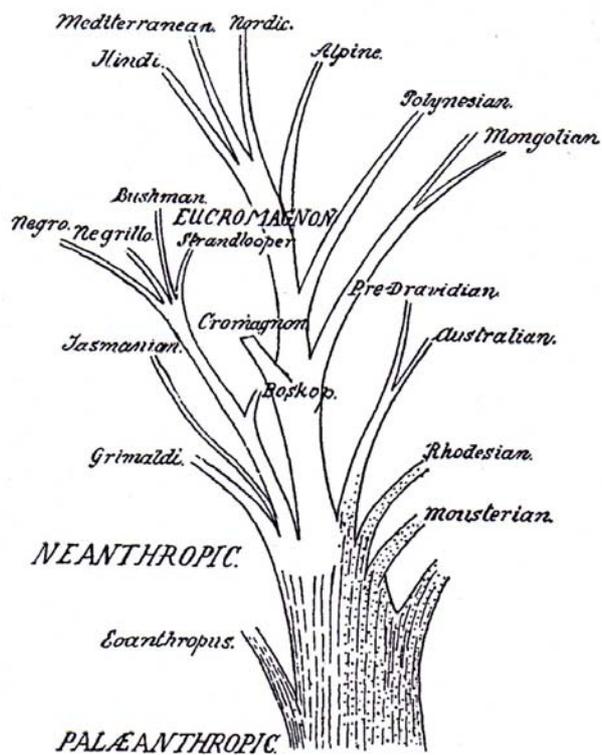


Figure 33. Arbre phylogénétique parallèle de William Pycraft, en 1925.

L'autre version, celle des mélanges raciaux, envisage l'évolution humaine comme un processus complexe d'interactions entre plusieurs types raciaux qui contribuent, à des degrés divers, à des segments de l'humanité. Dixon et Taylor sont les partisans de cette version. Pour Dixon (1923), le problème est de déterminer combien de races humaines existent et à reconnaître, leur origine, leur distribution et leurs interactions. Sur la base, exclusivement, de trois indices crâniens (céphalique, altitudinal et nasal), Dixon définit huit types fondamentaux ou races desquels dérivent toutes les races actuelles. Ces races fondamentales sont : Caspienne, Méditerranéenne, Proto-négroïde, Proto-Australoïde, Alpine, Ourale, Palae-Alpine et Mongoloïde. Dixon place tous les fossiles dans ce système racial. En Europe, par exemple, la race Néanderthal (Le Moustier, La Chapelle aux Saints, La Quina) appartient au type Proto-Australoïde.

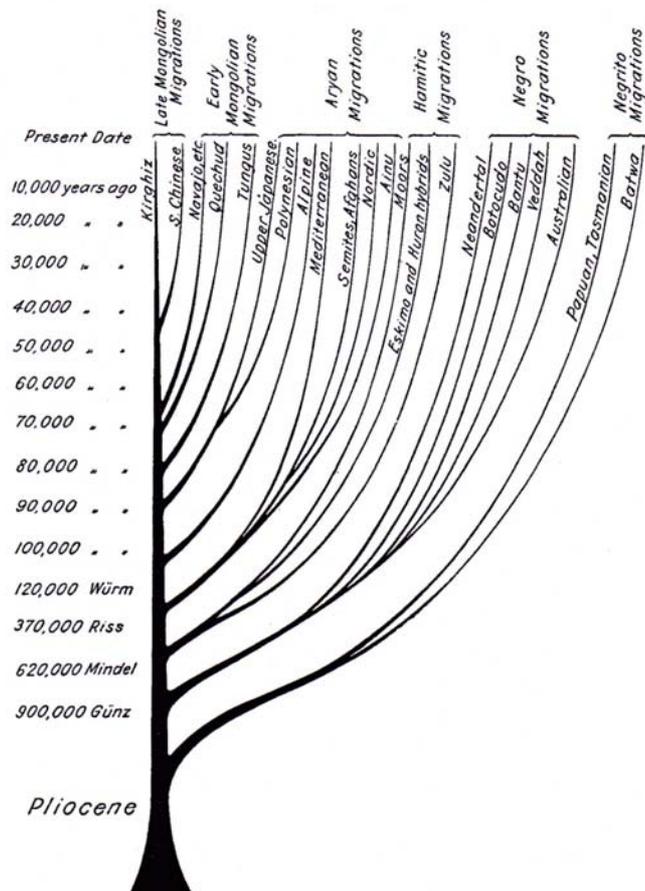


Figure 34. Arbre phylogénétique parallèle de Griffith Taylor, en 1919.

Pour Taylor (1919, 1921, 1927, 1937), l'histoire très précoce des races humaines est évaluée à la lumière de leur migration et différenciation sous les conditions environnementales changeantes du Pléistocène. Pour lui, les races humaines actuelles (Négritos, Nègres, Australoïdes, Méditerranéennes et Alpines) sont distribuées dans une série de zones raciales centrées autour de l'Asie Centrale qui est le berceau de l'humanité, expliquant à la fois la date précoce (*Pithecanthropus* de Java) et la localisation à distance (l'homme de Piltdown d'Angleterre). Taylor (1919) place tous les fossiles humains connus à l'époque dans ce modèle racial (Figure 34).

Les schémas linéaires et multilinéaires ont été établis dans le sillage de *Pithecanthropus*, au premier tiers du 20<sup>ème</sup> siècle. Ils sont fondés sur les éléments suivants : la comparaison des fossiles hominidés aux fossiles de/et aux primates actuels pour identifier une série morphologique évoluant d'un état simiesque à un état humain. Ainsi, il ne pourrait y avoir qu'une lignée évolutive reliant les humains actuels à un ancêtre primate non-humain. Ce sont les hypothèses linéaires. Si certains fossiles hominidés sont jugés ne pas être représentatifs d'un stade conduisant aux humains actuels, ils sont relégués en des branches collatérales ou éteintes. Ce sont les hypothèses phylogénétiques multilinéaires. La datation des fossiles est ici très importante. Ces deux schémas sont regroupés car ils sont basés sur la même logique.

**Les hypothèses linéaires** correspondent à la découverte de *Pithecanthropus* et à la conception de Dubois (Figure 32) pour qui l'ascendance de l'espèce humaine est constituée de l'émancipation d'une condition ressemblant à un gibbon et le *Pithecanthropus* est un ancêtre direct des humains.

Si la conception linéaire de Dubois était centrée sur un seul spécimen de fossile hominidé, d'autres auteurs pensent que cette conception peut être renforcée en prenant en considération de nombreux spécimens fossiles attribués maintenant, au groupe Néanderthal, comme ceux découverts à Spy (Belgique en 1896), Krapina (Croatie entre 1899 et 1905) et sur les sites français entre 1908 et 1909, y compris La Chapelle-aux-Saints, le Moustier, La Quina et La Ferrassie. Les restes de *Pithecanthropus* et de Néanderthal pourraient représenter deux stades différents d'une seule lignée évolutive, la première étant plus vieille et plus primitive que la seconde. Cette conception qui a la faveur d'auteurs comme Keith, Schwalbe, Mahoudeau et Hrdlicka, est quelquefois appelée "Hypothèse de la Phase Néanderthalienne".

Par exemple, pour Keith (1895), *Pithecanthropus* et les types Néanderthal représentent des stades dans l'évolution des hommes modernes à partir des singes.

Pour Schwalbe (1906, 1909), l'apparenté humain moderne le plus proche est parmi les singes hominoïdés comme cela est évident par l'anatomie comparée, l'embryologie et la physiologie. Si Darwin est resté sans candidat sérieux pour relier les humains et les grands singes, nous sommes maintenant en possession de formes transitoires ayant des caractères ressemblant à des singes, *Pithecanthropus* et *Homo primigenius* (Néanderthal). « Je considère *Pithecanthropus* comme la racine d'une branche qui a surgi de la racine du singe anthropoïde et a mené à l'homme (Schwalbe, 1909) ». Mahoudeau (1904, 1912, 1914) dérive la lignée hominidé d'un ancien singe hominoïde qui ressemble fortement au gibbon.

Si Schwalbe et Mahoudeau ont quelque hésitation à proclamer que les Néanderthals sont des ancêtres directs d'*Homo sapiens*, Hrdlicka (1914, 1921, 1927) lui, l'affirme sous le concept de la « Phase Néanderthalienne de l'Homme » qui prétend qu'*Homo sapiens* n'aurait pas pu être issu d'une souche d'hominoïde (qu'il admet) sans être passé par une phase similaire à celle du type Néanderthal. Pour Hrdlicka, *Pithecanthropus* est un intermédiaire entre les grands singes et l'homme.

**Les hypothèses multilinéaires** ont été décrites plus haut. Pour les tenants de ces hypothèses (Adloff, Ameghino, Elliot Smith, Gregory, Hill-Tout, Pilgrim, Osborn, Wood Jones), tous les fossiles hominidés ne peuvent pas être accommodés dans une seule lignée évolutive. Plusieurs d'entre eux sont relégués à des branches collatérales éteintes. Il en est ainsi de *Pithecanthropus*, des Néanderthals, de l'homme de Heidelberg, de l'homme de Rhodésie et du *Sinanthropus*.

Des auteurs comme Boule, Keith, Hooton et Leakey font dériver les humains actuels de représentants anciens et ressemblant à des modernes aux dépens de candidats ressemblant plus à des singes. Ceci fut désigné plus tard la « Théorie Pré sapiens ». La découverte de l'homme de Piltdown joua un rôle dans l'établissement de cette perspective.

Nous parlerons de Boule plus loin.

Pour Leakey (1934), les vrais ancêtres des hommes actuels sont à trouver aussi tôt qu'au Pléistocène inférieur, car la différenciation actuelle de l'espèce humaine en races prend du temps. Les formes hominidés du Pléistocène caractérisées par des arcades sourcilières massives comme *Pithecanthropus*, *Sinanthropus* et tous les Néanderthaloïdes, sont des lignées différentes du tronc hominidé, qu'il appelle *Palaeanthropidae*, qui évoluent vers l'extinction. Sur la branche *Neanthropidae* qui évolue vers les principales races d'*Homo sapiens*, Leakey reconnaît comme participants précoces en Afrique de l'Est *Homo*

*kanamensis* (la mâchoire de Kanam\*). Une branche collatérale encore plus ancienne menant aux humains modernes, peut être *Eoanthropus*. Les Palaeanthropidae et les Neoanthropopidae ont un ancêtre commun au Miocène inférieur, alors que tous les hominidés ont un ancêtre commun avec la branche hominoïde aussi tôt que l'Oligocène moyen.

Ces schémas linéaire et multilinéaire démontrent bien le rôle joué par la découverte des hominidés fossiles et les difficultés de proposer un schéma linéaire à l'intérieur de ce cadre interprétatif.

**Les schémas polyphylétiques** qui avaient été proposés pendant la période 1860-1890 par Vogt, Schaafhausen, Hovelacque et Hervé, continuèrent à être envisagés avec un vigueur plus marquée que jamais durant la période 1890-1935. Les tenants de ces schémas polyphylétiques prétendent que les humains et les autres primates n'ont pas un ancêtre commun plus ou moins distant, mais qu'ils ont plutôt une histoire évolutive imbriquée. Pour ces auteurs, la phylogénie humaine est établie en comparant les fossiles humains à la fois aux races d'hommes modernes et aux primates fossiles et actuels. Cette approche donna naissance à des schémas évolutifs complexes dans lesquels certaines races humaines ont un lien généalogique plus étroit avec certaines espèces de primates non humains qu'avec d'autres races humaines actuelles ou fossiles.

Les tenants de ces schémas polyphylétiques établissent leurs connections phylogénétiques en prenant en compte l'un ou plusieurs des quatre facteurs suivants :

- Les différences observées entre les races humaines elles-mêmes.
- Les similarités anatomiques et comportementales entre les races humaines spécifiques et une espèce de primates en particulier.
- La divergence qui survient entre deux formes différentes affiliées (un humain et un singe) sous l'effet de conditions d'adaptation différentes.
- La distribution géographique des races humaines et des autres espèces de primates. A cette époque, on reconnaissait des régions faunistiques différentes sur terre (bien que leurs frontières soient discutées) qui contenaient certains types d'animaux et pas d'autres.

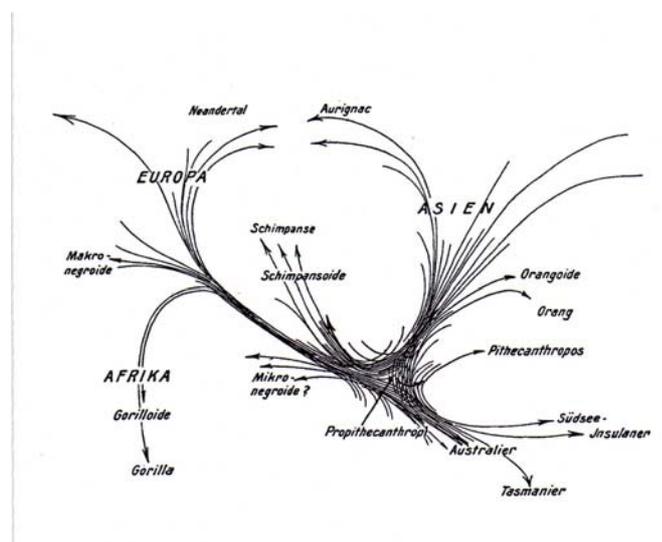
On distinguait deux types d'imbrication : avec les grands singes hominoïdes et avec les primates.

Imbrication avec les grands singes hominoïdes :

Beaucoup de tenants des conceptions polyphylétiques pendant cette période, étaient en faveur d'un lien étroit entre les races humaines et les grands singes hominoïdes. Par exemple, Klaatsch, à partir de 1909 (1910, 1923) était en faveur de cette thèse (Figure 35).

**Figure 35. Arbre polyphylétique d'Hermann Klaatsch, en 1910**

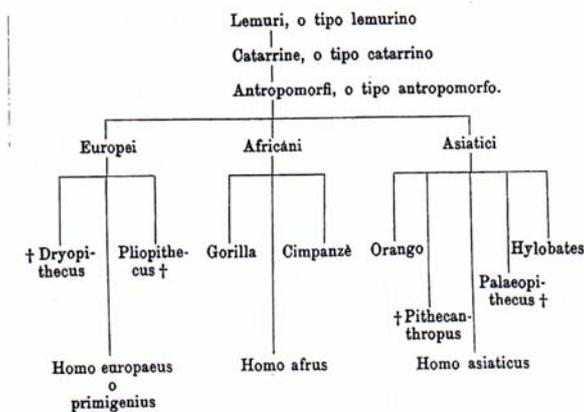
Pour Klaatsch l'origine à la fois des grands singes hominoïdes et des humains se situe au Tertiaire précoce, en Asie du Sud, à partir d'un



\* La mandibule de Kanam a été replacée en stratigraphie et s'avère beaucoup plus récente aujourd'hui.

ensemble de singes ressemblant aux hommes (et pas l'inverse), qu'il appelle *Propithecantropus*. A partir de ce groupe primitif, Klaatsch postule que vont survenir des migrations de populations en Asie et en Afrique, organisées autour de deux troncs principaux, chacun étant composé, lui-même, de plusieurs branches évolutives différentes. Des représentants de ces troncs atteignent ensuite l'Europe : un tronc Est, donnant naissance à l'orang-outan, le type Aurignacien et plusieurs races humaines comme les Mongoloïdes et quelques races blanches ; un tronc Ouest donne le gorille, le type Néanderthal, et les races négroïdes. Le chimpanzé serait associé avec le tronc Ouest et le gibbon avec le tronc Est.

Klaatsch a inspiré d'autres auteurs qui ont ajouté de nouveaux fossiles découverts à son schéma. Par exemple, Von Buttel-Reepen (1913) ajoute l'homme de Piltdown au tronc de Klaatsch qui donne l'Orang-outan et le type Aurignacien. D'autres variantes mineures sont proposées par Frassetto (1927) pour qui l'homme de Piltdown appartient au même genre que l'orang-outan. D'autres reconnaissent trois troncs principaux au lieu de deux. Pour Sergi (1908, 1911), les races humaines et les singes hominoïdes ont un ancêtre commun dérivé du



tronc des OWM (Figure 36) aboutissant à une branche européenne avec *Homo europaeus* (les races modernes européennes), *Dryopithecus* et *Pliopithecus*, une branche africaine avec *Homo afrus* (les races humaines modernes africaines), le gorille et le chimpanzé ; et la branche asiatique avec *Homo asiaticus* (les races humaines modernes asiatiques), l'orang-outan, le gibbon, le *Pithecanthropus* et le *Palaeopithecus*.

Figure 36. Arbre polyphylétique de Giuseppe Sergi, en 1908.

Gray (1911) considère que le type Aurignacien (qu'il appelle Galey Hill) est plus proche du chimpanzé alors que Neandertal s'est différencié de la branche gorilloïde.

La conception de Crookshank (1913, 1931) est largement inspirée par un point de vue médical. Il fait un parallèle entre les trois races humaines vivantes (Blancs, Noirs et Jaunes) et des maladies spécifiques qui leur seraient associées : les Noirs avec l'idiotie éthiopienne, les Blancs avec la démence précoce et les Jaunes avec l'idiotie Mongolienne. Crookshank établit un autre parallèle entre ces trois maladies et les trois grands singes : Noirs avec gorille, Blancs avec chimpanzé et Jaunes avec Orang-outan. Toutes ces formes descendraient d'un même ancêtre commun. Les fossiles humains sont également utilisés : l'homme de Grimaldi est associé à la branche Noir-gorille, celui de Cro-Magnon et de Piltdown à la branche Blanc-chimpanzé et les hommes de Chancelade et Mauer à la branche Jaune-orang-outan.

#### Imbrication avec les primates :

Les partisans de la thèse polyphylétique ne considéraient pas tous que ce schéma évolutif ne devait concerner que les hominoïdes. Certains d'entre eux proposèrent que l'histoire des races humaines modernes devait aussi être imbriquée plus étroitement avec les primates. De ce point de vue, les OWM, NWM et les prosimiens, plus rarement, étaient pris

en compte dans la phylogénie humaine (Sergi 1908 ; Horst 1913 ; Arldt 1915, 1917 ; Sera 1918).

Par exemple, Arldt (1915, 1917) conçoit que l'histoire évolutive imbriquée des races humaines et des primates peut comporter trois troncs principaux dérivés du groupe Anaptomorphidae de l'Eocène de l'Amérique du Nord. A partir de cet ancêtre commun, les trois troncs passent indépendamment par un stade Homunculidae en Amérique du Sud, avant d'évoluer dans trois directions différentes : le premier donnant les races noires, le gorille et *Sivapithecus*, le second les races blanches, le chimpanzé, le gibbon et les restes fossiles de *Pithecanthropus*, *Dryopithecus* et *Pliopithecus*, le troisième les races jaunes, l'orang-outan, les NWM (Cebidae), la plupart des OWN et probablement des formes fossiles telles que *Anthropodus*.

Sera (1918) identifie pas moins de six branches évolutives qui donnèrent naissance à toutes les races humaines et aux grands singes anthropoïdes.

Concernant la phylogénie des primates, Lydekker et Schlosser rappellent qu'avant 1890, très peu de fossiles de primates ont été utilisés pour l'émission d'hypothèses phylogénétiques humaines. Seul Wallace fait référence à *Pliopithecus* et à *Dryopithecus* qu'il affilie à la lignée du gibbon. Il les utilise plus comme marqueurs chronologiques ou géologiques pour établir le moment de la séparation entre l'homme et les grands singes hominoïdes. Cependant la diversité des spécimens découverts entre 1820 et 1890, n'était pas négligeable, mais avant la fin des années 1870, ces fossiles n'étaient pas utilisés pour reconstituer les origines de l'homme. C'est alors qu'a commencé un processus lent et incomplet de fusion entre les résultats obtenus par l'analyse des archives fossiles et l'anatomie comparée. Par exemple, Gaudry (1878) étudiant *Dryopithecus*, un fossile de grand singe hominoïde du Miocène européen, lui trouve quelques ressemblances avec la lignée humaine.

Lydekker (1879) identifie un fossile de grand singe hominoïde du Pliocène de l'Inde qu'il appelle *Palaeopithecus sivalensis*. Il trouve qu'il diffère de tous les grands singes anthropoïdes vivants et fossiles bien qu'il ait quelque ressemblance avec le chimpanzé surtout, mais aussi l'orang-outan, *Dryopithecus* et l'homme. Toutes ces espèces auraient eu une parenté commune et un habitat ancestral en Lémurie, un continent présumé immergé dans l'Océan Indien.

Un autre exemple est celui de Schlosser (1888) qui propose une hypothèse phylogénétique concernant les humains et tous les grands singes hominoïdes inclus dans les archives fossiles (Figure 37).

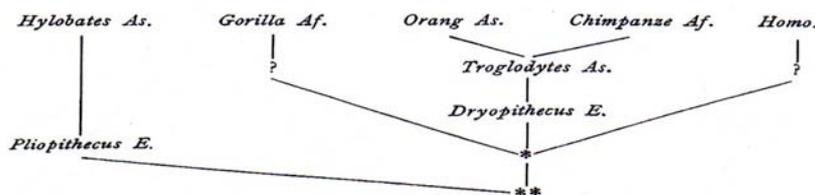
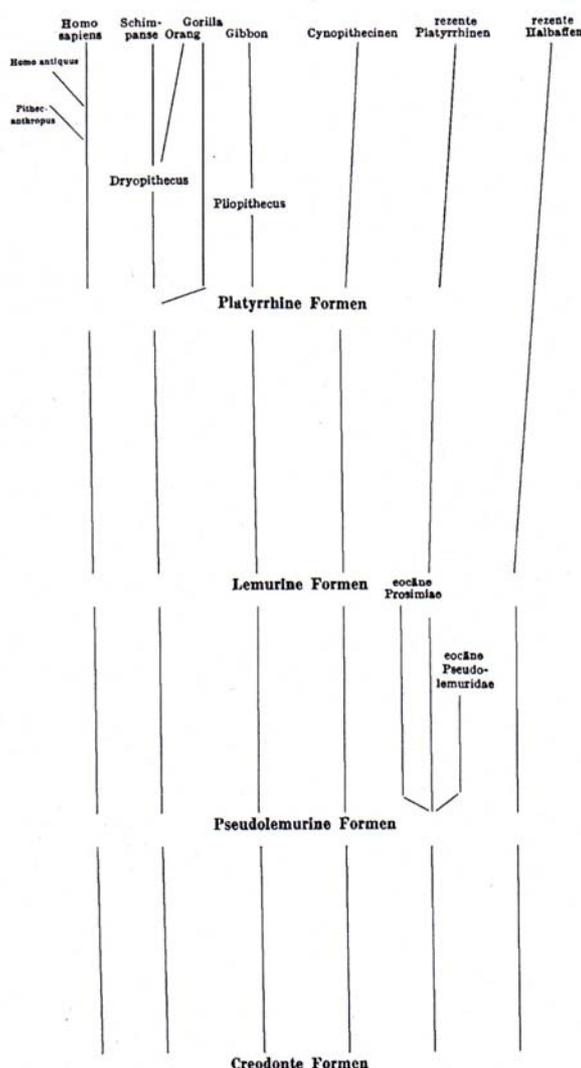


Figure 37. Arbre phylogénétique des primates de Max Schlosser, en 1888.

Selon Schlosser, les trois grands singes hominoïdés et les humains ont un ancêtre commun dans le Miocène supérieur ou le Pliocène inférieur. Le fossile de *Pliopithecus* est directement et uniquement l'ancêtre des gibbons, alors que des fossiles comme *Dryopithecus* et *Troglodytes* sont des stades ancestraux à la fois des orang-outans et des chimpanzés actuels. Selon Scherrer, l'ancêtre commun (y compris celui de l'homme), serait dérivé directement d'un ancêtre des NWM.

Dans les deux dernières décennies du XIXème siècle et le début du XXème siècle, de nombreuses découvertes de fossiles de primates qui pourraient aider à situer la lignée humaine parmi les primates, ont été faites. Parmi elles, on a *Dryopithecus*, *Pliopithecus*, *Propliopithecus*, *Palaeopithecus*, *Sivapithecus* et *Hesperopithecus* qui sont souvent pris en compte et moins souvent considérés sont *Griphopithecus*, *Neopithecus*, *Pliohylobates*, *Anaptomorphus*, *Pitheculites* et *Homunculus*.

Avec ces nombreux fossiles, on aurait pu s'attendre à un impact important sur les discussions concernant la place de la lignée humaine parmi les primates durant la période 1890-1935. Or, il n'en fut rien pour la plupart des auteurs, hormis Ameghino et Pilgrim, qui continuèrent à se baser sur l'anatomie comparée. Ceci n'est pas dû au fait que les auteurs ont ignoré ces fossiles, mais plutôt au fait, qu'ils jugeaient ces archives fossiles trop fragmentaires pour influencer sur les hypothèses phylogénétiques, originellement basées sur l'anatomie comparée et les fossiles ne pouvaient alors qu'être une source complémentaire d'information, comme marqueurs chronologiques par exemple, pour des événements déjà proposés sur la base de l'anatomie comparée. C'est cette dernière qui restera très largement prédominante pour l'élaboration des hypothèses phylogénétiques pour la période 1890-1935 (Delisle, 2007).



Adloff est partisan d'une évolution parallèle : les similarités Homme-autres primates ne sont pas expliquées par une descendance commune mais par un parallélisme. Pour Adloff (1908), il existe 6 lignées évolutives de primates : prosimiens, NWM, OWM, gibbons, grands singes, (chimpanzé, gorille et orang-outan) et humains (Figure 38).

Figure 38. Arbre phylogénétique des primates de Paul Adloff, en 1908.

On va retrouver, à cette époque, la discussion qui avait commencée après la parution de l'Origine des espèces, à savoir l'homme est-il ou non apparenté aux singes hominoïdés ?

- L'homme n'est pas apparenté aux singes hominoïdés :

Pour Cope, Boule et Wood-Jones, l'homme n'est pas apparenté aux singes hominoïdés. Pour Cope, Boule et Wood-Jones une relation généalogique existe entre l'Homme et les autres primates près de la base de l'arbre de la famille des primates. L'Homme a évolué directement de formes de primates anciennes et primitives, évitant ainsi un stade hominoïde. Pour Cope (1886, 1888) il y a un stock commun chez les lémuriens éocènes d'où dérivent hominoïde et l'homme, les Anaptomorphidae.

Pour Wood Jones (1918, 1919), les ancêtres de l'Homme sont parmi les tarsiers, il n'y a jamais de stade singe ou hominoïde.

- L'homme est apparenté aux singes hominoïdés :

Pour les partisans de liens entre l'homme et les singes hominoïdés, plusieurs hypothèses sont proposées : ancêtres ressemblant à des singes ou à des humains.

a) Ancêtres ressemblant à des singes.

Aucun consensus n'a été obtenu sur la nature exacte de la relation espèce humaine-autres hominoïdés, un seul hominoïde était-il en jeu ou plusieurs ?

- Les humains et un seul singe hominoïde :

Pour Pilgrim et Schultz, le lien s'établit avec le gibbon, pour Smith c'est avec le gorille et pour Weinert avec le chimpanzé.

Pilgrim (1915) décrit ses découvertes de nouveaux primates fossiles des Siwalik Hills en Inde, et notamment de trois nouvelles espèces de *Dryopithecus* et de deux nouveaux genres qu'il dénomme *Sivapithecus* et *Palaeosimia*. Sur cette base, Pilgrim propose que les humains ont évolué à partir du tronc des singes hominoïdes, un tronc qu'il fait dériver du tronc commun des anthropoïdes, comprenant des OWM et NWM, la séparation s'étant faite dès l'Oligocène inférieur. Les formes fossiles telles que *Propliopithecus*, *Pliopithecus*, *Gryphopithecus*, *Palaeopithecus*, *Dryopithecus* et *Palaeosimia* faisant toutes partie de ce tronc ramifié qui n'aurait aujourd'hui que trois espèces survivantes : l'orang-outan, le gorille et le chimpanzé. L'autre lignée principale constituant la radiation des hominoïdés n'aurait aujourd'hui, selon Pilgrim, que deux espèces survivantes, le gibbon et l'espèce humaine qui passa par un stade *Sivapithecus* à l'Oligocène supérieur et au Miocène inférieur. *Néopithecus*, *Sivapithecus*, *Homo neandertalensis* et *Pithecanthropus* sont parmi les sous-branches éteintes de ce tronc. Plus tard, Pilgrim (1927) enlève *Sivapithecus* de la lignée humaine, bien qu'il maintienne que les humains sont plus étroitement reliés au gibbon qu'à tout autre singe hominoïde actuel.

Schultz associe lui aussi étroitement les humains et les gibbons mais, pour lui, (1924, 1930, 1936), le tronc des hominoïdés provient d'un ensemble commun des OWM, le gibbon s'en éloigne le premier, suivi peu après par l'homme qui opte pour une niche terrestre avec bipédie.

Smith (1918), dont la conception est largement dérivée de l'anatomie comparée, pense que l'apparenté le plus proche de l'homme n'est pas le gibbon, mais le gorille dont la branche est la dernière à s'être détachée du tronc menant à l'homme.

Pour Weinert (1932), l'apparenté vivant le plus proche de l'homme est parmi les chimpanzés, les moins spécialisés de tous les singes hominoïdes. Il propose un arbre phylogénétique des primates dans lequel tous les groupes de primates modernes bourgeonnent l'un après l'autre d'un tronc commun : d'abord les prosimiens, suivis plus tard des NWM à l'Eocène, puis des OWM suivi du gibbon à l'Oligocène, puis de l'orang-outan au Miocène,

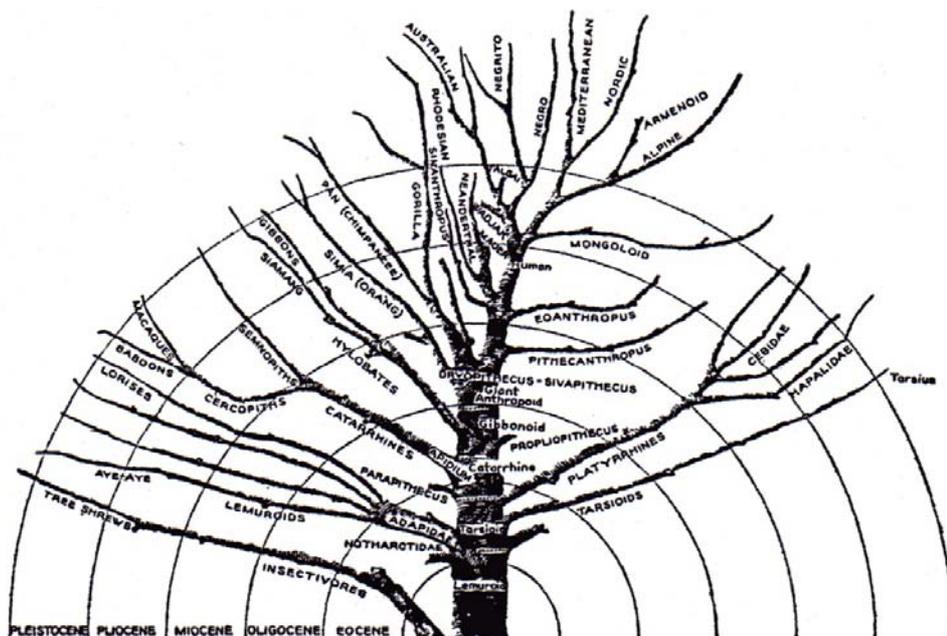
du gorille au Pliocène moyen et finalement le dernier embranchement eu lieu entre le chimpanzé et l'homme à la période Pliocène/Pléistocène. Pour Weinert les fossiles tels que *Palaeopithecus*, *Sivapithecus*, *Griphopithecus* et quelques spécimens de *Dryopithecus* sont affiliés à la lignée du gorille alors que *Neopithecus* (*Anthropodus*), *Australopithecus* (Taung) et quelques spécimens de *Dryopithecus* sont affiliés à la lignée menant au chimpanzé. Pour Weinert (1938), le berceau de l'espèce humaine est l'Europe.

- Les humains et deux singes hominoïdes :

Certains auteurs pensent que l'homme est plus étroitement apparenté à deux espèces actuelles d'hominoïdes. Par exemple, pour Gregory (1916, 1934) et Hooton (1931) ses plus proches parents sont les grands singes africains, le chimpanzé et le gorille.

Hooton (1931) envisage un tronc primate principal à la source de l'espèce humaine qui a évolué à travers les stades suivants (Figure 39) : lémuroid, tarsioïde, gibbonoïde et hominoïde géant (orang, gorille et chimpanzé). A chacun de ces stades évolutifs, des groupes de primates se séparent de ce tronc primate principal menant à l'homme pour donner naissance à d'autres primates actuels non humains. Ceci serait dû à un processus de spécialisation. Les précurseurs de l'homme, par conséquent, bénéficient de nouvelles adaptations développées graduellement pendant ces stades : la préhension (lémuroid), la position assise (tarsioïde), la position érigée de la partie supérieure du tronc (gibbonoïde), l'augmentation de la taille et l'exploitation des ressources terrestres (hominoïde géant). La lignée humaine se sépare de la branche chimpanzé-gorille au Miocène moyen, probablement d'un ancêtre commun à trouver dans le groupe *Dryopithecus-Sivapithecus*.

Figure 39. Arbre phylogénétique des primates de Albert Hooton, en 1931.



- Les humains et trois singes hominoïdés :

Pour Keith (1915, 1925a) les apparentés actuels les plus proches de l'homme se trouvent parmi les trois grands singes : orang-outan, chimpanzé, gorille. L'ancêtre commun est à l'Oligocène moyen. Il ressemblait à un singe.

- Les humains et tous les singes hominoïdes :

Pour Osborn et le Gros Clark, les apparentés actuels les plus proches de l'homme, sont parmi toutes les espèces d'hominoïdes. Ces derniers et l'homme se sont séparés les uns des autres à la même période, pour Osborn (1915) à partir d'un ancêtre ressemblant au gibbon (*Propliopithecus* venu des OWM en Asie du Sud), à l'Oligocène moyen, pour le Gros Clark, dans la radiation anthropoïde, les NWM, les OWM. Les hominoïdes sont tous issus d'une souche protarsoïde durant l'Eocène et l'Oligocène inférieur.

b) Ancêtres ressemblant à des humains :

Pour les défenseurs de cette thèse, ce sont les singes qui descendent de l'homme. Pour eux, l'embryologie et l'ontogénie sont utilisées d'une manière nouvelle, elles ne sont plus utilisées uniquement pour la phylogénie comme avant 1890, mais aussi pour indiquer l'apparence physique, (le phénotype) de l'ancêtre commun de l'homme et de ses apparentés actuels les plus proches. Parce que, au cours des premiers stades du développement ontogénétique des hominoïdés actuels, le phénotype rappelle plus l'état humain que l'état singe, ceci a été interprété comme une indication que l'ancêtre commun homme-singes ressemblait plus à un homme qu'à un singe. Ce nouvel usage de l'embryologie et de l'ontogénie n'a pas été approuvé par tous. Par exemple, le Gros Clark (1934) dit : « les preuves embryologiques des voies de l'évolution ne sont pas de grande valeur scientifique... La proposition que l'ontogénie récapitule la phylogénie est vraie au sens très général, mais la récapitulation n'est pas si spécifique qu'elle doit former la base d'arguments pour toute théorie particulière de la descendance évolutionniste. Il y a des preuves, à partir de l'étude du développement du corps humain, pour suggérer que l'homme a évolué initialement d'un ancêtre mammifère primitif et général, mais pas pour indiquer la nature de ce progéniteur immédiat ». Non convaincus par ces distinctions, des auteurs comme Ameghino, Klaatsch, Hill-Tout et Osborn (après 1925) s'engouffrèrent dans cette nouvelle approche de l'embryologie et de l'ontogénie, en conjonction avec d'autres arguments scientifiques.

Pour Ameghino, l'apparenté actuel le plus proche de l'homme se trouve parmi les gibbons. Pour lui, (Figure 40), les premiers mammifères apparurent en Amérique du Sud, y compris les premiers primates au Secondaire supérieur, à la période du Crétacé, avant de migrer à travers le monde. Il n'était pas le seul de cet avis (e.g. von Zittel 1893, Smith Woodward 1908).



Figure 40. Arbre phylogénétique des primates de Florentine Ameghino, en 1907.

Ameghino (1891, 1897, 1906, 1909) décrit les premiers primates comme de petites créatures ressemblant à des prosimiens (Clenialitidae) desquelles sont issues, successivement toutes les autres lignées de primates avant leur migration à travers le monde. De ce point de vue, les deux troncs des NWM et hominidés-hominoïdés sont tous deux dérivés d'un ancêtre commun (Pitheculites) de l'Eocène inférieur, alors que les OWM dérivent d'un ancêtre séparé (Homunculites) de la même période. A l'Oligocène supérieur ou au Miocène inférieur, les primates actuels maintenant dans le Vieux Monde ont quitté l'Amérique du Sud.

Ameghino était convaincu que le phénotype des premiers primates n'était pas pithécoïde ou d'apparence singe mais qu'ensuite, à partir de ce stade, il passait à des degrés divers, par un processus de bestialisation avec quelques exceptions parmi les NWM et particulièrement les hominidés. Pour Ameghino, les hominidés et les singes hominoïdés dérivait directement des formes fossiles sud-américaines homunculides telles que Homunculites et Anthropops qui sont caractérisés par des caractéristiques humaines de leur tête. Ces formes fossiles sont à la base d'une lignée qui va évoluer graduellement vers une encéphalisation accrue et une humanisation. Le prototype ancestral de cette lignée principale serait le mieux représenté aujourd'hui par le genre moderne de Cebus et de Saimiris des NWM. Ceci explique pourquoi Ameghino pensait que les lignées de singes hominidés/hominoïdés et les lignées de NWM étaient toutes deux plus apparentées entre elles que chacune d'elles l'était aux OWM. Alors que cette lignée commune aux hominidés et aux singes hominoïdés évolue vers une humanisation, néanmoins certains troncs divergent d'elle

en direction d'une bestialisation : les singes hominoïdes modernes divergent précocement de ce tronc commun principal, alors que les formes hominidés éteintes telles que *Pithecanthropus*, Néanderthals et l'homme de Heidelberg divergent plus tardivement. De cette conception de la phylogénie des primates, la lignée gibbon était la dernière des singes hominoïdes à s'être séparée du tronc humain, précédée par la lignée orang et plus précocement encore par la lignée chimpanzé-gorille. Bien que les humains et les singes hominoïdes descendent d'un ancêtre commun, les premiers ne passèrent jamais par un stade hominoïde. L'homme n'est pas un singe parfait, car ce sont les singes qui sont des humains dégénérés. Pour confirmer sa vision, Ameghino se tourne vers l'embryologie et la phylogénie qui indiquent clairement que les crânes des jeunes grands singes hominoïdes et des singes ressemblent plus au crâne humain qu'au crâne de singe.

Selon Ameghino, la(s) lignée(s) humaine (s) s'est séparée de la lignée ou des lignées de singes hominoïdes depuis au moins le Miocène inférieur.

Si Ameghino relie étroitement les humains et les gibbons, d'autres auteurs qui avancent l'idée que les hommes et les singes hominoïdes descendent d'un ancêtre commun ressemblant à un homme, sont plutôt vagues sur la nature exacte de ce lien de parenté. Parmi eux, Hubrecht (1897) dit que les prosimiens et toutes les formes ressemblant aux lémuriniens ne sont pas des primates mais que leurs ancêtres sont des porcs, des chevaux, et des ongulés en général. Ensuite, Hubrecht dit que les singes et les hominoïdes, y compris les humains, ont évolué indépendamment de créatures ressemblant aux insectivores de l'ère secondaire. Pour lui : « un ancêtre direct des anthropoïdes (les singes hominoïdes) et de l'homme, différent des Simiæ, Catarhinae, Platyrrhinae et Tarsiæ, a dû directement émerger d'un ancêtre insectivore du Mésozoïque, de petite taille, mais déjà plus ou moins en position érigée, pourvu d'une vaste cavité crânienne ». Hubrecht suppose ainsi que l'ancêtre commun des humains vivants et des singes hominoïdes était de phénotype plus humain que singe.

Pour Klaatsch (1905), les humains, les grands singes hominoïdes et les singes dérivent tous d'un ancêtre commun. Les humains et les grands singes descendent d'une forme commune hypothétique qu'il dénomme *Proanthropus*. La lignée humaine a été séparée de tous les autres hominoïdes depuis l'Eocène ou l'Oligocène. Cet ancêtre commun est pour lui plus humain que singe, en se basant sur l'ontogénie comparative des hominoïdes vivants.

Pour Hill-Tout (1921), qui se base sur des données embryologiques, les OWM, les NWM, les singes hominoïdes et les humains descendent tous d'un ancêtre commun dont le phénotype, particulièrement la forme du crâne, ressemble plus à l'homme qu'au singe. Ainsi, les caractères simiesques, tels que de fortes mâchoires et de grosses dents, des crêtes musculaires bien développées, des tori et la face projetée en avant, sont tous des traits morphologiques qui évoluèrent indépendamment, à des degrés variés, dans chaque lignée anthropoïde, à l'exception de la lignée humanoïde. Pour lui, le *Pithecanthropus* est une forme affiliée aux singes hominoïdes plutôt qu'au tronc humain. L'ancêtre commun qu'il dénomme *Homosimius precursor* se trouvait au Miocène moyen.

Osborn, après 1925 (1927, 1929, 1930) rejette son hypothèse émise auparavant de Singe-Homme pour la remplacer par l'hypothèse Aurore-Homme faisant dériver les humains et les singes hominoïdes d'un ensemble commun neutre Oligocène. Osborne soutient maintenant que les caractères humains tels que gros cerveau, station debout, proportions des membres, ont tous été acquis aussi précocement qu'au Pliocène inférieur. Osborne se base sur l'embryologie mais aussi sur les fossiles humains en insistant sur les caractères humains et non singes de ces fossiles. Osborne avait prédit la découverte d'un pré-homme à gros cerveau au Pliocène, prédiction prouvée par le crâne de Piltdown. Ce dernier est aussi un

argument pour Hill-Tout. Pour Osborne, le cerveau relativement petit de *Pithecanthropus* qui contredit sa nouvelle conception est un cas d'arrêt du développement (une pathologie).

Dans ce contexte, comme le racisme n'a pas encore disparu à cette époque, des schémas polyphylétiques vont continuer à être proposés.

Vers la dernière partie de la première moitié du XX<sup>ème</sup> siècle, une nouvelle ère va s'ouvrir du fait, d'une part, de l'abandon de la thèse polyphylétique (les évolutionnistes ne sont plus racistes) et, d'autre part, de la découverte de nouveaux fossiles. Cette ère est caractérisée par une diminution du nombre des hypothèses phylogénétiques humaines qui va maintenant se limiter aux hypothèses linéaires et multilinéaires.

De nouveaux fossiles ont été découverts en Asie, en Afrique, au Moyen-Orient et en Europe.

#### Asie du Sud-Est :

Le crâne de Talgai (Australie), découvert en 1884, mais communiqué seulement en 1910, fut décrit comme un spécimen Proto-Australien avec un certain nombre de caractères simiesques, certains clairement différents du type Néanderthal et avec un âge présumé Pléistocène (Smith, 1918). De même les deux spécimens de Wadjak (Java) présumés du Pléistocène (Dubois, 1921).

Les découvertes des restes de *Sinanthropus* près de Beijing en Chine (Black 1927, 1934 ; Pei 1936, 1937) d'une riche collection d'*Homo soloensis* à Java (l'homme de Ngandong) (Oppenoorth 1937 ; Von Koenigswald, 1937 ; Weidenreich, 1951) et d'autres crânes de *Pithecanthropus* à Java (Von Koenigswald, et Weidenreich, 1939) contribuèrent à établir un lien possible entre les races humaines actuelles de l'Asie du Sud-Est et les hominidés du Pléistocène précoce.

#### Afrique du Sud et de l'Est :

Le crâne de Boskop, découvert en 1913, fut souvent interprété comme représentatif d'une race fossile ancêtre des Bushmen actuels (e.g. Broom 1918, 1925 ; Dart, 1923 ; Pycraft 1925, Galloway 1937-1938). Le crâne de Broken Hill découvert en 1921, en Rhodésie, appelé quelquefois *Homo rhodesiensis* fut considéré comme un lien possible entre *Homo sapiens* et *Homo neanderthalensis* (Smith Woodward (1921) ou comme un ancêtre des Hottentots actuels (Brom 1925) ou encore comme un ancêtre des aborigènes australiens (Pycraft, 1928). Le crâne fossile de Florisbad, découvert en 1932, fut considéré par la plupart des auteurs comme une connexion généalogique avec les populations actuelles d'Afrique du Sud (Dreyer, 1936 ; Galloway, 1937-1938 ; Keith 1937-1938).

En Afrique de l'Est, trois découvertes ont un intérêt spécial. En 1932, la mâchoire de Kanam et des parties des crânes de Kanjera\* furent interprétées quelquefois comme représentatives d'*Homo sapiens* du Pléistocène inférieur (Leakey 1936, Weinert 1939). De plus un crâne appelé quelquefois *Africanthropus* (Leakey, 1936 b) fut considéré comme ayant des affinités avec *Sinanthropus* de Pékin. Il fut découvert en 1935.

#### Moyen-Orient :

En 1931-1932, de nombreux restes de fossiles furent découverts au Mont Carmel, en Palestine. Au début, ils furent divisés en groupes censés être apparentés soit au type Cro-Magnon, soit au groupe Néanderthal (Keith et Mc Cown, 1939). Ensuite, ils furent rassemblés

---

\* On sait maintenant que les crânes de Kanjera sont bien plus récents que cela.

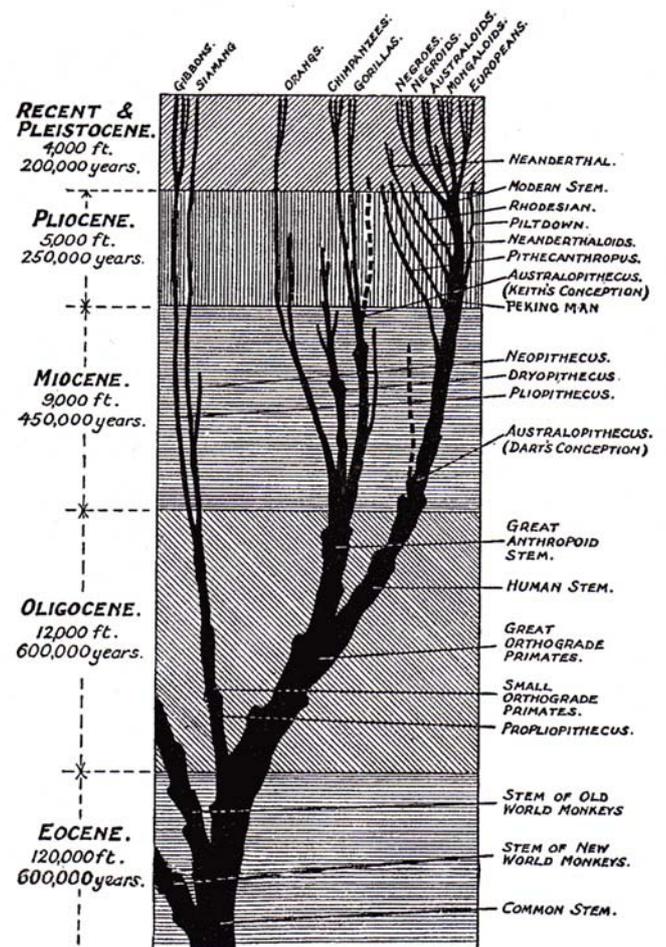
en une seule population fossile ayant une grande variabilité, étant une branche collatérale de Cro-Magnon avec des caractères néanderthaliens (Mc Cown et Keith, 1939), démontrant que le gouffre, que l'on pensait exister entre les types néanderthal et humain moderne, n'est pas si profond.

Europe :

En 1935, un crâne d'hominidé daté du Pleistocène moyen, fut découvert à Swanscombe, en Angleterre. Il fut décrit comme un ancien représentant lié étroitement à *Homo sapiens* (Marston 1937 ; Hinton, 1938). Keith (1938, 1939) proposa une lignée commune comprenant Piltdown et Swanscombe, parmi d'autres spécimens.

Figure 41. Arbre phylogénétique des primates d'Arthur Keith, en 1931.

L'impact de la découverte de ces nouveaux fossiles est immédiat comme le démontre, par exemple, le changement d'avis de Keith et de Hooten qui étaient de chauds partisans des hypothèses multilinéaires dans lesquelles plusieurs branches éteintes d'hominidés étaient reconnues. Ils favorisèrent ensuite les hypothèses parallèles dans lesquelles les fossiles d'hominidés sont liés à diverses portions de l'humanité. Commencant en 1912, Keith promut l'idée que de nombreux fossiles humains ne conduisent pas vers les races humaines actuelles (Figure 41). Dans son opinion, *Pithecanthropus*, l'homme de Péking, de Piltdown, de Rhodésie et les néanderthaliens furent tous placés sur des branches collatérales menant à l'extinction. En 1935, Keith fait allusion à une nouvelle vision de la phylogénie humaine à laquelle il adhère pleinement l'année suivante, maintenant que la séparation des races humaines est un événement très ancien, datant du Pléistocène inférieur et que ces races subirent une série de changements évolutifs parallèles des dents, des mâchoires et du cerveau, indépendamment les uns des autres dans des aires géographiques différentes.



Ces similarités sont expliquées par un processus de convergence qui survint au Pleistocène. A cette époque, les branches séparées de la famille humaine déploient un programme de qualités latentes héritées d'un ancêtre commun, d'une période précédente. La plupart des fossiles humains sont directement apparentés aux principales races humaines actuelles (Figure 42). Il en fut de même pour Hooton (1946).

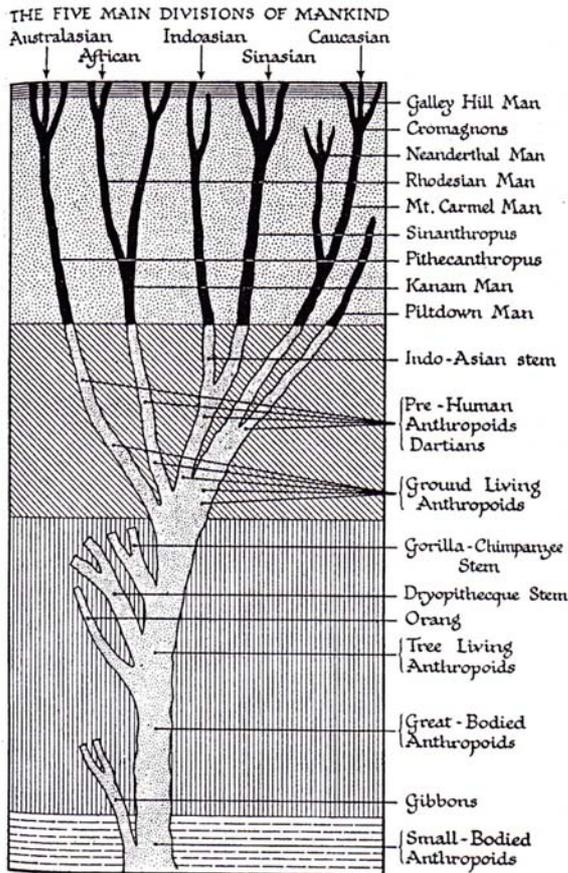


Figure 42. Arbre phylogénétique parallèle d'Arthur Keith, en 1949.

- Les hypothèses linéaires sont proposées par Eickstedt et Weimert.

Pour Eickstedt (1934), l'histoire évolutive de l'espèce humaine est vue comme un processus racial dynamique et complexe impliquant migration, transformation, remplacement et fusion. Pour lui, les mouvements techniques et les changements de climats en Asie centrale, constituent des conditions favorables pour l'apparition de formes hominidées toujours plus progressives s'étendant en vagues aux lisières du Vieux Monde, à partir de leur berceau asiatique, ainsi détruisant ou repoussant les formes plus primitives à la périphérie ou dans des régions isolées. Il dérive les humains d'un ancêtre commun avec le chimpanzé. Il reconnaît au moins trois poussées ou stades phylétiques

successifs à partir d'un berceau asiatique : Prehominidae ou Praehomo, *Homo primigenius* et *Homo recens*.

L'hypothèse linéaire de Weinert (1932, 1939) diffère de par sa nature de celle de Eickstedt. Pour Weimert, le cours de l'évolution humaine peut être établi en reliant ses formes terminales connues (les races humaines actuelles) à sa source unique supposée (une forme hominoïde du Pliocène supérieur non découverte). Cette forme inconnue est née en Europe et elle a un ancêtre commun avec le chimpanzé et l'éteint *Dryopithecus*. L'histoire évolutive de l'espèce humaine depuis son début est celle d'un seul tronc évoluant et se diversifiant qui résulte dans les races humaines actuelles. Pour Weinert, 1) les hominidés se sont répandus à travers le Vieux Monde au Pléistocène inférieur ; 2) le tronc hominidé unique évoluant à travers le Pléistocène resta homogène jusqu'à ce qu'il se diversifie tardivement dans le Pléistocène afin de donner naissance aux races humaines actuelles. Par conséquent, pour Weimert, l'évolution de l'espèce humaine est caractérisée essentiellement par une succession de plusieurs stades. Le stade le plus précoce est représenté par les restes fossiles de *Pithecanthropus*, *Sinanthropus*, *Africanthropus*, et la mâchoire de Mauer. Il inclut dans le stade suivant, tous les restes de néanderthaliens. Et en dernier, tous les restes, ayant l'air modernes, d'un stade encore plus tardif, sont regroupés en *Homo sapiens*. Selon lui, les races humaines actuelles ne peuvent pas être reliées à des races particulières du stade Néanderthal.

- Les hypothèses multilinéaires sont défendues par Boule, Vallois et Le Gros Clark :

Les découvertes de fossiles d'hominidés des années 1930-1940 relancèrent les hypothèses établissant une continuité génétique entre ces fossiles et les humains actuels. Toutefois, tous les auteurs ne furent pas d'accord avec cette conception, en particulier les tenants des hypothèses multilinéaires qui prétendaient que l'arbre familial humain était caractérisé par plusieurs lignées majeures éteintes. Ces derniers, Boule, Vallois, Le Gros

Clark, introduisirent des modifications dans leurs hypothèses sous forme d'une compression taxonomique ou d'une constriction phylogénétique de leurs opinions phylogénétiques : il fut reconnu que l'arbre familial humain n'était pas aussi buissonnant qu'il avait été dit.

Par exemple, en 1937, Boule (1937) s'il continua à distinguer deux lignées, le tronc néanderthaloïde évoluant vers l'extinction et l'autre tronc évoluant vers les races humaines actuelles, déplaça *Pithecanthropus* et *Sinanthropus* du tronc des singes hominoïdés pour les mettre sur le tronc humain et les considéra comme des ancêtres probables du tronc néanderthaloïde.

Le Gros Clark lui aussi, vers 1935, propose une phylogénie humaine avec moins de ramifications et de lignées évolutives éteintes qu'auparavant (Le Gros Clark, 1935, 1936). Pour lui « les formes les plus archaïques d'hominidés sont représentées par *Pithecanthropus*, *Sinanthropus* et *Eoanthropus*. Du fait de la découverte qu'un type moderne d'homme apparemment existe en Afrique très tôt dans les temps Pléistocène (peut être Kanam et Kanjera), il faut douter, cependant, si ces autres fossiles ont une quelconque relation étroite avec le développement évolutif d'*Homo* ».

Cependant, après 1940, Le Gros Clark (1940, 1945, 1946) change d'opinion et propose une phylogénie humaine moins ramifiée. Ce changement d'opinion est apparemment dû à ce qu'il a réalisé que beaucoup de fossiles découverts alors, démontrent que les groupes de fossiles hominidés ont une variabilité qui rend possible d'identifier une lignée ou tendance évolutive allant des pithecanthropines précoces aux humains actuels. Le Gros Clark reconnaît maintenant que le groupe *Pithecanthropus* qui évolua vers le type général Néanderthaloïde, fournit la base pour le développement des types humains tardifs. A cette jonction, deux lignées séparées se développent : l'une vers la branche collatérale et éteinte Néanderthal, et l'autre vers *Homo sapiens* par l'homme de Swanscombe.

Ainsi, Boule, Vallois et Le Gros Clark sont plus prudents pour défendre leur hypothèse multilinéaire.

En résumé, le nouvel apport empirique de fossiles des années 1930 entraîne une constriction des arbres phylogénétiques d'hominidés. Une première constriction concerne les hypothèses polyphylétiques et une seconde les hypothèses multilinéaires.

Cet impact va toucher également les idées sur la phylogénie des primates. On considère maintenant que l'ancêtre commun entre l'homme et les autres primates est un primate qui se situe très loin dans l'Oligocène ou même dans l'Eocène, c'est à dire que le stade grand singe hominoïde est court-circuité. Aussi, les débats phylogénétiques se concentrèrent-ils autour de trois hypothèses principales :

- 1) La lignée humaine a évolué à partir d'une forme primate précoce et généralisée qui a évité de passer par un stade de singe hominoïde
- 2) La lignée humaine a évolué à partir d'un stade de singe hominoïde mais à un niveau généralisé
- 3) La lignée humaine a évolué directement à partir d'un stade de singe hominoïde quelque peu spécialisé et récent.

En réalité, ces hypothèses constituent un spectre d'hypothèses qui, quelquefois, se mélangent les unes avec les autres.

Un second changement important avec la période d'avant 1935 a été la question de savoir si le dernier ancêtre commun entre l'homme et les primates ressemblait à un homme ou à un singe. Cette question a été remplacée après 1935 par des hypothèses décrivant ce dernier

ancêtre commun comme s'étendant d'un primate très généralisé à un primate quelque peu spécialisé. En d'autres termes, l'idée que les singes descendent de l'homme (et non l'inverse) a été abandonnée.

Le troisième changement important concerne la dimension géographique des discussions sur la place de l'espèce humaine parmi les primates qui est maintenant limité à l'Ancien Monde seulement. Non seulement le Nouveau Monde, comme berceau possible de l'évolution de la lignée humaine est discrédité, mais, de plus, les connections phylogénétiques entre l'homme et les singes du Nouveau Monde, sont exclues également.

Tous ces changements contribuèrent à forger un nouveau contexte de recherche. La question clé se centre alors autour de la radiation des singes hominoïdés : la séparation de la lignée humaine se fit-elle avant, dans la phase précoce ou dans la phase tardive de cette radiation ? Les questions se posèrent autour de thèmes tels que la conformation généralisée ou spécialisée de l'individu reliant l'homme et les primates ou la lignée humaine prit-elle naissance d'un sujet quadrupède, prébrachiateur ou brachiateur.

Enfin, le nombre croissant de fossiles découverts dans les années 1930 et après - hominidés ou primates non humains – renforça l'importance des archives fossiles dans le processus de construction d'une phylogénie, diminuant ainsi l'importance de l'anatomie comparée.

Les fossiles primates non-humains découverts à la période 1935-1965, peuvent être regroupés en 6 catégories :

- 1) Les dryopithécines représentés à un moment ou à un autre par *Sivapithecus*, *Sugrivapithecus*, *Ramapithecus*, *Kenyapithecus*, *Hispanopithecus*, *Ankarapithecus*, *Palaeosimia*, etc. Ces primates de la période Mio-Pliocène furent considérés comme plus ou moins singes spécialisés, étroitement apparentés aux 3 grands singes mais aussi quelquefois à l'homme.
- 2) *Pliopithecus*, *Epiplioptithecus* et *Limnopithecus* furent plus souvent considérés comme faisant partie de la lignée évolutive gibbon, une lignée s'étendant de l'Oligocène au présent.
- 3) *Propliopithecus* de l'Oligocène, fut ou bien exclusivement associé au gibbon ou reconnu comme un singe hominoïde généralisé qui pouvait être aussi bien ancêtre de l'homme que des grands singes.
- 4) Proconsul de l'Oligocène fut aussi considéré habituellement comme un singe hominoïde généralisé qui pouvait être aussi bien ancêtre de l'homme que des grands singes.
- 5) *Parapithecus* et *Apidium* de l'Oligocène furent considérés souvent comme représentant des formes anthropoïdes primitives du Vieux Monde. Certains auteurs font appel à eux pour expliquer la survenue de la lignée humaine.
- 6) *Oreopithecus* du Miocène fut une forme classée ou bien avec les singes du Vieux Monde ou bien avec les singes hominoïdés. Pour certains il fut confiné exclusivement à la lignée évolutive humaine.

Certains auteurs comme Topinard, Cope, Boule et Wood Jones, pensaient avant 1930 que la lignée humaine a évolué à partir d'un primate très généralisé qui évita de passer par un stade de singe hominoïde. Ces auteurs continuèrent à soutenir la même idée pendant la période 1935-1965 et ils furent rejoints par Shepers, Osman Hill, Straus, Piveteau et Genet-Varcin. Ces auteurs cherchèrent l'ancêtre commun entre l'homme et les autres primates à une époque très précoce, à l'Oligocène ou avant et, quelquefois même, jusqu'au Crétacé à l'ère

secondaire comme ce fut le cas de Genet-Varcin. Cet ancêtre était conçu comme ressemblant à un tarsier (un primate catarrhinien généralisé) ou un singe non spécialisé, tous des primates de petite taille. Ainsi, l'apparition de la bipédie chez les humains n'était pas considérée comme ayant été précédée d'un stade pré-brachiation mais plutôt par un stade quadrupède (ancêtre singe) ou un stade bondissant (ancêtre tarsier). Ce qui caractérise l'opinion de ces auteurs est que tous ou la plupart des fossiles de primates découverts alors, étaient considérés comme sans rapport avec l'évolution humaine et leurs analyses phylogénétiques étaient basées sur l'anatomie comparée et/ou l'embryologie.

Pour des auteurs comme Schepers (1946) et Osman Hill (1950, 1954), l'émergence de l'homme à partir des autres primates peut être expliquée, du moins en partie, par le fait que les humains sont des primates généralisés qui ont conservé beaucoup de caractères juvéniles, ce qui est un exemple de paedomorphose (voir les hétérochronies). En faisant cela, ils évitent une sur-spécialisation (une gérontomorphie\*) et ils conservent leur plasticité évolutive pour affronter les défis de l'environnement.

Comme Schepers ne pouvait pas utiliser les archives fossiles pour démontrer ses thèses, il se tourna vers l'embryologie. Notant que le fœtus humain ne ressemble pas, à aucun moment de son développement ontogénétique, à un singe hominoïde adulte actuel, - les deux groupes étant proches seulement dans les premiers mois - il insiste sur le fait que la proximité est même plus proche lorsque les embryons de l'espèce humaine et les archaïques Tarsoidea sont comparés, renforçant ainsi la notion d'une différenciation ancienne de l'homme. Schepers envisage l'évolution des primates comme dépendant de deux facteurs importants : l'augmentation graduelle de la taille du cerveau au cours du temps dans certaines lignées évolutives, mais pas dans d'autres et la tendance des primates d'être ou bien paedomorphiques (conservant les caractères juvéniles à l'âge adulte) ou bien gérontomorphiques (développant les caractères bestiaux). Selon Schepers, l'Eocène vit surgir un primate terrestre appelé *Paratarsioidea* d'un ancêtre ressemblant à un prosimien. Ce *Paratarsioidea* constitua le réservoir à partir duquel se différencièrent les OWM, les singes hominoïdes et les humains au Miocène supérieur ou à l'Oligocène inférieur. Alors que la différenciation vers les OWM aboutit à des formes arboricoles et terrestres, la différenciation du reste de cette souche qui ne se dirigea pas vers la spécialisation arboricole, constitue l'ancêtre des singes hominoïdes et des humains. Schepers le nomma *Anthropomorpha primitivae*, il était bipède dans son mode de locomotion. De là, les singes hominoïdes au cerveau relativement grand divergèrent dans différentes directions : une lignée évolutive étant représentée par *Propliopithecus*, *Pliopithecus* et le gibbon développa de longs bras et donna des formes à brachiation complète, alors que l'autre lignée devint gérontomorphique en développant un corps plus grand et bestial, comme le chimpanzé et surtout le gorille. Une autre portion d'*Anthromorpha primitivae* de l'Oligocène inférieur évita cette phase hominoïde et continua son évolution vers les humains modernes en passant par une phase *Pithecoïd homunculi*.

Par conséquent, pour Schepers, les australopithecines sont des créatures pédomorphiques comparées aux singes hominoïdes mais gérontomorphiques par rapport aux autres hominidés.

Comme Schepers, Osman Hill (1950, 1954) en appelle à l'opposition entre pédomorphie et gérontomorphie pour expliquer la phylogénie des primates. Pour lui, l'homme n'est pas issu directement d'un singe hominoïde. Si l'homme demeure, aujourd'hui, un primate relativement généralisé, peu différent de ses ancêtres immédiats, ce n'est pas le cas des singes hominoïdes qui firent l'objet de nombreuses spécialisations. Osman Hill

---

\* Les caractères gérontomorphiques sont liés avec les caractères bestiaux.

explique que le statut généralisé de l'espèce humaine est largement dû à la pédomorphose ou foetalisation qui est la rétention, à l'âge adulte, de caractères qui ne sont habituellement que transitoires durant l'enfance ou la vie fœtale. Par rapport à l'espèce humaine, les singes hominoïdes sont gérontomorphiques, c'est à dire qu'ils évoluèrent en poussant en avant les stades associés à des caractères spécialisés à l'âge adulte, le gorille étant la créature gérontomorphique par excellence.

Pour Osman Hill, l'ancêtre de l'homme est un primate catarrhinien généralisé. Pour lui, *Parapithecus*, de l'Oligocène inférieur d'Égypte, est un petit primate, généralisé qui descend de tarsoides de l'Eocène et qui pourrait être le progéniteur des OWM, des singes hominoïdes et aussi de l'homme.

Alors que Schepers et Osman Hill voient l'évolution des primates avec la dichotomie pédomorphose-gérontomorphose, d'autres, comme Wood-Jones, Straus, et Piveteau établissent la place de l'espèce humaine parmi les primates en comparant les trois principales radiations des primates du Vieux Monde : OWM, singes hominoïdes et humains. Cette comparaison leur permet de définir à la fois le moment de l'arrivée et l'aspect du dernier ancêtre commun de ces trois radiations.

Wood Jones (1948) pense que la phylogénie des primates est un assemblage complexe profondément marqué par une évolution parallèle. Il rejette d'abord les lémuriens affirmant que les Strepsirhini (lémuriens) et les Haplorhini (tarsiers, singes, grands singes et humains) représentent deux ensembles séparés de mammifères non apparentés phylogénétiquement. Les OWM et NWM développèrent leurs caractères simiesques indépendamment parmi les primates et une fois parmi les lémuriens. Notant que des fossiles comme *Dryopithecus*, *Sivapithecus* et *Propliopithecus* sont datés du Miocène et de l'Oligocène, Wood Jones évalue que la ou les lignées humaines se sont détachées des primates du Vieux Monde durant l'Eocène. Il suggère que des sujets tarsioïdiens, démunis de leur spécialisation actuelle (locomotion par saut et vision spécialisée) connus dans l'Eocène de l'Amérique du Nord et de l'Europe de l'Ouest dans Anaptomorphidae, pourraient constituer un ancêtre commun non spécialisé à la (les) lignée(s) humaine(s). Il est clair pour Wood Jones que les grands singes hominoïdes actuels ou fossiles sont trop spécialisés pour avoir pu être des ancêtres de la lignée humaine. Pour lui, un singe avec de grands bras, de courtes jambes et une brachiation ne peut pas être l'ancêtre d'un humain bipède.

La conception de Straus diffère un peu de celle de Wood Jones. Pour Straus (1949), les OWM furent le premier groupe à se séparer du tronc commun des primates catarrhiniens, suivis ensuite par la lignée humaine et plus tard par les grands singes hominoïdes. Les gibbons furent les premiers à se séparer du tronc des grands singes hominoïdes suivis par l'orang-outan et plus tard, par le groupe chimpanzé-gorille.

Contrairement à Wood-Jones et Straus, Piveteau ne voulait pas établir si les OWM étaient les plus primitifs ou les plus spécialisés des primates du Vieux Monde. Il pensait que cela importait peu.

Genet-Varcin (1963, 1969) ne compare que deux radiations issues des singes du vieux monde, les grands singes et les humains, comme nous le verrons plus loin.

Cet ancêtre lointain est vu par certains comme un primate qui a des caractères généralisés, non spécialisés, alors que, pour d'autres, il a des caractères spécialisés.

Pour d'autres auteurs comme Hürzeler, Arambourg, Schultz, Straus (après 1953), Le Gros Clark, Vallois, Leakey et Heberer, la lignée humaine a émergé directement à partir d'un grand singe hominoïde, mais à un stade non spécialisé (généralisé), évitant ainsi la radiation dryopithecine. Pour ces auteurs, la lignée humaine évita de passer par un stade hominoïde

spécialisé, présent aujourd'hui chez les trois grands singes actuels, continuant l'interprétation déjà faite, avant 1935, par Osborn (avant 1925), Schultz et Le Gros Clark. Les partisans de cette opinion de la période 1935-1965, n'étaient pas d'accord sur le moment géologique auquel la lignée humaine a divergé des autres primates, les évaluations allant aussi loin que le Miocène moyen à aussi près que le Pléistocène. Quant à l'aspect et au comportement de cet ancêtre commun, l'accord se fit sur une créature avec un petit corps ou bien un quadrupède non spécialisé ou une pré-brachiation, mais certainement pas un sujet de grande taille avec brachiation. Parmi les fossiles de primates, pour pouvoir émettre cette opinion, on a, en particulier, *Oreopithecus*, *Propithecus* et *Proconsul*.

Pour Hürzeler et Arambourg (après 1959), la lignée humaine divergea du groupe hominoïde avant que les autres hominoïdes n'aient divergé les uns des autres. Hürzeler pense qu'il a trouvé des preuves patentes pour cela dans les archives fossiles et non pas dans l'anatomie comparée. Hürzeler (1958, 1960) est persuadé que seuls les fossiles peuvent permettre d'interpréter les relations entre les sujets. Hürzeler (1954, 1956, 1958, 1960, 1962, 1968) pense qu'il a identifié un ancêtre précoce de la lignée humaine en *Oreopithecus*, un primate du Miocène d'Europe. *Oreopithecus* avait été interprété comme étant un membre des OWM. Pour Hürzeler, cependant, les caractères singes d'*Oreopithecus* sont des traces ou des caractères primitifs d'un ancêtre commun avec tous les primates catarrhiniens. Hürzeler voit dans les prémolaires, les canines relativement petites et la face non projetée en avant d'*Oreopithecus*, des signes certains de son affiliation exclusive à la branche humaine.

Hürzeler soutient que bien que les humains et les autres hominoïdes aient un ancêtre commun, ces derniers ont exploré une voie évolutive différente de celle des humains. Hürzeler voit dans *Proconsul* et tous les dryopithecines en général, d'anciennes créatures directement ancestrales aux trois grands singes actuels alors qu'il considère *Pliopithecus*, *Limnopithecus* et *Propithecus* comme des ancêtres directs des gibbons actuels. Ainsi, la lignée humaine n'a seulement pu diverger du groupe commun et primitif d'hominoïde qu'à une période précoce et à un stade où les grands singes n'étaient pas aussi différents les uns des autres. En d'autres mots, la branche humaine n'a pas pu dériver d'une créature plus ou moins spécialisée proche d'un des grands singes hominoïdes vivants. Comme *Oreopithecus* de la période Miocène était engagé dans la direction humaine, Hürzeler en déduit que les premiers hominidés sont à retrouver à une période encore plus ancienne. Hürzeler situe l'époque de la séparation de la lignée hominidé du reste des hominoïdes à l'Eocène ou au Paléocène.

A la suite de découvertes de plus de fossiles d'*Oreopithecus*, Hürzeler (1960) reconnut que les proportions corporelles (bras longs et jambes courtes) sont l'opposé du type humain. Il argumente qu'un tel caractère était probablement dû à une évolution parallèle plutôt qu'à une descendance directe avec les autres grands singes hominoïdes. De plus, il fait remarquer que le bassin court et large d'*Oreopithecus* indique qu'il était en train d'acquérir la position érigée, démontrant ainsi clairement que toute la lignée humaine a été engagée tôt dans le processus d'hominisation. Hürzeler a toujours préféré l'opinion qu'*Oreopithecus* n'était probablement pas un ancêtre direct des humains modernes, mais qu'il constituait plutôt une branche collatérale éteinte qui a divergé du tronc humain principal, peut-être aussi précocement qu'à l'Oligocène ou à l'Eocène. Les australopithecines étaient toutefois une autre branche collatérale de cette lignée principale menant aux humains actuels qui divergea à une période plus tardive que le fit *Oreopithecus*. Selon Hürzeler (1962), les australopithecines auraient divergé de la branche humaine au Pliocène supérieur mais en 1968, il suggère que cela se fit aussi tôt qu'au Miocène inférieur.

Comme Hürzeler, Arambourg autour des années 1960 dit que la lignée humaine a été la première à se séparer de la radiation des hominidés. Mais cela n'a pas toujours été l'opinion

d'Arambourg. Arambourg (1959, 1960, 1961, 1965) pense que la lignée humaine s'est séparée du groupe des hominoïdés avant que tous les autres hominoïdés soient passés par un stade gibbon *Propliopithecus*, ce dernier étant un représentant de la lignée gibbon qui pourrait probablement être aussi un ancêtre commun de tous les autres hominoïdés non humains, la lignée humaine étant issue d'une créature hominoïdée plus primitive et moins spécialisée que *Propliopithecus*.

Excluant *Limnopithecus* d'une telle situation ancestrale, Arambourg soutient que *Parapithecus* est à placer à la base de la lignée humaine. Pour lui, *Parapithecus* est une petite créature avec prognathisme réduit, petites dents antérieures et canines réduites. Arambourg ajoute ainsi à la lignée humaine *Oreopithecus* du Miocène supérieur en insistant sur le fait que c'est une créature bipède, de la taille d'un chimpanzé avec un relativement grand cerveau et un museau réduit, mais adapté à la vie arboricole à cause de ses proportions corporelles. Arambourg considère qu'*Oreopithecus* est une branche collatérale aberrante et éteinte du groupe des hominidés, étant donné qu'il est un brachiateur bipède. De plus, *Apidium* est également placé à la base de cette branche éteinte d'hominidé menant à *Oreopithecus*.

Entre 1943 et 1965, Arambourg recula dans le temps l'émergence de la lignée humaine par rapport aux autres primates. Alors qu'il affirme d'abord que la lignée humaine a été séparée du reste de la radiation hominoïde au Miocène inférieur, il écrit plus tard, que cette séparation s'est faite à l'Oligocène, voire à l'Eocène supérieur.

Des auteurs comme Schultz, (1950, 1960), Arambourg (avant 1959) et Straus (avant 1953), croyaient que la lignée humaine s'est séparée du groupe hominoïde non pas avant, mais plutôt après que s'en soit séparé le gibbon.

Pour Le Gros Clark, Vallois et Leakey, la nature de la divergence de la lignée humaine de celle des autres primates peut être mieux comprise à la lumière des grands singes.

Le Gros Clark (1934, 1936), se basant sur l'anatomie comparée, pense d'abord que la lignée humaine s'est séparée des singes hominoïdés à la base de cette radiation à l'Oligocène, à partir d'un sujet non spécialisé. Quelques années plus tard, après la découverte de nouveaux fossiles en Afrique de l'est et du sud, il se base sur les fossiles et non plus sur l'anatomie comparée et change d'opinion. Parmi les plus importants de ces changements, Le Gros Clark s'il maintient que la lignée humaine s'est séparée des hominoïdés à un stade où l'ancêtre était une créature anthropomorphe non spécialisée, dit toutefois que cette créature n'était peut-être pas aussi non spécialisée et aussi petite. Il dit maintenant (1936) que la lignée humaine s'est séparée de la base du tronc qui regroupe les trois grands singes, donc plus tôt qu'auparavant avec tous les hominoïdés. Il place maintenant cette séparation au Miocène, non plus à l'Oligocène et enfin, il ne parle plus d'évolution parallèle.

Pour Leakey (1943, 1948, 1953) l'homme et les grands singes dérivent d'un ancêtre commun pendant la première moitié du Miocène. Proconsul nous renseigne sur cette séparation homme-grands singes, car Proconsul est un sujet très primitif ressemblant à un singe. Il a plusieurs caractères simiesques dans sa boîte crânienne et les proportions de ses bras et jambes, démontrant qu'il est quadripède, mais d'un autre côté il est déjà clairement engagé dans la direction du singe par la morphologie de ses dents et de ses mâchoires. Ses caractères non spécialisés le placent dans la position ancestrale à la fois des grands singes vivants et des humains actuels. Ceci implique que les caractères spécialisés des grands singes actuels (torus supra-orbitaire important, grandes dents antérieures, longs bras, etc...) furent tous graduellement développés depuis le Miocène. Pour Leakey, les dryopithecines se séparèrent du tronc des grands singes avant la divergence grands singes/hominidés. Concernant la lignée humaine, pour Leakey, il n'y eut pas de stade brachiation, la bipédie se développant directement à partir de la quadrupédie. Il suggère que les restes fragmentés de

*Sivapithecus africanus* sont de bons candidats pour être ancestral à l'homme, alors que *Sivapithecus indicus* du Pliocène de l'Inde fait partie d'une branche collatérale hominidé éteinte avec *Ramapithecus* qui, lui-même, divergea de la branche humaine principale au Miocène moyen.

Après la découverte de deux mandibules d'un singe fossile au Kenya, Leakey change d'opinion et exclut Proconsul de la lignée évolutive des grands singes pour le mettre exclusivement à la base de la lignée humaine (Leakey 1963), ces deux lignées s'étant séparées à l'Oligocène supérieur.

Leakey reconnaît dans les nouveaux restes fossiles de primates découverts au Kenya, *Kenyapithecus africanus* et *Kenyapithecus Wickeri*, du Miocène inférieur et du Pliocène inférieur, respectivement, les plus vieux hominidés connus et il prétend que *Kenyapithecus* a utilisé des outils (Leakey 1968). Pour Leakey (1967), *Kenyapithecus* et *Ramapithecus* sont tous deux des hominidés précoces indiquant que les racines de la lignée humaine sont, géologiquement parlant, profondes.

Les vues d'Heberer (1950, 1959) sont similaires à celles de Leakey mais Heberer attribue à *Oreopithecus* un statut exclusif d'hominidé., Toutefois il voit en lui un rameau spécialisé mais éteint de la branche humaine.

Un troisième groupe d'auteurs (Washburn, Hooton, Gregory, Weidenreich, Von Koenigswald, Patterson, Simons, Pilbeam, et Simpson) pensent que la lignée humaine naquit des primates, d'un individu hominoïde soit pas trop spécialisé, soit spécialisé. Ce dernier ancêtre commun est un grand singe hominoïde engagé dans un mode de locomotion soit de prébrachiation, soit de brachiation plutôt qu'un petit hominoïde quadrupède. Le moment de cette naissance varie selon les auteurs : Oligocène, Miocène ou même plus tard au Pliocène.

Pour les partisans de cette vision de l'évolution humaine, la lignée humaine est née de la radiation dryopithécine, au sens large du terme mais les auteurs ne sont pas d'accord sur les relations entre l'espèce humaine et les grands singes hominoïdes. La plupart des auteurs excluent le gibbon mais pas l'orang-outan.

Washburn (1950, 1963), inclut tous les grands singes hominoïdes dans l'ascendance de l'homme. Pour lui, la radiation adaptative des hominoïdes, y compris l'homme, dépend de l'adaptation à la locomotion : la brachiation. Comment un singe se déplaçant par brachiation va-t-il se transformer en un homme bipède ? Par exemple, un bassin plus court et une légère reconfiguration des muscles accompagnateurs, sera nécessaire au gibbon pour obtenir une puissante extension de la jambe nécessaire à la bipédie. Parce que la morphologie du pied du gorille est proche de celle de l'homme, aucun changement évolutif majeur ne sera nécessaire pour transformer ce pied en un pied de bipède. De même, les muscles du membre inférieur utilisés par les grands singes hominoïdes pour grimper, ne nécessitent pas d'altération radicale de leur forme et de leur fonction pour devenir le complexe fonctionnel nécessaire à la bipédie, le grimper étant une préadaptation à la marche humaine. Pour Washburn, la lignée humaine s'est séparée des hominoïdes à la fin du Pliocène. Ceci implique que la différenciation observée maintenant entre gibbons, orang-outans, chimpanzés, gorilles et humains, s'est produite au Pliocène. Alors que Washburn incorpore le gibbon dans ses considérations phylogénétiques, Hooton, Gregory, Weidenreich, Von Koenigswald et Patterson l'excluent.

Pour Hooton (1946), la différenciation des hominoïdes survint à partir d'un type tarsoïde peu après le développement des OWM au Pliocène inférieur. La lignée humaine s'est séparée des autres grands singes au Miocène inférieur pour passer par un stade ressemblant aux australopithèques.

Gregory, Weidenreich et Von Koenigswald croient que cet ancêtre est plus spécialisé. Pour Gregory (1938, 1951), la branche humaine dérive d'un ancêtre ressemblant à un chimpanzé au Pliocène inférieur.

Weidenreich (1943, 1946) pense que la lignée humaine n'est pas plus proche des grands singes africains que de la lignée de l'orang-outan. Il n'exclut pas la possibilité d'interfécondité avant la séparation complète des différentes lignées des grands singes et de l'homme au Miocène inférieur.

Von Koenigswald (1960, 1963, 1964, 1976) fait dériver la lignée humaine des dryopithecines les moins spécialisés comme *Ramapithecus*, *Sivapithecus* et *Kenyapithecus* au Miocène supérieur ou au Pliocène inférieur en Asie, où il situe le berceau de l'humanité.

Patterson (1954) fait dériver les hominoïdés d'un individu spécialisé, quadrupède à ce stade précoce de leur développement, à l'Oligocène. Ce mode de locomotion fut remplacé au Miocène ou au Pliocène, par différents modes de locomotion par brachiation. Pour lui, la lignée humaine s'est différenciée des grands singes africains au Miocène pendant un stade de dryopithèque à partir d'un ancêtre avec brachiation.

Pour Simons, Pilbeam et Simpson, l'émergence de la lignée humaine est à comprendre largement à la lumière des grands singes africains.

Pour Simons (1961, 1963, 1964, 1965, 1967) et Pilbeam (Simons and Pilbeam 1965 ; Pilbeam and Simons 1965), la lignée humaine naquit de la radiation dryopithèque mais qu'ils réduisent à *Gigantopithecus*, *Dryopithecus* et *Ramapithecus*. *Gigantopithecus* est considéré comme une branche collatérale éteinte s'étant détachée du groupe principal dryopithèque au Miocène ou au Pliocène. Pour eux, le genre *Dryopithecus* est composé de plusieurs espèces distribuées à travers le Vieux Monde, deux d'entre elles menant directement aux chimpanzés et aux gorilles, ces ancêtres respectifs étant *Dryopithecus africanus* et *Dryopithecus major*. Ils considèrent que *Ramapithecus* du Miocène supérieur ou du Pliocène inférieur, dont la distribution géographique est large, est une forme ancestrale directe et exclusive de la lignée humaine. *Ramapithecus* est décrit comme une créature avec des canines réduites, une arcade dentaire parabolique, une face non projetée en avant et une tendance à la position érigée. Ils établissent une relation généalogique entre les humains actuels et les deux grands singes africains, avec l'orang-outan actuel ayant une parenté plus éloignée. La lignée de l'orang-outan s'est détachée du groupe dryopithèque avant le groupe chimpanzé-gorille et la lignée humaine s'est détachée de ce groupe : « Ainsi, on peut provisoirement postuler qu'une lignée hominoïde précoce donna naissance aux ancêtres de Pongo (orangs) et à l'Oligocène supérieur ou au Miocène inférieur, aux espèces de singes ressemblant à *Dryopithecus*, à présent inconnues, qui sont ancestrales à Pan (chimpanzés), Gorilla et peut-être à Homo » (Simons and Pilbeam, 1965). Simons et Pilbeam ne sont pas certains que la lignée humaine a évolué directement d'une créature ressemblant à des dryopithèques ou à *Propliopithecus*. Un autre candidat a été proposé plus tard comme dernier ancêtre commun entre les humains et les grands singes, c'est *Aegyptopithecus*. Ceci a amené Simons (1965, 1967) et Pilbeam (1967) à placer la lignée humaine plus loin dans le temps, à l'Oligocène.

Simpson (1962, 1963, 1963, 1966) croit que la lignée orang-outan s'est détachée la première du groupe dryopithèque, suivie par la lignée humaine, laissant le chimpanzé, et le gorille fusionnés ensemble pour quelque temps avant leur séparation. Pour Simpson, la lignée humaine a un dernier ancêtre commun avec les chimpanzés et les gorilles, probablement au Miocène. Cet ancêtre ressemble plus à Pan qu'à Homo, il est moins spécialisé que les deux grands singes africains. La lignée humaine développa la bipédie après sa divergence. *Ramapithecus* et probablement *Kenyapithecus* seraient exclusivement près de l'ancêtre de la lignée humaine.

En résumé, l'abandon des hypothèses polyphylétiques (certaines races humaines ont un rapport phylogénétique plus étroit avec certaines espèces de primates qu'avec d'autres races humaines) et parallèles (la lignée évolutive humaine n'a pas de relation avec les autres primates) qui étaient soutenues avant 1935, rendit ensuite possible l'élaboration de nouvelles hypothèses dans un contexte scientifique nouveau. Les débats se restreignent maintenant à savoir si la lignée humaine est née d'un primate non spécialisé, non hominoïde (et non prosimien), d'un grand singe hominoïde non spécialisé ou bien d'un grand singe hominoïde quelque peu spécialisé.

Ce nouveau contexte scientifique a été rendu possible largement à cause d'une amélioration significative des archives fossiles d'hominidés mais aussi de primates non humains. Pour la première fois, les fossiles sont utilisés pour élaborer des hypothèses phylogénétiques et l'importance de l'anatomie comparée s'en trouve d'autant réduite.

Entre 1950 et les premiers résultats des études moléculaires ayant trait à l'évolution humaine, après 1965, les idées sur l'évolution de l'homme évoluèrent, en partie du fait de la découverte des fossiles d'Australopithèques\*.

Après 1935, la notion que l'homme moderne naquit d'un ancêtre hominidé lui ressemblant, au Pliocène ou au Pléistocène inférieur, fut abandonnée. La plupart des auteurs favorisent alors l'idée qu'un ancêtre hominidé ressemblant à l'homme moderne n'apparut pas avant le Pléistocène moyen, voir le Pléistocène supérieur. Plusieurs facteurs sont à l'origine de ce changement d'opinion. Vers les années 1950, la question était de savoir si la lignée humaine s'est séparée des autres primates à un stade grand singe pré-hominoïde non spécialisé, à un stade grand singe hominoïde précoce ou à un stade grand singe hominoïde plus tardif, déjà quelque peu spécialisé. Ces débats furent renforcés par les discussions sur le rôle joué par les australopithèques dans l'évolution humaine.

La découverte des australopithèques contribua à l'abandon de la notion d'ancêtres ressemblant à l'homme moderne dans le Pliocène ou le Pléistocène inférieur et à rendre les pithécantropes plus modernes, faisant d'eux des ancêtres plus appropriés de l'homme moderne.

Dans les années 1950 et 1960, la phylogénie humaine pouvait être le mieux expliquée par trois hypothèses. Une première était l'hypothèse multilinéaire du type "*Presapiens*" disant que l'homme moderne descend exclusivement d'un ancêtre ressemblant à un homme actuel, avec tous les autres hominidés primitifs étant des branches collatérales éteintes. Elle est défendue par Howells et Leakey qui emboîtent le pas à Le Gros Clark. Une deuxième hypothèse est une vision parallèle dans laquelle à la fois les formes ressemblant à des hommes modernes ou à des hommes primitifs ont contribué directement à l'ascendance des principales races humaines actuelles. Cette interprétation qui, nous l'avons vu, était bien représentée avant 1950, continua dans les années 1950 et 1960. Une troisième hypothèse est une vision linéaire dans laquelle des ancêtres ressemblant à des hommes primitifs donnent graduellement naissance aux hommes modernes, cette hypothèse a quelques variantes.

Comme déjà indiqué, il faut aussi tenir compte du fait qu'en ce qui concerne les Néanderthaliens, on ne peut pas les rattacher étroitement à l'une ou l'autre hypothèses et ce, d'autant plus que certains admettent qu'il y a eu interfécondité entre eux et les autres hominidés.

---

\* En réalité, Dart avait rapporté la découverte de l'enfant de Taung, un Australopithèque, dès 1924 et par la suite, les découvertes sud-africaines ont été très nombreuses avant les années 1950 et les travaux moléculaires mais tous les auteurs n'ont pas pris en considération ces découvertes de fossiles.

### Les hypothèses multilinéaires.

Avant 1935, nous l'avons vu, de nombreux auteurs pensent que plusieurs groupes d'hominidés fossiles soit ressemblent trop aux grands singes, soit sont trop spécialisés ou sont apparus trop tard pour être les ancêtres des humains actuels. Les groupes fossiles étaient censés représenter des branches collatérales éteintes de l'arbre de la famille humaine. Avant 1935, les partisans de cette interprétation ne s'accordaient pas pour considérer que l'ancêtre direct de la lignée humaine ressemblait plus à un grand singe ou à un homme. La polémique continua après 1935, mais fut modifiée de deux manières. Tout d'abord, de nombreux auteurs dont Keith, Hooton, Leakey, et Howells se départirent complètement ou partiellement de cette interprétation. En second lieu, il devint plus difficile que dans le passé de prétendre que les humains actuels sont issus exclusivement d'un ancêtre précoce ressemblant à un homme moderne. C'est probablement pourquoi Le Gros Clark, Leakey et Howells abandonnèrent cette idée alors que Vallois et Heberer situent cet ancêtre apparaissant moderne, au Pléistocène moyen plutôt qu'au Pléistocène inférieur. Dans ce nouveau contexte, deux versions de l'hypothèse plurilinéaire furent suggérées dans les années 1950-1965 : la version « Présapiens » et la version « non-présapiens ».

Après 1940, Le Gros Clark (1940, 1945, 1946, 1950, 1954, 1955) revint sur sa position antérieure qui était, vers 1935, que les hommes actuels descendent d'un type humain moderne découvert au Pléistocène inférieur en Afrique (faisant allusion aux fossiles de Kanam et de Kanjera), tous les autres fossiles d'hominidés (*Pithecanthropus*, *Sinanthropus* et même *Eoanthropus*) ne sont probablement pas liés à la survenue des hommes modernes. Quelques années avant 1940, il changeait d'opinion pour exclure les restes de Kanam et de Kanjera de la phylogénie humaine et prétendre que l'homme de Piltdown et *Sinanthropus* ont certains caractères de l'homme moderne, sans toutefois en faire des ancêtres directs de l'homme actuel.

A partir de 1940, il exclut la notion d'un ancêtre de la lignée humaine du Pléistocène inférieur, ne ressemblant pas à un homme moderne. Il reconnaît maintenant une lignée évolutionniste allant des premiers pithécanthropes aux humains actuels, qui n'est pas linéaire mais compte un certain nombre de branches éteintes. Cependant, en premier lieu, il n'est pas certain que la distribution géographique des pithécanthropes soit restreinte à l'Asie du sud-ouest (*Pithecanthropus*, *Sinanthropus* et *Meganthropus*), mais ensuite il reconnaît sa présence en Afrique (*Africanthropus* et *Atlanthropus*) et peut-être en Europe (l'homme de Heidelberg). Le groupe du Pléistocène inférieur est caractérisé, selon lui, par une petite capacité crânienne, un front fuyant, un torus supra-orbitaire développé et de grandes dents. Puis, il conçoit le groupe des pithécanthropes comme ayant suffisamment de variation de la taille du cerveau pour avoir pu donner directement toutes les formes tardives d'hominidés par un ancêtre du Pléistocène moyen ressemblant relativement à un homme moderne. Il voyait cet ancêtre comme un Néanderthalien non spécialisé différent de l'homme moderne par son torus supra-orbitaires développé et la grande épaisseur de ses parois crâniennes. Le Gros Clark considère que les fossiles de Steinheim, Fontechade, Swanscombe, Ehringsdorg, Saccopastore, Krapina et du Mont Carmel, sont représentatifs de cet ancêtre.

Dans la conception ultérieure de la phylogénie humaine, ce groupe ressemblant relativement à un homme moderne est à la base de deux branches : l'une menant directement aux humains modernes et l'autre à la branche collatérale et éteinte des Néanderthaliens spécialisés. La première est caractérisée par une réduction du torus supra-orbitaire, de la taille des mâchoires et des dents et par l'apparition d'un crâne plus arrondi avec un front vertical alors que dans la branche Néanderthal, appelée *Homo neanderthalensis*, l'élargissement progressif du cerveau est associé à l'accroissement exagéré du torus supra-orbitaire, la survenue de quelques spécialisations du crâne et des dents et la courbure prononcée des os

des membres. Pour lui, s'il existe un certain nombre de similarités morphologiques entre les pithécantropes et *Homo neandertalensis*, elles ne sont pas expliquées par une descendance directe mais plutôt par une évolution régressive de la branche Néanderthal.

Si Le Gros Clark a revu entièrement sa position, ce ne fut pas le cas pour Vallois, Heberer et Genet-Varcin qui restèrent fidèles à l'hypothèse multilinéaire pendant la période 1950-1965.

Heberer (1950) conçoit une évolution parallèle des trois principales lignées évolutives au Pléistocène en des régions géographiques plus ou moins différentes (en particulier pour les archanthropiens asiatiques). Il suggère que toute cette radiation hominidé était dérivée d'un stade australopithèque aux limites du Pliocène avec le Pléistocène avec, au Pléistocène inférieur, une divergence des lignées Presapiens et paléanthropien (Néanderthal) d'un ancêtre commun archanthropien (Ngandong, Sangiran et Choukoutien). Plus tard, Heberer (1959) conclut que la séparation s'était faite au début du Pléistocène moyen puis en 1965, il révisé son schéma et fait dériver la lignée des *Presapiens* d'un type néanderthaloïde du Pléistocène moyen. L'évolution parallèle des trois lignées différentes est moins clairement indiquée : la radiation hominidé commence même à apparaître comme trois vagues évolutionnistes successives dans le temps (archanthropiens, paléanthropiens et néanthropiens), les deux premières étant caractérisées par de nombreuses branches collatérales éteintes.

De même que Vallois et Heberer changèrent d'opinion sur l'époque où apparurent les ancêtres Presapiens, Genet-Varcin fit de même, mais elle place les formes ressemblant aux humains modernes dans des temps très anciens. Tout d'abord, Genet-Varcin (1963) dit que les formes hominidés qui appartiennent toutes deux à *Pithecanthropus* et *Homo* qui sont plus ou moins contemporains au Pléistocène, ont un dernier ancêtre commun aussi précocement qu'à l'Oligocène. En fait, elle fait dériver tout un groupe d'espèces représentées par *Oreopithecus*, *Ramapithecus*, *Australopithecus*, *Pithecanthropus* et *Homo*, de cet ancêtre commun. Pour elle, la branche éteinte des Néanderthaliens divergea, au Pliocène supérieur, de la lignée conduisant aux hommes modernes (*Homo*) et non pas de celle conduisant au *Pithecanthropus*.

Plus tard, Genet-Varcin (1967, 1969) propose un schéma dans lequel les archanthropiens (*Pithecanthropus*), les Néanderthaliens et *Homo sapiens*, ont divergé indépendamment d'un ancêtre commun au Pliocène supérieur ou moyen. Les deux premières branches ne donneront pas de représentant vivant actuel alors que la troisième donnera les humains actuels. La conception de Genet-Varcin nie la succession supposée de stades évolutifs dans l'évolution humaine comme ceux qui sont représentés par les *Australopithecus*, les archanthropiens, les Néanderthaliens et les hommes modernes. Au contraire, sa nouvelle conception est que seulement les représentants précoces et les moins spécialisés des archanthropiens et des Néanderthaliens sont étroitement apparentés à la lignée qui a conduit aux hommes actuels. Parmi les archanthropiens, *Tchadanthropus* et *Telanthropus* représenteraient bien de telles espèces précoces et non spécialisée. Parmi les Néanderthaliens, les fossiles de Steinheim, Swanscombe et Fontéchevade pourraient constituer les formes moins spécialisées. En d'autres mots, plus les branches évolutionnistes des archanthropiens et des Néanderthaliens divergèrent indépendamment de la lignée principale menant aux hommes modernes au Pliocène et au Pléistocène, plus elles se spécialisèrent en développant des structures massives comme des arcades sourcilières massives. Pour Genet-Varcin (1967, 1969), la lignée menant aux hommes modernes est une lignée foetalisée, étant caractérisée par des formes qui conservent, à l'âge adulte, des caractères généralisés et juvéniles. L'opinion de Genet-Varcin changera encore, comme nous le verrons.

## **Des hypothèses multilinéaires aux hypothèses parallèles.**

Alors qu'un certain nombre d'auteurs continuent à proposer des hypothèses multilinéaires, en particulier du type Presapiens, durant les années 1950 et 1960, d'autres changèrent d'orientation pour transformer leurs premières hypothèses multilinéaires en hypothèses parallèles. Ce fut le cas de Howell et de Leakey.

Howells (1942, 1944, 1950) initialement, préconisait que la phylogénie humaine était caractérisée par une radiation adaptative, c'est à dire la survenue de plusieurs lignées évolutionnistes hominidées divergeant d'un ancêtre commun ressemblant à un grand singe, quelques unes ou toutes ayant indépendamment un accroissement de la taille du cerveau. Bien que cet ancêtre commun ne soit pas décrit précisément, il dit (Howells, 1944) : « Vous pouvez difficilement accepter à la fois les hommes de Piltdown et de Pékin dans votre généalogie ». De même, la lignée Néanderthal apparue d'abord à Heidelberg, puis à Steinheim, n'est pas l'ancêtre des races humaines modernes. Il reconnaît que plusieurs lignées des hominidés furent éteintes et pense que *Homo sapiens* entra en scène aussi tôt qu'au Pléistocène inférieur.

Après 1950, les opinions de Howell changent. Il se départit de l'hypothèse Presapiens et du concept d'une radiation dans l'évolution humaine. Les changements d'opinion survenus chez Howell furent les suivants :

Tout d'abord, il dit que les hominidés récents sont nés d'une espèce ressemblant à *Pithecanthropus* et non plus d'un ancêtre inconnu commun à *Pithecanthropus* et *Sinanthropus*. Deuxièmement, il croit qu'*Homo sapiens* n'arriva pas avant le Pléistocène moyen, voire plus tard, plutôt qu'au Pléistocène inférieur. Troisièmement, les individus de Heidelberg et de Steinheim sont classés maintenant parmi les premiers ancêtres des hommes modernes et ne sont plus considérés comme des représentants de la lignée Néanderthalienne. Quatrièmement, la lignée Néanderthalienne n'aurait pas évolué indépendamment à travers le Pléistocène, comme il l'avait dit précédemment mais elle aurait divergé au Pléistocène moyen ou supérieur, à partir soit des pithécanthropiens, soit des présapiens.

Howells (1959) reconnaît maintenant trois groupes d'hominidés qu'il fait dériver d'un stade australopithèque répandu à travers tout le Vieux Monde. Deux groupes différents d'hominidés sont reconnus au Pléistocène inférieur. L'un est du groupe de pithécanthrope avec des représentants en Asie de l'Est (*Pithecanthropus* et *Sinanthropus*) et en Afrique du Nord (*Atlanthropus*) qui va persister jusqu'au Pléistocène supérieur étant donné qu'il a été retrouvé loin à l'Est (l'homme de Solo) et probablement aussi en Afrique du Sud (l'homme de Rhodésie).

Le second groupe, au Pléistocène inférieur, fit son apparition à l'Ouest du Vieux Monde, avec l'homme de Heidelberg en Europe et *Telanthropus* en Afrique du Sud. Cette lignée aurait évolué rapidement et serait issue d'un ancêtre ressemblant au Pithécanthrope. Elle serait à la base de la lignée humaine. Cette lignée évolutionniste était représentée au Pléistocène moyen par les restes de Swanscombe et de Steinheim. Cette souche paraissant moderne aurait pu être suivie au Pléistocène supérieur en Europe (Fontéchaude), au Moyen Orient (Skhul) et en Afrique de l'Est (Kangera).

Le troisième groupe reconnu par Howell est celui des Néanderthaliens dérivés, au Pléistocène moyen ou supérieur, soit des pithécanthropes, soit des Présapiens (Steinheim, Swanscombe). Pour Howell la lignée évolutionniste menant aux humains actuels évoluait vers la modernité alors que la lignée Néanderthal allait simultanément vers un processus de « Néanderthalisation ». Une interfécondité aurait été possible entre les types Néanderthal (Tabun) et *Homo sapiens* (Skhul) au moins au Moyen-Orient. C'est ainsi qu'Howell explique

les aspects néanderthaloïdes des individus de Skhul, une souche secondaire d'*Homo sapiens* qui n'est pas située sur la branche évolutionniste principale. Vers le milieu des années 1960, Howells (1966, 1967) ne croit plus à l'évolution humaine par radiation adaptative. Maintenant, sa vision de l'évolution humaine est celle d'une évolution parallèle avec un certain nombre de branches collatérales évoluant vers l'extinction. Dans cette nouvelle vision, tous les hominidés récents sont perçus comme étant issus d'un stade évolutif homogène, répandu et de longue durée appelé *Homo erectus*. De ce nouveau point de vue l'homme de Heidelberg n'est plus l'ancêtre exclusif des hommes moderne, mais il est une sous-espèce d'*Homo erectus*, alors que l'ascendance des Néanderthaliens est probablement reliée à l'homme de Heidelberg par la mâchoire de Montmaurin. Howell imagine que l'homme de Steinheim aurait pu être l'ancêtre à la fois des Néanderthaliens et des hommes modernes. Alors qu'ils continuent leur évolution vers les humains modernes, il y aurait eu interfécondité entre ces deux groupes d'hominidés au Moyen-Orient, mais pas en Europe, ce qui expliquerait les particularités morphologiques des récents Néanderthaliens classiques en Europe et l'extinction qui s'en suivit.

Tout comme celle de Howells, la conception de la phylogénie humaine de Leakey subit de profonds changements dans les années 1950 et 1960. Il abandonna également des hypothèses multilinéaires du type Présapiens. Tout d'abord, il prétend que l'origine d'*Homo sapiens* se situe au Pléistocène inférieur. Leakey (1953) place sur la lignée menant aux humains modernes des spécimens fossiles comme la mâchoire de Kanam (Kenya) du Pléistocène précoce, alors que les fossiles de Kanjera (Kenya), Swanscombe (Angleterre) et Fontéchaude (France) sont datés du Pléistocène moyen. Ces trois derniers sont présentés comme étant sûrement du type *Homo sapiens*.

Pour Leakey, le développement et la diversification des humains actuels a été un processus évolutif lent qui a nécessité au moins tout le Pléistocène. Pour lui, tous les spécimens de pithécanthropes et de néanderthaliens appartiennent à une branche évolutionniste séparée et éteinte qui n'était pas en train d'évoluer vers des caractères moins primitifs, mais au contraire, se diversifiait progressivement vers des sur-spécialisations, toujours plus marquées qui ne pouvaient pas être héritées et données au groupe évolutif hominidé commun.

Après 1959, la conception de la phylogénie humaine de Leakey changea complètement du fait de la découverte de nouveaux fossiles. Tout d'abord, Leakey (1959, 1960, 1961b) soutient que *Zinjanthropus*, un australopithèque du Pléistocène inférieur est l'ancêtre direct des humaines vivants. Puis, Leakey (1961d, 1961f, 1963, 1966) exclut *Zinjanthropus* de sa position ancestrale pour le remplacer par *Homo habilis*, également du Pléistocène inférieur (Leakey et al, 1964). *Homo habilis* évoluerait vers *Homo sapiens* alors qu'*Homo erectus*, (un pithécanthrope) serait une branche collatérale asiatique.

Les conséquences de la découverte de ces nouveaux fossiles sur la conception de Leakey de la phylogénie humaine furent les suivantes : en premier lieu, *Homo sapiens* apparut plus tard, au Pléistocène moyen et non inférieur ; en second lieu, la vitesse d'évolution de la lignée menant aux hommes modernes, est maintenant considérée comme étant plus rapide car les hominidés fabricants d'outils vivent dans un environnement culturel (Leakey 1960a, 1961a, 1961b) ; en troisième lieu plusieurs fossiles d'hominidés préalablement assignés par Leakey (1953) aux lignées évolutionnistes collatérales éteintes, les pithécanthropes (*Africanthropus*) et Néanderthal (les hommes de Rhodésie et de Steinheim) sont maintenant insérés comme ramification dans la branche principale menant aux hommes modernes (Leakey, 1960a, 1961a, 1961b, 1963) ce qui réduit considérablement la diversité taxonomique et la distribution géographique des hominidés évoluant vers l'extinction ; pour lui (Leakey 1966) *Homo erectus* est né en Afrique et se déplacera ensuite vers l'est, en Asie ;

en quatrième lieu, les deux lignées évolutionnistes hominidés – l'une évoluant vers l'homme moderne et l'autre vers les lignées éteintes des pithécantropes et des néanderthaliens – dites auparavant divergentes, sont maintenant considérées comme suffisamment proches pour pouvoir être l'objet d'interfécondité. Cette concession est fondamentale pour la nouvelle vision de la phylogénie humaine de Leakey, qui de multilinéaire est transformée en hypothèse parallèle.

### **Ancêtres polymorphes et lignées parallèles**

Dans les années 1950 et 1960, les archives fossiles posent des défis à ceux qui sont intéressés par la phylogénie humaine. Howell et Leakey en sont un exemple. D'autres auteurs sont convaincus que les hypothèses parallèles s'adaptent mieux aux archives fossiles. Les partisans de ces hypothèses parallèles prétendent que les principales races humaines modernes pourraient avoir leur ascendance plus ou moins indépendamment au cours d'une grande partie du Pléistocène. Toutes les différentes lignées évolutionnistes humaines parallèles sont dérivées d'un ancêtre commun primitif (ressemblant à un grand singe). Cependant, cela n'empêche pas les partisans de ces hypothèses parallèles de prétendre que certaines de ces lignées évolutionnistes atteignent leur stade moderne avant les autres.

L'interprétation de lignées parallèles et asynchrones est basée sur la reconnaissance de plusieurs ancêtres qui passent par une série de stades évolutifs. Le soutien de ce concept peut quelquefois embrouiller la distinction entre les deux hypothèses différentes suivantes : l'une est que des lignées multiples passent par les mêmes stades évolutifs mais à des vitesses différentes. L'autre dit que deux lignées différentes (l'une ayant l'air moderne et l'autre ayant l'air primitive) contribuent à l'homme moderne. La première option est celle de Coon et de Thoma, la seconde celle de Weckler. Il est plus difficile de situer Osman Hill et Piveteau.

Pour Weckler (1954, 1957, 1964), les deux branches principales donnant naissance à l'homme moderne sont aisément reconnues par leur morphologie différente et leur différente distribution géographique. Weckler fait dériver toutes les races humaines modernes d'un ancêtre commun primate qui vivait en Afrique, en Inde et au Moyen Orient au Pliocène ou au Pléistocène inférieur. A partir de ce centre de dispersion, Weckler conçoit l'évolution humaine orientée autour de deux branches principales qui sont isolées à travers le Pléistocène inférieur et moyen par des obstacles comme la Mer Noire et la Mer Caspienne et les montagnes du Caucase et de l'Himalaya. C'est en vivant dans des conditions environnementales différentes que les hominidés de ces deux régions développèrent des différences morphologiques et de comportement.

Dans l'une de ces régions – Asie de l'Est – des hominidés comme *Pithecanthropus*, *Sinanthropus*, Néanderthals (l'homme de Solo) et l'homme de Wadjack font partie d'une lignée primitive qui donna des types régionaux ou raciaux d'humains modernes tels que les Australiens. Dans l'autre région – Afrique, Asie de l'Ouest, et Europe – les hominidés comme ceux de Fontéchevade, Swanscombe, Heidelberg, Kanam et Kangeru font partie de la souche moderne qui donna naissance à plusieurs races humaines modernes, à la fin du Pléistocène moyen.

Weckler déclare que les races hominidés qui sont les produits de mélanges entre les branches semblant modernes et Néanderthaliennes, contribuent directement ou indirectement à la constitution génétique des races humaines modernes.

Pour Osman Hill et Piveteau, cependant, la reconnaissance de ces deux branches évolutionnistes est plus difficile car chacune passa à travers une série de stades ou vagues évolutifs complexes qui embrouillent les modalités évolutionnistes avec évolution parallèle de plusieurs lignées modernes et éteintes.

Dans cet arbre de la famille hominidé avec de multiples branches, Osman Hill (1954) reconnaît trois stades évolutifs : pithécanthrope, néanderthal et homme moderne.

Coon et Thoma interprètent les archives fossiles hominidés comme représentant plus de deux lignées évolutionnistes contribuant génétiquement à l'homme actuel. Mais, contrairement à Osman Hill et à Piveteau qui postulent la séparation relative de ces lignées, Coon et Thoma les considère comme faisant partie d'une seule tendance évolutionniste passant par une série de stades évolutifs identiques. Pour eux, la disparité entre fossiles semblant primitifs ou modernes, s'explique par des lignées évolutionnistes passant par les mêmes stades évolutifs mais à des vitesses différentes.

Coon (1959, 1962, 1965) pense que les cinq races principales modernes qu'il reconnaît, Australoïde, Congoïde, Capoïde, Mongoloïde et Caucasoïde, vivaient dans différentes régions géographiques et étaient soumises à différentes pressions de sélection. Ces races apparurent au Pléistocène moyen, voire avant lui. Il situe ces races ainsi : l'Australoïde du sud-est asiatique et d'Australie qui est la plus archaïque comprend les fossiles de Wadjack (*Homo sapiens*), l'homme de Solo et *Pithecanthropus* (*Homo erectus*) et même probablement *Meganthropus* ; la race Congoïde d'Afrique est rapportée à *Homo erectus* par les fossiles de Broken Hill et de Chellean 3 (Olduvai) et peut-être aussi loin que les australopithèques ; la race Capoïde d'Afrique ne peut pas bien être située dans le temps, probablement au Pléistocène moyen à Ternifine en Afrique du Nord, avant de se déplacer vers le sud à l'extrémité du continent. Ces trois groupes raciaux passent le seuil *erectus/sapiens* tardivement au Pléistocène supérieur, elles évoluent lentement. Tout ceci implique que *Homo sapiens* apparut dans le monde à différents endroits et à des temps différents.

Pour Coon, l'évolution se fait plus rapidement en Europe, en Asie de l'ouest et en Chine durant le Pléistocène. La race mongoloïde de l'Asie de l'est et des Amériques, a passé le seuil *erectus/sapiens* près du passage du Pléistocène moyen au Pléistocène supérieur comme le démontre *Sinanthropus*. Selon Coon, la race caucasoïde, distribuée en Asie de l'ouest, en Europe et en Afrique du Nord, est la plus dynamique. Elle atteint le stade *Homo sapiens* aussi précocément qu'au milieu du Pléistocène moyen. Mais on peut la retrouver au Pléistocène inférieur dans les fossiles d'Ubeidiya (Israël), représentant un stade *Homo erectus* ou australopithèque. Coon place tous les néanderthaliens de cette race caucasoïde dans le Pléistocène supérieur s'adaptant au froid, s'interfécondant aux caucasiens vivants, c'est à dire qu'il s'éteignirent par absorption (Coon 1962a : 549, 1962b : 41.42). Pour Coon, chaque race a sa propre histoire évolutionniste sans avoir, cependant, une évolution totalement indépendante car Coon admet des contacts entre elles.

Thoma (1962, 1965, 1971, 1973) conçoit la phylogénie humaine comme une série de lignées évolutionnistes parallèles évoluant vers les humains actuels par trois phases successives dans le Vieux Monde : archanthropique, paléoanthropique et néanthropique. Pour lui, il n'y a pas de transition *sapiens/erectus*, il y a un seul pool génique appelé *Homo sapiens*.

Les trois lignées évolutionnistes reconnues par Thoma sont la lignée *Homo sapiens australasiatique* (allant de *Pithecanthropus*, *Meganthropus* inclus aux australiens actuels, par les fossiles de Solo et de Wadjak), la lignée menant à *Homo sapiens Eurafrikanus* (avec les fossiles de Heidelberg, Vertesszöllös, Swanscombe, Steinheim et Fontéchevade) avec une interfécondité à plusieurs occasions avec les Néanderthaliens en Europe et au Moyen Orient, les races modernes africaines divergeant tardivement, au Pléistocène supérieur de cette lignée, la troisième lignée relie l'ancêtre archanthropine à *Homo sapiens mongolicus*, les Mongols modernes, ayant son origine en Afrique comme le démontre le fossile de Rabat, cette race évolutionniste complexe donna naissance à des groupes néanderthaliens variés allant du

Moyen-Orient (Shamidar) à des groupes plus spécialisés (la Chapelle aux Saints) et les néanderthaliens classiques, avec interfécondité entre eux et avec *Homo sapiens Euraffricanus*.

Thoma propose que toutes les lignées évolutionnistes descendent d'un ancêtre commun africain du Pléistocène inférieur qu'il appelle l'archanthropine primordial et, à partir de là, les différentes lignées évolutionnistes se dispersent dans le Vieux Monde.

### **Hypothèses linéaires**

Pour d'autres auteurs, les archives fossiles peuvent être expliquées le mieux en faisant appel à une hypothèse phylogénétique plus ou moins linéaire, suivant l'interprétation que Weinert et von Eickstedt avaient donnée entre 1935 et 1950.

Il n'est pas nécessaire ici que l'évolution humaine suive une voie évolutionniste rigide, bien que Brace insiste sur une certaine rigidité des stades évolutifs. Cependant, von Koenigswald conçoit les stades évolutifs comme des événements réticulés qui peuvent s'accommoder de différents rythmes de changements évolutifs, alors qu'Arambourg les envisage comme des stades polymorphes (composés d'espèces semblant modernes et primitives).

Pour Von Koenigswald (1956) la phylogénie humaine est caractérisée par la transformation progressive d'anciens hominidés ayant un certain nombre de caractères primitifs en types humains modernes, par une série de stades évolutifs plus ou moins bien définis.

Von Koenigswald insiste sur les caractères ressemblant à ceux des grands singes parmi le groupe d'hominidés le plus ancien – les pithécantropes du Pléistocène inférieur – comme la taille moyenne du cerveau, les canines et les incisives assez grandes et le crâne voûté et allongé avec des arcades sourcilières proéminentes. Avec le temps, ces caractères sont progressivement perdus et remplacés par des caractères ressemblant à des caractères modernes. Ainsi, il reconnaît quatre stades successifs à Java uniquement : *Meganthropus* (gigantisme), *Pithecanthropus*, Neandertal (l'homme de Solo) et *Homo sapiens* (Wadjack et les populations vivantes). Plus tard, (1960, 1968 et 1976) von Koenigswald pense que le troisième et le quatrième stade sont largement distribués avec des représentants trouvés également en Europe et en Afrique.

Pour Von Koenigswald, la phylogénie humaine est un processus complexe impliquant la migration, la division et la fusion de nombreux groupes de fossiles hominidés ainsi que leur interfécondité (bien illustrée par les restes de Palestine avec interfécondité d'*Homo sapiens* avec néanderthaliens). L'extinction n'est pas exclue car Von Koenigswald dit clairement que les Néanderthaliens d'Europe (La Ferrassie, La Quina, La Chapelle aux Saints, Spy, etc...) constituent un cul de sac évolutif qui n'a pas donné naissance à des humains modernes. Au contraire, pour donner naissance à des humains modernes, il faut se tourner vers des espèces plus anciennes et moins spécialisées du Pléistocène moyen comme Steinheim et Swanscombe. Pour von Koenigswald, l'homme moderne apparut tardivement dans l'évolution humaine.

Arambourg (1943a, 1947, 1948c, 1955, 1956, 1959), propose que la phylogénie humaine est faite d'une série de stades polymorphiques caractérisés par un accroissement de la taille du cerveau et la perte progressive des caractères ressemblant à ceux des grands singes depuis le Pliocène supérieur ou le Pléistocène inférieur. Ces stades sont les suivants : australopithèques, pithécantropes, Néanderthal et *Homo sapiens*. Le premier stade est

restreint à l'Afrique, les trois autres sont représentés par des fossiles dispersés à travers le Vieux Monde.

Au début des années 1960, Arambourg (1961, 1965) n'est plus disposé à identifier des espèces et des petites branches à chaque stade évolutif qui, soit vont vers le stade suivant, soit s'éteignent. En d'autres mots, les stades évolutifs d'Arambourg sont moins polymorphiques, ils sont plus homogènes que par le passé. Ceci est bien illustré dans son appréciation des différences morphologiques entre les fossiles hominidés. Alors qu'il croyait auparavant que ces différences dans le même stade évolutif, peuvent être attribuées à différentes espèces, ou genres, maintenant l'importance de telles différences est réduite en les attribuant à des distinctions individuelles et raciales uniquement (Arambourg 1961, 1965). En fait, Arambourg se concentre moins sur les différences morphologique entre fossiles d'hominidés et insiste plus sur le lien commun reliant tous les stades évolutifs dans l'évolution humaine. Il exprime maintenant tout le processus d'hominisation en termes d'une nouvelle perspective intellectuelle initiée par l'accroissement du cerveau. Pour lui, c'est ce dernier qui est le moteur qui va entraîner tous les autres changements anatomiques.

Brace (1964, 1967) identifie les quatre mêmes stades qu'Arambourg, mais il sub-divise le stade australopithèque du Pléistocène inférieur en deux phases évolutionnistes successives : la première avec *Australopithecus* à petit cerveau et à petite taille, la suivante avec *Paranthropus* de grande taille qui acquiert un accroissement du cerveau et un appareil masticatoire plus grand et plus robuste (à l'exception de la dentition antérieure qui va être davantage réduite), la première phase est restreinte à l'Afrique du Sud et de l'Est, alors que la seconde couvre toutes les régions tropicales du Vieux Monde comme le démontre *Méganthropus* à Java. Pour Brace, la phase *Paranthropus* évolue linéairement à partir d'une phase *Australopithecus* africaine uniquement pour se répandre avec succès dans le Vieux Monde, comme seule espèce d'hominidés sur terre, fournissant ainsi la base évolutionniste pour toutes les espèces ultérieures d'hominidés. Brace inclut tous les australopithèques dans le genre *Homo*, la première phase de ce stade évolutif étant ainsi appelée *Homo africanus*.

Le second stade évolutif de Brace (Pithécantrope du Pléistocène inférieur) est représenté par une seule espèce, *Homo erectus* qui est très dispersée, comme cela est démontré par les fossiles en Afrique (Olduvai, Ternifine et Sterkfontein), en Europe (Heidelberg, Verteszlös) et en Asie (Java et Chine).

Le troisième stade de Brace est le stade néanderthal du Pléistocène moyen ou supérieur, également très dispersé avec des représentants en Asie du sud-est (Solo et Mapa), en Afrique (Broken Hill et Saldanha), en Asie de l'ouest (Shanidar et Mont Carmel) et en Europe en de nombreux sites. Brace était convaincu que le seul moyen de relier le stade pithécanthrope aux humains modernes était de passer par un stade néanderthal, d'où il inclut les néanderthaliens dans l'espèce *Homo sapiens*.

Le dernier stade évolutif de Brace est le stade homme moderne qui débute dans le Pléistocène supérieur et est encore en progression de nos jours. Pour lui, la diversité parmi les races humaines est un événement très récent dû aux pressions de sélection avec différentes technologies. Par exemple, si les aborigènes australiens ont des similarités remarquables avec les néanderthaliens dans l'anatomie de la face, c'est largement parce que l'adresse technologique des premiers est proche de celle des seconds.

En fait, les quatre stades identifiés par Brace sont impliqués dans une interaction complexe entre biologie et culture.

### **III. 1.2. Apport des principaux paléontologistes français avant 1980.**

Dans l'histoire de l'évolution de l'homme durant le siècle qui a suivi 1959, nous avons déjà parlé de certains paléontologues français comme Piveteau, Boule, Genet-Varcin, Vallois et Arambourg. Il faut leur ajouter Coppens et de Bonis dont les premiers travaux datent d'avant 1980. C'est ce que nous verrons dans l'ANNEXE 13.

### **III.2. LES DECOUVERTES RECENTES**

Nous allons passer en revue, puis nous envisagerons les hypothèses qui ont été émises, après les années 1960, concernant la place de l'homme parmi les primates. Nous verrons ensuite que les descriptions anciennes des fossiles d'Hominoidea se sont affinées en même temps que les découvertes de fossiles d'Hominoidea se sont multipliées à la fin du siècle dernier et dans les premières années de ce siècle et comment peut être envisagée, si l'on accepte l'hypothèse la plus généralement répandue, à savoir que l'homme et les gorillidea (chimpanzés et gorilles) sont des cousins proches, la chronologie d'une divergence, ce qui va nous amener à voir comment la phylogénie des hominidés est proposée, et nous conduira ensuite à examiner l'apparition du genre *Homo* et la disparition des Néanderthaliens.

#### **III.2.1. Place de l'homme parmi les primates.**

A cette époque, la nouveauté incontestable dans les débats sur la place de l'homme parmi les primates, fut l'impact des études moléculaires à partir des années 1975. L'anthropologie moléculaire remet en valeur les études néontologiques (c'est à dire des espèces vivantes) en paléanthropologie qui tendaient à décliner du fait que les études d'anatomie comparée avaient perdu de leur importance au XXème siècle.

Cependant, les études moléculaires aboutirent à un nombre limité d'hypothèses phylogénétiques toutes centrées sur les relations étroites avec les deux grands singes africains et la dichotomie tardive entre eux et l'homme, si bien que la paléontologie conserva la place principale dans ces débats et l'on tint compte essentiellement des archives fossiles.

Après les années 1960, la conception que la lignée humaine évite de passer par une phase de grand singe hominoïde pendant son évolution, continua d'être répandue, surtout pendant les années 1965 à 1985. En postulant que l'évolution humaine court-circuita la phase évolutive grand singe, les partisans de cette hypothèse cherchent un dernier ancêtre commun avec les autres primates non humains qui sont datés de l'Oligocène, ou même plus tôt.

Kurten (1972) fut peut-être l'auteur qui fit le plus usage de ces archives fossiles, en reconnaissant en *Propliopithecus*, *Ramapithecus* et *Australopithecus*, des individus affiliés exclusivement à la lignée humaine et non pas à la lignée des grands singes. Kursten prétend que les OWN, les grands singes hominoïdes et les humains dérivent tous d'un groupe commun de l'Eocène avec de petites canines et de petites dents antérieures et des prémolaires non spécialisées. Alors que la lignée humaine conserve sa condition primitive ancestrale, les grands singes et les singes divergent de ce groupe pour se spécialiser.

Comme nous l'avons vu, Genet-Varcin (1974, 1978) pense que les NWM sont un stade primitif dont se séparèrent les OWM, les pongidés et les humains, tous séparément, à l'Eocène supérieur. *Apidium* et *Parapithecus* sont une branche collatérale près de ce groupe commun anthropoïde. De tous les anthropoïdes du Vieux Monde, la lignée humaine conserva l'aspect primitif et non spécialisé de cette phase évolutive NWM. Pour Genet-Varcin (1979), *Oreopithecus* est une branche éteinte qui se sépara de la lignée humaine au Miocène, la séparation humains-grands singes s'effectua à l'Oligocène inférieur, les OWM étant un peu plus distants phylogénétiquement et chronologiquement.

Hürzeler (1978) fait d'*Oreopithecus* une branche collatérale éteinte qui se sépara de la lignée humaine exclusivement à l'Eocène. Les australopithecines se séparèrent éventuellement également de la lignée humaine au Miocène inférieur pour évoluer vers l'extinction. Pour lui, les dents antérieures des grands singes et de l'homme sont suffisamment différentes pour penser que ces deux groupes ont divergé l'un de l'autre aussi précocément qu'au Paléocène.

Comme nous l'avons vu précédemment, Piveteau (1973, 1983), en se basant sur les fossiles d'australopithecines, pense que les grands singes hominoïdes et les humains ont divergé les uns des autres à l'Oligocène. Piveteau conçoit ce dernier ancêtre commun comme une créature anthropomorphe- préanthropomorphe qui ne pourrait être dénommée ni pongidé, ni hominidé. Pour lui, les quadrupèdes OWM, les grands singes hominoïdes brachiateurs et les humains bipèdes exploitent tous des stratégies de locomotion différentes, ce qui signifie que la lignée humaine ne passa jamais par un stade évolutif de quadrupédie ou de brachiation.

La conception que la lignée humaine évita une phase évolutive grand singe hominoïde devint une question marginale dans la dernière partie du XX<sup>ème</sup> siècle. Alors, le débat sur la place de l'homme parmi les primates se centra exclusivement sur les relations entre les humains et les trois grands singes : les chimpanzés, les gorilles et les orangs-outans. Il fallut attendre la période 1965-2000 pour voir les gibbons complètement exclus des considérations sur la phylogénie humaine. En fait, dans les années 1980, 1990, la très grande majorité des auteurs rétrécirent encore plus leur recherche des ancêtres de l'homme pour se limiter exclusivement aux relations entre les humains et les deux grands singes africains, chimpanzé et gorille, excluant ainsi l'orang-outan de ce débat. Ceci n'est certainement pas sans relation avec l'impact des études moléculaires sur la question. La très grande majorité des auteurs croient maintenant que le dernier ancêtre commun de l'homme et des autres primates, est un grand singe hominoïde ni de conformation trop généralisée, ni trop ancien, étant daté du Miocène ou du Pliocène. Restreignant ainsi son champ de recherche, les questions sur l'origine de l'homme atteignirent un degré de raffinement sans précédent. On peut en mentionner certaines (Delisle 2007) :

Le dernier ancêtre commun de l'homme et des grands singes hominoïdes était-il peu, modérément ou très spécialisé ? Cet ancêtre avait-il des caractères attribués à la quadrupédie, à la brachiation, à la marche sur les phalanges ou à la bipédie ? Les analyses basées sur le matériel fossile hominoïde dentaire et gnathique sont-elles un bon reflet de l'anatomie crânienne et post-crânienne ? Est-il possible de distinguer les caractères primitifs des caractères dérivés et d'établir la polarité des stades des caractères ou la direction du changement morphologique ? Les évolutions parallèle et convergente étaient-elles prévalentes dans l'évolution des hominoïdes ? Quelles sont les similarités entre les fossiles hominoïdes et leurs contreparties vivantes ? Après 1989, les découvertes de nouveaux fossiles, les nouveaux procédés d'investigation et les nouvelles philosophies de la systématique vont tenter d'améliorer ces questionnements et d'apporter des réponses, mais on peut déjà dire que la notion répandue au cours de la période 1935-1965 que les grands singes actuels ont évolué vers une plus grande spécialisation, alors que les humains ont conservé des caractères plus primitifs et moins spécialisés, a été de moins en moins soutenue après 1965.

On peut retenir au moins quatre hypothèses phylogénétiques principales proposées dans le cadre de ces nouvelles analyses.

1. La lignée humaine a divergé du groupe des grands singes hominoïdes avant que les trois grands singes se soient séparés. Par exemple, Eckhardt (1972) postule que *Gigantopithecus* du Pliocène peut être l'ancêtre commun duquel sont issues la lignée humaine (à travers un stade d'*Australopithecus*) et la lignée des grands singes. Simons (1977) fait dériver les lignées

humaines et de grands singes d'une radiation dryopithèque du Miocène pas trop spécialisée et largement distribuée, il y a 15 Ma. Il voit en *Ramapithecus* le plus ancien hominidé évoluant entre 12 et 8 Ma vers les australopithèques et l'homme moderne, ceci dans le Vieux Monde. De cet ancêtre dryopithèque pas trop spécialisé, les grands singes vont développer de nombreuses spécialisations.

Comme Simons, Pilbeam (1975) et certains de ses collègues voient dans les dryopithèques\* l'ancêtre commun de l'homme et des grands singes dans le Miocène moyen, mais Pilbeam pense que *Sivapithecus* est probablement l'ancêtre exclusif des hommes modernes. *Sivapithecus* et *Ramapithecus* ont probablement contribué tous deux à la naissance de l'homme à travers les australopithèques.

2. La lignée humaine est plus proche de l'orang-outan que des grands singes africains. Par exemple, Xu et Lu (1979) font dériver les australopithèques et les humains (*Homo*) de fossiles différents découverts en Chine (Lu et Xu, 1981). Ils pensent que Proconsul a pu donner naissance à la fois à *Sivapithecus* et à *Ramapithecus*. A partir de là, différentes espèces de *Sivapithecus* (y compris la forme chinoise, *S. yunnanensis*) contribuèrent à l'ascendance à la fois de l'orang-outan et de quelques ou de tous les australopithèques. D'un autre côté, *Ramapithecus lufengensis* serait l'ancêtre direct du genre *Homo*, une transition du type grand singe au type homme, mais il semblerait que Xu et Lu excluent les grands singes africains (Delisle 2007).

Schwartz (1984) se basant sur des principes cladistiques pour établir une phylogénie (ce qui compte n'est pas le nombre total de caractères mais uniquement les caractères partagés) pense que les humains partagent des caractères uniques plus souvent avec l'orang-outan qu'avec les chimpanzés et/ou les gorilles. Les deux auraient un dernier ancêtre commun, à l'exclusion des grands singes africains. Les australopithèques, *Gigantopithecus* et *Sivapithecus* feraient partie du groupe homme/orang-outan (clade).

3. Les orangs-outans sont exclus de toute considération concernant le dernier ancêtre commun avec les autres primates. La lignée humaine aurait divergé d'une branche commune exclusivement avec les deux grands singes africains. Par exemple, Aguirre (1972) voit en *Aegyptopithecus* de l'Oligocène, un ancêtre commun aux hommes modernes et aux deux grands singes africains. Ces derniers auraient acquis leur indépendance au Miocène inférieur après être passés par une phase évolutive Proconsul, alors que la lignée humaine a évité cette phase plus spécialisée en passant par une phase *Kenyapithecus/Ramapithecus*, probablement en Afrique. Pour Aguirre, *Kenyapithecus* serait plus l'ancêtre direct des hommes modernes que *Ramapithecus*. Pour d'autres auteurs, la lignée humaine a divergé des grands singes africains à un stade évolutif plus spécialisé et à une période plus tardive que celle proposée par Aguirre. Par exemple, Greenfield (1980, 1983) ne croit pas que *Sivapithecus* (incluant maintenant *Ramapithecus*) était l'ancêtre exclusif de l'homme. Il voit dans les dryopithèques du Miocène moyen – en *Sivapithecus* en particulier – un ancêtre commun aux trois grands singes et aux humains, il y a 15 Ma. A partir de là, Greenfield postule que les deux grands singes africains et les humains ont un ancêtre commun exclusif daté d'une période plus tardive, entre 14 et 6 Ma. Cet ancêtre commun plus tardif, serait très spécialisé en considérant les caractères ressemblant à ceux des dryopithèques retrouvés chez les premiers hominidés (*Australopithecus afarensis*).

Certains auteurs ont changé d'opinion et ont décidé d'exclure les orangs-outans de leurs hypothèses phylogénétiques. Par exemple, Wu et al (1986) fusionnent *Sivapithecus* et *Ramapithecus* en *Sivapithecus lufengensis* et pensent que ce dernier représente la branche qui

---

\* Dryopithèque fait référence à des hominoïdés européens. Mais dans les années 1970, Pilbeam a étendu le terme aux hominoïdés africains. Cette position a été suivie pendant près d'une dizaine d'années avant d'être abandonnée.

évolua vers les australopithèques (les humains) et les grands singes africains. La lignée évolutive de l'orang-outan serait confinée à des ancêtres en Turquie et au Pakistan comme, respectivement, *Sivapithecus metei* et *Sivapithecus indicus*. Cette divergence se serait produite avant celle de l'homme avec les grands singes africains, vers - 12 à - 10 Ma.

Pilbeam (1986) reconnaît, lui aussi, que les humains ont un dernier ancêtre commun exclusivement avec les grands singes africains. Si la lignée orang-outan était différenciée 15 à 12 Ma, alors la lignée humaine a divergé de celle des grands singes africains entre 10 et 5 Ma en Afrique. Pilbeam conçoit cet ancêtre comme arboricole comme le chimpanzé bien que pas aussi adapté ni à la marche sur les phalanges, ni à la quadrupédie comme l'est le chimpanzé à terre, mais il n'est pas bipède. De plus, Pilbeam croit que cet ancêtre commun ressemble à Proconsul, *Sivapithecus* et *Ramapithecus* tout comme à *Australopithecus* et au chimpanzé, mais il est différent de tous ces individus. Pour de Bonis (1982, 1988 ; de Bonis et al, 1990) *Ouranopithecus* (*Graecopithecus*) de Grèce, daté de 10 ou 9 Ma, est l'ancêtre exclusif des australopithèques et des humains. Cela implique que la lignée humaine n'a pas divergé des grands singes africains avant le Miocène supérieur autour de 12 Ma., Andrews (1992) voit en *Graecopithecus* le dernier ancêtre commun des hommes, des chimpanzés et des gorilles il y a 10 Ma.

4. La lignée humaine n'est pas étroitement apparentée aux deux grands singes africains, mais uniquement au chimpanzé, avec le gorille étant le second plus proche apparenté de l'homme. Pilbeam (1986) modifia son opinion pour être partisan de cette hypothèse. Ce nouveau changement d'opinion illustre bien la tendance en paléanthropologie depuis les années 1960. Cette tendance consista à établir progressivement une proche et unique parenté entre la lignée humaine et le chimpanzé en enlevant tout d'abord l'orang-outan de telles considérations phylogénétiques, puis d'en faire de même, plus tard, avec le gorille. Pour la dernière proposition de Pilbeam, le gorille divergea d'abord à au moins 8 Ma, laissant l'homme et le chimpanzé se séparer l'un de l'autre à 5 Ma. Pilbeam (1996, 1997) envisagea, de plus en plus, que l'ancêtre commun des humains et des chimpanzés ressemblait à un chimpanzé par plusieurs caractères : il avait des jambes courtes, de longs bras, était adapté à des habitudes arboricoles de balancement avec les bras, de grimper à quatre pattes, et de marcher aussi bien dans les arbres que sur terre. D'après lui, les premiers hominidés comme *Ardipithecus ramidus* et *Australopithecus afarensis* avaient précisément ces caractères.

Comme Pilbeam, Begun (1994, 2003) pense que la lignée du gorille s'est différenciée il y a 9 Ma, situant la divergence homme-chimpanzé à près de 6 Ma. Le dernier ancêtre commun entre l'homme et le chimpanzé était un individu ressemblant à un chimpanzé, marchant sur les phalanges, ayant un comportement et une vie sociale comme celle du chimpanzé.

Ainsi, vers les années 1965, il n'était pas possible de résoudre définitivement le débat de la place de l'homme parmi les primates avec les archives fossiles, bien que les éléments du débat aient été considérablement réduits par rapport aux périodes précédentes. A cette époque, la paléanthropologie avait à choisir entre plusieurs hypothèses phylogénétiques différentes certes, mais proches les unes des autres. Comment en éliminer certaines, avec des archives fossiles incomplètes ? C'est dans ce contexte qu'une nouvelle source d'information devint disponible, information provenant des gènes eux-mêmes. Appliquée à l'évolution humaine, cette nouvelle approche fut appelée anthropologie moléculaire. Nous l'envisagerons plus loin.

Les caractères des principaux fossiles d'hominoïdés sont décrits dans l'ANNEXE 14.

### III.2.2. Les fossiles d'Hominoïdés.

Senut (1998) décrit les grands singes fossiles, selon la période pendant laquelle ils vécurent, en procédant par ordre chronologique décroissant (voir ANNEXE 15)

a) Les grands singes fossiles oligo-miocènes.

1. Oligocène supérieur (-21 à -25 Ma) (Tableau 9)

On a ici, le genre nouveau, *Kamoyapithecus* dans la combinaison nouvelle *Kamoyapithecus hamiltoni*.

2. Miocène inférieur (-21 à -17,5 Ma)

De la base du Miocène inférieur (vers 21 à 23 Ma), à la fin du Miocène inférieur (vers 17,5 Ma), on trouve les grands singes représentés par *Pronconsul major*. Ils sont largement répandus sur le continent africain (Afrique orientale, Egypte et Afrique du Sud) (Tableau 9).

3. Miocène moyen (-17,5 à -11 Ma) (Tableau 9)

Dans les niveaux les plus anciens (17,5 à 17 Ma environ), on trouve *Afropithecus* (*A. turkanensis*), *Morotopithecus*\* et *Heliopithecus* (*H. leakeyi*).

Dans les niveaux de 15 à 11 Ma, les grands singes fossiles sont représentés par le *Kenyapithecus* (*K. Wickeri* et *K. africanus*) et *Otavipithecus* (*O. Namibiensis*).

---

\* Aujourd'hui, on sait que *Morotopithecus* est synonyme d'*Afropithecus*.

**Tableau 9. Chronologie des gisements à Hominoidea du Miocène d'Afrique orientale (Senut, 1998).**

Age en Ma	Assemblages fauniques	Gisement	Taxon représenté
7,5 - 6,0	P VII	Lukeino	<i>Australopithecus?</i>
		Lothagam	<i>Australopithecus?</i>
11,0 - 7,5	P VI	Samburu	<i>Samburupithecus</i>
12,5 - 11,0	P V	Ngorora	<i>Kenyapithecus?</i>
14,5 - 12,5	P IV	Fort Ternan	<i>Kenyapithecus</i>
16,0 - 14,5	P III b	Aka-Aiteputh	<i>Kenyapithecus</i>
		Maboko	<i>Kenyapithecus</i>
17,5 - 16,0	P III a	Moroto	<i>Morotopithecus</i>
		Kalodirr	<i>Afropithecus</i>
19,0 - 17,5	P II	Rusinga	<i>Proconsul</i>
21,0 - 19,0	P I	Koru	<i>Proconsul</i>
		Legetet	<i>Proconsul</i>
		Songhor	<i>Proconsul</i>
		Napak	<i>Proconsul</i>
23,0-21,0	PRE-I	Meswa Bridge	<i>Proconsul</i>
25,0	Oligocène supérieur	Lothidok Hills	<i>Kamoyapithecus</i>

#### 4. Miocène supérieur (-11 et -5,5 Ma)

Au Miocène supérieur, les grands singes sont peu nombreux en Afrique, mais ils s'épanouissent dans le sud de l'Eurasie avec le groupe des Dryopithèques, Sivapithèques et Oréopithèques, qui appartiennent très probablement aux groupes des Pongidae et n'auraient rien à voir avec notre origine directe. Seul le groupe des Ouranopithèques reste discuté. Les pièces trouvées en Afrique pour cette période se réduisent à une poignée de fossiles, dont les attributions sont très controversées : le matériel est très fragmentaire et il est souvent bien difficile de statuer sur leur systématique.

Se retrouvent, à cette époque : *Samburupithecus kiptalami*, *Hominoidea indet. de Lothagam* et *Hominoidea indet. de Lukeino*.

L'Afrique a livré un grand nombre de fossiles d'homininés dont les plus anciens sont *Sahelanthropus tchadensis*, *Orrorin tugenensis* et *Ardipithecus kadabba* dont l'âge est évalué respectivement à 7, 6 et 5,5 millions d'années. Ces fossiles sont datés d'avant l'émergence des Australopithèques entre 4,5 et 3 millions d'années. Cependant, les fossiles de grands singes anthropoïdes (gorilles, chimpanzés, bonobos, gibbons) demeurent rarissimes. Entre le Kenyapithèque, âgé de 13 millions d'années, *Samburupithecus*, vieux de 9,5 à 10 millions d'années découverts au Kenya et quelques rares fossiles de chimpanzés datés de 500 000 ans, il n'existe pratiquement rien. C'est pourquoi on ne connaît pas du tout l'histoire des grands singes africains, dans laquelle s'insèrent les origines de l'homme (Pickford et Senut, 2005). En effet, l'absence de fossiles de grands singes pendant une période-clé de leur évolution a amené à placer leur origine en Asie d'où ils auraient ensuite migré dans le reste du monde, en particulier en Afrique.

A cause du manque de fossiles d'hominoïdés pendant la période allant de 12 à 7 Ma, on ne connaît rien du temps et du mode de divergence des singes africains et des lignées d'hominidés. La plupart des études basées sur la génomique suggèrent une divergence récente de 5 à 6 Ma pour l'homme et le chimpanzé et de 6 à 8 Ma pour l'homme et le gorille (Suwa et al. 2007). Aussi la découverte récente, en Ethiopie, à 170 km à l'est d'Addis-Abeba, dans le rift africain, dans la formation de Chorora, d'un ancêtre du gorille, revêt-elle une grande importance. Datées d'il y a -10 à -10,5 millions d'années, une canine et 8 molaires ont été mises à jour par l'équipe de Suwa et al (2007) dans la formation de Chorora qui représente la couche la plus précoce de sédimentation connue dans le rift Afar de l'Ethiopie. Cette formation est estimée être âgée de -10 à -11 millions d'années.

Ces 9 dents proviennent d'au moins trois, mais peut-être même de six ou plus individus. Suwa et al. (2007) proposent que ces dents appartiennent à une nouvelle espèce de grand singe, *Chororapithecus abyssinicus*. On ne peut pas faire de distinction entre ces dents et celles des gorilles modernes. Néanmoins, ce petit échantillon a une variation de taille appréciable, avec les molaires à la fois aux frontières supérieures et inférieures de la variation présente chez les gorilles modernes. Ces dents démontrent aussi des caractères subtils de molaires caractéristiques mais dérivés qui sont présents chez les gorilles modernes. Fonctionnellement, elles indiquent une spécialisation morphologique vers une alimentation à base de fibres. L'observation minutieuse de ces dents révèle des similitudes importantes avec celles des gorilles actuels qui sont essentiellement végétariens, se nourrissant de feuilles, de tiges, de fruits et parfois d'insectes. « Les molaires présentent, en effet, des crêtes de cisaillement spécifiques d'une activité de broyage de végétaux fibreux. *Chororapithecus* était soit une forme primitive de gorille, soit une branche de grand singe indépendante montrant une adaptation similaire » (Suwa et al. 2007).

Les restes fossiles de *Nakalipithecus nakayamai* découverts récemment, au Kenya, par une équipe japonaise (Kunimatsu et al. 2007), se composent d'un fragment de mandibule droite avec M<sup>1</sup>-M<sup>3</sup>. L'hypodigme comprend, en outre, I<sup>1</sup>, la canine C, P<sup>3</sup> droit, P<sup>4</sup> gauche, M<sup>1</sup> droit, I<sup>2</sup> droite, P<sup>3</sup> gauche, P<sup>4</sup> droite, M<sup>3</sup> droite, M<sup>3</sup> gauche, dp<sup>4</sup> gauche. *N. nakayamai* est un singe de grande taille, de la taille d'une gorille femelle, de 9,9 – 9,8 Ma. Sa morphologie dentognathique inclut des molaires avec un émail épais, un corps mandibulaire épais et une canine supérieure à couronne basse aussi large que longue. Par ces caractères, *N. nakayamai* ressemble plus étroitement au grand singe grec un peu plus jeune de 9,6 – 8,7 Ma, *Ouranopithecus macedoniensis*. Le grand singe turc *Ouranopithecus turkae* est plus jeune, avec un âge biochronologique de 8,7 à 7,4 Ma.

La morphologie dentaire de *Nakalipithecus* et des deux espèces d'*Ouranopithecus* suggère des animaux frugivores mangeant des aliments durs et avec leur grande taille implique une alimentation terrestre au moins pour une partie de leur niche écologique.

Ces découvertes remettent en cause la date de la divergence entre le gorille et la branche homme/chimpanzé qui se situerait à 12 millions d'années et non pas à 8 millions d'années comme on l'estimait auparavant (Kumar et al. 2005).

Par conséquent, la séparation homme-chimpanzé remonterait à plus de 6 millions d'années et non pas autour de 6 millions d'années comme cela était admis, comme le suggèrent les découvertes de *Sahelanthropus tchadensis*, *Orrorin tugenensis*. *Ardipithecus kadabba* ne ferait pas partie de la famille humaine, si on admet cette date de divergence (Kunimatsu et al. 2007).

Ceci démontre qu'il devient de plus en plus important de trouver des fossiles appartenant à chacune de ces lignées dans la période entre 13 et 7 Ma.

b) Les hominoidea du Pliocène (- 5,5 a - 2,0 millions années).

Selon Senut (1998) : « Pour comprendre le passage des grands singes aux hommes, le Pliocène est une période cruciale (Tableau 10). Or, c'est aussi précisément la période pour laquelle, en Afrique, les restes fossiles sont le moins nombreux et le plus discutés. Il s'agit souvent de pièces isolées (dents, fragments de mâchoires) dont on ne peut maîtriser la variation populationnelle. De plus, il y a eu un manque de prudence dans l'attribution des ces pièces de la part de plusieurs auteurs. La variation des caractères dentaires au sein des grands singes et des hommes actuels, les convergences entre ces derniers sont très importantes, comment peut-on donc, encore aujourd'hui, attribuer des dents isolées à des genres ou des espèces ? C'est une des raisons pour lesquelles l'étude des matériels pliocènes est si biaisée. La découverte des fossiles attribués à *Australopithecus afarensis* par Johanson, White et Coppens (1978), loin de clarifier la situation, semble l'avoir compliquée : il a paru aisé à plusieurs auteurs (Hill et Ward, 1988) de rapporter à cette espèce toutes les pièces fragmentaires comprises entre 10 et 4 millions d'années. Depuis la publication de *Ardipithecus ramidus*, il y a de nouveau une tendance à regrouper dans ce dernier taxon des pièces dont l'attribution systématique n'est pas claire (Hill, 1998). Les spécimens étant très fragmentaires, cette position est probablement prématurée ».

On voit ainsi toute la fragilité des hypothèses qui ne reposent pas sur des bases solides.

Tableau 10. Chronologie des gisements à Hominoidea pliocènes d'Afrique orientale.

Age en Ma	Gisement	Taxon
2,8 - 3,2	Hadar	<i>Australopithecus antiquus</i> + <i>Praeanthropus</i>
3,6 - 3,8	Laetoli	<i>Praeanthropus</i>
3,2 - 4,1	Kanapoi, Allia Bay	<i>Praeanthropus</i>
3,6 - 4,4	Fejej	<i>Australopithecus antiquus</i> ?
4,4	Aramis	<i>Ardipithecus ramidus</i>
4,5	Tabarin	<i>Ardipithecus ramidus</i> ?
5,1	Chemeron N ext.	Hominoidea indet.

On a au Pliocène les pièces de la formation de Chemeron, les Australopithèques *Australopithecus anamensis*, *A. Afarensis* et, peut-être, *Ardipithecus ramidus* (son cas est discuté, voir ANNEXE 15)

Pour Senut, *Australopithecus anamensis* est synonyme de *Praeanthropus africanus*. Cette espèce comporte également *Praeanthropus africanus proparte* qui, pour certains, comporte *Australopithecus afarensis*, Lucy et les spécimens qui lui sont proches étant à rapporter à *Australopithecus antiquus*.

Comme le précise bien Senut : « Si l'Ardipithèque s'avérait être un grand singe, il viendrait bousculer bon nombre d'idées reçues sur l'histoire des préhumains, mais surtout il serait le premier ancêtre reconnu sur la lignée des grands singes africains qui, rappelons-le, est actuellement vierge de fossiles entre 15 millions d'années et aujourd'hui ». Il faut ajouter ici que si ce que dit Senut était exact en 1998, il n'en n'est plus de même aujourd'hui, à quelques millions d'années près, puisque comme on vient de le voir, deux fossiles ont été décrits ces derniers mois, fin 2007, *Chororapithecus abyssinicus* et *Nakalipithecus nakayama*. Mais, ces deux fossiles feraient plutôt partie de la lignée des grands singes que des humains.

Senut propose ensuite une phylogénie des Hominoïdea avec les premiers *Homo* qui seraient vieux de près de 3 millions d'années et leur ancêtre direct âgé de 4 millions d'années environ, avec la présence à Laetoli, Hadar, Kanapoi et Allia Bay, de *Praeanthropus africanus* (= *Australopithecus anamensis* = *Australopithecus afarensis* pro parte beaucoup plus humain par son squelette que les Australopithèques et les restes post-crâniens découverts à Kanapoi et Hadar. Si on admet une divergence basée sur les caractères locomoteurs, il est évident que les représentants de *Praeanthropus africanus*, plus orientés vers la bipédie terrestre que les *Australopithecus afarensis*, ne sont probablement pas placés sur la même lignée que ces derniers, alors que les différences apparaissent moins clairement dans l'anatomie dentaire. Selon Senut, il s'agit de deux espèces adaptées à des milieux proches, mais l'une est restée confinée à un milieu plus fermé et l'autre à un milieu plus ouvert (Figure 52).

Ainsi, Senut propose que *Praeanthropus africanus* soit une entité à part entière.

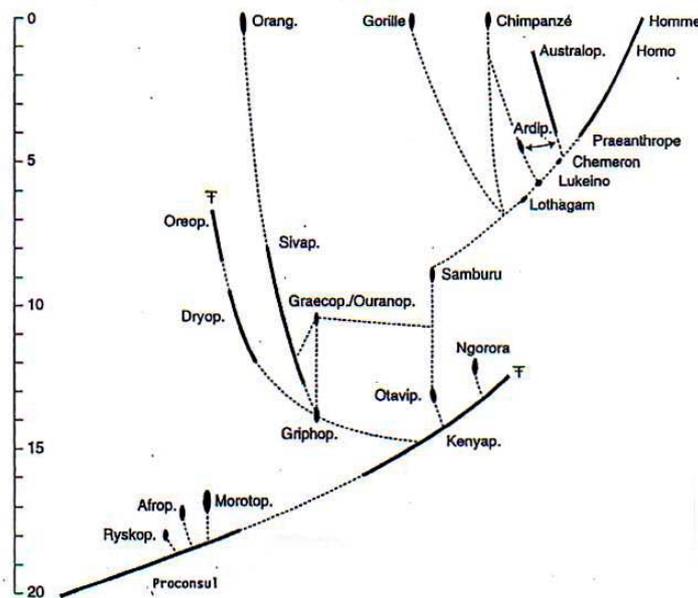


Figure 52 – Phylogénie des Hominoïdea (Senut, 1998)

L'épanouissement en Eurasie des grands singes au Miocène supérieur fait se poser la question de l'origine de l'homme : origine africaine, comme l'avait déjà écrit Darwin (1881) ou eurasiatique ? » Senut a essayé de répondre à cette question. Senut (1998) propose une origine africaine de l'homme.

- **Origine africaine de l'homme** (voir ANNEXE 15)

### III.2.3. La chronologie d'une divergence

Il y a plus de 150 ans qu'il a été suggéré que les humains modernes sont plus étroitement apparentés aux grands singes africains qu'ils ne le sont à l'orang-outang (Huxley T., 1863). Aujourd'hui, des arguments tirés de l'étude d'os et de dents fossiles (Groves 1986, Groves et Patterson 1991, Shoshami et al. 1996), de tissus mous, muscles, nerfs et autres (Gibbs et al. 2002) et d'analyses moléculaires et d'ADN (Gagneux et Varki 2002, Wildman et al. 2002) sont en faveur d'une liaison étroite entre les hommes modernes et les chimpanzés. Des études plus récentes encore ont démontré que l'homme et le chimpanzé sont très proches puisqu'ils

ont 99 % de leur matériel génétique en commun (The Chimpanzee Sequencing and Analysis Consortium, 2005). Se pose alors la question de savoir quand cette dichotomie entre les chimpanzés et l'homme est survenue et ceci d'autant plus que certains parlent de trichotomie, c'est à dire de séparation entre les trois espèces : le gorille, le chimpanzé et l'homme (Sarich et Wilson 1967). Selon Wood (2002), lorsque les différences d'ADN sont calibrées en utilisant les arguments paléontologiques, les données indiquent que l'hypothétique ancêtre des hommes modernes et du chimpanzé vivait entre 5 et 7 Ma. Les collections de fossiles d'hominidés en-dehors de l'Afrique n'ont pas permis d'ouvrir cette barrière de 2 Ma. Ainsi, si l'horloge moléculaire marque raisonnablement le temps, notre évolution indépendante prit place sur le continent africain entre 3 et 5 Ma. Quatre régions africaines fournirent des arguments provenant de fossiles en faveur de notre histoire évolutive précoce. La région d'Afrique du Sud fut révélée par Dart en 1925 lorsque le premier (et seul) fossile d'hominidé provenant de Taung, près de Kimberley, fut reconnu ; depuis, des sites voisins ont fourni de riches collections de fossiles qui ramènent autour de 3-3,5 Ma notre origine (Partridge et al. 1999). La région de l'Afrique de l'Est comprend des sites le long de la partie est, ou Gregory, de la vallée du Rift, depuis la partie proche du Golfe d'Aden, au nord, jusqu'à la partie nord de la Tanzanie au sud. Les sites sont associés à des bassins sédimentaires ou à des rivières qui les alimentent ou les drainent. Deux d'entre eux, Middle Awash en Ethiopie (White et al. 1994, Haile-Selassie 2001) et Lukeino au Kenya (Senut et al, 2001) ont apporté le plus vieil argument en faveur de créatures qui sont des ancêtres humains plausibles.

Les deux autres régions ont fourni moins de fossiles jusqu'à présent : le Malawi et le Tchad. Au Malawi a été trouvée une espèce d'hominidé aux grandes dents, probablement *Paranthropus aethiopicus*. Le premier hominidé précoce du Tchad, *Tchadanthropus uxoris*, découvert en 1961, est en réalité un crâne d'homme moderne qui a été si érodé par les vents de sable qu'il imite l'apparence d'un australopithèque, un type primitif d'hominidé. Le second hominidé du Tchad, *Australopithecus bahrelghazali*, découvert à Koro Toro en 1995 (Brunet et al, 1995) est un authentique australopithèque qui attire l'attention des paléontologistes sur le potentiel du centre de l'Afrique de l'Ouest. Quatre parties du Tchad, dans et autour du bassin du Tchad, ont fourni des fossiles de mammifères, mais c'est dans une de ces parties les plus anciennes, TM 266, que l'équipe de Brunet a découvert *Sahelanthropus tchadensis* (2002), un spécimen de 7 Ma considéré comme le plus ancien hominidé actuellement connu.

Ces dernières années, de très nombreux travaux ont été publiés sur l'origine des hominidae, mais la plupart d'entre eux relèvent d'un dogmatisme de pensée qui n'aide pas à comprendre la dichotomie entre les grands singes africains et l'homme (Senut 1998) et ce, d'autant plus que très peu de données sont disponibles en Afrique pour la période-clé comprise entre 10 et 5 Ma. Malgré tout, les découvertes récentes de fossiles en Afrique et en Eurasie, permettent de proposer des phylogénies. Mais ces dernières pourront être modifiées avec la découverte de nouvelles données. Avec Senut (1998), nous ne retiendrons que les grands singes de grande taille et nous envisagerons d'abord les problèmes qui se posent dans ce type d'étude, problèmes concernant les aspects anatomiques et les aspects génétiques, en essayant ensuite de comprendre pourquoi un accord entre ces deux aspects n'est pas toujours obtenu.

Selon Senut (1998), les problèmes concernent tout d'abord l'apport moléculaire-systématique et phylogénie, la définition du terme hominidae, la considération non seulement des restes crânio-dentaires mais aussi le squelette post-crânien, la connaissance du contexte de la découverte d'un fossile, la prise en considération de scénarios évolutifs non limités à l'Afrique Orientale, et l'utilisation non critique du cladisme (voir ANNEXE 16).

« Il semble plus logique et prudent, à la vue des nombreuses approches, de proposer une trichotomie (chimpanzé - gorille - homme) tant que nous n'avons pas de meilleurs arguments » (Senut, 1997). Voir Figure 53;

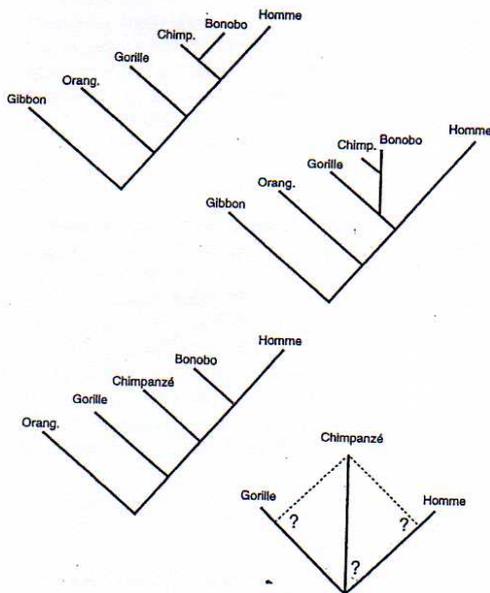


Figure 53. Relations de parenté entre les Hominidea actuels (Senut, 1997)

### III.2.4. La phylogénie des hominidés

Comme nous l'avons vu, malgré les nombreuses découvertes effectuées dans tous les domaines, notamment paléanthropologie et génétique comparative, l'histoire de l'évolution de l'homme demeure complexe et non résolue. Les découvertes de fossiles humains, ces dernières années, ont encore ajouté à la complexité. Nous allons essayer de faire le point de ce que l'on peut retenir dans ce domaine, à ce jour, en considérant essentiellement l'apport de la paléontologie des humains fossiles dans ce domaine.

À la fin du XIX<sup>e</sup> siècle, seulement trois différents groupes d'homininés – espèces plus étroitement apparentées à l'homme qu'au chimpanzé – étaient connus : les Australopithèques, les *Paranthropes* et le genre *Homo*. On pensait que les *Paranthropes* et *Homo* avaient évolué, entre deux et trois millions d'années, à partir d'espèces précoces du genre Australopithèque, probablement d'*Australopithecus afarensis*, rendue célèbre sous le nom de Lucy.

Mais ensuite, la découverte de trois nouvelles espèces d'australopithèques – *A. anamensis*, en 1995, *A. garhi* en 1999, et *A. bahrelghazali* en 1995, respectivement au Kenya, en Ethiopie et au Tchad – démontra que le genre australopithèque était plus diversifié et plus dispersé qu'on le pensait auparavant. Puis vint la découverte d'un autre genre, mal appréhendé, d'homininé précoce, *Ardipithecus* daté de 4,4 millions d'années. Deux autres découvertes de fossiles, publiées presque en même temps, en 2001, les fossiles humains dénommés *Kenyanthropus platyos*, daté de 3,5-3,2 Ma et *Orrorin tugenensis*, daté de 6 Ma, mis à jour au Kenya, vinrent compliquer encore plus le scénario des origines de notre espèce. Une complication supplémentaire vint s'ajouter à cela avec la découverte, au Tchad en 2005 de *Sahelanthropus tchadensis* dont l'âge est évalué à 7 Ma.

Au moins 14 espèces connues d'homininés existent en Afrique avant *Homo erectus* et cette période de notre histoire évolutive ressemble plus à un buisson ou même à un bouquet selon Coppens, qui parle du "bouquet des ancêtres", qu'à un arbre. La phylogénie de ces

ancêtres fait l'objet de débats passionnés. La plupart des paléanthropologues ne s'accordent que sur quelques points, le consensus étant loin d'être atteint. L'un des points d'accord est le fait qu'il y a quatre genres d'homininés : *Ardipithecus*, *Australopithecus*, *Paranthropus* et *Homo*, peut être cinq avec *Kenyanthropus*. Un autre point d'accord est que le genre *Paranthropus* (*P. aethiopicus*, *P. robustus*, et *P. boisei*) avec des dents et des mâchoires très développées, représente une branche morte du buisson.

Senyürek (1955) qui a repris les travaux de Weinert (1952) propose un genre supplémentaire d'homininé, *Praeanthropus*. Pour Senut (1996), les raisons d'individualiser ce genre supplémentaire d'homininé est que Senut pense que c'est le squelette post-crânien, et non pas uniquement le crâne et les dents, qui est le meilleur guide pour établir les relations évolutives des homininés. Ses arguments sont que les données du squelette post-crânien suggèrent une très ancienne division des capacités de locomotion des hominidés. Une lignée, caractérisée par la marche bipède, genoux fléchis, aboutit aux individus du genre *Australopithecus*, y compris les *Paranthropus*.

L'autre lignée, comprenant les bipèdes aux membres inférieurs en extension rectiligne, genoux non fléchis, aboutit à *Homo sapiens* en passant par *Praeanthropus* et *Homo rudolfensis* (*Kenyanthropus rudolfensis*). Selon Senut, le genre *Praeanthropus* est représenté par les individus du genre *Australopithecus* qui ont un squelette post-crânien suggérant une marche plus moderne (*A. anamensis* et quelques fossiles inclus habituellement dans l'espèce *A. afarensis*). Senut suggère aussi que des données issues de l'examen des dents et des mâchoires sont en faveur de cette phylogénie.

La découverte de ces nombreux fossiles d'hominidés, à la fin des années 1980 et dans les quinze années qui ont suivi, a eu pour conséquence une multiplication des hypothèses concernant la phylogénie des hominidés.

Dans les années 1980, essentiellement deux scénarios étaient discutés, en ce qui concerne l'espèce ancestrale des premiers représentants du genre *Homo*. Pour White et al (1981) et Leakey (1981), *Australopithecus afarensis* était l'espèce ancestrale de toutes les autres espèces d'hominidés, alors que pour Skelton et al.(1986) et Olson (1981), cette espèce ancestrale était *Australopithecus africanus* (Figures 54 et 55).

Les discussions portaient surtout sur la position phylogénétique de *A. africanus*, plus proche du genre *Homo* ou des Australopithèques robustes. En 1985, la découverte d'un nouveau fossile *A. aethiopicus*, (Walker et al), le "black skull" n'a fait qu'amplifier les divergences d'opinion.

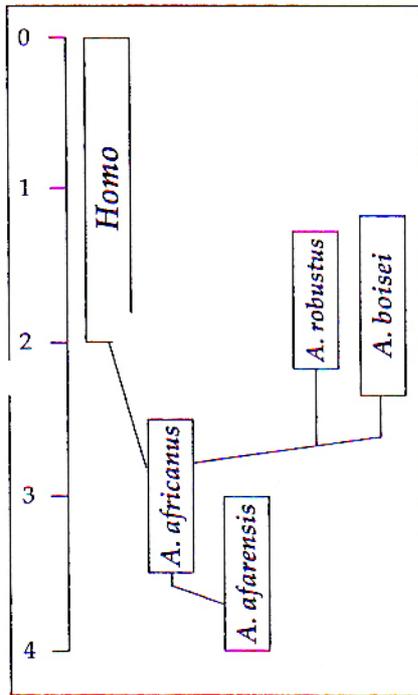


Fig.54- Arbre phylogénétique des hominidés modifié d'après Skelton et al. (1986)

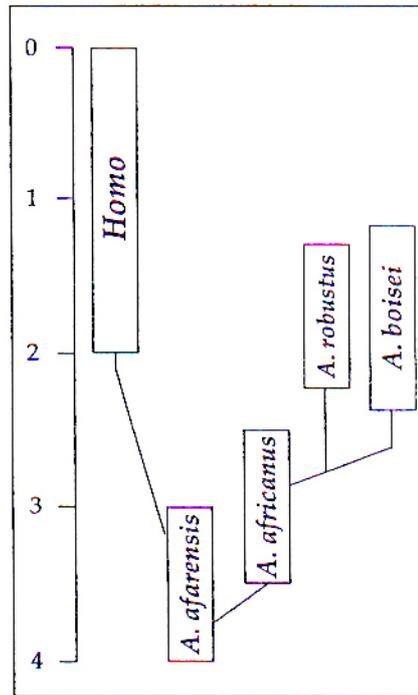


Fig. 55 - Arbre phylogénétique des hominidés modifié d'après White et al. (1981)

Pour Wood (1991), *A. afarensis* serait une forme ancestrale qui aurait donné naissance, d'une part aux paranthropes (*paranthropus* (*A.*) *aethiopicus*, *Paranthropus* (*A.*) *boisei* et *Paranthropus* (*A.*) *robustus*) et d'autre part, au genre *Homo* et à l'espèces *A. africanus*, elle même ancêtre possible des paranthropes et du genre *Homo* (Figure 56).

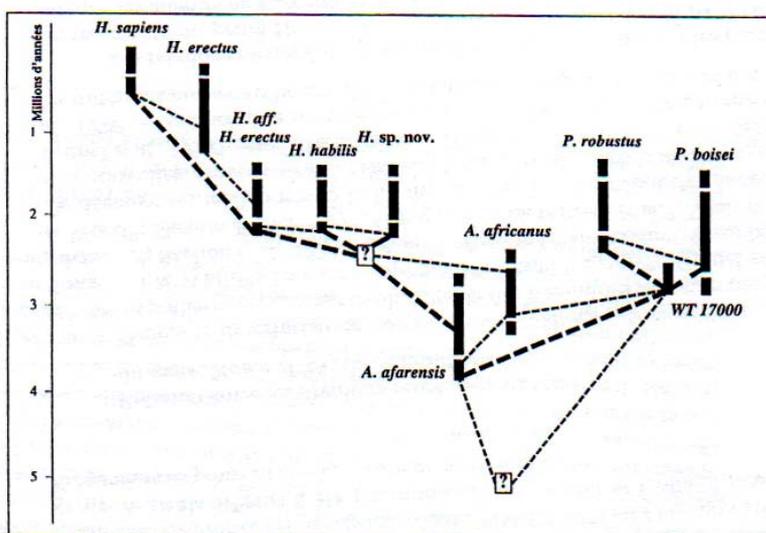


Fig. 56 - Arbre phylogénétique des hominidés modifié d'après Wood (1991).

Strait et al (1997) proposent même deux arbres phylétiques (figure 57). Pour l'un *A. afarensis* (appelé *Praeanthropus africanus*) serait l'ancêtre d'une part de l'espèce *A. africanus* et, d'autre part, des paranthropes et du genre *Homo*, alors que pour l'autre, *A. afarensis* serait l'ancêtre d' *A. africanus*, cette dernière espèce étant elle-même l'ancêtre des paranthropes et du genre *Homo*.

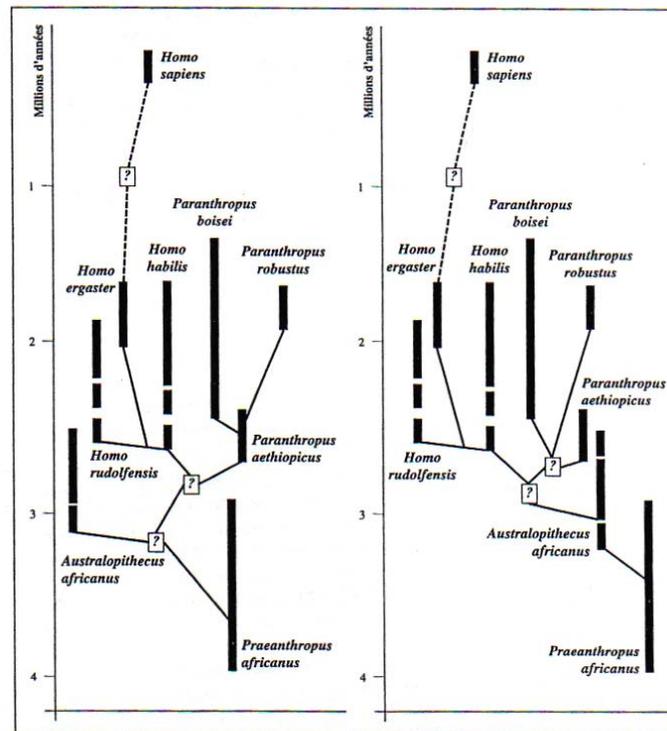


Fig. 57 - Arbre phylogénétique des hominidés modifié d'après Strait et al. (1997).

Les découvertes, dans les années suivantes de nouvelles espèces *A. ramidus*, en 1994 (White et al), *A. anamensis* (Leakey et al, 1995) ; *A. bahrelghazali* en 1995 (Brunet et al), *A. garhi* en 1999 (Asfaw et al), *Orrorin tugenensis* (Senut et al 2001), *Kenyanthropus platyops* en 2001 (Leakey et al 2001) et *Sahelanthropus tchadensis* en 2002 (Brunet al.) ont amené de nouvelles hypothèses. Si l'on élimine *Sahelanthropus tchadensis* et *A. ramidus* dont on dispose de trop peu d'éléments (Senut 2006), qui est mal compris (Lieberman, 2001) les trois autres espèces seraient de bons candidats pour occuper la place d'ancêtre du genre *Homo*, ce qui est résumé par Lieberman (2001) sur la Figure 58.

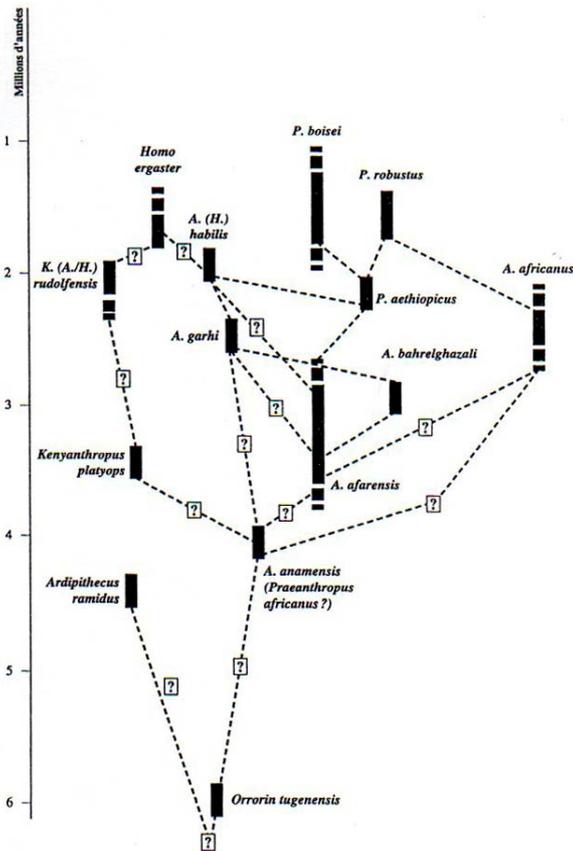


Fig. 58. Relations possibles entre les différents groupes d'hominidés, modifié d'après Lieberman (2001) (A : *Australopithecus*, H.: *Homo*, K : *Kenyanthropus*, P : *Paranthropus*)

Nous avons vu, ci-dessus, la phylogénie des Hominoïdea proposée par Senut. Pour mieux préciser son hypothèse, Senut et al. (2001) reprennent la description des deux genres, le pré-Australopithèque et le Préanthrope qui sont deux genres d'Hominidés du Pliocène d'Afrique orientale.

#### Pré-australopithèque :

Le genre Pré-australopithèque a été utilisé par Coppens en 1981 pour une partie du matériel de Hadar qui avait été publié par Johansen, White et Coppens en 1978 sous le nom d'*Australopithecus afarensis*. Pour l'auteur, il s'agit d'un Australopithèque très archaïque mais si différent des autres australopithèques qu'il mérite un autre nom de genre *Pré-*

*Australopithecus*. Ses représentants ne sont connus qu'en Ethiopie entre 4 Ma et 2,8 Ma environ. Après la création de l'espèce *afarensis*, un certain nombre de chercheurs montraient que le matériel appartenant à l'hypodigme n'était pas homogène et que ce dernier regroupait probablement deux espèces, voire deux genres différents. Le genre *pré-Austrelopithecus* serait un genre de petite taille que l'on pourrait caractériser notamment par un fort prognathisme alvéolaire, un palais long et peu profond, une arcade dentaire longue et étroite, aux bords rectilignes, incisives supérieures centrales larges et latérales réduites, à fort tubercule basal du côté lingual, canines supérieures relativement grandes, P3 inférieure parfois à une seule cuspide, diastème inconstant aux mâchoires, articulation du genou lâche, et coude bien stabilisé. Cette espèce était encore largement dépendante des arbres, bien que déjà adaptée à une forme de bipédie terrestre. Cette description correspond à Lucy et aux spécimens qui lui ressemblent

A la fin des années 30, l'allemand Kohl-Larsen découvrait à Garusi (dans les gisements de Laetoli) en Tanzanie un fragment de maxillaire. Il fut baptisé *Praeanthropus* par Hennig en 1948, mais aucune espèce-type n'avait été désignée et le nom de genre était invalidé. En 1950, une première étude de la pièce conduisait Weinert à lui attribuer le nom de *Meganthropus africanus*. Puis en 1955, le paléontologue Senyürek, dans une révision des matériels dentaires du Pliocène de Tanzanie ressuscita le genre *Praeanthropus* dans la combinaison *Praeanthropus africanus*. En 1978, les restes trouvés sur le site de Hadar en Ethiopie et ceux récoltés à Laetoli à la fin des années 70, furent regroupés avec le maxillaire

de Garusi par Johanson, White et Coppens. Cette dernière pièce ayant déjà un nom, le matériel éthiopien et tanzanien aurait dû être appelé, *Praeanthropus africanus*. Cette attribution aurait prêté confusion avec le matériel d'Australopithèque provenant des sites sud-africains et les mêmes auteurs proposaient la nouvelle espèce *Australopithecus afarensis* dont la mandibule LH 4 de Laetoli devenait l'holotype.

En 1968, Patterson découvrait sur le gisement de Kanapoi (Kenya) vieux de 4,2 millions d'années environ, une extrémité distale humérale qu'il publiait l'année suivante avec son collègue Howells comme *Australopithecus cf. africanus*. Toutefois, la pièce présentant des traits très humains différents de ceux des Australopithèques, elle était attribuée à *Homo* par Senut en 1979. De nouvelles fouilles étaient effectuées sur le gisement de Kanapoi et sur d'autres dépôts situés plus au nord du Kenya à Allia Bay et à partir des nouvelles découvertes qui y furent réalisées fut créée une nouvelle espèce d'Australopithèque *Australopithecus anamensis*, dont les fragments ressemblent à une partie du matériel de Hadar, différent de Lucy. Le maxillaire de Garusi a aussi été inclus dans cette nouvelle espèce, mais il portait déjà un nom. Le nouveau matériel aurait dû être nommé *Praeanthropus africanus*. De plus, les restes du squelette diffèrent peu de celui de l'homme moderne, mais fortement de celui de Lucy et de ses proches ; on pourrait imaginer que *Praeanthropus* était déjà situé sur la lignée humaine. En fait, la bipédie de cet homme ancien serait associée à une morphologie dentaire peu différente de celle des Australopithèques. *Praeanthropes* et *australopithèques* auraient mangé plus ou moins les mêmes choses, mais le moyen d'y accéder était différent.

Ainsi, l'espèce *Australopithecus afarensis* apparaît rassembler des pièces pouvant appartenir à deux groupes différents correspondant à des genres et/ou espèces différents possédant chacun son propre mode de locomotion. Le premier groupe archaïque, *pré-Australopithèque* de Coppens est resté plus adapté à la vie arboricole ; le second, celui des *Préanthropes*, est plus orienté vers une bipédie terrestre. Selon Senut (2001), c'est peut-être de ce dernier que sont issus nos ancêtres plus directs, les australopithèques n'étant qu'une branche latérale de notre famille.

Toutefois, la plupart des paléoanthropologues ne reconnaissent pas une dichotomie majeure dans la capacité locomotrice des hominés avant l'évolution d'*Homo ergaster*, autour de 1,9 Mya et des analyses récentes du squelette d'*A. anamensis* suggèrent qu'il ressemblait beaucoup à celui des autres membres du genre *Australopithecus* (Lague et Jungers, 1996 ; Ward et al. 1999).

Les arguments de Senut (2001) et de Pickford et Senut (2001) en faveur d'une marche plus moderne d'*Orrorin*, la reliant avec celle de *Praeanthropus* et d'*Homo*, est basée sur une analyse détaillée de l'anatomie de la partie supérieure du fémur. Mais cette interprétation n'est pas reconnue par tous les paléoanthropologues. Par exemple, Senut (2001) et Pickford et Senut (2001) disent que la tête du fémur d'*Orrorin* est massive, sphérique, plus large que le col chez l'homme. Pour Aiello et Collard (2001), si cela est exact, *Orrorin*, en ce qui concerne ce caractère, ne ressemble pas plus à *Praeanthropus* qu'à *Australopithecus* qui s'inscrit également dans la fourchette de la variation humaine.

En-dehors des caractères du squelette qui feraient d'*Orrorin* un humain, Senut et al. (2001) disent que les molaires, relativement petites, à l'émail épais sont en faveur de l'interprétation qu'*Orrorin* et un ancêtre direct des humains modernes, à l'exclusion d'*Ardipithecus* et de la plupart des membres du genre *Ardipithecus*. Cependant, Teaford et Unger (2000) font remarquer que la taille des dents et l'épaisseur de l'émail sont en corrélation avec le régime alimentaire et qu'en l'absence d'autres preuves irrésistibles, il est prématuré de relier *Ardipithecus* avec les grands singes africains, ou *Orrorin* avec les humains.

Selon Aiello et Collard (2001) il ne fait pas de doute que l'âge d'*Orrorin* est exact et que ceci est un facteur qui ajoute une valeur majeure au débat sur les origines de l'homme, mais on est loin d'un consensus sur son rôle dans l'évolution humaine et des hypothèses alternatives sont également défendables, y compris certaines dans lesquelles *Orrorin* n'est pas un homininé. Il apparaît également que l'anatomie crânienne et dentaire n'est pas nécessairement le miroir des phylogénies déterminées par l'étude moléculaire des primates modernes (Collard et Wood, 2000) qui sont l'objet d'une incertitude considérable sur les arbres évolutifs basés sur les études anatomiques.

Aussi, Aiello et Collard (2001) proposent qu'actuellement, il vaut mieux éviter de dénommer les ancêtres et de maintenir une division simple : celle entre les homininés d'aspect archaïque (*Orrorin*, *Ardipithecus*, *Australopithecus*, y compris *Paranthropus* et *Kenyanthropus*) et homininés d'aspect moderne (*Homo sapiens* et les autres espèces d'*Homo*).

La phylogénie proposée par Senut et al (2001) et celle proposée par les études antérieures, apparaissent sur la Figure 59 selon Aiello et Collard (2001).

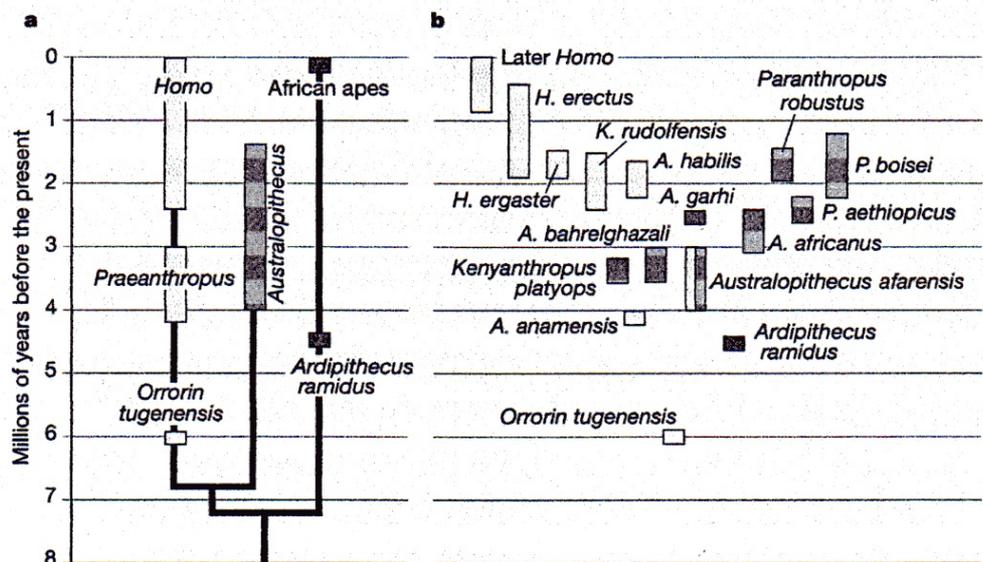


Figure 59. Homininés anciens et nouveaux. a) la phylogénie proposée par Senut et al. (2001). Ici *Orrorin tugenensis* est sur la ligne directe menant aux hommes modernes, et *Ardipithecus ramidus* est un ancêtre des grands singes africains. *Kenyanthropus rudolfensis* n'est pas indiqué ici, mais il est inclus dans la lignée *Orrorin/Praeanthropus/Homo*. b) la diversité des espèces dans les archives fossiles d'homininés (Aiello et Collard, 2001). Les espèces *Kenyanthropus platyops*, *Australopithecus garhi* et *A. bahrelghazali* sont ou bien trop récentes ou bien trop fragmentaires pour avoir été prises en considération par Senut et al. (2001).

Nous ne parlerons pas ici, des études moléculaires (voir le chapitre Génomique Comparative) sauf pour dire que, jusqu'à présent, elles n'ont pas apporté suffisamment d'éléments pour pouvoir, par exemple, appuyer l'une ou l'autre des phylogénies proposées sur la Figure 59.

Rak et al. (2007) ont étudié la morphologie de la partie supérieure du ramus mandibulaire d'un spécimen récemment découvert d'*Australopithecus afarensis*. Cette partie supérieure du ramus mandibulaire se termine en deux processus : postérieurement le processus condyloire qui s'articule avec la base du crâne et antérieurement le processus

coronoïde sur lequel s'insère le muscle temporalis. Une indentation, l'encoche mandibulaire (ou sigmoïde) sépare ces deux processus. Chaque espèce de primates supérieurs actuels a des caractéristiques spécifiques du ramus mandibulaire. Toutefois, la configuration du ramus chez ces primates permet de les classer en deux groupes distincts : l'un comprenant les gorilles, les autres consistant en les hommes modernes, les deux espèces de chimpanzé et les orangs-outans. Dans ce dernier groupe, le processus coronoïde est plus bas que le processus condyalaire, la base du processus coronoïde constitue un pourcentage relativement petit de la largeur du ramus et se termine par une extrémité effilée mince pointue, dirigée vers le haut. Cet effilement produit une grande encoche mandibulaire. C'est l'inverse chez le gorille (Rak et al. 2007).

Rak et al. (2007) ont comparé le ramus mandibulaire d'*A. afarensis* au ramus mandibulaire du chimpanzé, de l'orang-outan, du gorille et de l'homme moderne. Le ramus mandibulaire d'*A. afarensis* ressemble tout à fait à celui du gorille et ne ressemble pas à ceux du chimpanzé, de l'orang-outan et de l'homme moderne. Or, le ramus mandibulaire de ces trois derniers ne ressemble pas à celui du gorille ; l'anatomie du ramus mandibulaire du gorille est unique. Cette morphologie particulière est également présente chez *A. robustus*. La présence de cette morphologie particulière, à la fois chez *A. robustus*, *A. afarensis* et son absence chez l'homme, fait émettre un doute sur le rôle d'*A. afarensis* comme ancêtre de l'homme moderne. L'anatomie du ramus mandibulaire de *Ardipithecus ramidus* est virtuellement celle d'un chimpanzé, corroborant la phylogénie proposée.

Cet accroissement du nombre de scénarii sur les relations de parenté entre les différents groupes d'hominidés est lié au fait que, selon Prat et Marchal (2001), les relations phylogénétiques entre les australopithèques et les premiers représentants du genre *Homo* sont très controversées. Ceci est en partie dû au fait que les auteurs ne s'accordent pas d'une part, sur le nombre et sur la validité des espèces qui ont coexisté pendant une même période et d'autre part, sur la validité phylogénétique des caractères pris en compte (voir le débat entre Skelton & McHenry et Strait et collaborateurs). Cela concerne notamment le problème relatif aux distinctions entre les caractères qui sont hérités d'un ancêtre commun (homologies) et ceux qui reflètent des adaptations à des événements identiques (homoplasies). Seuls les caractères homologues sont phylogénétiquement pertinents. En outre, certains caractères peuvent être liés à une fonction, au stade de développement post-natal, à l'attribution sexuelle de l'individu, ou à d'autres caractères morphologiques. La divergence des arborescences est également souvent induite par un regroupement différent des individus fossiles. Les diverses hypothèses phylogénétiques sont principalement fondées sur les éléments crâniens et dentaires et non sur le matériel post-crânien, moins représenté, bien que les caractères locomoteurs montrent des critères de divergence entre les différents taxons.

Pour les mêmes raisons, la question se pose en ce qui concerne les relations phylogénétiques entre les premiers représentants du genre *Homo* et *Homo ergaster* / *Homo erectus*. Prat et Marchal (2001) ont essayé de répondre à cette question : « Plusieurs candidats ont été proposés, *Homo habilis* ou *Homo rudolfensis*, mais le débat reste, dans l'état actuel de nos connaissances totalement ouvert puisqu'il est en partie lié à la définition du genre *Homo* et à l'attribution systématique des espèces *H. habilis* et *H. rudolfensis*.

Des distinctions anatomiques crâniennes et post-crâniennes sont observées entre les premières espèces du genre *Homo* (*Homo habilis* et *Homo rudolfensis*) et les *Homo ergaster*. Il faut toutefois noter que les caractères cités peuvent être liés au stade de développement post-natal, à l'attribution sexuelle de l'individu, à une même fonction ou encore refléter des adaptations à des événements identiques (homoplasies). Tous les caractères énoncés dans ce bref exposé ne sont donc pas forcément phylogénétiquement pertinents.

Les spécimens d' *Homo ergaster* se distinguent des premiers représentants du genre *Homo* par un accroissement de la capacité crânienne (727-880 cm<sup>3</sup>), un développement du torus supraorbitaire, une faible convexité de l'écaille de l'os frontal, la présence d'une dépression pré-lambdaïque, l'inclinaison du foramen magnum et du plan nuchal. Ils se différencient également pour les proportions de leur face (face moyenne/ face supérieure), la position de leur pilier canin par rapport à l'ouverture nasale, et au niveau de la mandibule par la largeur de leur sulcus extramolaire et la position de l'origine de leur branche mandibulaire sur le corps.

En ce qui concerne le squelette post-crânien, les spécimens d'*Homo ergaster* présentent un mode de locomotion similaire à celui de l'Homme actuel (bipédie terrestre avec chez l'adulte une capacité limitée au grimper), une masse corporelle importante (58 kg), proche de celle de l'Homme actuel, adapté à un milieu ouvert. En revanche, les premiers représentants du genre *Homo* et en particulier les *Homo habilis* présentent un mode de locomotion à la fois de bipède terrestre et de bipède arboricole et des proportions corporelles similaires à celles des australopithèques », d'où la conclusion prudente de Prat et Marchal (2001) : « Depuis plus d'un siècle, le problème de la définition de l'Homme et de son origine fait l'objet de nombreuses controverses scientifiques qui se renouvellent à chaque découverte de nouveaux fossiles. L'espèce *Homo habilis* fut, dès sa création en 1964 par Louis Leakey, Phillip Tobias et John Napier, l'objet de nombreuses critiques. Comme nous l'avons vu, il n'existe aucun consensus à la fois sur la définition de cette espèce, notamment sur l'existence d'un ou de plusieurs groupes au sein de cet ensemble, sur son appartenance au genre *Homo* et sur la liste des spécimens qui y sont rattachés (l'hypodigme). De nombreux spécimens ont en effet été rattachés, soit à l'espèce *Australopithecus africanus*, soit à *Homo ergaster*. Les premiers représentants du genre *Homo* sont répartis sur une période chronologique de plus de 1 million d'années, de 2,45 millions d'années à 1,55 million d'années. Ils sont donc contemporains de *Australopithecus garhi*, *Australopithecus africanus*, pour les plus anciens spécimens et de *Australopithecus* (ou *Paranthropus*) *robustus* et *Australopithecus* (ou *Paranthropus*) *boisei* et surtout de l'autre espèce attribué au genre *Homo* : *Homo ergaster* pour les plus récents.

L'hypothèse de plusieurs espèces au sein de cet ensemble (*H. habilis sensu stricto* et *H. rudolfensis*) — si elle est considérée comme valide — et la subcontemporanéité de certains spécimens (avec une incertitude des datations de  $\pm 0,05$  million d'année) mettent en lumière les notions de sympatrie et de synchronie, c'est à dire la coexistence en une même zone géographique et en même temps de plusieurs espèces. En effet d'un point de vue à la fois temporel et géographique, il y aurait eu, entre 1,9 et 1,6 million d'années dans le site de Koobi Fora, situé à l'Est du Lac Turkana, coexistence des trois espèces *H. rudolfensis*, de *Homo habilis* et de *Homo ergaster*. Comment peut-on expliquer cette éventuelle coexistence ? Ces espèces présentaient-elles des comportements de subsistance, des stratégies adaptatives et culturelles distinctes?

Des différences technologiques peuvent être mises en avant entre 1,9 et 1,6 million d'années avec une première période (1,9-1,7 million d'années) constituée par une industrie lithique composée essentiellement de galets, de polyèdres et de sphéroïdes (débitage élaboré, façonnage polyédrique) puis une seconde période (1,7-1,6 million d'années) où les chaînes et les schémas opératoires se diversifient avec les industries acheuléennes qui marquent l'apparition du façonnage bifacial et la naissance de la notion de symétrie. Il faut cependant noter que l'attribution certaine des différentes industries à un groupe spécifique d'hominidés n'est toujours pas résolue ».

Concernant la phylogénie des premiers représentants du genre *Homo*, la prolifération de nouvelles découvertes et le buissonnement d'espèces d'hominidés plio-pleistocènes (*Ardipithecus ramidus*, *Australopithecus anamensis*, *Australopithecus bahrelghazali*, *Australopithecus garhi*, *Orrorin tugenensis*, *Kenyanthropus platyops* amènent de nouveaux éléments de discussions, de nouvelles controverses et de nouveaux points d'interrogation concernant, d'une part l'origine et la

définition du genre *Homo*, et d'autre part la définition du groupe ancestral des *Homo ergaster* et leur phylogénie.

C'est pourquoi, Coppens (2006) parle de bouquets de nos ancêtres. Dans un article récent qu'il a intitulé "Le bouquet des ancêtres", Coppens (2006) décrit les ancêtres de l'homme (Note 58).

En résumé, pour Coppens, les préhumains sont tropicaux, africains, debout. Ils semblent avoir été arboricoles en même temps que bipèdes, avant d'adopter une bipédie exclusive. Ils ont tous un encéphale qui augmente en volume et complexité et ont tous tendance à réduire la projection de leur face, mais plus ou moins vite. Certains ont tendance à réduire la taille de leurs dents de la joue ; d'autres présentent une tendance inverse. Enfin, tous, sauf un genre et ses deux espèces, ont un ruban d'émail épais. Coppens propose alors une phylogénie (Figure 60).

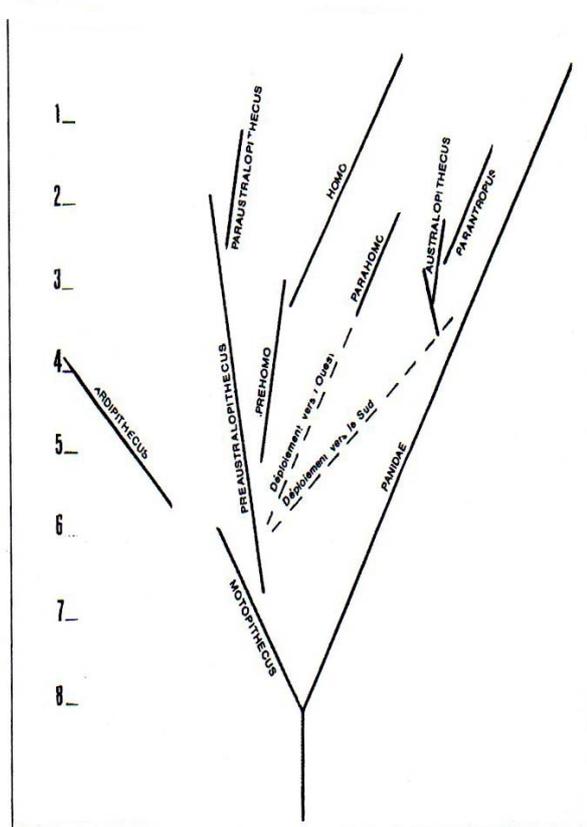


Fig. 60. Schéma phylétique selon Coppens (1994-1996).

(Note de l'auteur : la multiplication des dénominations génériques y est volontairement excessive pour mieux différencier les rameaux. *Pré-australopithecus* : une partie du matériel de *A. afarensis* ; *Pré-Homo* : *A. anamensis* et une partie du matériel de *A. afarensis* ; *Para-Homo* : *A. Bahrelghazali*).

Il n'attache pas à quoi que ce soit *Samburupithecus kiptalami* et *Sahelanthropus tchadensis*. *Ardipithecus*, avec ses deux espèces, lui paraît trop spécialisé pour être rattaché à une descendance connue. Par contre, il relie entre eux *Orrorin tugenensis* et *Kenyanthropus platyops*. Il propose une filiation longue de 3 Ma entre *Australopithecus afarensis*, *Zinjanthropus aethiopicus* et *Zinjanthropus boisei* et une autre filiation aussi longue, sud-africaine comprenant *Australo-pithecus* sp "Little foot", *Australopithecus africanus* et *Paranthropus robustus*. Cette dernière filiation pourrait peut-être se brancher sur la précédente vers 4 à 5 Ma. Les genres *Zinjanthropus* et *Paranthropus* ont été conservés car Coppens pense qu'ils « représentent les aboutissements de deux adaptations comparables,

mais pas semblables, indépendantes et parallèles au même assèchement de l'Afrique tropicale à partir de 3 Ma, assèchement responsable aussi de l'émergence du genre *Homo*, que j'ai mise en évidence en 1975 et appelée l'événement de l'Homo (Homo event) ».

Un autre phylum proposé par Coppens est *Australopithecus anamensis* et *Australopithecus garhi*, avec ou sans descendance. *Australopithecus bahrelghazali*, qui n'est peut-être pas un Australopithèque d'après Coppens, pourrait être dessiné à part.

Au lieu du vivier d'une quinzaine de préhumains, on se retrouve alors avec un bouquet de sept à huit inflorescences.

La grande tendance de cette période est une tendance à l'ouverture du paysage.

On parle de parties de forêts, de forêts galeries, de savanes boisées, mais aussi chaque fois de mosaïques - ce qui signifie un peu couvert, un peu ouvert... Et cette mosaïque, en l'occurrence, évolue bel et bien vers des paysages de moins en moins couvert, de plus en plus ouvert.

Pour Coppens, le préhumain n'a jamais été un habitant de la forêt dense ; quant à l'humain, sa bipédie, son crâne, son cerveau, ses dents signent un être de la savane claire, la savane à acacias et hautes herbes. Les préhumains ont vécu l'acheminement anatomique de l'adaptation vers cette ouverture du milieu, qui a fait l'homme.

Toutefois, Cela-Conde et Ayala (2003) proposent une autre classification des hominidés. Pour cela, ils définissent d'abord ce qu'est un hominidé. Ils retiennent pour cela la définition proposée par Pilbeam (1968) : la bipédie permanente comme mode de locomotion et les dents dont la forme est essentiellement humaine. En se référant à ce premier critère, Cela-Conde et Ayala (2003) disent que « l'information disponible semble insuffisante pour déduire avec conviction que *Sahelanthropus* était un bipède permanent ». Pour *Orrorin tugenensis*, ils citent une phrase des auteurs qui l'ont décrit se rapportant aux deux fémurs gauches (BAR 1002-00 et BAR 1003-00) il « était déjà adapté à la bipédie habituelle ou peut-être même obligatoire lorsqu'il était à terre » (Senut et al.,2001). De même, pour *Ardipithecus* d'Aramis dont la composante basio-occipitale raccourcie est corroborée par une phalange proximale du pied (AME-VP-1/71) trouvée ensuite dans l'Awash Moyen (Ethiopie) et décrite comme « dérivée par rapport à tous les grands singes connues et... consistante avec une forme précoce de bipédie terrestre (Haile Selassie ,2001) ».

Pour ce qui est des dents, les petites canines de *Sahelanthropus* sont des caractères dérivés pour Cela-Conde et Ayala (2003) et l'épaisseur de l'émail des molaires et des pré-molaires est intermédiaire entre les chimpanzés et les australopithèques tardifs (Brunet et al., 2002). L'émail de l'incisive centrale supérieure d'*Orrorin* et de ses dents mandibulaires inférieures, est épais comme chez les autres hominidés, mais les autres caractères de ses incisives et de ses canines, et la pré-molaire inférieure P4, sont moins ressemblants à ceux des hominidés et plus ressemblants à ceux des grands singes. La dentition d'*Ardipithecus* est ambiguë.

Les caractères relatifs à la bipédie et à la dentition suivent une tendance évolutive en mosaïque, démontrant des mélanges différents de caractères morphologiques primitifs et dérivés chez tous les premiers hominidés de *Orrorin* et *Sahelanthropus* aux australopithèques de la Rift Valley (*Praeaanthropus africanus*) et de l'Afrique du Sud (*Australopithecus africanus*). Ce mélange est inattendu car l'évolution est un processus graduel (bien que de vitesse variable) et les spécimens du Miocène sont proches du temps proposé pour la divergence entre chimpanzés et humains. Mais un mélange de caractères primitifs et dérivés pose problème. La définition phylogénétique d'un certain taxon dépendra de l'importance que l'on fera prendre aux caractères primitifs ou aux caractères dérivés. Pour Cela-Conde et

Ayala (2003), l'important n'est pas si l'on veut classer un taxon particulier comme étant un hominidé ou non, mais plutôt si les spécimens inclus dans ce taxon sont plus récemment apparentés aux humains modernes qu'aux chimpanzés. Pour le taxonomiste nominaliste, il est arbitraire d'inclure ou d'exclure les grands singes de la famille des hominidés, mais les cladistes ou les taxonomistes modernes veulent répondre aux questions suivantes : *Ardipithecus* fait-il partie de la lignée des chimpanzés, *Orrorin* est-il un ancêtre commun à la fois des humains et des chimpanzés, *Sahelanthropus* est-il un premier hominidé qui vivait en-dehors de la Rift Valley, ou est-il un singe comme le proposent Wolpoff et al (2002) ?

Il existe, de plus, des questions taxonomiques significatives comme : est-il approprié de créer un nouveau genre pour des spécimens qui ne sont pas particulièrement différents de ceux qui sont inclus dans un genre déjà établi, d'où la question : qu'est-ce qu'un genre ?

Même avant la récente découverte de spécimens d'hominidés et la proposition de quatre nouveaux genres pour eux (*Ardipithecus*, *Orrorin*, *Kenyanthropus* et *Sahelanthropus*), le simple schéma classique des trois genres (*Australopithecus*, *Paranthropus*, *Homo*) rencontrait des difficultés par rapport à l'inclusion adéquate de tous les spécimens connus assignés aux hominidés.

Un genre est supposé être monophylétique, ce qui revient à dire qu'il ne doit contenir que des espèces qui forment un clade (une lignée complète ayant un ancêtre commun à l'intérieur de l'arbre évolutif de la famille). Ceci est une attente taxonomique non réaliste, étant donné que la phylogénie est un continuum. De plus, il y a déjà des preuves qui indiquent, du moins pour certains auteurs, que tous les trois genres sont paraphylétiques (contenant des espèces qui appartiennent à différentes lignées) : *Australopithecus* (Strait et al. 1997), *Paranthropus* (Wood, 1988) et *Homo* (Wood et Collard, 1999).

La façon dont les espèces sont choisies et les hypodigmes (i.e. toute la collection de fossiles prise en considération pour un taxon donné) construits, mène à des cladogrammes très différents, d'où des dilemmes en phylogénie humaine. Un moyen pour sortir de ce dilemme et de suivre la proposition de Cela-Conde et Ayala (2003), à savoir que la première espèce de tout nouveau genre conserve quelques caractères primitifs proches de ceux du genre ancestral précédent et ils donnent à cette espèce le nom d'espèces « germinalis » du genre. En appliquant cela aux taxa hominidés, Cela-Conde et Ayala (2003) identifient trois genres de taxa hominidés, correspondant à trois zones adaptatives distinctes : *Australopithecus*, comprenant les premiers hominidés qui, graduellement, développèrent la bipédie ; *Paranthropus*, incorporant les australopithecines robustes, la branche évolutive qui colonisa les espaces ouverts de la savane, avec alimentation spécialisée faite de végétaux durs ; et *Homo*, la branche qui développa un gros cerveau et retint d'*Australopithecus* les caractères graciles, utilisa les outils de pierre et eut une alimentation plus carnée.

Selon Conde et Ayala (2003), la découverte des nouveaux fossiles amène deux conclusions : tout d'abord, la diversité des lignées parmi les premiers hominidés, est plus grande qu'on ne le pensait auparavant, et ensuite, leur distribution géographique a été élargie avec la découverte de *Sahelanthropus* au Tchad, au centre-ouest de l'Afrique. Néanmoins, et jusqu'à obtention de nouvelles preuves du degré de bipédie d'*Orrorin*, de *Sahelanthropus* et d'*Ardipithecus*, une option parcimonieuse serait de ne retenir que quatre genres pour les Hominidés : *Praeanthropus* (comprenant *Pr. Tugenensis*- *Orrorin*, *A. afarensis*, *A. anamensis*, *A. bahrelghazali*, *A. gahri*. L'absence d'éléments post-crâniens et son origine géographique font que *Sahelanthropus* est laissé incertain), *Ardipithecus ramidus kadabba et Ar. Ramidus*, *Australopithecus* (*A. africanus*, *A. aethiopicus*, *A. robustus*, *A. boisei*) et *Homo* (*H. platyos*, *H. habilis*, *H. rudolfensis*, *H. erectus*, *H. ergaster*, *H. antecessor*, *H. heidelbergensis*, *H. neanderthalensis* et *H. sapiens*).

Wood (2006) après la publication, en 2006, d'un fossile d'enfant d'*A. afarensis* à Dikika, en Ethiopie, propose la taxonomie des hominidés représentée sur la Figure 61 où les espèces sont ordonnées selon les archives fossiles et, de gauche à droite, selon leur ressemblance aux humains modernes : ceux avec un gros cerveau, des petites molaires et prémolaires et des mâchoires similaires à celles d'*Homo sapiens* sont à gauche, ceux avec de grandes prémolaires et molaires et de grandes mâchoires sont à droite. *A. afarensis*, un spécimen d'enfant femelle découvert à Dikika, en Ethiopie, a vécu entre 4 et 3 millions d'années auparavant. Son crâne petit n'est pas plus grand que celui d'un chimpanzé, mais sa dentition a des caractères semblables à ceux trouvés chez les hominidés plus modernes.

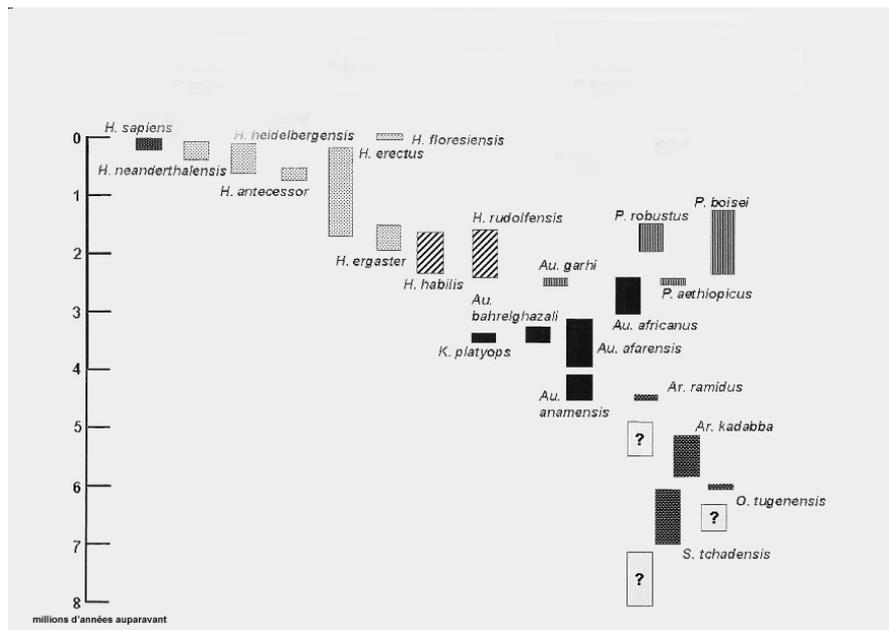


Fig. 61 - Taxonomie des hominidés selon Wood

Cette taxonomie des hominidés établie par Wood en 2006, tente de résumer le mieux possible les hypothèses des auteurs qui ont proposé une phylogénie des hominidés, ces dernières années, même si bien des divergences existent en particulier sur leurs parties les plus anciennes, comme on l'a vu.

### III.2.5. Apparition du genre *Homo*

L'apparition du genre *Homo*, le genre humain, est difficile à situer et est très discuté. Vers la fin de l'ère tertiaire, les deux Amériques, celle du Nord et celle du Sud, se rejoignent ce qui arrête les échanges entre l'Océan Atlantique et l'Océan Pacifique et entraîne de grandes variations climatiques avec formation de la calotte arctique entre 3 et 2,5 Ma et apparition des âges glaciaires. Une conséquence de ces changements climatiques est la sécheresse de l'Afrique avec recul des forêts au profit des savanes. Tous les mammifères africains sont concernés par cet événement que Coppens (2006) a appelé l'(H)omo en référence à la fois au genre *Homo* et à la vallée de l'Omo, en Ethiopie, où cet événement a été reconnu en premier.

Les chevaux à un doigt, les Equus, prennent la place des chevaux à trois doigts, les hipparions. Les éléphants supplantent les dinothères et autres pachydermes archaïques. Les singes des savanes, les théropithèques et les dinopithèques (les plus grands des

cercopithécoïdes) disparaissent, cédant la place aux babouins. Les australopithèques vont disparaître, eux aussi, laissant la place aux paranthropes et aux hommes. Se pose, alors, la question de la reconnaissance de l'homme. La définition du genre *Homo* est difficile à donner : « La définition de l'"homme" a évolué avec les époques, en fonction des idées, des croyances et des connaissances. Le premier à classer l'homme parmi les primates, juste à côté des singes, Linné, lui donne, en 1758, son nom officiel : *Homo sapiens*. Ce terme, qui signifie "homme sage", s'inscrit dans la longue tradition qui oppose l'animal-machine et l'homme qui pense » (Picq 2005, pp. 132-133).

Jusque vers 1950, l'homme est défini comme un "animal" muni d'un gros cerveau, bipède exclusif, doué de langage, dont l'adaptation repose sur l'outil et la culture.

L'une des premières définitions de l'homme dans l'évolution humaine, à tenir compte des australopithèques, est celle donnée par le paléoanthropologue Le Gros Clark. L'homme, selon lui, ou le genre *Homo*, se distingue notamment par un volume cérébral variant de 700 à 2000 cm<sup>3</sup>; une face en retrait (orthognathe) ou peu avancée (prognathe) ; le *foramen magnum* situé au milieu du crâne ; de petites canines; l'absence de diastème entre les dents; un squelette locomoteur adapté à la marche bipède à l'exclusion d'autre mode de locomotion. Mais cette définition mélange des caractères précis, avec d'autres très variables, et avec certaines tendances évolutives qui ne s'expriment entièrement que chez les hommes les plus récents.

Comment distinguer les premiers hommes des australopithèques. En 1964, Leakey, Tobias et Napier, distinguent le genre *Homo* des australopithèques par les caractères suivants: une mandibule et des arcades dentaires plus petites; un volume cérébral plus grand (supérieur à 600 cm<sup>3</sup>) ; des reliefs osseux sur le crâne moins marqués (par suite d'un moindre développement des muscles masticateurs); une boîte crânienne plus arrondie de profil; des incisives plus grandes; des prémolaires et des molaires plus étroites. Sont à noter deux tendances évolutives: le développement du cerveau et la réduction de l'appareil masticateur et de la face. Quant au squelette locomoteur, c'est la bipédie comparable à la nôtre, qui le caractérise.

Mais il est plus difficile de distinguer les premiers hommes (*Homo ergaster*, et *Homo erectus*), des autres hominins contemporains. Sur quels caractères se fonder pour dire qu'un fossile appartient au genre *Homo* ou à un autre genre d'hominin ?

Autour de 2 millions d'années, les premiers hommes étaient contemporains des paranthropes. Nous allons les envisager en commençant par ces derniers, puis nous verrons les *Homo*.

### a) Les paranthropes

L'histoire des paranthropes commence par leur découverte en Afrique du Sud, en 1938 à Kromdrai (*Paranthropus robustus*) et en 1948 à Swartkrans (*Paranthropus crassidens* ou paranthropes à grosses dents). En 1959, Leakey (1959) trouve un nouveau crâne de paranthrope à Olduvai, en Afrique de l'Est appelé *Zinjanthropus boisei* (Zinj est le terme arabe désignant l'Afrique de l'Est et Boise est le mécène de Leakey). Auprès de ce crâne se trouvent des outils en pierre taillée mais, quelques années plus tard, ces outils sont attribués à *H. habilis* et les paranthropes sont délaissés et on considère qu'ils ne sont que les représentants des formes plus robustes des australopithèques dits graciles, *A. africanus* et qu'ils seraient une lignée avortée des hominins. Cependant, la découverte en 1985, d'un crâne appelé le "crâne noir", à l'ouest du lac Turkana et daté de 2,5 Ma, remet les paranthropes en avant (Picq 2005, pp.143-144). On les décrit comme ayant une face marquée par leur formidable capacité de mastication. Les dents antérieures, incisives et canines, restent

petites. Par contre, leurs molaires et leurs prémolaires sont très grandes et larges, recouvertes d'une épaisse couche d'émail et avec de solides racines, ce qui leur valut le surnom de "casse-noisettes". Ceci indique qu'ils consomment des nourritures coriaces (noix, graines et, surtout, les parties souterraines des plantes de savanes) demandant à être mâchées avec force et longtemps.

Mais la comparaison des taux de strontium contenus dans les os des animaux fossiles associés aux paranthropes, démontre que ces derniers sont très omnivores, capables de consommer des fruits et à l'occasion de la viande (in Picq, 2005).

Le volume du cerveau des paranthropes varie de 500 à plus de 600 cm<sup>3</sup>, soit moins que celui des *H. rudolfensis*, comparable à celui des *H. habilis*, mais nettement plus que celui des australopithèques *afarensis* (Fig. 62). Le volume crânien de certains paranthropes particulièrement robustes excède même celui d'hommes contemporains. Si l'on tient compte de la taille, ceci correspond à un accroissement du cerveau de l'ordre de 25 % en quelques centaines de milliers d'années. Le coefficient d'encéphalisation qui est la mesure du volume du cerveau par rapport à la taille du corps, reflète mieux l'importance relative du cerveau. Ce coefficient est de 6,3 chez *Homo sapiens sapiens*, il est de 2,7 à 3,8 chez *H. erectus*, de 3,1 chez *H. habilis* et de 2,4 à 3,1 chez les australopithèques (Lordkipanidze, 2008). Les paranthropes ont un coefficient d'encéphalisation presque aussi important que celui des premiers hommes (Picq, 2005).

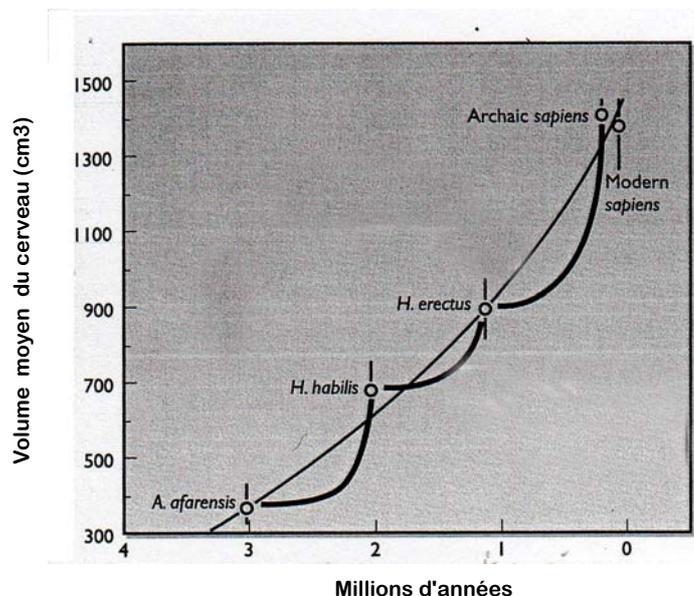


Fig. 62. Evolution de la taille du cerveau (Lewin et Folley, 2004).

Le squelette post-crânien des paranthropes est beaucoup moins bien connu. On pense, à partir d'un fossile associant à la fois des restes de crâne et de squelette, *Paranthropus garhi*, qu'ils n'étaient guère plus grands que leurs ancêtres australopithèques et que leur bipédie était plus perfectionnée que celle des *A. afarensis*, même s'ils conservaient des aptitudes pour grimper dans les arbres (Picq, 2005).

### b) Les *Homo*

Le premier homme reconnu a été décrit en Afrique, à Olduvai par Leakey et al. en 1964, sous le nom d'*Homo habilis*, mais son identité a d'emblée été controversée et le reste depuis. Les *Homo habilis*, au sens strict, ont été trouvés en Afrique de l'Est et en Afrique du Sud. Leur crâne a des caractères humains, avec une face haute, dont la partie inférieure est moins robuste et avance moins (prognathisme modéré) que chez les australopithèques. La face occupe un volume relativement moins important par rapport à l'ensemble du crâne. Cette

évolution qui résulte de la réduction de l'appareil masticateur se retrouve aux arcades dentaires : la deuxième molaire devient la plus grande des dents broyeuses devant la troisième molaire, qui régresse. Cette diminution de la taille des dents reflète un régime plus omnivore qui nécessite une mastication moins vigoureuse.

Si l'on compare, maintenant, *Homo habilis* non plus aux australopithèques mais aux humains modernes, on voit que les *habilis* conservent une anatomie faciale plutôt solide, sans avoir de canines saillantes, mais en ayant des incisives, solides et implantées verticalement, comparables à celles de toutes les espèces du genre *Homo*.

Mais comment oser admettre dans le genre humain que le cerveau d'*Homo habilis* a tout juste 600 à 700 cm<sup>3</sup>, soit à peu près la moitié du volume cérébral des hommes actuels.

Mais il faut revenir, ici, au coefficient d'encéphalisation qui n'est pas négligeable, car les *Homo habilis* ne sont guère plus grands que les australopithèques. Ainsi, le volume de l'encéphale augmente de 480 à 650 cm<sup>3</sup> en moyenne, soit un accroissement d'au moins un tiers en quelques centaines de milliers d'années. D'ailleurs, les moulages endocrâniens ont démontré, chez *Homo habilis*, une asymétrie marquée entre les cerveaux gauche et droit avec un plus fort développement des lobes frontal droit et occipital gauche, ce qui correspond à des spécialisations fonctionnelles des deux parties du cerveau.

Chez *Homo habilis*, on observe pour la première fois un renflement du lobe temporal gauche qui correspond à l'aire de Broca, impliquée dans la formulation du langage parlé.

Le squelette post-crânien d'*Homo habilis* comprend à la fois des caractères humains et d'autres, plus archaïques, qui évoquent encore les australopithèques. La découverte en 1987 à Olduvai, d'un squelette très complet, surnommé "la fille de Lucy", révèle des caractères d'*Homo habilis* pour le crâne, mais ceux d'un australopithèque pour le squelette locomoteur. En taille, *H. habilis* ne dépasse pas 1,10 m à 1,40 m comme les australopithèques. Il a des bras longs et des jambes courtes, comme les australopithèques. Mais le col du fémur comme l'*acetabulum* sont plus robustes, entraînant une bipédie mieux assurée que celle des australopithèques.

La main d'*H. habilis* possède des doigts dont les dernières phalanges sont courtes et élargies, comme chez l'homme moderne, mais dont les premières phalanges sont longues et courbées, comme chez les australopithèques. Le pouce est court et s'articule comme chez l'homme moderne, mais il semble moins mobile et moins apte à effectuer des prises à la fois fortes et précises. On retrouve de même une mosaïque de caractères à la fois évolués et archaïques dans les os du pied. Le pied d'*H. habilis* est court, robuste et marqué par une voûte plantaire, comme chez les hommes, mais il conserve une articulation de la cheville plus lâche. La main comme le pied conservent ainsi des aptitudes au grimper dans les arbres (Picq, 2005).

Cependant, certains paléoanthropologues posent la question de savoir si tous les fossiles attribués à *Homo habilis* ne sont pas le reflet de deux espèces d'hommes différentes\*. Wood (1992) différencie *Homo habilis* et un autre homme, contemporain mais plus robuste, *Homo rudolfensis*, appelé ainsi parce que son crâne a été découvert en 1970 sur la rive du lac Rodolphe (appelé maintenant Lac Turkana). Wood propose l'existence de deux espèces d'hommes en Afrique entre 2,5 et 2 Ma, *Homo habilis*, plus graciles et *Homo rudolfensis*, plus robustes, connus seulement en Afrique orientale. Wood a proposé une liste de caractères pour les différencier (Tableau 13):

---

\* Le squelette d'*Homo habilis* trouvé en 1987 à Olduvai, n'est peut-être pas un squelette d'*Homo habilis*. Il fut rapporté à ce taxon principalement sur des caractères dentaires. Toutefois, pour en faire un *Homo habilis*, il faut étendre grandement la variation de l'espèce *habilis*.; On le dit bipède car il se rapproche par sa taille de Lucy. Mais les extrémités des os longs ne sont pas conservées.

Caractère	<i>Homo habilis</i>	<i>Homo rudolfensis</i>
<b>Crâne</b>		
Volume cérébral	610 cm <sup>3</sup>	750 cm <sup>3</sup>
Profil de la voûte crânienne	Plus haut et arrondi	Reste allongé et aplati (archaïque)
Relief au-dessus des orbites	Modéré	Pas de relief
Face	Partie supérieure plus importante que la partie moyenne	Partie moyenne plus importante que la partie supérieure
Nez	Marges de l'orifice nasal minces et présence d'un seuil	Marges arrondies et pas de seuil
Pommettes	Verticales	Inclinées vers l'avant
Palais	Réduit à l'avant	Large
Dents du haut	Prémolaires à deux racines	Prémolaires à trois racines; dents antérieures grandes
Dents du bas	Molaires plus étroites Prémolaires à deux reliefs et à une seule racine; 3 <sup>e</sup> molaire réduite	Molaires larges Prémolaires à l'allure de molaire et à deux racines; 3 <sup>e</sup> molaire la plus grande
<b>Squelette locomoteur</b>		
Proportions	Comme les australopithèques	Inconnues
Robustesse	Modérément robuste	Inconnue
Main	À la fois humaine et archaïque	Inconnue
Pied	Aptitude au grimper	Très humain
Fémur	Comme les australopithèques	Très humain

Tableau 13. Liste des caractères qui distinguent *H. habilis* d'*H. rudolfensis*, établie par Wood.

Ainsi, le volume de la boîte crânienne d'*H. rudolfensis* se situe entre 650 et 750 cm<sup>3</sup>, soit environ 100 cm<sup>3</sup> de plus que celui d'*H. habilis*, mais *H. rudolfensis* mesurant autour de 1,40 à 1,50 m est plus grand. Comme les australopithèques, il possède une face solide et de fortes dents. Les molaires sont grandes et leur taille augmente de la première vers la troisième.

Picq (2005) a décrit les *Homo habilis* (Note 59).

Ce schéma est toutefois contesté par certains qui considèrent que *Homo rudolfensis* et *Homo habilis* n'appartiennent pas au genre *Homo*. Ce dernier ne commencerait qu'avec *Homo ergaster*, vers 2 Ma.

### *Homo ergaster*

*Homo ergaster* va se répandre dans tout l'Ancien Monde. Il arrive en Afrique de l'Est il y a environ 1,8 million d'années. Il est bien plus grand que les autres hominidés précédents ou contemporains. Il a de longues jambes, un buste allongé, des épaules larges et une tête renfermant un grand cerveau. Selon Lorkipanidze et al. (2007), c'est *Homo ergaster*, qui donnera naissance à *Homo erectus* après sa migration en Asie. Il invente de nouveaux outils et des armes, construit les premiers campements, manipule le feu et pratique un langage de plus en plus élaboré pour répondre aux besoins d'une vie sociale plus complexe. On le présente souvent comme le descendant d'*Homo habilis*. Mais *H. habilis* et *H. ergaster* demeurent contemporains pendant des centaines de milliers d'années. Il est possible que ce grand homme vienne d'ailleurs. C'est pourquoi ses inventeurs l'ont surnommé "le nouveau venu".

Cet *H. ergaster* a un cerveau développé et une mâchoire affinée. Mais ce qui frappe le plus chez cet homme nouveau, que représente si bien l'"adolescent du Turkana", c'est sa haute taille et son anatomie de coureur. Il a perdu les aptitudes à grimper dans les arbres pour devenir une formidable machine humaine capable de marcher avec endurance et de courir à longues foulées, le corps parfaitement redressé.

Le volume endocrânien d'*Homo ergaster* atteint 800 cm<sup>3</sup>, soit plus que chez aucun autre hominidé, à l'exception des hommes plus récents. La tendance à l'organisation des aires

corticales, déjà amorcée chez les premiers hominidés, se manifeste très nettement au niveau des aires pariétales et des lobes antérieurs, comme en témoigne l'intensification du réseau des veines méningées. Les aires de Broca et de Wernicke, qui jouent un rôle essentiel dans la compréhension et la formulation du langage, sont parfaitement représentées. Vue de dos, la boîte crânienne présente une forme dite en "tente" car plus large à sa base qu'entre les bosses situées à la hauteur des os pariétaux. L'apparition de ces "bosses pariétales" révèlent un développement en hauteur du cerveau et l'expansion des aires corticales (Picq, 2005).

L'appareil masticateur d'*H. ergaster* se réduit considérablement. Finis les "mégadontes". La face n'occupe plus que 30 % du volume du crâne au lieu de 45 % chez les australopithèques. Le nez et les dents prémaxillaires deviennent saillants. Les pommettes et les arcades sourcilières sont moins développées, tout comme les muscles temporaux. Leurs lignes d'insertion sur la boîte crânienne, ou "lignes temporales", sont écartées de part et d'autre du sommet du crâne. Le crâne d'*H. ergaster* s'arrondit, les muscles de la nuque régressent.

Picq (2005) pose la question de l'origine d'*Homo ergaster*. Il y répond en disant : « *Homo habilis* est-il un bon ancêtre? Il est difficile, en effet, de passer en si peu de temps d'un squelette encore adapté à la vie dans les arbres chez *H. habilis* à celui très spécialisé pour la marche et la course chez *H. ergaster*, d'autant que ces deux types d'hommes coexistent à une époque située entre 1,8 et 1,5 million d'années...

Pour ma part, je fais l'hypothèse que les *Homo ergaster* viennent de régions de savanes ouvertes comme celles qui couvraient le Sahara. Puis, au cours de périodes de sécheresse dues aux glaciations, ils ont migré, avec d'autres faunes, à la fois vers l'Afrique de l'Est et le Proche-Orient. Cela correspond à leur adaptation comme à leur apparition simultanée dans ces différentes régions ».

La découverte sur le site de Dmanisi en République de Géorgie, peu avant 2000, de deux crânes d'hominoïde par Gabunia et al. (2001), amène les auteurs à conclure que contrairement aux autres hominoïdes découverts en-dehors d'Afrique, ces nouveaux spécimens ont clairement des affinités avec l'Africain *Homo ergaster* plutôt qu'avec le plus typique asiatique *Homo erectus* ou qu'avec tout autre hominoïde européen. Les affinités morphologiques des fossiles de Dmanisi élargissent la surface géographique connue d'*Homo ergaster* (i.e. le morphotype africain d'*Homo erectus*) en-dehors de l'Afrique à des latitudes plus nordiques, suggérant que la morphologie d'*Homo ergaster* peut être plus que simplement un variant géographique mineur faisant partie de la grande étendue de variation d'*Homo erectus*. Les auteurs suggèrent que ces hominidés pourraient représenter les espèces qui initialement se sont dispersées à partir de l'Afrique et desquelles est dérivée la branche asiatique d'*Homo erectus*. Ces hominoïdes de Dmanisi sont antérieurs à la survenue la plus précoce d'*Homo* en Europe de l'Ouest de plus d'un demi million d'années. Les données paléontologiques, archéologiques (plus de 1000 pièces d'outillage faites à partir de basalte local utilisant une technologie oldovaniennne, Mode 1, pré-Acheuléenne), géochronologique et paléomagnétique ( $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ ) indiquent toutes un âge Pléistocène inférieur de quelque 1,7 million d'années avant notre ère. Le site de Dmanisi suggère une rapide dispersion à partir d'Afrique dans le Caucase via le corridor Levantin, suivi apparemment par une colonisation des autres régions européennes adjacentes bien plus tardive.

La découverte récente (Lordkipanidze et al. 2007) sur le même site de Dmanissi de plusieurs fossiles post-crâniens éclaire d'un jour nouveau la nature transitionnelle et variable des premiers *Homo*.

Ces fossiles, comprennent des parties squelettiques d'un adolescent associées à un crâne rapporté antérieurement (D2700) et de trois adultes, un individu de grande taille représenté

par le fémur droit, le tibia et la rotule droits associés à une grande mandibule rapportée précédemment (D 2600), un sujet de taille inférieure ayant fourni un cunéiforme médian droit associé au premier métatarsien et probablement au petit crâne D 3444/D3900 publié auparavant et un troisième adulte représenté par le métatarsien II. S'y ajoutent, pour l'adolescent, les premières côtes droite et gauche, la clavicule gauche, la onzième côte, 5 vertèbres, les humérus droit et gauche, le fémur gauche, des phalanges distales de la mains, deux métatarsiens droits I/IV, la première phalange distale du pied, pour l'adulte de grande taille, l'omoplate droite, les clavicules droite et gauche, la deuxième côte droite, l'humérus gauche, le talus gauche, les métatarsiens droit III/IV, le métatarsien gauche V, une phalange distale du pied, et pour les adultes de taille inférieure, deux métatarsiens droits I et III.

Ces pièces squelettiques fossiles ressemblent à celles des humains modernes. Les proportions des membres des adultes sont pratiquement modernes avec un fémur relativement long comparé à l'humérus, et un rapport tibia/fémur similaires à ceux des Européens modernes. Les pieds ont une arche bien développée et sont au moins aussi modernes que ceux d'un autre *Homo* primitif trouvé dans les gorges d'Olduvai en Tanzanie (Harcourt et Aiello, 2004).

Cependant, d'autres aspects sont moins humains. Pour ce qui est de la taille, l'adulte de grande taille aurait pesé 48-50 kg et mesuré 147-166 cm. L'adolescent aurait pesé 40-43 kg et mesuré 145-161 cm, si bien que sa taille et son poids adultes auraient été plus grands. Les estimations de la taille du cerveau sont dans la fourchette de ceux d'*Australopithecus*, loin derrière celles d'*H. erectus* et des humains modernes.

D'autres différences existent également : chez les humains modernes, l'articulation du coude est en rotation interne par rapport à celle de l'épaule, si bien que le membre supérieur pend avec les paumes dirigées vers l'intérieur, alors que le nouvel humérus découvert à Dmanisi n'a pas cette torsion si bien que les paumes sont dirigées vers l'avant. De même, des aspects de l'épaule semblent être primitifs. Ces éléments démontrent que ces premiers *Homo* avaient encore les bras et les épaules adaptés au grimper. Ces preuves que les premiers *Homo* sont moins modernes et plus variables qu'on le supposait, sont confortées par d'autres fossiles africains attribués à *Homo erectus* comme celui rapporté par Spoor et al. (2007).

Par conséquent, on peut penser que les premiers hommes qui ont quitté l'Afrique pour l'Europe avaient de bonnes jambes. Mais le reste de leur corps – cerveau et membres supérieurs – conservait encore des caractères primitifs. Comment expliquer la variation entre les fossiles africains et ceux de Dmanisi ? Lieberman (2007) suggère qu'une explication possible est écocéographique, c'est à dire que les spécimens de Dmanisi étaient plus petits que ceux d'Afrique. Une explication alternative est que les fossiles de Dmanisi sont des exemples d'une autre espèce. Pour Lieberman (2007), les fossiles de Dmanisi et les fossiles africains de *H. erectus* primitifs, sont des populations différentes, variables, d'une même espèce. Mais cette hypothèse est à tester par des études en trois dimensions des examens scannographiques de ces fossiles.

Les nouvelles découvertes stimulent les recherches. Ici, les questions qui se posent sont combien d'espèces sont représentées par ces fossiles géorgiens et africains et comment sont-ils apparentés les uns aux autres ? Par beaucoup d'éléments *Homo habilis* semble un bon candidat comme ancêtre d'*Homo erectus*. *Homo habilis* a une face verticale, des dents et un cerveau de taille moyenne entre ceux d'*Australopithecus* et ceux d'*Homo erectus*. Cependant, les plus anciens fossiles reconnus comme *Homo habilis* sont datés de 1,9 Ma et ne sont, par conséquent, pas plus anciens que les plus vieux *Homo erectus*. Spoor et al. (2007) décrivent un maxillaire d'*Homo habilis* daté de 1,44 Ma, augmentant ainsi le temps de la cohabitation entre *Homo habilis* et *Homo erectus*.

Cette découverte récente de nouveaux fossiles (Spoor et al. 2007) remet en question le schéma auquel souscrivent la plupart des chercheurs depuis la découverte par Louis Leakey à Olduvai, en Tanzanie, en 1960 d'un crâne auprès duquel se trouvaient des outils, d'où le nom que lui donna son découvreur : *Homo habilis*. La plupart des paléanthropologues pensèrent alors que *Homo habilis* donna naissance à *Homo erectus* entre 2 et 1,6 Ma, dans une lignée directe menant aux hommes modernes. Spoor et al (2007) ont découvert un maxillaire (KNMER 42703) qui est un maxillaire droit de 1,44 millions d'années. Il inclut une partie des processus palatin et zygomatique et la plus grande partie des processus alvéolaires avec les dents C à M3 (canine à 3<sup>ème</sup> molaire). Les auteurs attribuant ce maxillaire à *Homo habilis*. Dans le même registre, les auteurs ont mis à jour un crâne (KNM-ER 42700) qui est un crâne petit, bien préservé, de 1,55 Ma. Sa capacité endo-crânienne est estimée à 691 cm<sup>3</sup>. La synchondrose sphéno-occipitale est fusionnée aux 2/3. Ainsi, il s'agit d'un jeune adulte. Les auteurs pensent que ce crâne est celui d'un *Homo erectus*. Ces découvertes, avec des données plus anciennes sur ces espèces, suggèrent que les deux types d'humains *Homo habilis* et *Homo erectus* vécurent en même temps dans la région du lac Turkana pendant un demi million d'années. Selon Spoor et al (2007), leur coexistence rend peu probable que *Homo erectus* a évolué à partir d'*Homo habilis*. En effet, un demi-million d'années suggère que l'on a affaire à deux lignées différentes et non pas à une co-existence.

*Homo habilis* survient 2 à 3 Ma, au moment où on ne dispose pas, du moins actuellement, de fossiles. Par conséquent, on ne sait pas d'où il vient et comment il est apparenté aux australopithèques, à crâne plus petit et ressemblant plus aux singes, comme Lucy dont l'espèce *Australopithecus afarensis* vécut il y a 3 à 3,6 Ma.

*Homo erectus* apparut, il y a 1,8 Ma en Afrique et en Asie, aux deux endroits, avec un cerveau plus grand et des caractères plus modernes. La descendance d'*Homo habilis* à *Homo erectus* semblait directe, même si des découvertes plus anciennes avaient démontré une coexistence entre eux. Mais les nouvelles découvertes de Spoor et al (2007) sur la côte est du lac Turkana, au Kenya, suggèrent aux auteurs qu'*Homo habilis* et *Homo erectus* ont coexisté pendant si longtemps qu'ils ont dû s'adapter à des niches différentes. Il est probable que *Homo erectus*, plus grand et plus mobile qu'*Homo habilis*, était un chasseur très actif, alors qu'*Homo habilis* se contentait de petites proies. Les dents et les mâchoires d'*Homo erectus* plaident en faveur d'un régime alimentaire composé de viande, de graisses animales et autres aliments tendres, alors qu'*Homo habilis* était adapté à une nourriture plus dure d'origine végétale, faite de noix et de tubercules. Selon les auteurs, l'image unilinéaire, où l'on débute avec un individu petit, plus primitif qui va acquérir graduellement des cerveaux, des corps et des proportions de membres plus grands, ne tient pas. Un scénario plus probable, selon les auteurs, est que les deux espèces sont issues d'un autre ancêtre qui reste à être identifié.

Mais Rightmire (Vekus et al. 2002) pense qu'un individu précoce, ressemblant à *Homo habilis*, est l'ancêtre le plus probable des premiers *Homo erectus*. Des fossiles des premiers *Homo erectus* datés de 1,7 Ma de Dmanisi, en Géorgie, démontrent des ressemblances avec *Homo habilis* et, par contre, n'ont pas certains caractères qui apparurent plus tard chez *Homo erectus*, en Afrique, suggérant que *Homo erectus* est issu d'un groupe d'*Homo habilis* d'Asie et migra ensuite en Afrique. De plus, certains auteurs admettent qu'il n'y a pas d'*Homo erectus* en Afrique, ces derniers seraient restreints à l'Asie.

Le crâne KNM-ER 42700 possède également des caractères qui n'ont auparavant été vus que chez des fossiles asiatiques d'*Homo erectus*, tels que des crêtes sur ses os frontaux et pariétaux. Ces caractères ont amené un nombre croissant de chercheurs, dans les années récentes, à séparer les fossiles d'*Homo erectus* en deux espèces, *Homo erectus* d'Asie et *Homo ergaster* d'Afrique. Pour Spoor et al. (2007), le mélange de caractères du crâne qu'ils ont découvert, démontre qu'*Homo erectus* ne peut pas aisément être divisé entre deux espèces

d’Afrique et d’Asie. Kimbel (1991) arrive à la même conclusion après avoir étudié les os temporaux de 15 crânes d’*Homo erectus*.

Avec la découverte de nouveaux spécimens bien préservés de Ileret, on peut penser qu’*Homo habilis* et *Homo erectus* ont coexisté en Afrique de l’Est pendant près d’un demi-million d’années. Auparavant, la survenue la plus récente d’*Homo habilis* était de 1,65 Ma ou plus vieille (OH 13). KMM-ER 42703 fournit un âge plus digne de foi et substantiellement plus jeune de 1,44 Ma. La survenue la plus précoce de spécimens ayant des affinités d’*Homo habilis* est approximativement de 2,33 Ma à Hadar (AL666), mais *Homo habilis* (stricto sensu) apparut d’abord en Afrique de l’Est à 1,9 Ma (par exemple OH). Une preuve diagnostique d’*Homo erectus* apparaît dans les archives fossiles africaines, à peu près au même moment (c’est KNM-ER2598) et les fossiles africains les plus jeunes attribués à ce taxon sont daté de 1 Ma (par exemple OH 12, Daka, KMM-OG 45500) (Sporer et al, 2007). La longue période de sympatrie suggère l’existence de quelque forme de différenciation de niche entre *H. erectus* et *H. habilis* dont l’une serait des différences de mode d’alimentation et de régime alimentaire. Mis ensemble, ces nouvelles données fossiles mettent en évidence que des relations anagénétiques entre les deux taxa sont improbables. Etant donné que des preuves plus anciennes de la présence d’*Homo* sont trouvées en-dehors de la région connue de coexistence, il est néanmoins possible que *Homo erectus* ait évolué à partir d’*Homo habilis* ailleurs, et que la région du lac Turkana était une région de coexistence secondaire entre les deux taxa d’homininés. Encore une fois, plus de spécimens sont nécessaires pour répondre à ces questions.

Comme nous n’avons pas suffisamment de données pour connaître, par exemple, les modifications phénotypique, le mode de vie et de reproduction, et les relations sociales d’*H. ergaster*, certaines de ces descriptions relèvent certainement de ce que Stoczkowski (1994) a appelé anthropologie naïve, anthropologie savante et que nous analysons par ailleurs.

*Homo habilis* et *Homo rudolfensis* vont disparaître vers 1,5 Ma un peu avant les paranthropes qui vont s’éteindre vers 1 Ma (Lieberman, 2001, Thomas 2005, Wood 2006). Leur extinction aurait été provoquée par les changements climatiques liés aux glaciations (Picq 2005). Cette période est cruciale car c’est à ce moment là que *Homo ergaster* aurait quitté l’Afrique pour aller en Europe et en Asie jusqu’en Chine, comme nous le verrons plus loin dans la partie origine eurasiennne de l’homme et hors d’Afrique. Picq est également de cet avis (2005, pp.168-170) : « Les plus anciens fossiles d’homme connus hors d’Afrique sont tous attribués à l’espèce *H. ergaster*. On retrouve ses traces à Dmanisi, en Géorgie, avec les restes d’une mandibule datés de 1,6 million d’années. On le rencontre plus loin encore à Longgupo, dans le sud de la Chine, avec un fragment de mandibule daté de 1,8 million d’années. Ces découvertes faites dans les années 1990 suscitent encore beaucoup de discussions, soit sur la nature véritablement humaine de ces fossiles, comme pour celui de Longgupo, soit sur leurs datations, comme pour le fossile de Dmanisi. D’autres fossiles connus depuis fort longtemps, comme l’enfant de Modjokerto à Java, ont finalement eux aussi livré un âge voisin de 1,7 million d’années. Tous ces éléments s’accordent avec une expansion très ancienne d’*H. ergaster* en Asie .

L’archéologie apporte aussi des traces d’une présence très ancienne de l’homme en Asie. Des outils en pierre taillée, évoquant l’Oldowayen, ont été mis au jour à Riwat, un site du Pakistan daté de 1,5 million d’années. D’autres outils, des bifaces acheuléens, proviennent d’Ubeidya en Israël et sont datés de 1,4 million d’années ».

On peut s’interroger sur l’arrivée des hommes en Europe qui est controversée. Depuis plusieurs décennies, archéologues et paléontologues contestent la présence d’outils oldowayens datés de 1,9 million d’années provenant de Chilhac dans le Massif central. Les

industries les plus anciennes sont les éclats de quartz, basalte et silex de Soleilhac et de Nohlac en Auvergne, et dans les Alpes maritimes au Vallonet ; elles datent de 1 million d'années. Comme à Ubeidya, on ne connaît aucun reste d'homme fossile à leurs côtés. Les témoignages les plus anciens et incontestables d'hommes en Europe se trouvent au nord de l'Espagne, à Gran Dolina dans les monts Atapuerca. Ils datent de 800.000 ans. Ces fossiles représentent, là aussi, des découvertes très récentes.

Tous ces indices paléontologiques et archéologiques indiquent que l'homme serait sorti d'Afrique environ 1 million d'années plus tôt qu'on ne l'imaginait dans les scénarios précédents.

On connaît très mal l'histoire de l'homme entre 1,5 et 0,5 Ma. Il a été admis pendant longtemps, pour cette période, que *Homo erectus* a succédé à *Homo ergaster*. Mais ce tronçon commun n'a pas été démontré. D'autres pensent qu'il y a des mouvements bidirectionnels Afrique-Eurasie (voir origine eurasiennne de l'homme et hors d'Afrique).

Actuellement, les paléoanthropologues ont tendance à reconnaître l'existence de plusieurs lignées. La lignée asiatique descendrait des premières populations d'*H. ergaster* qui ont émigré avant 1,5 million d'années. Ils auraient emporté avec eux des outils et des techniques de l'Oldowayen et perpétué cette tradition. Leur évolution biologique donne des hommes au squelette très robuste pour ce qui est des membres, mais surtout du crâne, les os de ce dernier mesurant plus de un centimètre d'épaisseur. Les arcades sourcilières forment une barre importante, alors que la face régresse. Tous ces hommes robustes d'Asie représenteraient une seule espèce: *Homo erectus*.

Toutefois, une découverte toute récente recentre l'intérêt sur l'Europe. En effet, on a mis à jour en Espagne, des restes fossiles d'*Homo* dont l'âge est évalué autour de 1,2 Ma (Carbonell et al., 2008).

La Sierra d'Atapuerca est explorée depuis les années 1970. Cette région comprend plusieurs sites, entre autres Gran Dolina, Galería, Sima de la Huesos et Sima del Elefante. Ces sites ont révélé la présence de fossiles d'homininés attribués à l'espèce *Homo antecessor* (âge d'environ 0,8 Ma) à Gran Dolina et *Homo heidelbergensis* à Galería et Sima de la Huesos.

Le site de Sima del Elefante est une excavation de 18 m de profondeur sur 12 m de largeur, remplie de dépôts d'âges différents. A côté de la mandibule et de la prémolaire mises à jour, les auteurs ont découvert des outils (éclats et débris et de nombreuses pièces indéterminées) et une faune fossile : des mustélidés *Pannonictis nestii*, des muridés Castillonys, des insectivores, des os longs de grands mammifères ainsi que des parties entières de segments anatomiques, surtout des membres, dont certains portent des traces de l'action de l'homme. Ceci suggère un paléo-environnement chaud et humide, daté de 1,5 à 1,3 Ma.

Une datation effectuée par paléo-magnétisme révèle un âge de  $1,78 \pm 0,78$  Ma et une datation à partir de radionucléides,  $^{26}\text{Al}$  et  $^{10}\text{Be}$  donne un âge de  $1,22 \pm 0,16$  Ma et de  $1,13 \pm 0,18$  Ma. Par conséquent, trois méthodes différentes de datation s'accordent pour donner un âge d'environ 1,2 à 1,1 Ma.

Les données archéologiques actuelles indiquent, de manière non équivoque, la présence de l'homme en Europe du Sud tôt, dans le Pléistocène inférieur. Ces nouvelles données d'Espagne du Nord sont en faveur de la présence de l'homme en Europe dès 1,2 à 1,1Ma.

Selon Carbonell et al. (2008), ces nouvelles données indiquent que l'Europe de l'ouest fut habitée, durant le Pléistocène inférieur, par une population d'homininés venant de l'Est. Cette population peut être liée à une expansion précoce d'homininés hors d'Afrique. Considérant

que les restes fossiles découverts par Carbonell et al. (2008) peuvent être attribués à *H. antecessor*, la population de Sima del Elefante et de Gran Dolina représente une spéciation qui survint dans cette partie extrême d'Eurasie durant le Pléistocène inférieur. De plus, le site de Sima del Elefante, avec d'autres sites méditerranéens du Pléistocène inférieur (comme par exemple Pirro Nord en Italie, et Barranco León en Espagne) renforce les arguments en faveur d'un peuplement de l'Europe plus rapide et de manière plus continue qu'envisagé auparavant.

La lignée des *H. ergaster* restés en Afrique aurait connu un autre destin et ne serait pas passée par ces formes robustes. Malheureusement, on a perdu le fil de son histoire évolutive durant près de un million d'années (Picq 2005).

L'homme actuel, *Homo sapiens*, peuple toute la terre. D'où vient-il ? Selon Picq (2005) : « La branche du genre *Homo* qui conduit aux hommes plus récents demeure très mal connue. Elle ressurgit vers 0,5 million d'année avec une espèce au statut encore très discuté, *Homo heidelbergensis*, nommée ainsi d'après des fossiles trouvés en Allemagne, près de Heidelberg, en 1907. Cette espèce serait l'ancêtre à la fois des hommes de Neandertal et des hommes modernes. Elle aurait occupé toute l'Afrique et l'Europe ainsi que la partie la plus occidentale de l'Asie, laissant ce qui reste de l'Ancien Monde aux *H. erectus* ». Un tel scénario rencontre bien des incohérences. Nous en parlerons plus loin.

L'un des premiers hommes modernes est bien connu dans notre pays puisqu'il s'agit de l'homme de Cro-Magnon. Les hommes de Cro-Magnon, tirent leur nom de l'abri (Cro) appartenant à M. Magnon, situé sur la commune des Eyzies-de-Tayac, en Dordogne. C'est là, au cours de travaux de voirie que des ouvriers mettent au jour une sépulture aurignacienne contenant les restes incomplets d'au moins quatre individus adultes et d'un enfant.

Ces hommes de Cro-Magnon possèdent un crâne volumineux avec un front relevé qui domine une face verticale. Leurs orbites, peu hautes et très larges sont de forme rectangulaire caractéristique. Les reliefs sus-orbitaires sont effacés ou modérément saillants. La mandibule se termine par un menton. A côté de ces caractères modernes persistent d'autres caractères plus archaïques : crâne plus large et plus long que celui des hommes modernes, avec os relativement épais, région occipitale terminée par un chignon. Les dents, très usées, ont de fortes couronnes. Les os du squelette sont plus robustes que chez l'homme actuel. Les marques des insertions musculaires et ligamentaires révèlent des muscles puissants. Les parties terminales des membres, les avant-bras et les jambes, sont relativement allongées.

Si en Europe les premiers hommes modernes se présentent sous les traits de Cro-Magnon, ailleurs dans le monde ils ont pour représentant l'homme de Wadjak en Indonésie, de Kow Swamp en Australie, de Liujang en Chine, d'Afalou en Afrique du Nord ou de Lukenya en Afrique de l'Ouest. Tous ces hommes se ressemblent étroitement, à quelques détails près.

Picq (2005) essaie d'expliquer la diversité des hommes modernes et leur arrivée en Europe et ailleurs.

« Si toutes les populations humaines actuelles appartiennent à la même espèce, elles présentent toutefois une étonnante diversité de caractères, l'un des plus évidents étant la couleur de la peau. Ces différences physiques résultent-elles simplement d'une adaptation à l'environnement ou reflètent-elles des différences d'origines ? La question reste controversée. Les hypothèses proposées pour y répondre s'appuient non seulement sur des critères établis par la paléanthropologie et la préhistoire, mais aussi depuis quelques décennies sur des critères génétiques ou linguistiques. Malheureusement ces hypothèses sont souvent difficiles à vérifier sur le plan scientifique, et quelques-unes sont encore le reflet de préjugés raciaux ou de présupposés religieux ». Nous envisagerons ce problème plus loin.

Nous avons vu, plus haut, que les "les évolutionnistes", avec Darwin et après lui, ont tous été, pendant longtemps, racistes. Ils ont essayé d'expliquer de diverse manière, l'existence des "races humaines".

### III.2.6. Disparition des Néanderthaliens

Avant d'envisager la disparition des Néanderthaliens, il faut s'intéresser à leur apparition. Pour certains, ils ont été précédés par les anténéanderthaliens.

#### a) Les anténéanderthaliens

Les anténéanderthaliens représentent l'ensemble des hommes fossiles qui ont vécu en Europe avant l'homme de Néandertal entre 1,5 millions d'années (Ma) et 80.000 ans, pendant le Pléistocène inférieur et le Pléistocène moyen (de Lumley 1985).

Ces hommes occupent toute l'Europe, de l'Atlantique à la Transcaucasie. Selon H. et M.A. de Lumley (1985), l'homme est arrivé en Europe vers 1,5 Ma. Il est arrivé en Chine et à Java à la même époque.

Beaucoup de sites d'hommes fossiles, datés du Pléistocène, sont connus en Europe. Toutefois, les restes humains ne sont pas nombreux et ils sont toujours fragmentaires.

La mandibule de Mauer, découverte en 1907, a été pendant longtemps le seul fossile anténéandertalien mis à jour en Europe. Mais après 1960, de nombreux fossiles anténéanderthaliens ont été découverts. H. et M.A. De Lumley (1988) notent les sites suivants :

				Millions d'années	
PLÉISTOCÈNE SUPÉRIEUR		"Riss-Wülm"	BANOLAS LA CHAISE-BOURGEOIS DELAUNAY	mandibule éléments crâne mandibule	0,08 à 0,120 0,150
		PLÉISTOCÈNE MOYEN	RÉCENT Complexe "rissien"	LA CHAISE-SUARD	éléments crâne mandibules
FONTECHEVADE COVA NEGRA	calotte crânienne pariétal				
EHRINGSDORF	crâne, mandibules			0,180	
BIACHE-SAINT-VAAST	crânes			0,200	
LE LAZARET	pariétal			0,230	
LA GROTTTE DU PRINCE MONTMAURIN	iliaque mandibule				
STEINHEIM	crâne				
	MOYEN	"Mindel Riss"	SWANSCOMBE	pariétaux-occipital	
PLÉISTOCÈNE ANCIEN	Complexe "mindélien"		PETRALONA	crâne	0,3
			VERTESSZÖLLÖS	occipital	
			AZYCH	mandibule	
			ATAPUERCA	mandibules	
			ARAGO (TAUTAVEL)	crâne, mandibules iliaque	0,450
			MAUER	mandibule	
PLÉISTOCÈNE INFÉRIEUR					

Ils décrivent ainsi ces Anténéanderthaliens (voir ANNEXE 17) :

Pour H. et M.A. de Lumley l'Homme de Néanderthal constitue l'aboutissement de l'évolution des *Homo erectus* européens, car chez lui, de nombreux traits évoquent encore l'*Homo erectus* (torus sus-orbitaire important, absence de fosse canine) alors que d'autres sont déjà typiquement sapiens : capacité crânienne supérieure à 1200 cc, faible rétrécissement post-orbitaire, crâne fortement élargi. Pour eux cet *H. erectus* européen est venu d'Afrique.

### **b) Les Néanderthaliens**

Les Néanderthaliens sont les premiers Hominidés fossiles découverts dans l'histoire de la Paléontologie humaine, bien que les premiers exemplaires se rapportant à ce type humain passèrent inaperçus à une époque où l'on était convaincu de l'origine récente de l'espèce humaine. C'est au médecin belge Schmerling que l'on doit, en 1830, la découverte à Engis (Belgique) du premier spécimen de ce que l'on devait appeler 34 ans plus tard l'Homme de Néanderthal.

En 1848, Flint mettait au jour, au nord du rocher de Gibraltar, le crâne d'un Néanderthalien adulte. Ce fait passa sous silence jusqu'en 1866 lorsque Falconer mit l'accent sur les caractères "primitifs" de ce crâne humain.

La découverte la plus célèbre se situe en 1856 dans la vallée de Neander (en allemand "Neanderthal") à 10 km de Düsseldorf (Allemagne occidentale). Ce ravin, doit son nom à l'appellation hellénisée (selon la mode au XVII<sup>ème</sup> siècle) d'un pasteur de l'Eglise Réformée allemande, Joachim Neumann. Ce jeune poète, organiste, compositeur de cantiques et professeur de Latin trouvait dans le cadre escarpé de cette pittoresque gorge matière à exalter son inspiration. Le nom de "Neander", qui signifie littéralement "Homme nouveau", serait certainement tombé dans l'oubli si la vallée qui prit son nom n'avait livré un squelette dont la dénomination devait immortaliser un type humain fossile autour duquel s'engagèrent les plus vives controverses. L'Homme de Néanderthal fut officiellement reconnu en 1864 en tant qu'espèce distincte de l'Homme moderne et désignée par le nom *d'Homo neandertalensis*.

Depuis la fin du XIX<sup>ème</sup> siècle, la découverte et l'étude des Hommes de Néanderthal a permis d'identifier les restes de plus de 120 individus provenant dans leur presque totalité d'Europe et en particulier de France, (ce qui n'est guère surprenant car c'est sur notre sol que les premières fouilles ont été conduites et rendues plus faciles du fait de la densité de la population). De telles recherches ont permis d'établir une image assez fidèle et complète de ce qu'étaient nos lointains cousins de l'époque moustérienne, les Néanderthaliens.

Les squelettes de Néanderthaliens, découverts à la Chapelle aux Saints, en Corrèze, et à la Ferrassie en Dordogne, sont confiés, comme nous l'avons vu, à Marcellin Boule, pour être étudiés. Voir leur description par Boule en ANNEXE 18.

Boule admet qu'*Homo erectus* est l'ancêtre à la fois de l'homme de Néanderthal et l'ancêtre de l'homme moderne.

Boule pense que l'homme de Néanderthal a été précédé d'un ancêtre que H. et M.A. de Lumley ont appelé, comme nous l'avons vu, antéNéanderthalien,.

Boule admet une anagenèse, l'homme de Néanderthal évoluant progressivement en *Homo sapiens*.

Pour Boule, le crâne, des Néanderthaliens est très caractéristique, plus encore que le corps.

Boule précise la répartition des Néanderthaliens. Celle-ci concerne toute l'Europe, hormis l'Europe du Nord, mais aussi la Méditerranée orientale et l'Irak.

La durée de vie des Néanderthaliens est inférieure à celle de l'homme moderne. Plus de la moitié meurent avant 20 ans, 40 % entre 20 et 40 ans et 5 % à 50 ans.

Pour certains, les Néanderthaliens sont les lointains descendants des premiers migrants, des *Homo ergaster* sortis d'Afrique il y a près de 2 millions d'années. Un de ces groupes d'hommes traverse, à l'époque, le corridor du Levant (Proche-Orient) et atteint les portes de l'Europe par le sud du Caucase pour échouer dans l'actuelle Géorgie. Pour d'autres, les ancêtres des Néanderthaliens auraient pu passer par l'ouest, il y a 1 million d'années environ, en empruntant notamment le pont naturel que formait l'isthme de Gibraltar. Les sites de Mauer (Allemagne) et Tautavel (France) ont révélé des restes de préNéanderthaliens vieux de plus de 400 000 ans rattachés à *H. heidelbergensis*. Plus au sud, les fossiles de près de 800.000 ans d'*H. antecessor*, découverts dans la Sierra de Atapuerca (Espagne) et à Ceprano (Italie), semblent déjà indiquer les prémices de l'acquisition d'un phénotype Néanderthalien par les populations européennes (Hublin, 2005).

L'apparition, il y a 200.000 ans environ, des traits Néanderthaliens définitifs tient sans doute à l'isolement géographique prolongé des premiers hommes arrivés dans l'ouest de l'Europe. Un tel phénomène favorise la dérive génétique comme le montrent les exemples du petit homme de Flores, contemporain asiatique d'*Homo sapiens*, ou de certains pachydermes éliens atteints de nanisme. En Europe, d'intenses changements climatiques vont conduire à la formation d'une calotte de glace.

Les glaciers des massifs montagneux s'étendent et installent des barrières infranchissables sur le continent, dont seule la partie méridionale reste alors habitable. Au gré de cette dérive, les "Européens" ainsi esseulés vont lentement converger vers la morphologie caractéristique des Néanderthaliens : un corps trapu, avec des membres aux extrémités relativement courtes reflétant une adaptation au climat froid, un crâne étiré vers l'arrière, très développé et volumineux, un front fuyant, un menton peu développé et, typique, un bourrelet sus-orbitaire hypertrophié. Entre 120.000 et 70.000 ans, à la faveur d'une période de réchauffement, les Néanderthaliens investissent l'Europe centrale, puis l'Asie continentale, et poussent la curiosité jusqu'en Sibérie. Ils s'installent également au Proche-Orient où vivent déjà des proto-Cro-Magnons, les premiers hommes anatomiquement modernes. Grâce à l'ensemble des restes découverts en Europe et en Asie occidentale, notamment en Israël et en Irak, l'hypothèse de la contemporanéité de ces deux entités humaines, plus encore de leur capacité à développer un savoir-faire équivalent, est bien étayée.

Les deux populations ont, par exemple, les mêmes comportements techniques. Elles taillent des outils identiques caractéristiques d'une industrie très ancienne largement utilisée en Eurasie par l'homme de Neandertal : l'industrie moustérienne. Cet outillage lithique constitue la première étape de standardisation, par la généralisation du débitage d'éclats obtenus grâce à une méthode de taille complexe dite "Levallois", du nom d'une carrière proche de Paris où les premiers outils de ce type ont été découverts. La grande diversité des outils (racloirs, grattoirs, burins, pointes...), de leurs manières de réalisation et des minéraux utilisés pourraient, selon les archéologues, être le reflet de cultures différentes ou d'activités très spécifiques.

Autre point commun, *H. sapiens* et *H. neandertalensis* enterrent leurs morts.

Pour certains chercheurs, cependant, la similitude des comportements ne signifie pas que ces deux groupes ont réellement cohabité dans cette zone. Les fouilles montrent, en fait, une alternance de communautés écologiques : des Néanderthaliens accompagnés de faunes septentrionales datant de 80.000 à 40.000 ans, et des proto-Cro-Magnon entourés de faunes africaines vieilles de 100.000 ans. Il semble donc que ces deux populations occupèrent tour à tour la région, probablement en fonction des changements climatiques. Durant les périodes

froides, les humains modernes seraient allés plus au sud tandis que des Néanderthaliens les remplaçaient au Moyen-Orient. Et tous auraient regagné leurs régions lors des réchauffements. La coexistence aurait donc été plus apparente que réelle au Moyen-Orient (Hublin, 2005).

Y a-t-il eu des échanges ? En Europe, Neandertal et *sapiens* ont également coexisté pendant plus de 5.000 ans. Dès 46.000 ans, selon les récentes réévaluations des datations au  $^{14}\text{C}$ , celui que l'on a appelé Cro-Magnon pénètre en Europe et investit le territoire des Néanderthaliens. Il amène avec lui de nouvelles technologies associées à la culture de l'Aurignacien, caractérisée par des outils plus travaillés, taillés à partir de lames et non plus d'éclats. Les matières premières se diversifient et il se lance dans l'utilisation de l'os et du bois de cervidé pour les fabriquer. Des caractéristiques que l'on retrouve dans la culture châtelperonnienne des derniers Néanderthaliens, européens et proche-orientaux, et qui divisent la communauté scientifique : s'il est indéniable que la culture Néanderthalienne connaît une évolution avec l'arrivée des Cro-Magnon, y a-t-il eu pour autant copie ? Oui, selon certains paléanthropologues qui considèrent que le Moustérien a évolué en empruntant des techniques à l'Aurignacien. Dans certaines régions, des contacts épisodiques ont pu se produire entraînant des échanges d'outils, voire de techniques, entre les deux groupes. Les innovations observées (outils fabriqués à partir de matières animales, objets de parure) seraient alors le fruit d'une acculturation, une transmission de proche en proche des techniques propres à *Homo sapiens*.

Pour l'autre école, Neandertal n'a pas copié mais innové (Hublin, 2005). Sa souplesse adaptative est nettement marquée par la variabilité régionale de ses industries et de ses traditions. On retrouve même des techniques totalement inédites. Il est difficile de savoir si les deux hommes se sont un jour rencontrés. Si en Europe, et dans une moindre mesure au Moyen-Orient, on trouve les traces d'une coexistence des deux hommes, il n'y a en revanche aucun reste fossile attestant avec certitude qu'ils ont cohabité. Les quelques fossiles d'hybrides, dont celui de l'enfant de Lagar Velho au Portugal, laissent perplexes la plupart des paléanthropologues pour qui la découverte d'une sépulture conjointe serait plus probante. Cette cohabitation est mise à mal par un autre élément d'ordre démographique : la population Néanderthalienne est estimée à 10 000 individus répartis sur l'ensemble de l'Europe occidentale. Une occupation minime mais surtout éparse, bien qu'hypothétique, qui aurait limité d'autant les contacts avec les *Homo sapiens*. Et si contacts il y a eu, leur caractère hostile, amical et pourquoi pas sentimental demeure encore un fascinant mystère. Malgré leur cerveau développé et leur adaptation aux conditions européennes, les Néanderthaliens vont progressivement disparaître de la surface de la Terre, depuis l'est jusqu'à l'extrême ouest de l'Europe.

### **c) La disparition des Néanderthaliens.**

Là encore, plusieurs hypothèses sont avancées pour expliquer leur extinction. D'aucuns prétendent que l'émergence d'*Homo sapiens* aurait joué un rôle déterminant : « Ce ne sont pas uniquement les Néanderthaliens qui disparaissent lorsque les hommes modernes sortent d'Afrique, ce sont aussi différents éléments de la faune et d'autres populations archaïques dans le reste du monde », selon Jean-Jacques Hublin, paléanthropologue à l'Institut Max Planck de Leipzig (Grabmüller, 2006). Dans certaines régions, la concurrence directe entre les deux espèces aurait favorisé cette disparition. La capacité de l'homme moderne à exploiter plus efficacement les ressources de l'environnement, notamment grâce à ses armes de jet, lui aurait conféré un avantage conséquent. Surtout dans une Europe en proie à deux phases de refroidissement successives, entre 40.000 et 28.000 ans, qui restreignent la superficie habitable et les territoires de chasse au sud du continent. D'autres paléanthropologues parlent d'une différence d'ordre reproductif. Les hommes modernes pourraient avoir été plus

prolifères et avoir eu plus de descendants que les Néanderthaliens. Quant à une théorie reposant sur des changements climatiques drastiques, «Néanderthal a connu plusieurs crises climatiques et a toujours réussi à coloniser les milieux qu'il découvrait. La dégradation du climat a pu accélérer sa disparition mais il est peu probable qu'elle en soit une cause directe», d'après Jean-Jacques Hublin. Un avis que partage partiellement Marylène Patou-Mathis (2006) : « La continentalisation du climat force Neandertal à se déplacer plus souvent et sur de plus longues distances. Cette mobilité excessive a probablement provoqué l'augmentation du nombre de décès lors des trajets, engendrant un problème démographique dans chaque groupe d'individus. Cette forte mobilité n'a fait qu'accentuer le problème en renforçant le caractère aléatoire des rencontres entre les groupes» (Grabmuller, 2006). L'isolement qui fut à l'origine de l'apparition de l'espèce serait ainsi devenu la cause de sa disparition.

Mais Néanderthal a-t-il réellement disparu ? L'hypothèse selon laquelle il aurait contribué à l'apparition de l'homme moderne est posée depuis la découverte de ses premiers ossements, au milieu du XIXe siècle. Cependant, aucune des "preuves" de cette contribution ne fait aujourd'hui l'unanimité. La possibilité d'un métissage avec *Homo sapiens*, évoquée à la suite des découvertes de l'enfant de Lagar Velho (âgé de 25000 av. J.-C.) et d'une mandibule en Roumanie (âgée de 32 000 av. J.-C.) aux morphologies à la fois Néanderthaliennes et modernes, reste toujours très contestée\*. On a découvert également des fossiles de Néanderthaliens tardifs en péninsule ibérique sur les sites de Zafarraya (Espagne) et de Figueira Brava (Portugal), alors que les fossiles de Saint-Cézaire et Arcy-sur-Cure en France sont un peu plus vieux – 35.000 et -30.000 ans, respectivement, ainsi que ceux de Le Moustier en France, et de Feldhofer (le site de la vallée Néander découvert en 1856) en Allemagne. Les sites de Vindija en Croatie et de Mezmaiskaya en Russie ont été redatés récemment comme plus vieux que -30.000 ans (Finlayson et al. 2006). Les sites de Subalyuk (Hongrie), Guattari (Italie), Amud (Israël), Shanidar (Irak), tout comme Feldhofer et le Moustier sont plus anciens que -35.000 ans, mais ils donnent une indication sur la grande dispersion géographique des dernières découvertes glaciaires néanderthaliennes. Les études génétiques menées sur des fossiles de Néanderthaliens et de *sapiens* concluent, en effet, presque systématiquement à une incompatibilité entre les deux individus, les rangeant dès lors dans deux espèces différentes.

Les derniers Néanderthaliens ont participé à l'un des événements les plus dramatiques de l'histoire de l'évolution humaine. A l'époque d'un accroissement d'instabilité climatique et de détérioration environnementale, ils ont dû survivre dans des groupes de plus en plus petits, confinés à des refuges moins hostiles au plan de l'environnement sur les côtes méditerranéennes, entrant en compétition pour les ressources avec les humains modernes envahissant leurs territoires.

On pense généralement que ces conditions ont menés à l'extinction des Néanderthaliens en un temps relativement court après la colonisation de l'Europe par les humains modernes (Mellars, 2006).

Cependant, récemment Finlayson et al. (2006) revoient considérablement ce modèle. Ils font état de données de la grotte de Gorham, à Gibraltar, qui indiquent qu'un groupe de Néanderthaliens a survécu à l'extinction dans cette partie sud de la péninsule ibérique jusque au moins -28.000 ans, des milliers d'années après que les hommes anatomiquement modernes aient envahi le continent européen.

Les Néanderthaliens sont-ils morts de froid ?

---

\* Le fragment frontal d'Hannoversand, près de Hambourg, a également été considéré à une époque, comme un hybride entre néanderthaliens et hommes. Mais cela est bien difficile à accepter.

On ignore quand les Néanderthaliens ont disparu, même si l'on date leurs derniers fossiles de -30.000 ans environ. Dans la grotte espagnole de Gorham, près de Gibraltar, une occupation moustérienne, typique de la principale manifestation culturelle néanderthaliennne, retarderait leur disparition de 6000 ans. Toutefois, l'échelle chronologique tirée des datations du C<sup>14</sup> est incertaine pour cette période. Tzedakis et al. (2007) ont établi une relation entre les sédiments de Gorham et ceux du bassin de Cariaco, au Venezuela. La date la plus récente est juste antérieure à l'entrée dans la phase extrême de la glaciation qui a culminé il y a 20.000 ans.

Il est donc possible que les Néanderthaliens tardifs d'Espagne soient morts de froid, car ils n'auraient pas pu s'adapter au climat sec et froid dû à la glaciation.

#### **d) Néanderthaliens et *Homo sapiens***

Les Néanderthaliens habitèrent l'ouest de l'Eurasie depuis le temps du Pleistocène moyen entre - 500.000 et - 160.000 ans jusqu'approximativement -30000 ans (Delson et Baab 2006, Harvati et Harisson 2006). Comme nous l'avons vu plus haut, on a découvert également des fossiles de Néanderthaliens tardifs en péninsule ibérique, en France, en Allemagne, en Croatie, en Russie, en Hongrie, en Italie, en Israël et en Irak, indiquant la grande dispersion géographique des Néanderthaliens.

Les Néanderthaliens étaient porteurs de caractères morphologiques, beaucoup d'entre eux uniques à ce groupe, qui les distinguent des humains modernes. Leurs restes squelettiques sont souvent associés à des outils de pierre "Moustériens" appelés ainsi à cause du site Le Moustier en France. En Europe, mais pas en Afrique du Nord- Ouest ou en Asie du Sud-Ouest, ces outils sont trouvés exclusivement avec des Néanderthaliens et sont supposés avoir été fabriqués par eux.

Il est maintenant largement admis que les Néanderthaliens représentent une lignée évolutive Eurasiennne distincte. Ils avaient un ancêtre commun avec les humains modernes au Pleistocène Moyen inférieur ou avant, mais ensuite, ils sont devenus isolés du reste du Vieux Monde. Des conditions climatiques (glaciation) sont considérées, au moins en partie, comme responsables de cet isolement et pour l'évolution de certains caractères distinctifs de la morphologie Néanderthaliennne, particulièrement leurs membres courts et leurs troncs lourds (Finlayson, 2004)

L'interaction entre Néanderthaliens et humains modernes après l'arrivée de ces derniers en Europe, autour de - 40.000 ans est un des sujets les plus intéressants de la paléontologie européenne. Se sont-ils rencontrés ? Sont-ils entrés en compétition ? Si oui, de quelles manières ? Se sont-ils croisés ? Si oui, les Néanderthaliens ont-ils été incorporés dans le pool génique des humains modernes, ou fut-ce une union sans issue ? (Delson et Harvati, 2006).

Jusque récemment, l'intervalle de coexistence des deux groupes en Europe était évalué à 8.000 à 10.000 ans. Bien qu'il ait été suggéré que les hommes modernes arrivèrent dans la plupart des endroits, après que les Néanderthaliens soient devenus éteints localement, la plupart des chercheurs ont du mal à imaginer que les deux groupes n'aient pas inter-réagi durant ces millénaires. Cependant, les travaux de Finlayson et al (2006) proposent que la durée de la coexistence a été beaucoup plus courte et limitée à quelques 2.000 ans à certains endroits.

Un intervalle si court plaide en faveur d'une extinction Néanderthaliennne rapide et d'une compétition avec les hommes modernes. Cette dernière vient peut-être de pratiques culturelles telles que des améliorations de l'habillement ou des réseaux sociaux plus efficaces comme cela est documenté par des ornements personnels (Aiello et Wheeler, 2003 ; Stringer, 2003). Ce court intervalle limite aussi les occasions pour une interaction, qu'elle soit

culturelle ou génétique, entre les deux groupes. Cette opinion est en accord avec à la fois les preuves génétiques sur la contribution, s'il y en a, néanderthalienne au pool génique des hommes modernes et avec la rareté de restes squelettiques potentiellement hybrides.

Si le projet, envisagé, de séquençage du génome Néanderthalien se réalise, on peut espérer avoir les réponses à ces questions.

En 1997, Krings et al (1997) décodent 379 bases d'ADN mitochondrial Néanderthalien : les bases sont différentes de l'ADN équivalent des hommes modernes, suggérant que les Néanderthaliens sont une espèce différente de la nôtre qui a divergé de l'ancêtre commun, il y a un demi-million d'années auparavant et qu'il n'y a pas eu d'échanges génétiques avec les hommes modernes. Cette étude et d'autres études mitochondriales et de fossiles sont en faveur de l'idée que *Homo sapiens* naquit en Afrique et se répandit autour du globe, remplaçant les autres sortes d'hommes. Mais comme les Néanderthaliens et les hommes modernes ont cohabité en Europe et en Asie de l'ouest pour au moins quelques milliers d'années, peut être même 10.000 ans, certains continuent de dire que les deux espèces ont échangé des gènes, car 379 paires de base est trop peu pour être concluant.

Mais obtenir de l'ADN nucléaire d'os ancien était un rêve à cette époque, car la quantité de l'ADN d'une cellule est seulement 0,05 % de celle de l'ADN mitochondrial. Les os de Néanderthaliens ne sont pas facilement disponibles. Pääbo put obtenir de l'ADN d'os de Néanderthalien de Croatie et il en donna un échantillon à Noonan. Les deux équipes utilisèrent des méthodes différentes : Noonan et al, (2006) utilisèrent le clonage bactérien pour répliquer l'ADN et le pyroséquençage pour le séquencer. Ils purent extraire 65.000 bases d'ADN Néanderthalien. Le pyroséquençage fut également utilisé par Pääbo, mais pour amplifier l'ADN, il utilise des petites billes recouvertes d'ADN et la PCR. Ils obtinrent 225.000 fragments d'ADN totalisant des millions de bases.

Les deux équipes comparèrent les nouvelles séquences d'ADN Néanderthalien obtenues au génome humain et à celui du chimpanzé. Les endroits où les deux génomes, génome humain et Néanderthalien sont pareils mais différents du génome du chimpanzé indiquant les mutations qui résultent dans les changements humains spécifiques (bipédie, gros cerveau, perte des poils, etc...) et les endroits où les génomes humains et de Néanderthal diffèrent indiquent les bases génétiques de la spéciation d'*Homo sapiens*.

Les génomes d'*Homo sapiens* et de Néanderthal sont identiques à 99,5 %. Les deux humains (*Homo sapiens* et Néanderthal) ont 502 mutations différentes du chimpanzé et 27 mutations, différentes entre eux sur 65.000 bases pour Noonan. Les calculs démontrent, en admettant que chimpanzés et humains se séparèrent il y a 6,5 Ma, que les deux espèces humaines ont un dernier ancêtre commun qui vécut 468.000 ans à 1 Ma, plus probablement 700.000 années auparavant.

Green et al (2006) (l'équipe de Pääbo) trouvent que, sur un nombre plus important de bases étudiées, 10.167 bases sont pareilles chez *Homo sapiens* et Néanderthal et 434 sont spécifiques à l'homme moderne d'où le temps de divergence est de 465.000 à 569.000 années auparavant.

Pour ce qui est de l'échange de gènes, Noonan et al. (2006) n'en trouvent aucune preuve mais le nombre de bases analysées est faible.

Au contraire, Green et al (2006) trouvent des preuves d'un tel échange en étudiant la carte des haplotypes humains (Hapmap) et les sites de SNP (polymorphisme d'un seul nucléotide) chez le Néanderthalien. Ces résultats sont à prendre avec précaution pour les raisons suivantes :

- dans ce genre d'étude, les contaminations par de l'ADN étranger ne peuvent pas être totalement exclues ;
- les études sur l'ADN ancien peuvent comporter des erreurs de séquençage, liées au délabrement.
- De plus, Wall et Kim (2007) ont réanalysé les données des deux études de Noonan et al. (2006) et de Green et al. (2006). Ils démontrent qu'il y a des contradictions entre les résultats de ces deux études qui aboutissent à des conclusions très différentes en ce qui concerne le rôle ancestral des Néanderthaliens. Ils disent qu'il y a un problème sérieux avec la qualité des données d'une de ces études, dû probablement à la contamination par de l'ADN humain moderne et/ou un taux élevé d'erreurs de séquençage. Wall et Kim (2007) ont tendance à penser que l'ADN étudié par Green et al. (2006) a été contaminé et que les résultats de Noonan et al. (2006) sont corrects.

D'autres arguments plaident en faveur d'un mélange de gènes : des mutations de gènes qui ont conféré soit un avantage reproductif aux Islandais, MAPT (un gène impliqué dans le système nerveux), ou soit un désavantage, microcéphaline qui entraîne de la microcéphalie (petit cerveau) chez l'homme moderne, sont apparus il y a, respectivement, 30.000 et 37.000 années auparavant chez l'homme moderne, alors qu'ils ont des variants qui sont survenus beaucoup plus tôt, 1 Ma pour microcéphaline chez les hominidés avant que notre lignée ne les ait. L'explication la plus probable de ce phénomène est une interfécondation *Homo sapiens*-Néanderthalien (Pennisi, 2006). Par conséquent, si une interfécondation *Homo sapiens*-Néanderthalien est probable, selon ces études elle reste à démontrer.

Certains sont allés plus loin dans la description des Néanderthaliens qui auraient peut-être été roux et doués de la parole.

Au moins certains Néanderthaliens étaient roux et avaient la peau claire. C'est ce qu'il ressort d'un travail de Lalueza-Fox et al. (2007) qui ont extrait un gène de pigmentation, MC1R, d'os de deux Néanderthaliens ayant vécu il y a 43 000 et 50 000 ans, gène présent chez certains *Homo sapiens* qui habitent aujourd'hui l'Europe et qui sont homozygotes pour MC1R. Les auteurs ont calculé qu'au moins un Néanderthalien sur 100 aurait été homozygote. Ce calcul est basé sur l'étude de 3700 personnes et de la fonction du variant qui modifie l'activité de son récepteur (mc1r est un récepteur de membrane et un régulateur de la proportion de phéomélanine colorée en rouge et jaune et d'eumélanine, colorée en noir et brun).

De plus, les os étudiés contiennent la version humaine moderne de FOXP2, le seul gène actuellement connu qui influence le langage humain. Ceci ne signifie pas que les Néanderthaliens parlaient comme nous, car beaucoup de gènes influencent probablement le langage. Mais du point de vue du seul gène de langage actuellement connu, rien ne permet de dire que les Néanderthaliens étaient différents de nous dans leurs capacités de langage.

Comme on le voit, les Néanderthaliens n'ont pas encore livré tous leurs secrets.

## CHAPITRE IV.

### IV. L'APPROCHE BIOLOGIQUE

La biologie moléculaire a fait une entrée fracassante dans l'étude de l'évolution humaine avec la publication de King et Wilson (1975) comme nous l'avons vu plus haut. Depuis, les études dans ce domaine se sont multipliées. Nous allons les envisager en nous intéressant tout d'abord à l'évolution des chromosomes des mammifères, puis à la génomique comparative et aux études moléculaires et enfin, à la place de l'homme parmi les primates.

#### IV.1. EVOLUTION DES CHROMOSOMES DES MAMMIFERES :

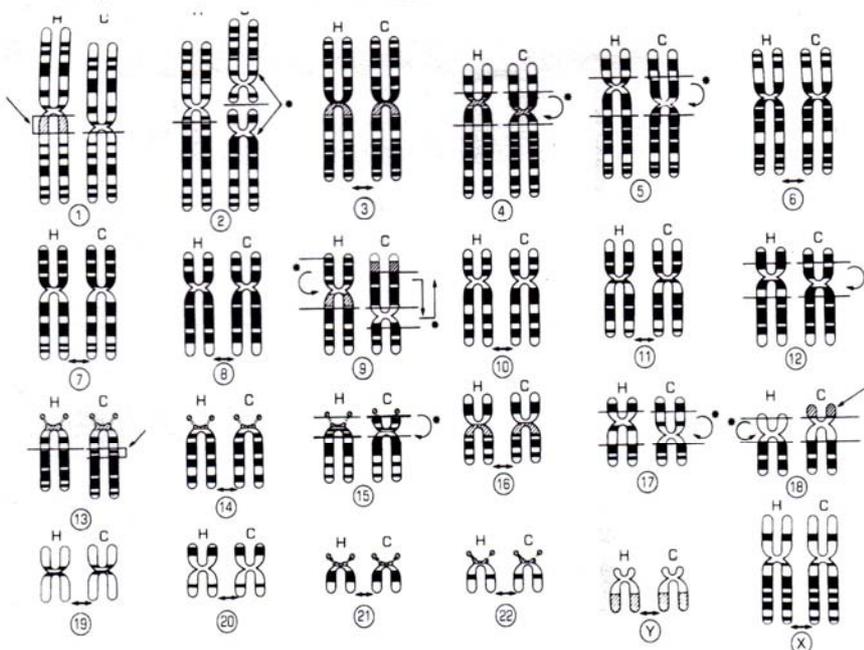
L'étude de l'évolution des chromosomes des mammifères est rapportée dans l'ANNEXE 19) :

En résumé, les résultats de la cytogénétique ont démontré que les chromosomes des grands singes et de l'homme sont constitués des mêmes éléments. Si l'on considère les caryotypes de l'homme et du chimpanzé, les paires de chromosomes de ces espèces ont un certain nombre de différences.

Ces différences sont les suivantes :

- On note des inversions péricentriques sur les chromosomes 4, 5, 12, 15, 17 et 18. Le chromosome 9 a une inversion péricentrique et une triple cassure avec échange des deux fragments centraux entre l'ancêtre commun et le chimpanzé.
- Le chromosome 13 du chimpanzé a un fragment central qui est absent chez l'homme.
- Chez l'homme, la paire n° 2 est formée de chromosomes dont chaque bras est l'équivalent d'un chromosome entier du chimpanzé, il s'agit là d'une fusion centrique qui fait que l'homme a une paire de chromosomes de moins que le chimpanzé.

Les comparaisons avec les autres grands singes indiquent que trois remaniements se sont produits dans la lignée humaine (2, n° 9 à gauche et n° 18 à gauche) et six dans celle du chimpanzé (n° 4, 5, 9 à droite, 12, 15 17), comme on le voit sur la figure ci-après.



**Figure 63. Chromosomes de l'Homme (à gauche de chaque paire) et du Chimpanzé (à droite).**

Treize chromosomes identiques, deux différences mineures (n° 1 et 18 en haut), une addition de segment (Chimpanzé n° 13) et neuf différences majeures, causes possibles de stérilité des hybrides.

D'après les comparaisons avec les autres grands singes, trois remaniements semblent s'être produits sur la lignée humaine (N° 2, n° 9 à gauche et n° 18 à gauche) et six sur celle du chimpanzé (N° 4, 5, 9 à droite, 12, 15 17)

(d'après B. Dutrillaux, in Langaney 1988),

Dutrillaux (1975) démontra que, parmi les remaniements structuraux, les inversions péricentriques (dues à deux cassures de part et d'autre du centromère, sur le bras court et sur le bras long avec retournement et rotation à 180° du fragment cassé), sont les remaniements structuraux le plus souvent observés lorsqu'on compare l'Homme et les Pongidae. « Entre *Homo* et *Pan troglodytes*, on observe 6 inversions péricentriques ; entre *Homo* et *Gorilla*, il en existe 8 ; entre *Homo* et *Pongo*, 7 ; entre *Pan* et *Gorilla*, 6 ; entre *Pan* et *Pongo*, 9 ; entre *Gorilla* et *Pongo*, 10. Une seule, enfin, est intervenue entre *Pan troglodytes* et *Pan paniscus*. Les inversions paracentriques (dues à deux cassures sur le même bras chromosomique, avec retournement et rotation à 180° du fragment cassé) sont beaucoup plus rares. On en dénombre, entre :

*Homo sapiens* et *Pan troglodytes* : aucune.

*Homo sapiens* et *Pan paniscus* : une, non certaine (chromosome 7).

*Homo sapiens* et *Gorilla gorilla* : deux (chromosomes 7 et 16).

*Homo sapiens* et *Pongo pygmaeus* : trois (chromosomes 7, 10 et 17).

*Pan paniscus* et *Pan troglodytes* : une, non certaine (chromosome 7).

*Pan troglodytes* et *Gorilla gorilla* : deux (chromosomes 7 et 16).

*Pan paniscus* et *Gorilla gorilla* : trois, dont une incertaine (chromosomes 7 et 16)

*Pan troglodytes* et *Pongo pygmaeus* : trois (chromosomes 7, 10 et 17).

*Pan paniscus* et *Pongo pygmaeus* : quatre, dont une incertaine 5 chromosomes 7, 10 et 17).

*Gorilla gorilla* et *Pongo pygmaeus* : trois (chromosomes 10, 16 et 17).

Dans tous les cas, ces remaniements portent sur un segment de chromatide relativement court.

Les translocations sont relativement rares. On en observe qu'une entre *Homo* et *Pan*, il s'agit d'une fusion télomérique.

Les translations : Trois exemples sont observés de ces remaniements consécutifs à trois cassures chromosomiques. L'un porte sur le 11, dont la bande T du bras court, chez *Pongo*, se trouve insérée dans le bras long chez les autres. Le second sépare les 9 de *Pongo* et de *Gorilla* de ceux de *Pan*. Le troisième sépare les 20 de *Pongo* de ceux des autres genres.

Les remaniements plus complexes : Un seul cas existe avec certitude, séparant *Pongo pygmaeus* des autres espèces. Il atteint les chromosomes 3, et peut résulter de trois cassures, ayant entraîné deux inversions, l'une paracentrique, l'autre péricentrique.

Les remaniements non équilibrés : deux exemples semblent exister, correspondant à une duplication, ou à une insertion d'origine inconnue. La première porte sur deux bandes des chromosomes 13 de *Pan troglodytes*, qui seraient en excès. La seconde sur un court segment des chromosomes 7 de *Pan paniscus*.

D'après ses résultats, Dutrillaux propose des arguments en faveur d'une filiation simple chez les ancêtres des espèces actuelles dans le sens *Pongo* → *Gorilla* → *Pan* → *Homo*. Cette filiation simple est, cependant, en contradiction évidente avec d'autres observations d'où l'hypothèse émise par Dutrillaux d'une évolution non dichotomique : « Si l'on tient compte des observations précédentes, il est impossible de construire une généalogie simple, selon le principe généralement admis de la dichotomie. En effet, ce type d'évolution ne pourrait être compatible à la fois avec la séquence linéaire *Pongo* → *Gorilla* → *Pan* → *Homo* et le fait que *Homo*, *Gorilla* et *Pan* aient un ancêtre commun à eux seuls ».

Dutrillaux (1975) propose alors, un schéma général de l'évolution chromosomique (ci-dessous, Fig.64).

Les phylums des genres *Pongo*, *Gorilla* et *Pan*, et *Homo* se sont détachés dans cet ordre du tronc commun, le genre *Homo* provient du phylum apparu le plus récemment, les phylums de *Gorilla* et *Pan* se sont probablement séparés, à partir d'une population commune, dans une période de temps relativement courte.

*Pongo* a un caryotype très voisin de celui de l'ancêtre commun. Il s'est donc peu différencié sur le plan chromosomique, et l'apparition de l'espèce actuelle peut être très ancienne.

Le genre qui s'est le plus différencié à partir de l'ancêtre commun est *Pan*, le genre le plus proche de l'ancêtre commun, après *Pongo*, est *Homo*,

Le caryotype du dernier ancêtre commun à *Gorilla*, *Pan* et *Homo* est bien connu. Dutrillaux propose que la dichotomie gorille-chimpanzé s'est produite il y a 15 à 20 Mya et celle homme-phylum gorille et chimpanzé, il y a 10 Mya.

Dutrillaux dit que « Si l'on se réfère aux données de la paléontologie, on peut estimer que l'ancêtre commun aux Pongidae, que certains assimilent au Proconsul, aurait vécu voici quelques trente millions d'années. Une quinzaine de modifications chromosomiques différenciant les genres *Gorilla*, *Pan* et *Homo* de l'ancêtre commun, on peut supposer qu'en moyenne, un remaniement s'est établi, à l'état homozygote, tous les deux millions d'années. Quant aux phylums propres à chaque genre, on peut estimer que ceux de *Gorilla* et de *Pan* ont commencé à s'individualiser voici quinze à vingt millions d'années, mais cette individualisation ne serait devenue définitive que depuis une dizaine de millions d'années, vers la même époque que celle du phylum d'*Homo*. Le cas de *Pongo* semble très particulier puisque son caryotype n'aurait pas, ou très peu évolué, depuis trente millions d'années ».

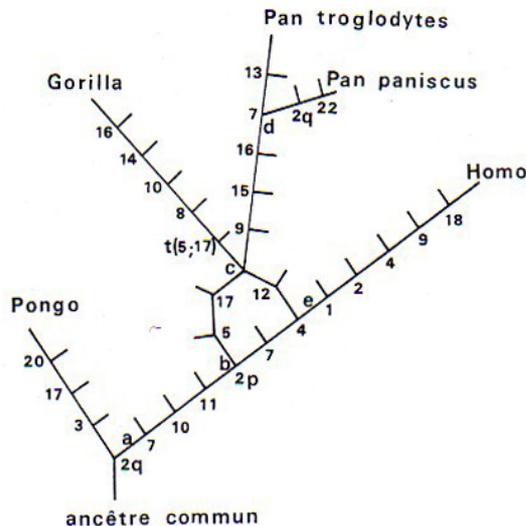
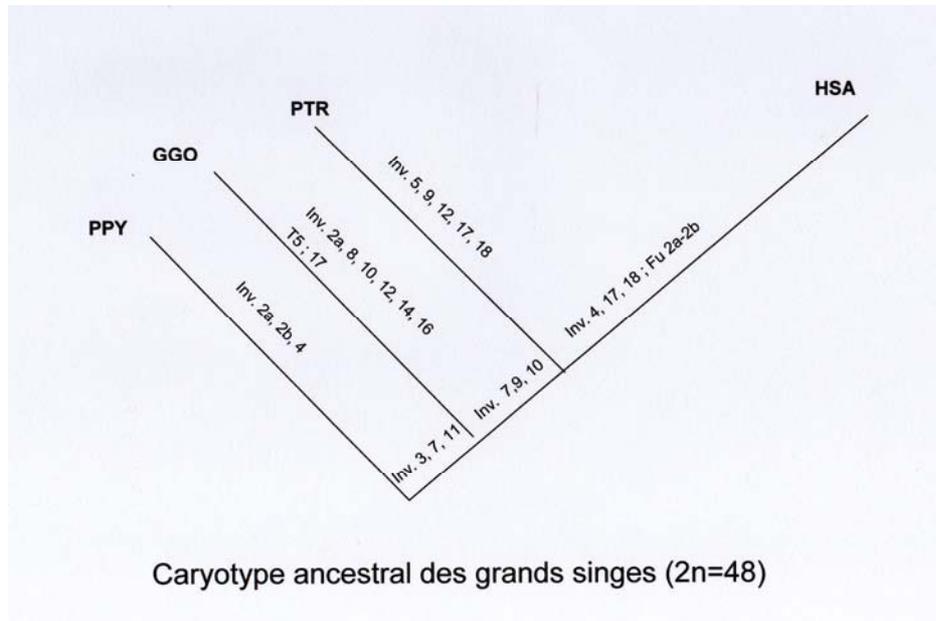


Fig. 64. — Reconstitution de la généalogie des phylums des Pongidae et de l'Homme. Chaque chiffre indique le remaniement du chromosome correspondant et son passage à l'homozygotie. Le caryotype de *Pongo* est supposé différer de celui de l'ancêtre commun par quatre remaniements. Il peut en fait être identique ou n'en différer que par un, deux ou trois de ces remaniements. (a) et (b) représentent respectivement le premier et le dernier ancêtre commun à *Gorilla*, *Pan* et *Homo* ; (c) le dernier ancêtre commun à *Gorilla* et *Pan*, (d) le dernier ancêtre commun aux deux espèces de *Pan*, et (e) le premier ancêtre du phylum humain. Leur caryotype peut être reconstitué avec une assez bonne précision. Par exemple, celui de (b) est représenté à la figure 63. L'ordre dans lequel les remaniements sont survenus dans un même phylum ne peut être précisé. Il est donc arbitrairement représenté par numéro croissant de chromosomes (Dutrillaux, 1975).

Dutrillaux (1997) propose ensuite des hypothèses sur les mécanismes de l'évolution chromosomique. Il propose trois mécanismes : petites retouches sans gain, ni perte de centromères avec nombre de chromosomes constant, fusion télomérique ou centrique avec diminution du nombre de chromosomes ou l'inverse, augmentation du nombre de chromosomes. Selon lui, ces mécanismes ne se font pas au hasard. Ils dépendent de la structure des chromosomes sur lesquels ils opèrent.

Les données de cartographie n'ont pas permis de préciser l'évolution chromosomique (voir ANNEXE 19).

Les techniques de peinture chromosomique (Zoo-FISH<sup>o</sup> (voir ANNEXE 19), ont permis de préciser que le caryotype ancestral des grands singes ( $2n=48$ ) a évolué de la manière suivante :



**Fig. 65 - Diagramme des réarrangements survenus pendant l'évolution caryotypique de l'homme et des grands singes à partir du caryotype ancestral possible. HSA= Homo sapiens, PTR = Pan troglodytes, GGO = gorilla gorilla, PPY = Pongo pygmaeus, (Ferguson-Smith et al, 2005).**

Le caryotype de l'orang-outan divergea du caryotype ancestral commun des grands singes et de l'homme par l'inversion des homologues humains 2p, 2q et 4. L'ancêtre commun de l'homme, du gorille et du chimpanzé a dû avoir des inversions des homologues humains 3, 7 et 11. Le caryotype du gorille divergea des autres par la translocation 5 ;17 et les inversions touchant les homologues humains 2p, 8, 10, 12, 14 et 16. L'ancêtre commun du chimpanzé et de l'homme a des inversions des homologues humains 7, 9 et 10, alors que le chimpanzé développa des inversions des homologues humains 5, 9, 12, 17 et 18 et le lignage humain subit une fusion de 2p et 2q et des inversions des chromosomes 4, 17 et 18 (Fig.65).

Ferguson-Smith et al. (2005) confirment ainsi les résultats de Dutrillaux.

## IV.2. GENOMIQUE COMPARATIVE

Maintenant que des séquences de génome entier sont disponibles pour des espèces autres que l'homme et la souris, les études comparatives apportent de nouvelles informations sur notre évolution en comparant le génome humain à celui d'autres espèces et les génomes des espèces entre eux.

L'une des questions les plus posées en matière d'évolution est : qu'est-ce qui fait qu'un chimpanzé est différent de nous ? La comparaison des génomes pourrait permettre de répondre à cette question. En comparant des génomes, nous pourrions connaître l'ADN qui est conservé entre toutes les espèces et ainsi les parties du génome qui ont une signification fonctionnelle. Beaucoup de cet ADN conservé est de l'ADN non codant, et on pense que ses fonctions sont la régulation génique, l'appariement des chromosomes et la recombinaison. Mais on peut également apprendre beaucoup en comparant, entre les espèces, l'ADN qui est transcrit. Des différences dans le nombre de copies et dans la structure des familles de gènes ont été découvertes. Certaines indiquent comment les hommes diffèrent des chimpanzés, d'autres révèlent comment la sélection a joué un rôle important dans la divergence entre l'homme et la souris qui diffèrent, par exemple, dans le nombre de récepteurs olfactifs, la souris en ayant gagné, l'homme en ayant perdu. Il y a beaucoup d'autres exemples. Il est remarquable que tant de gènes de "maintenance" soient maintenus virtuellement inchangés

chez l'homme, la souris, le poisson zèbre, la drosophile et *C. elegans*. Certains groupes de gènes sont même maintenus dans le même ordre dans des espèces apparentées aussi éloignées.

Après l'obtention de la séquence du génome humain les efforts se sont concentrés sur la diversité de notre génome. Les généticiens fournissent de gros efforts en étudiant des familles et des populations pour distinguer les variations de séquence d'ADN qui représentent des polymorphismes répandus. La plupart de cette variation est due à des recombinaisons survenant dans la lignée germinale ou, dans le cas des cancers, dans les cellules somatiques. Les mécanismes comprennent les échanges inégaux entraînant une duplication ou une délétion, la recombinaison illégitime entre des régions chromosomiques homologues ou non homologues et la formation de néo-centromères. Les mêmes événements surviennent durant l'évolution des espèces et ont joué un rôle important dans la spéciation.

L'un des meilleurs moyens de comparer la génétique de diverses espèces est de comparer la séquence du génome entier et, à cette fin, un nombre croissant d'espèces est considéré comme candidates pour leur séquençage génomique.

La génomique comparative est la comparaison de séquences génomiques entre espèces différentes. Les premières études dans ce domaine dans les années 1980, ont consisté à comparer des séquences génomiques relativement courtes. Les progrès techniques ont permis la comparaison de séquences de plus en plus longues jusqu'à, tout récemment, avec le séquençage de génomes entiers de mammifères, la possibilité de pouvoir comparer des génomes entiers et en particulier le génome humain à celui du chimpanzé.

Les études génomiques ont permis de s'adresser non seulement aux séquences codantes, mais aussi à d'autres constituants des génomes comme, par exemple, un de leur élément constitutif le plus important de par la quantité de nucléotides qu'il comporte, celui des éléments transposables. Tout récemment, on s'est rendu compte que les génomes d'individus de la même espèce portent des polymorphismes intéressant le nombre de copies de nucléotides ; on a donné le nom de variants du nombre de copies (VNC) à ce phénomène (les VNC ne sont pas toujours neutres).

Comme King et Wilson l'avaient déjà suggéré en 1975, la séquence génomique ne peut tout expliquer. L'expression des gènes est capitale pour comprendre certains phénomènes et pour saisir l'évolution, surtout que l'on commence à disposer maintenant d'outils permettant d'étudier l'expression génique.

Ainsi, nous verrons successivement :

- IV.2.1.) Les comparaisons *in silico* de bases de données de génomes
- IV.2.2.) La génomique comparative proprement dite
- IV.2.3.) La comparaison du génome humain à celui du chimpanzé
- IV.2.4.) Les éléments transposables
- IV.2.5.) Les indels et les variants du nombre de copies
- IV.2.6.) La régulation génique et l'évolution.

#### **IV.2.1. Les comparaisons *in silico* des bases de données génomiques.**

(voir ANNEXE 20.1)

Lorsque l'on compare des génomes entiers d'espèces apparentées évolutivement de manière lointaine, on doit se concentrer sur les séquences de copies isolées les plus conservées qui sont les séquences codantes des gènes. Pevzner et Testler (2003) ont établi le logiciel GRIMM qui permet de connaître le nombre minimal de réarrangements qui séparent

deux génomes. L'avantage de cet outil est que les inversions intra chromosomiques sont également prises en compte. A la fois les segments de synténie conservée et l'ordre génique conservé sont pris en considération. Une image hautement dynamique de l'évolution génomique est révélée, qui pourrait être biaisée car dans les applications courantes, les données des génomes hautement réarrangés de la souris et du rat sont intégrées comme l'ont suggéré Bourque et al (2004 ; 2005).

#### **IV.2.2. La génomique comparative de génomes entiers**

La quantité importante de séquences d'ADN disponibles, en provenance de beaucoup d'espèces et les ressources technologiques génomiques utilisables, permettent maintenant la comparaison de ces séquences d'ADN entre espèces différentes (la génomique comparative), ce qui va entraîner des déductions biologiques sur l'évolution et le développement. Mais on aboutit ici à une attitude scientifique paradoxale. En effet, la démarche effectuée est basée sur la connaissance de la séquence primaire de l'ADN des organismes avec une liste disponible de toutes les déductions préalables sur les propriétés de cette séquence. On va, alors, utiliser les principes de comparaison que les zoologistes ont employés pendant des siècles.

En ce sens, la génomique comparative n'est rien d'autre que la compilation d'outils qui permettent de rechercher des similarités et des différences entre de longs alignements de séquence pour en faire des déductions sur la fonction biologique. Ce paradoxe a été résumé par Sidow (2002) : « séquence d'abord, poser des questions ensuite », c'est à dire que les découvertes des analyses initiales sur les séquences génomiques *per se*, vont grandement induire la nature des questions posées par l'investigateur (Voir ANNEXE 20.2.)

#### **IV2.3. Comparaison du génome humain à celui du chimpanzé.**

Malgré ces difficultés, la génomique comparative a toutefois pu faire un grand pas avec le séquençage du génome du chimpanzé qui a été comparé à celui de l'homme, séquençé 4 ans auparavant. Cette comparaison va nous servir d'exemple pour démontrer ce que la génomique comparative peut apporter actuellement à l'étude de l'évolution de l'homme. Ceci revient à poser la question de ce que l'étude de nos gènes peut apporter pour expliquer l'histoire de la divergence homme-chimpanzé, divergence que beaucoup situent maintenant à quelques 5 à 6 Ma.

La séquence du génome du chimpanzé est une addition excitante à la liste des séquences de génomes de vertébrés. A côté du génome humain lui-même, elle est la plus utile pour comprendre la biologie humaine et l'évolution. Mais les données laissent pourtant de nombreuses questions sans réponse à propos des modifications génétiques à l'origine des caractères majeurs distinguant *Homo sapiens* des grands singes.

La comparaison des séquences de l'ADN des génomes de l'homme et du chimpanzé a démontré que ces séquences ne diffèrent que de 1 % (The chimpanzee sequencing and analysis consortium, 2005).

Même si les séquences génomiques de l'homme et du chimpanzé sont identiques à 99%, la comparaison de leurs séquences peut néanmoins être très informative en identifiant des changements biologiques importants qui sont survenus depuis que nos lignées ancestrales ont divergé. C'est pourquoi, dès 2003, avant même que la séquence du génome entier du chimpanzé ne soit disponible, Clark et al (2003), ont essayé de trouver les empreintes génétiques qui sont les marqueurs de la divergence homme-chimpanzé. Un moyen de trouver ces signatures génétiques est de rechercher les gènes qui révèlent les signes de la sélection

naturelle en partant de l'hypothèse que les gènes ou les éléments génomiques touchés par la sélection naturelle démontrent significativement plus de changements moléculaires fonctionnels que les régions qui ne sont pas affectées par la sélection naturelle positive, c'est à dire la sélection qui favorise les nouveaux variants génétiques. Clark et al (2003) ont ainsi comparé 7.645 gènes humains à leurs équivalents de chimpanzé, leurs orthologues (deux gènes sont orthologues s'ils proviennent d'un ancêtre commun, sans qu'il y ait eu de duplication génique). Pour chaque paire de gènes, un gène orthologue putatif de la souris est utilisé comme référence pour comparer les taux d'évolution dans les deux gènes de primates. Clark et al (2003) ont testé l'hypothèse nulle  $dN/dS \leq 1$  par rapport à l'hypothèse alternative  $dN/dS > 1$ . Comme la plupart des mutations non synonymes (celles qui produisent des changements d'acides aminés) sont délétères pour la structure protéique elles sont rapidement éliminées de la population par la sélection négative, ou « purifiante » comme l'a démontré Kimura (1977 et la Théorie Neutraliste, dont nous avons parlé plus haut). D'un autre côté, les mutations synonymes (celles qui ne provoquent pas de changements d'acides aminés\*) sont sélectivement neutres. Ceci a comme conséquence, que dans la plupart des gènes codant pour des protéines, le nombre de substitutions nucléotidiques synonymes par site synonyme (dS) excède le nombre de substitutions nucléotidiques non-synonymes par site non synonyme (dN). Cependant, dans une faible proportion de gènes, dN est supérieur à dS. Cette caractéristique inhabituelle est le reflet de la sélection darwinienne positive qui favorise activement les changements d'acides aminés. En cas de sélection positive dN/dS est supérieur à 1.

Clark et al (2003) trouvent que dN/dS est supérieur à 1 au seuil significatif de 5 % pour 67 paires de gènes orthologues parmi ceux qu'ils ont testés, c'est à dire pour 8,7 % du total. Lorsqu'ils examinent les gènes soumis à une sélection positive, Clark et al (2003) trouvent qu'un nombre conséquent de ces gènes est impliqué dans la perception sensorielle, incluant de nombreux récepteurs olfactifs et des gènes intervenant dans l'audition, comme par exemple le gène codant pour l'alpha-tectorine, une protéine exprimée dans la membrane tectorielle de l'oreille interne. Comme l'audition et le langage sont liés, certains ont fait des spéculations sur l'importance d'une augmentation de l'acuité auditive sur le langage dans l'évolution de l'homme.

Cette étude de Clark et al. a été étoffée par Nielsen et al. (2005), certains des collaborateurs ayant participé à l'étude de Clark et al. (2003). Nielsen et al. (2005) ont comparé 13.731 gènes humains connus à leurs équivalents chez le chimpanzé, incluant 7.645 gènes analysés par Clark et al (2003). Ils identifient de nombreux gènes impliqués dans la perception sensorielle, la spermatogenèse et la défense immune. Les auteurs pensent que les gènes intervenant dans la défense immune ont été la cible de l'évolution des mammifères alors que les gènes de la perception et de l'olfaction reflètent probablement une adaptation spécifique aux primates.

Les gènes ayant une expression maximale dans le cerveau sont peu ou pas soumis à la sélection positive, alors que les gènes ayant une expression maximale dans les testicules sont soumis à la sélection positive. Par conséquent, les racines génétiques de notre distance cognitive par rapport au chimpanzé sont à chercher ailleurs que dans l'expression génique (Nielsen et al. 2005).

---

\* Les substitutions d'ADN synonymes n'altèrent pas la séquence d'acides aminés, car elles surviennent à des sites dégénérés dans le codon (comme un changement de CGT en CGG, étant donné que les 2 codons codent pour l'arginine).

Cette étude de Nielsen et al. (2005) démontre également qu'un nombre important de gènes suppresseurs de tumeurs et de gènes impliqués dans l'apoptose, sont soumis à la sélection positive chez l'homme.

La publication de la séquence du génome du chimpanzé (Nature 2005 ; 437 : 69-87) a permis sa comparaison à celle du génome humain. Les deux ne diffèrent que par quelques pour cent, ce qui fait quelques dizaines de millions de différences car chacun de ces génomes contient 3 milliards de nucléotides. Les résultats de cette comparaison confirment des observations antérieures et apportent des données nouvelles. Les principaux résultats sont les suivants :

- au plan analytique moléculaire : Les deux génomes ont la même taille, 2,9 Gb, le chimpanzé a 48 chromosomes, l'homme 46, la divergence moyenne, en pour cent, est la suivante : pour tous les chromosomes 1,23 ; pour l'X : 0,94 ; pour l'Y : 1,9 ; pour les sites fixés : 1,06 ; aux sites CpG : 15,2 (le taux de mutations à ces sites est multiplié par un facteur 10 à 12 par rapport aux autres sites) ; le nombre de substitutions nucléotidiques est de 35 millions ; le nombre total d'insertions et de délétions (indels) est de 5 millions ; le nombre total de séquences indels est de 90 Mb ; la divergence incluant les indels est de 4,5 (soit très supérieure à la divergence des substitutions nucléotidiques) ; le nombre des nouvelles insertions Alu est de 7000 chez l'homme et 2300 chez le chimpanzé, le nombre de nouvelles insertions L1 est de 2000 chez l'homme et de 2000 chez le chimpanzé ; le nombre de nouveaux pseudogènes est de 200 chez l'homme et de 300 chez le chimpanzé ; l'hétérozygoté par paire de base est de  $7,5 \times 10^{-4}$  chez l'homme et de  $8-19 \times 10^{-4}$  chez le chimpanzé.

- DN/dS est estimé être, en moyenne, de 0,25 ce qui signifie que 75 % des remplacements d'acides aminés semblent avoir été éliminés par la sélection négative.

- La substitution de nucléotide isolé entre copies du génome humain et du génome de chimpanzé survient à un taux moyen de 1,23 % avec divergence fixée entre les deux espèces de 1,06 %.

- La variation régionale des taux de substitution nucléotidique est conservée entre les génomes d'hominidés (homme et chimpanzé) et ceux de muridés (souris et rat), mais ces taux sont augmentés de manière disproportionnée dans les régions télomériques chez les hominidés.

- La substitution de dinucléotides CpG, qui constitue un quart de toutes les substitutions observées, survient à des taux plus similaires dans les lignées germinales mâles et femelles que les substitutions non CpG.

- Les insertions et délétions (indels) sont moins nombreuses que les substitutions de nucléotides isolés, mais représentent 1,5 % de la séquence euchromatique dans chaque espèce lignée-spécifique.

- Il y a des différences notables dans les taux d'insertions des éléments transposables : les éléments SINES (éléments dispersés courts) ont été trois fois plus actifs chez l'homme, alors que le chimpanzé a acquis deux nouvelles familles d'éléments rétroviraux.

- Les protéines orthologues sont extrêmement semblables chez l'homme et le chimpanzé, avec 29 % d'identité et les orthologues typiques ne diffèrent que par deux acides aminés, un par lignée.

- Les taux normalisés de substitutions altérant les acides aminés sont élevés dans les lignées d'hominidés par rapport aux lignées de muridés, mais proches de ceux des

polymorphismes humains courants, impliquant que la sélection positive, durant l'évolution des hominidés, compte pour une plus petite fraction de la divergence protéine que cela a été suggéré dans certains travaux antérieurs.

– Le taux de substitution aux sites silencieux est inférieur à ce taux aux sites introniques voisins, ce qui est conforme avec la sélection négative aux sites neutres chez les mammifères.

– L'analyse des modalités de la diversité humaine par rapport à la divergence chimpanzé-homme, identifie plusieurs loci comme candidats pour un pic sélectif élevé dans l'histoire humaine récente.

Un moyen de déterminer quelles sont les différences importantes est d'identifier les modifications évolutives qui sont spécifiques à l'homme. Un autre moyen est d'identifier les signes d'une sélection naturelle positive dans les séquences de ces deux génomes.

La sélection naturelle opère principalement au niveau protéique. Pour cette raison, comme nous l'avons vu plus haut, les changements de nucléotides dans les régions codant pour les protéines, sont habituellement classés en deux groupes : les "changements synonymes" et les "changements non-synonymes" avec  $dN/dS$  proche de 1 ou même supérieur à 1 pour un gène soumis à une sélection positive continue.

La comparaison de 13.454 paires de gènes homme-chimpanzé donne une moyenne  $dN/dS$  de 0,23, bien plus basse que celle estimée précédemment à partir de données plus limitées de comparaisons homme-chimpanzé (0,63) (Eyre-Walker A, Keightley PD, 1999) et homme-babouin (0,34) (Fay et al, 2001). Ce rapport est le double de celui estimé de la comparaison souris-rat (0,13) : ceci est probablement dû à une sélection purifiante négative moins efficace, un procédé qui élimine les mutations délétères dans des espèces avec des tailles de populations relativement petites, comme chez les primates. Il est de grande importance que la nouvelle estimée soit similaire au  $dN/dS$  de données sur la variation entre humains ( $\approx 0.20-0.23$ ), suggérant que la proportion de mutations avantageuses le long de la lignée humaine, est plus basse que celle estimée antérieurement (Fay et al, 2001, Clark et al, 2003). Cependant, un total de 585 gènes (plus que ce qui est attendu au hasard) ont un  $dN$  plus élevé que le taux de substitution dans les séquences non-codantes ( $dI$ ). Des exemples de  $dN/dI$  les plus élevés incluent les gènes codants pour la glycophorine C, la granulysine, la protamine et la séménogéline, des protéines impliquées dans l'immunité ou la reproduction.

Si l'on considère les duplications, insertions et délétions, les inversion et la variation génétique humaine, on peut tirer les conclusions suivantes :

#### Duplications, insertions et délétions :

Bien que, communément, on prenne en considération les substitutions de nucléotides uniques quand on quantifie des séquences divergentes, les insertions/délétions (indels) et les duplications récentes de segments d'ADN comptent pour une proportion beaucoup plus grande de la différence entre les génomes de l'homme et du chimpanzé (3 % et 0,7 % respectivement). Plus d'un tiers des indels sont dus à des séquences répétées et près d'un quart à des éléments transposables qui sont des séquences d'ADN qui peuvent migrer en différentes régions génomiques, deux des trois classes majeures étant des éléments Alu (des séquences transposables courtes de quelques 300 paires de bases de long) et des éléments L1 (séquences transposables longues).

Il y a approximativement 7000 éléments Alu dans le génome humain, mais seulement près de 2300 dans le génome du chimpanzé, indiquant que ces éléments ont été moins actifs

chez le chimpanzé. Cependant les éléments L1 ont eu une activité égale dans les deux génomes. L'importance fonctionnelle de ces différences s'il y en a une, est inconnue.

Des duplications récentes plus longues que 20 mégabases et avec une identité de séquence supérieure à 94 % sont communes dans les deux génomes. Mais alors que 33 % des segments humains dupliqués sont humains spécifiques, seulement quelques 17 % des segments dupliqués chimpanzé sont chimpanzés-spécifiques. Ce qui est intéressant est que la moitié des gènes dans les régions dupliquées humaines-spécifiques ont des différences significatives d'expression génique par rapport au chimpanzé et ont le plus souvent, une expression accrue.

#### Inversions :

Le séquençage du génome du chimpanzé a permis d'analyser et d'identifier, au niveau infra-microscopique, les réarrangements de structure qui sont survenus entre les génomes du chimpanzé et de l'homme. Feuk et al (2005) ont identifié 1.576 régions d'orientation inversée, couvrant plus de 154 mégabases d'ADN. Ces segments d'ADN sont distribués sur tout le génome et leur taille varie de 23 paires de bases à 62 mégabases.

Concernant les 66 inversions d'une taille supérieure à 25 kilobases (kb), 75 % d'entre elles sont flanquées, d'un côté ou des deux côtés (souvent sans relation) par des duplications segmentaires. Utilisant la PCR et la FISH, Feuk et al., (2005) ont validé expérimentalement 23 des 27 régions choisies au hasard ; la taille de l'inversion la plus grande a 4,3 mégabases et elle se situe sur le chromosome humain 7, en 7p24.

Le gorille a été utilisé comme groupe extérieur pour déterminer le statut d'ancestral aux variants. Toutes les inversions validées expérimentalement ont alors été étudiées avec un panel d'échantillons humains et les auteurs démontrent que 3 (13 %) des 23 régions sont polymorphiques dans le génome humain. Ces inversions polymorphiques incluent des fragments de 730 kb (en 7p22), 13 kb (en 7q11) et 1 kb (en 16q24) avec une fréquence respective de l'allèle mineur de 5 %, 30 % et 48 %.

Ces résultats suggèrent que les inversions sont une source importante de variation de l'évolution du génome des primates. Il y a eu un grand nombre de réarrangement du génome humain sous forme d'inversion depuis la divergence homme-chimpanzé. La découverte d'au moins trois nouvelles inversions polymorphiques chez les humains indique que ce type de variation structurelle doit être un caractère de notre génome plus répandu que ce que l'on pensait auparavant.

#### Variation génétique humaine :

L'obtention de la séquence du génome du chimpanzé permet de placer la grande quantité de données disponibles sur la variation génétique existante de l'homme dans un contexte d'évolution. Il est possible maintenant de déterminer les stades ancestraux de cette variation et, avec l'aide des données sur la fréquence génique dans les populations humaines, on pourrait découvrir des "empreintes" de la sélection positive qui est survenue récemment (moins de 250.000 années auparavant). Dans une situation de sélection neutre, de nouveaux variants à une fréquence élevée devraient rarement être découverts et avec la divergence entre espèces, être corrélés avec le niveau de la variation génétique à l'intérieur des espèces. Les analyses courantes identifient seulement 6 régions génomiques qui ont une variation significativement moindre qu'attendue de la divergence entre les lignées *Homo* et *Pan* qui se sont séparées quelques 6 millions d'années auparavant ; chacune de ces régions suggère une action récente de la sélection positive chez l'homme. Le pouvoir d'une telle méthode va augmenter substantiellement avec l'obtention de la séquence du génome de primates

d'apparemment plus éloigné comme un singe de l'ancien monde ou de l'orang-outan, tous deux en cours de réalisation.

### Qu'est-ce qui nous fait humain ?

Cette question est très complexe. Bien que les 2 génomes de l'homme et du chimpanzé soient très similaires, il y a quelques 35 millions de nucléotides différents, 5 millions d'indels et de nombreux réarrangements chromosomiques à prendre en considération. La plupart de ces modifications n'auront pas d'effet biologique significatif, si bien que l'identification des différences génomiques entraînant des caractéristiques d'humanisation telles qu'une grande capacité crânienne, la bipédie et un développement cérébral avancé demeure une tâche décourageante.

Etant donné la courte période depuis la séparation homme-chimpanzé, il est probable que quelques mutations seulement ayant un effet important, sont responsables d'une partie des différences physiques-phénotypiques qui séparent l'homme des chimpanzés et des autres grands singes.

Il y a trois hypothèses principales qui comptent pour l'humanisation des caractères : l'évolution des protéines, l'hypothèse "moins- est- plus" et les changements dans les régions du génome qui régulent l'activité génique (Olson et Varkin, 2003 et King et Wilson, 1975). Des analyses préliminaires des génomes de l'homme et du chimpanzé ont fourni quelques indices sur les contributions relatives de ces effets.

Considérons d'abord l'évolution protéique. Bien que la comparaison des séquences génomiques de l'ADN de l'homme et du chimpanzé avec l'analyse de leurs différences soit d'un intérêt certain, ce n'est pas le génome statique mais plutôt le protéome (l'ensemble des protéines d'un organisme) qui détermine le phénotype d'un organisme. Des exemples probants, en sont la chenille et le têtard qui ont respectivement leur génome en commun avec le papillon et la grenouille, mais qui ont des protéomes très différents qui font que ce sont des organismes très différents. Aussi, plutôt que de faire des comparaisons non ciblées de génomes entiers, Erren et al (2007) suggèrent qu'il serait plus utile d'utiliser une approche classique basée sur une hypothèse ciblée. Une telle approche pourrait être l'hypothèse "utilisation des graisses" qui stipule que les mutations clés qui nous différencient des néanderthaliens et des grands singes, sont dans les gènes qui codent pour des protéines qui régulent le métabolisme des graisses, en particulier ceux qui régulent les phospholipides des synapses du cerveau. Les changements d'acides aminés qui ont contribué à l'humanisation sont-ils dans des protéines évoluant rapidement ? La plupart de ces gènes qui ont un  $dN/dS > 1$  ne sont pas impliqués dans le processus en relation avec les caractères supposés d'humanisation. En fait, des gènes intervenant dans la fonction cérébrale et l'activité neuronique ont des valeurs  $dN/dS$  inférieures à la moyenne. Les gènes ayant des  $dN/dS$  élevés sont plutôt en relation avec une interaction hôte-pathogène, immunité et reproduction. Ce profil est également présent chez les rats, les souris et d'autres mammifères. Ceci suggère que l'évolution protéique n'est pas une contribution majeure pour l'évolution de caractères uniques à l'homme. Mais, avant de rejeter cette possibilité, on doit garder à l'esprit que le test  $dN/dS$  est biaisé en faveur de gènes qui subissent des remplacements répétés d'acides aminés. Les gènes impliqués dans l'immunité et la reproduction sont particulièrement affectés par ces processus. Mais un gène qui subit une sélection rapide résultant de seulement quelques changements parce que ces changements sont fortement avantageux, pourrait ne pas laisser un signal significatif sur  $dN/dS$ . Par exemple, seulement deux changements d'acides aminés dans la protéine hautement conservée FOX P2, un facteur de transcription génique, pourrait avoir contribué à la capacité humaine pour la parole (Enard et al, 2002). Finalement, le rôle d'indels

et de duplication génique dans l'évolution protéique homme-chimpanzé demeure largement inexploré.

Deuxièmement, l'hypothèse "moins-est-plus" pose que des changements perte de fonction par rapport aux caractères "prototype singe" sont caractéristiques de certains caractères d'humanisation, par exemple, la perte des poils, la conservation de certains marqueurs juvéniles à l'âge adulte et l'expansion du crâne. De tels changements, pertes de fonction, pourraient être causés par des substitutions non-synonymes, des indels, des pertes de régions codantes et des délétions de gènes entiers. La comparaison avec le chimpanzé a révélé que 53 gènes humains ont des ruptures d'indels dans les régions codantes et des gènes de cette catégorie pourraient être associés avec des phénotypes particuliers (International Human Genome Consortium, 2004). Les indels pourraient être des éléments contribuant de manière majeure aux différences phénotypiques homme-chimpanzé, d'autant plus que ces mutations peuvent également influencer les deux autres mécanismes proposés pour l'évolution de l'humanisation.

Troisièmement, il y a l'hypothèse avancée depuis longtemps que les différences phénotypiques entre homme et chimpanzé surviennent surtout par des modifications des régions régulatrices des gènes. Cet aspect n'est pas analysé en détail dans les analyses fournies (The chimpanzee sequencing and analysis consortium 2005) étant donné qu'il est difficile d'identifier de telles régions. La plupart de nos connaissances actuelles sur les régions régulatrices viennent de l'identification de similarité entre espèces apparentées éloignées. Le problème pourrait être abordé plus profondément dans un contexte de génomique comparative en identifiant des régions régulatrices conservées parmi des espèces apparentées proches, y compris les singes du Vieux Monde, en conjonction avec une comparaison de la séquence des chimpanzés et avec des études d'expression par micropuces qui peuvent fournir une validation fonctionnelle. Cette troisième hypothèse est celle qui, actuellement, est la plus difficile à tester, bien que la plus prometteuse.

Comme nous venons de le voir, les études moléculaires ont permis de mettre en évidence la complexité et la grande variabilité des génomes. Cette complexité s'est encore accrue au cours de l'évolution comme le démontre la présence dans les génomes, d'éléments que l'on a pu mieux préciser ou même découvrir récemment avec l'affinement des techniques moléculaires. C'est ce que nous allons envisager maintenant en passant en revue les éléments transposables, les indels et variants du nombre de copies et les premiers résultats des études de la transcription génique.

#### **IV.2.4. Les éléments transposables**

45 % de l'ADN humain est formé d'éléments transposables (ET) Ce transfert horizontal de matériel génomique est fondamental pour l'évolution des lignées, car il est un mode alternatif de duplication génique, il peut influencer l'expression des gènes, altérer des gènes qui les rendent mobiles et les séquences copiées elles-mêmes subissent des mutations. Certains ET sont restés inchangés pendant des centaines de millions d'années et sont restés à la même place dans le génome de beaucoup d'espèces (voir ANNEXE 20.3).

#### **IV.2.5. Les indels et les variants du nombre de copies (VNC)**

Le génome humain consiste en deux fractions distinctes d'ADN : les séquences répétées et les séquences uniques. Traditionnellement, il est admis qu'une partie des séquences

uniques comprend les constituants fonctionnels de notre génome, y compris les exons, les introns et les éléments d'ADN régulateurs. A l'exception des séquences répétées télomériques et centromériques, la signification fonctionnelle de la fraction répétitive est moins claire.

Dès le début des études moléculaires d'ADN, il fut reconnu des gradations de répétitions avec des nombres de répétitions très élevés de l'ordre de 100 000 (LINES, SINES,  $\alpha$ -satellite) à des répétitions peu nombreuses. Etant donné qu'il existe des familles de gènes, les gènes eux-mêmes peuvent être répétés comme, par exemple, les gènes de l'hémoglobine et les gènes HOX qui ont un certain degré de divergence ou les gènes disposés en groupes de répétition, en tandem, comme les gènes rARN, les gènes HLA ou les segments des gènes d'immunoglobuline. Par conséquent, le terme unique est relatif. Toutefois, on remarqua ultérieurement que l'organisation des séquences répétées du génome humain est beaucoup plus complexe que cela. Des régions de notre génome, localisées aux parties sub-télomériques et péri-centromériques, contenant des grandes parties de segments génomiques dupliqués (50 à 200 kb) avec un degré remarquable de similarité de séquence (95-99 %), ont été identifiées. Contrairement aux éléments répétés "traditionnels", ces segments contiennent des structures génomiques complètes ou partielles de gènes connus, suggérant qu'elles ont été transposées d'ailleurs dans le génome. Chez l'homme beaucoup d'entre elles ont été découvertes d'un côté ou de l'autre des regroupements de points de cassure de syndromes microdélétionnels/microduplicationnels comme les syndromes de Prader Willi, de Williams, de Smith-Magenis\*, ce qui suggère qu'elles jouent un rôle en favorisant des recombinaisons aberrantes associées à l'instabilité de ces régions (Eichler, 1998). Eichler (1998) a identifié un total de 1,1 Mb de séquences génomiques dupliquées, se répartissant sur 21 gènes différents, ayant une remarquable identité de séquence (95 %-98 %) avec d'autres grands segments génomiques. La plupart de ces segments sont situés dans des séquences localisées aux régions chromosomiques péri-centromériques.

A partir de ces constatations, il a été démontré que les régions péri-centromériques des chromosomes humains sont des points chauds pour la survenue récente de duplications, que ces régions sont génétiquement instables, qu'elles sont impliquées dans des maladies humaines, et que ces duplications segmentaires jouent un rôle dans l'évolution génique.

Bailey et al (2001) ont démontré que le génome humain contient 3,6 % de duplications récentes qui ont une identité de séquence de 90 à 98 % et une longueur de  $\geq 1$  kb.

Comme le laissait prévoir la mécanique chromosomique, on a découvert ensuite que ces duplications segmentaires avaient leur contre-type, les délétions segmentaires et qu'il existe également des inversions segmentaires dans le génome humain.

Depuis la première identification d'une variation à grande échelle génétique, la duplication Bar de la drosophile en 1936 et les variations mises en évidence par les techniques cytogénétiques conventionnelles d'abord, et par la suite, de marquage chromosomique dans les années 1970, des avancées importantes dans l'étude des variations génomiques sont survenues. En ce qui concerne le génome humain, ces variations figurant sur le tableau 15 :

---

\* Syndromes congénitaux associant des troubles du développement et des troubles cognitifs et du comportement.

**Table 15. Les différentes variations du génome humain (Sharp et al. 2006)**

Variation	Type de réarrangement	Taille
Changement d'une seule base	Polymorphisme d'un seul nucléotide, mutations ponctuelles	1 bp
Petites insertions/délétions	Insertion/délétion binaires de petites séquences (majorité < 10 bp en taille)	1-50 bp
Répétitions courtes en tandem	Microsatellites et autres répétitions simples	1-500 bp
Variation de structure à petite échelle	Délétions, duplications, répétitions en tandem, inversions	50 bp à 5 kb
Insertions de rétro-élément	SINEs, LINEs, LTRs, ERVS*	300 bp à 10 kb
Variation de structure d'échelle intermédiaire	Délétions, duplications, répétitions en tandem, inversions,	50 kb à 500 kb
Variation de structure à grande échelle	Délétions, duplications, répétitions en tandem, inversions	500 kb à 5 Mb
Variation chromosomique	Variants euchromatiques, grandes délétions cytogénétiquement visibles, duplications, translocations, inversions et aneuploïdie	≈ 5 Mb à des chromosomes entiers.

\*SINE : éléments courts dispersés; LINE : éléments longs dispersés; LTR : répétitions longues terminales; ERV : répétition virale endogène

Les insertions/délétions ont été appelées INDELS. Mills et al (2006) ont proposé une carte de la variation des INDELS du génome humain. Cette carte qu'ils appellent initiale, contient 415. 436 polymorphismes INDEL dont la taille varie de 1 bp à 9.989 bp et qui se répartissent également entre insertions et délétions. Mills et al (2006) distinguent ces polymorphismes en 5 classes majeures :

- insertion et délétion d'une seule paire de bases, les SNPs (polymorphisme d'un seul nucléotide)
- expansion monomérique de paires de bases
- expansion multimérique de paires de bases
- insertions de transposons
- INDEL contenant des séquences aléatoires d'ADN.

Ces INDELS sont distribuées sur tout le génome humain avec une densité moyenne d'un INDEL par 7,2 kb d'ADN. Des points chauds de variation sont identifiés avec une variation accrue pouvant atteindre 48 fois cette valeur ; 148.000 de ces points chauds sont dans des gènes connus (35,7 %) et 5.542 d'entre eux sont localisés dans les promoteurs et les exons de gènes, où on s'attendrait à ce que la fonction des gènes soit influencée, 262 INDELS sont

localisés dans les régions codantes de gènes et 102 d'entre eux (38,9 %) devraient provoquer des anomalies du cadre de lecture avec terminaison prématurée des protéines codées. La plupart de ces 262 INDELS devraient diminuer ou abolir la fonction génique. Les auteurs proposent qu'ils représentent des allèles récessifs de ces gènes qui sont portés par les populations humaines. On connaît des maladies humaines entraînées par ces polymorphismes d'INDELS comme, par exemple, la mucoviscidose, le syndrome l'X fragile, l'hémophilie, la neurofibromatose, la myopathie et des cancers.

Les auteurs posent la question de savoir combien d'INDELS courants existent dans les populations humaines. Ils ont identifié, dans trois populations humaines examinées, un total de 3,3 millions de SNPs et 534.223 INDELS. Ces derniers représentent 15.6 % du polymorphisme mis en évidence. Ainsi, les populations humaines doivent avoir un minimum de 1,56 millions d'INDELS. Par conséquent, les 415.436 INDELS uniques représentent 27 % des polymorphismes INDELS attendus dans les populations humaines.

Les auteurs ont ensuite assigné avec succès 205.949 de leurs 415.436 INDELS en des positions unique du génome du chimpanzé.

En 2005 fut publiée la carte des SNPs du génome humain permettant par la variation qu'elle met en évidence, de distinguer tout lot de deux copies non apparentées du génome humain. Avec le séquençage de l'ADN humain, la découverte de millions de SNPs (single nucleotide polymorphisms) et la construction d'une carte des haplotypes fondée sur ces marqueurs (International HapMap Consortium, 2005), l'anatomie du génome humain semblait bien connue et sa variabilité au sein de l'espèce résumée par le célèbre "identique à 99,9 %": en moyenne, une différence toutes les mille bases entre l'ADN de deux humains pris au hasard. La récente découverte d'un important "polymorphisme de nombre d'exemplaires", au sein de la population humaine, n'en est que plus inattendue. Ce phénomène, que l'on croyait limité à quelques cas pathologiques, se révèle général, et introduit une dimension nouvelle dans l'étude de la diversité génétique humaine.

L'histoire des VNC (variants du nombre de copies), des régions plus grandes qu'une paire de bases de différence, commence avec l'observation de Lupski en 1991, d'une duplication chromosomique relativement grande. On a démontré plus tard qu'elle contenait la copie d'un gène impliqué dans la gaine de protection des cellules nerveuses. Cette copie supplémentaire entraîne la désintégration de cette gaine et ainsi une maladie neurologique, la maladie de Charcot-Marie-Tooth (CMT). Depuis, on a trouvé des milliers de variations du nombre de copies d'un gène, d'une partie d'un gène ou de grands fragments d'ADN appelés VNC pour variation du nombre de copies.

Ces VNC peuvent entraîner des maladies (Alzheimer, Parkinson, retards mentaux, autisme, cécité, malformations congénitales). Elles peuvent aussi influencer la susceptibilité d'une personne à une maladie où à l'effet secondaire des médicaments ou être sans conséquence pathologique.

"Nous sommes une mosaïque de parties de génomes, aucun de nous n'est vraiment normal" dit Eichler (2006).

On avait des aberrations chromosomiques visibles au microscope pouvant entraîner des maladies comme la trisomie 21, les erreurs de séquence moléculaires de l'ADN entraînant des maladies géniques, et maintenant on a des morceaux de chromosomes trop petits pour être visibles au microscope, attachés à des emplacements anormaux, ou dupliqués ou perdus créant des variations de structure qui varient en taille de 2 à 2 millions de paires de bases. Une partie d'un gène, un gène entier ou de nombreux gènes peuvent être compris dans ces réarrangements qui surviennent lors de la réplication de l'ADN pendant la division cellulaire.

Jusqu'à présent, ces changements submicroscopiques ont échappé au dépistage de routine. Maintenant, avec un génome de référence et de nouvelles techniques d'analyse de l'ADN (a-CGH), la mise en évidence de différences de la structure génétique d'un individu est devenue commune, ouvrant la voie pour reconnaître les différences subtiles entre individus.

Depuis plusieurs années, on avait les SNP survenant une fois toutes les 100 bases dans nos 3 milliards de bases du génome humain, maintenant on a les VNC qui, par définition, sont des segments d'ADN de 500 bases ou plus qui diffèrent du génome de référence, et qui sont bien plus fréquentes qu'on le pensait. Les VNC sont des variations structurales ou altérations génomiques qui changent le nombre de copies d'ADN et qui concernent des segments de taille supérieure à 1 kb (incluant des délétions, des insertions et des duplications).

En résumé, les VNC sont des variants structurels positionnels des chromosomes d'une taille supérieure à 1kb, alors que les indels sont des gains ou pertes de moins d'1 kb. Les VNC constituent plus de 20 % du génome chez l'homme et chez le chimpanzé. Le génome de deux individus diffère plus par des variations structurales que par ces variations de séquences, en particulier par des VNC. Les différences varient entre 4 - 24 Mb. Il n'y a pas de correspondance VNC avec les isochores ou la répartition des séquences Alu et des LINES; ces VNC peuvent être à l'origine de malformations et/ou de retards mentaux, de susceptibilités à des maladies communes, et de réponses aux médicaments différentes. Les VNC sont des éléments majeurs de la diversité entre les humains et l'un des éléments importants de la spéciation. Les VNC sont des éléments évolutifs récents, leur dynamique est différente de celle des rétrotransposons. Au moins 10 % contiennent des gènes. Le chimpanzé et l'homme ont 98,4 à 98,8 % d'identité de séquence. Les plus grandes différences entre eux sont de nature chromosomique.

Plusieurs études sur les VNC sont apparues ces quatre dernières années (voir ANNEXE 20.4) chez l'homme et chez le chimpanzé. On peut les résumer en disant que les VNC intra-spécifiques sont fréquents dans les deux espèces, peut-être un peu plus chez le chimpanzé. L'évolution des VNC est un processus dynamique par évènements de duplication et de délétion survenant de manière récurrente parmi et entre les espèces.

#### **IV.2.6. Régulation génique et évolution.**

Dès 1975, King et Wilson, comme nous l'avons vu, avaient suggéré que le 1 % de différence entre notre génome et celui du chimpanzé devait se situer au plan de la régulation génique pour expliquer les grandes différences phénotypiques entre nous et le chimpanzé.

Le projet ENCODE (2007) qui consiste en l'analyse ciblée de 1 % du génome humain, a réservé bien des surprises, notamment en ce qui concerne la fonction du génome. Ce projet a démontré que beaucoup plus de parties du génome humain que ce que l'on pensait auparavant, sont transcrites en ARN. La plus grande partie du génome humain et pas que les séquences codant pour des protéines est transcrite en ARN à un moment ou à un autre.

A quoi est due cette transcription performante ? Les auteurs se sont alors intéressés à la régulation de la transcription performante. Ils ont identifié les localisations des sites du début de la transcription et les ont corrélées avec la manière dont l'ADN est enroulé autour des protéines histones pour former la chromatine. Ils ont ensuite identifié, dans la chromatine où certaines histones sont marquées par des modifications chimiques, les positions auxquelles les protéines régulatrices de la transcription sont liées à l'ADN. Ils ont trouvé des preuves de fonctions régulatrices pour des séquences des sites de début de la transcription, comme attendus, mais aussi pour d'autres sites de l'ADN. Les combinaisons de marqueurs de

régulation qui sont aux promoteurs des gènes différent de celles qui siègent ailleurs, ce qui démontre que les séquences non-promoteurs ont des fonctions différentes, qui restent à définir.

La réplication de l'ADN est corrélée avec les modalités de l'organisation des régulateurs de transcription dans les mêmes types cellulaires. Ainsi, les régions à réplication précoce sont enrichies en modifications d'histones associées à l'activation des gènes, et les régions à réplication tardive sont marquées par des modifications répressives.

En ce qui concerne les séquences hautement conservées mais qui ne font pas partie de gènes connus, les auteurs ont pu (étant donné qu'ils ont défini auparavant les séquences régulatrices parmi les 1 % "conservé" du génome), poser la question de savoir si ces séquences sont inhabituellement bien conservées et, par conséquent, fonctionnelles. La réponse aux deux questions est oui.

Si l'étude de la régulation génique a fait beaucoup de progrès, ces dernières années, l'application de ces avancées au plan de l'évolution ne fait que commencer. On peut citer ici des études récentes dans ce domaine, les études de Pollard et al. (2006) d'une part, et celles de Gaffney et al. (2006) et de Khaitovich et al. (2006) qui traitent, toutes deux, du même problème, d'autre part.

Utilisant la génomique comparative Pollard et al. (2006) ont identifié 49 régions qu'ils appellent "humaines accélérées" (HAR) parce que ces régions évoluent très lentement chez les vertébrés mais leur vitesse d'évolution a changé significativement dans l'espèce humaine, dans le sens d'une accélération. La plus accélérée d'entre elles est un nouveau gène ARN exprimé pendant le développement du néo-cortex. Pollard et al (2006) ont ensuite étudié les propriétés d'une série plus importante d'HAR comprenant 202 de ces régions hautement conservées chez les vertébrés mais ayant des taux de substitution de bases significativement accélérées chez l'homme. La plupart de ces HAR ne codent pas pour des protéines, mais sont situées dans des introns et dans des régions intergéniques près des gènes codant pour des protéines. Les gènes localisés près des HAR sont enrichis en facteurs de transcription suggérant que les HAR doivent jouer un rôle important dans la régulation génique.

Le re-séquençage confirme que les cinq éléments ayant subi le plus d'accélération sont très modifiés chez les humains mais pas chez les autres primates, avec sept fois plus de substitutions chez l'homme que chez le chimpanzé. Pour les éléments accélérés, et en particulier les cinq qui le sont le plus, il existe un biais prononcé pour des changements de nucléotides adénine et thymine en guanine et en cytosine. Ceci suggère l'implication d'une conversion génique biaisée ou d'une force sélective augmentant le contenu en guanine et en cytosine. La localisation de ces HAR se fait de manière préférentielle près des endroits à haute recombinaison, près des télomères, suggérant ou bien une conversion génique biaisée ou bien une sélection d'isochore.

De plus, il y a des indications qu'il existe une sélection directionnelle dans les régions contenant les deux régions les plus "accélérées". Une combinaison de forces évolutives a contribué à accélérer l'évolution des éléments évoluant le plus rapidement dans le génome humain.

Les études de Gaffney et al. (2006) et de Khaitovich et al. (2006) sont des études de la transcription intergénique homme-chimpanzé.

La plus grande partie de l'ADN peut être divisée en deux catégories : les régions codantes (les gènes codant pour des protéines) et celles qui ne codent pas (non codantes). Bien que les génomes de mammifères soient principalement non codants, on ne connaît que relativement peu de choses sur la proportion des régions non codantes qui sont fonctionnelles,

où ces régions se situent dans le génome et quelles fonctions elles ont. Deux études récentes apportent des éléments de réponse à ces questions.

Gaffney et al. (2006) ont estimé que l'ADN fonctionnel non codant est au moins trois fois aussi commun que l'ADN codant chez les rongeurs et la majorité de cet ADN est situé à de grandes distances (plus de 5 kb) de gènes connus codant pour les protéines. Les séquences fonctionnelles non codantes qui sont localisées entre les exons individuels qui constituent un gène, dans les introns, tendent à être regroupées vers la partie terminale 5' des gènes, là où l'assemblage des protéines est initié. Ceci suggère que cette fraction d'ADN non codant est active en régulant le moment et la quantité de la production de protéines ou l'expression des gènes. L'analyse des auteurs révèle que le nombre moyen de sites non codants subissant des contraintes sélectives, varie de manière conséquente avec la fonction du gène adjacent. Les gènes impliqués dans le développement et le système nerveux sont typiquement associés avec de plus grandes quantités d'ADN fonctionnel non codant comparés avec les gènes impliqués dans le transport d'électrons et une variété de processus métaboliques, ce qui suggère que ces gènes ont besoin d'un contrôle plus fin de leur expression.

En combinant leurs estimations du nombre total de bases codantes et non codantes soumises à des contraintes, les auteurs ont calculé que plus de deux fois plus de mutations délétères sont survenues dans les régions intergéniques que dans les séquences géniques connues et que le taux de mutations ponctuelles délétères est de 0,91 par génome diploïde, par génération. Ce taux est plus de deux fois plus élevé que les estimations précédentes chez les muridés.

Khaitovich et al (2006) ont comparé les modalités d'expression de gènes connus et de transcrits intergéniques dans les régions de la banque de séquences ENCODE entre les hommes et les chimpanzés dans le cerveau, le cœur, les testicules et les lignées cellulaires lymphoblastoïdes.

Ces travaux démontrent que les transcrits intergéniques ont des modalités d'expression conservée spécifiques aux tissus étudiés, et qui sont comparables aux transcrits des exons de gènes connus. Ceci suggère que les transcrits intergéniques sont soumis à des contraintes fonctionnelles qui restreignent leur vitesse de changement évolutif ainsi qu'à une sélection positive probablement d'une ampleur comparable à celle des gènes classiques codant pour des protéines. Dans le cerveau et dans les testicules, une partie de cette transcription intergénique est causée par l'utilisation répandue de promoteurs alternatifs. De plus, la moitié des différences d'expression entre les hommes et les chimpanzés est due à des transcrits intergéniques.

### **IV3. ETUDES MOLECULAIRES ET PLACE DE L'HOMME PARMIS LES PRIMATES.**

Comme nous l'avons vu plus haut, la paléontologie n'avait pas pu définitivement trancher, quant à l'origine de l'homme, entre dichotomie chimpanzé-homme et trichotomie, gorille-chimpanzé-homme. Aussi, a-t-on eu recours à la biologie moléculaire pour essayer de résoudre ce problème et également connaître l'ordre dans lequel dichotomie ou trichotomie se sont effectuées.

L'anthropologie moléculaire était utilisée depuis longtemps au XXème siècle, notamment pour l'étude des groupes sanguins (sérologie) mais ce n'est qu'à partir des années 1960 qu'elle eut un impact sur la paléanthropologie. Cependant, un grand fossé séparait, à cette période, l'anthropologie traditionnelle et moléculaire. Au lieu de clarifier le débat, l'anthropologie moléculaire renforça la confusion. Delisle (2007) pose la question de savoir si cela est bien vrai.

Dans les années 1960, les études d'anthropologie moléculaire avaient abouti à la conclusion que l'homme est plus proche des deux grands singes africains que de tout autre grand singe hominoïde actuel et que la divergence de la lignée humaine avec celle du dernier ancêtre commun partagé avec les grands singes africains s'était faite au Pléistocène supérieur. En réalité, la division, à l'époque, n'était pas tellement entre anthropologie traditionnelle et anthropologie moléculaire mais plutôt entre les auteurs qui prétendaient que la lignée humaine n'était pas passée par un stade de grand singe hominoïde et ceux qui prétendaient le contraire avec des temps d'apparition différents, Oligocène, Miocène ou même Pliocène pour les seconds.

Selon Delisle (2007), la tension entre anthropologie moléculaire et traditionnelle (basée sur l'anatomie des formes vivantes et des archives fossiles) était possible seulement parce que les conclusions phylogénétiques atteintes séparément n'étaient pas trop éloignées les unes des autres. Cette tension n'est pas due à la divergence des points de vue mais plutôt à leur convergence vers un champ d'information plus restreint et mieux circonscrit à l'intérieur duquel les débats sur la place de l'homme parmi les primates furent conduits pour mieux définir les limites de leurs nouvelles frontières, limites qui se superposent.

Bien qu'en principe le génotype soit une source plus directe d'information sur la descendance, les sources de cette information sont différentes selon leurs origines : on peut ainsi s'adresser aux protéines qui sont sous le contrôle direct des gènes, à la morphologie des chromosomes ou à la position des gènes sur ces chromosomes, à la séquence des gènes eux-mêmes (ADN) et à la séquence des parties non codantes des génomes. Cette information moléculaire est contenue dans différentes parties des cellules : noyau, mitochondrie, ribosome. Plusieurs techniques furent utilisées depuis les années 1960 pour obtenir cette information : immuno-diffusion, électrophorèse, enzymes de restriction, hybridation d'ADN, etc... jusqu'au tout récent séquençage de génomes entiers, e.g. *Homo sapiens*, *Pan troglodytes*. Le but est d'étudier les similarités ou les différences entre espèces vivantes. Plus il y aura de similarités plus la proximité phylogénétique sera proche. L'utilisation de grandes séries de données génère des hypothèses conflictuelles qui doivent être acceptées ou rejetées sur la base du principe de parcimonie. La difficulté des études moléculaires réside dans l'établissement d'une hypothèse phylogénétique qui reflète l'histoire évolutive des espèces comparées et pas seulement la partie du génome qui est analysée. Parce-que le génome constitue une très grande base de données, une portion significative de ce génome doit être analysé pour s'assurer de la validité des conclusions phylogénétiques qui sont obtenues. De plus, l'histoire de l'évolution des molécules - comme les caractères morphologiques - est masquée par les variations à l'intérieur d'une même espèce (les polymorphismes) de même que par l'évolution parallèle à l'intérieur des espèces et entre les espèces.

Sans tenir compte d'un processus scientifique plein d'obstacles, presque toutes les hypothèses phylogénétiques issues de l'anthropologie moléculaire depuis les années 1960, ont établi, comme nous l'avons vu plus haut, une étroite parenté entre la lignée humaine et les deux grands singes africains, plaçant l'orang-outan dans une position plus éloignée. Ceci impliquerait que certaines des similarités morphologiques unissant les deux grands singes africains (chimpanzé et gorille) et le grand singe asiatique sont, soit des caractères primitifs non responsables d'un lien génétique direct, soit des caractères développés indépendamment par une évolution parallèle. Pourquoi la nature envoie-t-elle apparemment des signaux différents lorsqu'on s'adresse aux caractères morphologiques (le phénotype) ou au génome (le génotype).

La conception néo-darwinienne de l'évolution indique que les changements phénotypiques et génotypiques évoluent main dans la main, les premiers étant le reflet des seconds, bien que tous les changements génomiques ne soient pas immédiatement exprimés

dans le phénotype (les caractères récessifs). Cette opinion fut battue en brèche quand on réalisa que le génotype contient plus de variabilité que le phénotype n'en pouvait utiliser. De plus, beaucoup de changements évolutifs sont sélectivement neutres ou équivalents au niveau moléculaire (voir la théorie neutraliste de l'évolution).

L'anthropologie moléculaire apporta deux contributions différentes à la place de l'homme parmi les primates. Elles furent faites depuis le début, dans les années 1960, et confirmées par la suite, par les études utilisant d'autres méthodes et d'autres techniques. La première contribution est de nature taxonomique : les orang-outans et les gibbons peuvent être exclus comme les plus proches parents actuels de l'homme. Le dernier ancêtre commun de l'homme et des autres hominoïdés actuels, était exclusivement avec le chimpanzé et le gorille (Goodman 1962, 1963 ; Klinger et al. 1963). Les auteurs essayèrent ensuite d'établir la nature précise de ces relations. Certains d'entre eux disant que le pouvoir actuel des méthodes moléculaires ne le permettaient pas (e.g. Ferris et al. 1981 ; Goodman 1975 ; Goodman et Moore, 1971 ; Goodman et al. 1994 ; Marks et al, 1988 ; Smouse et Li 1987), cependant certains de ces auteurs et d'autres étaient assez confiants pour croire qu'une hypothèse était plus probable que les autres.

Une hypothèse était que la lignée humaine s'est séparée d'un ancêtre commun avec, à la fois le chimpanzé et le gorille (e.g. Benveniste et Todaro, 1976 ; Brown et al. 1982 ; Dutrillaux et Couturier 1986 ; Marks 1995 ; Rogers 1993 ; Templeton 1985). La seconde hypothèse postulait que le dernier ancêtre commun de l'homme était commun avec uniquement le gorille (e.g. Miller, 1977). La troisième hypothèse disait que le chimpanzé était le plus proche et le seul parent des hommes actuels (e.g. Bailey et al. 1992 ; Caccone et Powell, 1989 ; Gonzales et al. 1990 ; Goodman et al. 1998 ; Horai et al. 1995 ; Kim et Takenaka, 1996 ; Ruvolo 1994, 1997 ; Takahata et Satta, 1997 ; Yunis et Prakash, 1982).

La deuxième contribution de l'anthropologie moléculaire au débat de la place de l'homme parmi les primates, est venue de son utilisation pour établir le temps absolu de la séparation de la lignée humaine de ses apparentés vivants les plus proches. Cette utilisation est possible car la théorie neutraliste de l'évolution moléculaire postule que les mutations sont sélectivement neutres. Il en découle que la vitesse avec laquelle ces changements moléculaires surviennent est assez régulière pour fournir une horloge moléculaire, le principe étant basé sur le fait que si deux espèces divergent d'un ancêtre commun, elles vont accumuler des mutations à une vitesse constante et identique, de sorte que les différences génétiques observées chez leurs contreparties actuelles depuis leur séparation, peuvent être utilisées pour établir le moment de leur séparation. A partir de là, ce qui est requis est de convertir la quantité de changement moléculaire observée en temps absolu, en utilisant un événement déjà daté dans les archives fossiles, ce qui est appelé le calibrage de l'horloge moléculaire.

L'application de la méthode de l'horloge moléculaire, en paléanthropologie, a établi que la lignée humaine a divergé de ses apparentés actuels les plus proches, tardivement dans l'ère cénozoïque (les ères tertiaire et quaternaire). Il fut d'abord proposé que l'homme a un dernier ancêtre commun avec les grands singes africains quelque part entre 5 et 3,5 Ma (Sarich, 1968 ; Sarich et Wilson, 1967). Sur cette base, Sarich (1970) conclut : « je pense maintenant que les preuves protéiques des relations entre Homo-Pan sont suffisamment nombreuses que l'on ait plus l'option de considérer qu'un spécimen fossile vieux de quelques 8 millions d'années est un hominidé quel que soit son aspect ». Les auteurs essayèrent, les années suivantes, de préciser ce temps. En plus des aspects techniques et empiriques, l'estimation d'un temps absolu de divergence dépend également des caractéristiques de la vitesse de l'évolution moléculaire qui peut être constante ou fluctuante et aussi des dates obtenues à partir des archives fossiles pour calibrer l'horloge moléculaire. Si bien que des auteurs mirent en question la fiabilité de l'horloge moléculaire (e.g. Ayala, 1997 ; Goodman,

1996). Par exemple, il fut avancé que différentes protéines à l'intérieur des mêmes espèces, ont des vitesses d'évolution différentes ; que les animaux avec des temps de génération longs ont des vitesses d'évolution plus lentes ; que les radiations adaptatives sont corrélées, ce qui accélère les vitesses d'évolution, etc... Nous avons vu, plus haut, ce que Dutrillaux pense de la fiabilité de l'horloge moléculaire.

Comme il fallait peut-être s'y attendre, plus d'études moléculaires fournirent une grande distribution de dates pour la divergence de l'homme avec les autres primates actuels. On peut les regrouper en trois séries d'hypothèses. Dans la première, cette divergence est située non avant 10 mais pas plus tard que 15 Ma (e.g. Benveniste et Todaro, 1976 ; Read, 1975 ). Dans la seconde, cette séparation se ferait plus tard, entre 10 et 5 Ma (e.g. Bailey et al. 1992 ; Caccone et Powell, 1989 ; Gonzales et al. 1990 ; Goodman et al. 1998 ; Li et Tanimura, 1987 ; Sibley et Ahlquist, 1984, 1987). Dans la troisième hypothèse, cette spéciation est située à 5 Ma ou plus tôt (e.g. Edelman 1987 ; Excoffier et Yang 1999 ; Gonzales et al. 1990 ; Hasegawa et al. 1984, 1987 ; Horai et al. 1995 ; Sarich et Crusin 1976 ; Takahata et Satta, 1997).

Dès 1975, comme indiqué plus haut, King et Wilson (1975), après avoir analysé 12 séquences de protéines et les variants alléliques de 44 autres protéines, avaient trouvé 99 % de similitude entre les génomes de l'homme et du chimpanzé. Pour expliquer que cette si petite différence génomique entraîne de si grandes variations phénotypiques, les auteurs proposèrent l'action de facteurs de régulation génique.

Neuf ans après, Sibley et Ahlquist (1984) appliquant la technique d'hybridation ADN-ADN (méthode étudiant la liaison plus ou moins stable selon que les espèces sont plus ou moins proches, d'un brin d'ADN d'une espèce avec un brin d'ADN d'une autre espèce) proposent l'alternative phylogénétique suivante HC,G (H=homme, C= chimpanzé, G= gorille) parmi les trois possibles : HC,G ou HG,C ou GC,H. Cette alternative a été confirmée par, dès leur apparition, les techniques de séquençage qui ont été appliquées à l'étude de la phylogénie des primates. Elles ont confirmé la phylogénie (HC,G), mais elles ont aussi révélé des situations plus complexes que prévues. Dès 1997, une étude tirait des conclusions discordantes du séquençage de 25 gènes. Onze d'entre eux ne permettaient pas de trancher entre les divers scénarios, tandis que 11 autres plaident en faveur du clade homme-chimpanzé (HC,G), 2 en faveur de l'hypothèse d'un clade chimpanzé-gorille (CG,H) et un pour l'hypothèse homme-gorille(HG,C). Cette organisation en mosaïque a été ensuite confirmée par plusieurs études. Sur près de 47.000 locus comparés, 60 % plaident pour une phylogénie (HC,G), 40 % pour les autres alternatives. Sur 53 régions intergénomiques, non codantes et couvrant plus de 24.000 paires de bases, la phylogénie (HC,G) a été confirmée mais à condition d'analyser ensemble ces 53 régions, car prises séparément, les comparaisons de ces régions sont en accord avec des phylogénies contradictoires : 24 régions pour le clade (HC,G), 7 pour (HG,C) et 2 pour (CG,H).

Une autre étude confirme ces résultats en comparant plus de 1,8 mégabase : le nombre de mutations en faveur du clade homme-chimpanzé est cinq fois plus élevé que le nombre de mutations pour un clade homme-gorille (Darlu, 2007). Il existe donc des contradictions dans le signal phylogénétique le long des génomes. Celles-ci étant plus faibles quand les locus concernés sont proches, on peut en déduire que le processus de recombinaison, qui implique des échanges entre génomes, a dû jouer un rôle dans la formation de cette mosaïque phylogénétique.

Nous avons vu que la comparaison de génomes presque complets a démontré que la divergence globale entre l'homme et le chimpanzé n'est que de 1,23 %. Mais ceci n'est qu'une moyenne, car cette divergence varie selon les sites étudiés, elle est plus grande pour les sites

synonymes (1,48 %) qui ne modifient pas les fonctions des protéines que pour les sites non synonymes, qui eux, modifient les fonctions des protéines (0,55 %). Le degré de divergence varie également selon le chromosome considéré, selon les régions chromosomiques, la nature des mutations et les types de séquence pris en compte. Toutefois, de ces études, il ressort que la distance génétique entre l'homme et le chimpanzé est si faible que le gorille ou l'orang-outan ont peu de chances d'être génétiquement encore plus proches de l'homme que le chimpanzé. Il est généralement admis que l'orang-outan a divergé le plus tôt, si bien qu'entre les trois espèces, gorille (G), chimpanzé (C) et homme (H), il n'existe que trois alternatives phylogénétiques possibles : l'homme est proche parent du chimpanzé [HC,G], l'homme est proche du gorille [HG,C], ou bien le chimpanzé est proche du gorille [GC,H]. Dès 1984, avec la technique d'hybridation ADN-ADN, il avait été proposé [HC,G].

L'interprétation de ces variations, ou homoplasies, le long du génome, reste controversée. Une explication serait la survenue fréquente de doubles mutations qui donneraient lieu à des convergences entre lignées séparées, mais elle semble peu probable. En effet, les ancêtres des grands singes ont divergé trop rapidement pour que des mutations aient le temps de survenir aux mêmes sites, sauf à imaginer un très grand nombre de sites hypermutables, ce qui n'est pas observé.

Une autre explication serait la présence d'effets sélectifs importants favorisant des convergences, car des mutations favorables apparaîtraient parallèlement sur la lignée humaine et sur la lignée des chimpanzés ou des gorilles. Si c'est le cas, on s'attend à un degré de convergence plus élevé dans les régions codantes du génome que dans les régions non codantes. Une telle différence a bien été remarquée, mais elle reste trop faible pour engendrer un taux suffisant de doubles mutations.

Une troisième explication paraît plus vraisemblable. Elle dissocie l'histoire des espèces de l'histoire des génomes. Le temps de divergence des génomes, par exemple entre le chimpanzé et l'homme, précéderait celui de leur spéciation, c'est-à-dire le stade où les deux populations ne sont plus interfécondes. Si tel est le cas, des traces d'une parenté génomique entre homme et gorille ont pu perdurer jusqu'à présent, par simple rétention de polymorphisme (Darlu, 2007). Cette éventualité dépend de l'intervalle de temps qui sépare les deux spéciations, d'une part la spéciation de l'homme et du chimpanzé et, d'autre part, celle de l'ancêtre du gorille et de l'ancêtre de l'homme et du chimpanzé : plus cet intervalle est grand, moins la rétention de polymorphisme entre divergence et spéciation est probable. En outre, il faut considérer les tailles efficaces des populations de ces espèces, c'est-à-dire le nombre d'individus ayant le même polymorphisme que la population totale (la taille efficace de la population humaine est estimée à 12 000) : plus la taille efficace est petite, plus la probabilité que les deux gènes aient un ancêtre commun dans un court intervalle de temps, est grande. En comparant près de deux millions de paires de bases des quatre espèces de primates, il a été montré qu'environ la moitié du génome de l'homme et du chimpanzé provient d'un ancêtre commun antérieur à la spéciation du gorille, ce qui donne la phylogénie [CG,H].

On pourrait aussi imaginer qu'après une première spéciation suivie d'un certain temps d'isolement, se produise une hybridation. Cette hypothèse a fort peu les faveurs des paléanthropologues, car elle introduit une complexité inutile. En revanche, un scénario alternatif plus simple paraît tout aussi vraisemblable : il considère une séparation rapide entre homme et chimpanzé, sans hybridation ultérieure, mais en supposant de larges effectifs efficaces pour les populations ancestrales, ce qui justifierait une importante rétention de polymorphisme (Darlu, 2007).

Si quasiment tout le monde admet maintenant la phylogénie HC,G, le temps de divergence, c'est-à-dire les dates auxquelles les lignées ont divergé, est l'objet de discussions intenses car l'interprétation des résultats des études entreprises repose sur des facteurs discutables. Pour établir ce temps de divergence, deux méthodes sont utilisées : l'une s'appuie sur la phylogénie, reconstruite par des méthodes de parcimonie ou des méthodes probabilistes, et des hypothèses d'horloge moléculaire ; l'autre se fonde sur la théorie de la coalescence qui suppose que le temps reliant deux gènes à leur ancêtre commun, défini comme le temps de coalescence, dépend de paramètres démographiques, tels que la durée d'une génération, la taille efficace des populations actuelles et ancestrales et leur évolution au cours du temps. Ces datations reposent aussi sur d'autres hypothèses, comme l'absence d'effets sélectifs ou l'absence d'hybridation.

Par les premières méthodes d'hybridation interspécifique de l'ADN, en 1984, la divergence génétique homme-chimpanzé a été datée entre 6,3 et 7,7 millions d'années, et celle entre gorille et homme ou chimpanzé entre 8 et 9,9 millions d'années. L'horloge moléculaire était calibrée à partir d'une divergence de l'orang-outan estimée entre 13 et 16 millions d'années. Plus tard, en 1996, des comparaisons entre séquences de l'ADN mitochondrial de mammifères ont abouti à des datations contrastées. La date de divergence génétique homme-chimpanzé était estimée à 13 millions d'années lorsque la calibration se basait sur une séparation des artiodactyles (à nombre pair de doigts) et des cétacés à 60 millions d'années. Mais elle l'était à 4 millions d'années si la calibration retenait un âge de 28 millions d'années pour *Aegyptopithecus*, un primate trouvé au Fayoum, en Egypte, considéré comme l'ancêtre commun aux platyrrhiniens et aux catarrhiniens.

Depuis, d'autres datations ont été proposées, moins discordantes. En 2001, par la comparaison de 30 protéines et en calibrant l'horloge moléculaire à partir d'une divergence entre l'homme et le cercopithèque (comme le macaque) à 23 millions d'années, une datation a proposé un intervalle de 4,1 à 6,6 pour la divergence entre l'homme et le chimpanzé et de 5,7 à 7,2 pour la divergence des gorilles. En 2003, une autre étude a abouti à des dates voisines : 5,6 millions d'années, et 6,3 millions d'années pour les divergences du chimpanzé et du gorille respectivement, avec une calibration à 90 millions d'années pour la divergence entre primates et artiodactyles et à 13 millions d'années pour l'âge du sivapithèque, à la base de la divergence entre l'homme et l'orang-outan.

Ces dates ont récemment été réestimées par la méthode de coalescence. Ainsi, avec une calibration de la divergence entre homme et orang-outan placée à 20 ou 17 millions d'années, la divergence des génomes entre homme et chimpanzé remonterait à 7,6 millions d'années, tandis que la date de spéciation se situerait à moins de 6,4 millions d'années sur la base des comparaisons de près de 20 millions de paires de bases.

Une étude plus récente, portant sur 1,9 millions de paires de base, rajeunit encore la date de spéciation de l'homme et du chimpanzé à 4,1 millions d'années (plus ou moins 0,4). Elle considère cependant, pour l'ancêtre de l'homme et du chimpanzé, une taille efficace de population de 65 000 (plus ou moins 30 000), soit près de six fois celle de la population humaine actuelle, ce qui semble beaucoup (Darlu, 2007).

Une autre étude plus récente (Patterson et al. 2006) comparant les séquences de près de 20 millions de paires de bases des trois grands singes, de l'homme et du macaque, aboutit à la conclusion que le temps de divergence génétique entre deux espèces varie de manière importante, le long du génome, que la divergence homme-chimpanzé date de 6,3 Ma, que le temps de divergence génétique du chromosome X est très jeune (la divergence génétique relative entre le chromosome X et les autosomes est de 0,76) et que ces résultats ne peuvent

être expliqués que si les lignées homme et chimpanzé ont divergé initialement, qu'il y a eu ensuite échanges de gènes entre eux, avant une séparation définitive.

Si l'on est d'accord avec les conclusions des études génomiques récentes, à savoir qu'il existe un décalage entre histoire des gènes (divergence) et histoire des espèces (spéciation), on arrive à des dates de divergence qui correspondent à celles qui sont proposées par les paléoanthropologues.

Les études moléculaires récentes, en particulier le séquençage de notre génome ainsi que celui du chimpanzé et d'autres primates comme le macaque, n'ont pas permis, jusqu'à présent, d'aller plus loin.

## CHAPITRE V.

### V. L'ÉMERGENCE DE L'HUMANITE.

Il est certainement trop tôt, compte tenu des débats, souvent très animés, encore en cours, de proposer une synthèse définitive sur l'origine de l'homme. On peut, néanmoins, essayer de faire le point des discussions ayant lieu dans ce domaine pour essayer d'aller vers une synthèse.

Nous envisagerons d'abord l'évolution de l'homme et des grands singes, c'est-à-dire l'évolution des hominoïdes, puis nous verrons l'origine de l'homme moderne, avant d'envisager l'hominisation avec ses divers scénarios.

#### V.1. L'ÉVOLUTION DES HOMINOÏDES

Jusqu'aux années 1960s-1980s, des travaux tentèrent de reconstruire les liens phylogénétiques des hominoïdes en utilisant des caractères anatomiques. Ces études arrivèrent à des conclusions différentes pour ce qui est des relations de parenté entre les grands singes (gorilles, chimpanzé, orang-outan) et l'homme, ce qui indique des problèmes de fiabilité par cette approche. A l'inverse, les études génétiques, plus récentes, aboutissent à la conclusion que l'homme et le chimpanzé forment un clade monophylétique, alors que le gorille est plus éloigné.

Pilbeam et Young (2004) ont essayé de faire une synthèse à partir de ces données disparates en s'intéressant plus particulièrement aux relations phylogénétiques entre les hominoïdes actuels et ceux du Miocène pour en déduire les dates des principaux événements des divergences dans l'évolution des grands singes, les différents morphotypes des hominoïdes et ce que l'on peut en déduire en ce qui concerne les modalités évolutives des hominoïdes.

Les grands singes actuels, *Hylobates*, *Pongo*, Gorille et *Pan* sont confinés à la forêt tropicale humide équatoriale. Ils sont tous frugivores et ils recherchent plus spécifiquement les fruits mûrs. La structure forestière est également impliquée dans leur comportement habituel (suspension, balancement avec les bras et sautillerment vertical) et leur anatomie post-crânienne (thorax large et peu profond, région lombaire courte, longs membres, longs doigts, omoplate allongée et mobile, placée dorsalement).

Les hominins les plus anciens furent d'abord détectés dans les archives fossiles africaines du Miocène supérieur (Brunet et al, 2002 ; Senut et al, 2001). D'après ce que l'on sait de la génomique comparative, cela suggère que si les hominins sont présents en Afrique à ce moment, les singes ancestraux probablement similaires aux chimpanzés et aux gorilles sont aussi présents dans la forêt équatoriale africaine durant le Miocène supérieur et le Pliocène inférieur.

Pilbeam et Young (2004) envisagent les relations entre hominoïdes par l'étude des caractères génétiques d'abord, phénotypiques ensuite pour essayer de mieux définir l'origine des hominins.

### V.1.1. Relations entre hominoïdés actuels d'après l'étude des caractères génétiques.

Les données accumulées dans ce domaine sont en faveur d'un arbre sur lequel les deux espèces de chimpanzés (*Pan troglodytes* et *Pan paniscus*, le bonobo) et les humains sont des lignées sœurs, avec gorilles, orang-outan et gibbons successivement plus distants.

Avant d'envisager ces relations avec Pilbeam et Young, il faut noter que différents moyens d'étude moléculaires ont abouti à cette conclusion. La première étude, réalisée en 1975 par King et Wilson (1975) n'était pas vraiment génomique, puisqu'elle ne comparait pas des séquences d'ADN mais des protéines à partir desquelles des homologies de structure étaient déduites.

Après les progrès de la biologie moléculaire dans les années 1950, il devint évident que, en comparant les protéines et les acides nucléiques d'une espèce avec ceux d'une autre espèce, on pourrait espérer obtenir une estimation quantitative et objective de la "distance génétique" (le degré de différence génétique) entre les espèces. Jusqu'alors il n'existait pas de moyen commun de mesurer la distance génétique entre espèces.

Durant la décennie passée avant 1975, de nombreux chercheurs ont participé au développement et à l'application de méthodes biochimiques pour estimer la distance génétique. Ces méthodes comprennent la comparaison de protéines par l'électrophorèse, les techniques immunologiques et le séquençage, et la comparaison d'acides nucléiques par les techniques d'hybridation. Les deux seules espèces qui ont été comparées avec toutes ces méthodes sont les chimpanzés (*Pan troglodytes*) et les humains (*Homo sapiens*). Etant donné que ces deux espèces ont déjà été comparées au plan organique, c'est à dire anatomique, physiologique, du comportement, de l'écologie, on a là une bonne occasion de voir si les estimations moléculaires et organiques de distance génétique concordent.

Les résultats surprenants, documentés dans le travail de King et Wilson (1975), sont que toutes les méthodes biochimiques concordent pour démontrer que la distance génétique entre l'homme et le chimpanzé est probablement petite pour expliquer leurs grandes différences organiques. Comme nous l'avons vu, les auteurs suggèrent que les changements évolutionnistes de l'anatomie et du mode de vie sont plus souvent basés sur des changements dans les mécanismes contrôlant l'expression des gènes que sur des changements de séquence des protéines.

Les auteurs s'étonnent de cette extraordinaire similarité moléculaire entre hommes et chimpanzés car les deux espèces diffèrent beaucoup plus que des espèces sœurs dans leur anatomie et leur mode de vie. Bien que hommes et chimpanzés soient plutôt similaires pour ce qui est de la structure du thorax et des bras, ils diffèrent de manière substantielle non seulement pour la taille du cerveau mais aussi pour l'anatomie du pelvis, du pied et des mâchoires ainsi que pour les longueurs relatives des membres et des doigts. Humains et chimpanzés diffèrent aussi de manière significative pour beaucoup d'autres aspects anatomiques, pratiquement chaque os du corps d'un chimpanzé est très distinct, en taille et en forme, de son homologue humain. Associés à ces différences anatomiques, il y a bien sûr, des différences majeures dans la posture, le mode de locomotion, les méthodes de se procurer des aliments et les moyens de communication. Ainsi, il apparaît que les méthodes moléculaires et organiques d'évaluation de la différence chimpanzé-homme aboutissent à des conclusions très différentes. Ceci indique que les caractères macromoléculaires et anatomiques ou comportementaux des organismes peuvent évoluer à des vitesses indépendantes.

On peut maintenant reprendre l'étude des relations entre hominoïdés actuels avec Pilbeam et Young (2004).

Ce n'est que plus de 10 ans après le travail de King et Wilson que les premières véritables études moléculaires ont commencé. Une approche importante utilise l'hybridation ADN-ADN (Caccone et Powell, 1989), une technique comparant toutes les copies isolées d'ADN nucléaire parmi les paires d'espèces. La technique examine à la fois les régions codantes (les gènes) et les régions non codantes et dérive une mesure agrégée de similarité génomique, qui fait ressortir les différences moyennes des taux d'évolution à travers tout le génome. Caccone et Powell (1989) ont clairement démontré que hommes et chimpanzés sont les plus proches. Utilisant des données de séquences d'ADN nucléaire du complexe globine, Bailey et al (1991) ont démontré les premiers que humains et chimpanzés sont probablement des taxa sœurs. Horai et al (1995) arrivent aux mêmes conclusions, basées sur des données de séquence d'ADN mitochondrial.

Dans une étude devenue définitive selon Pilbeam et Young (2004), Ruvolo (1997) analyse un grand nombre de gènes hérités indépendamment (c'est à dire ne ségrégeant pas ensemble), la plupart d'entre eux étant situés sur des chromosomes différents. Etant donné que ces gènes sont hérités indépendamment les uns des autres, ils sont des estimations indépendantes de la véritable phylogénie. Ces gènes sont glycophorine A, C-myc, l'anhydrase carbonique 1, l'immunoglobuline C $\epsilon$  3, un pseudogène,  $\alpha$ 1,3 galactosyl-transférase, les gènes globines  $\delta$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$ , $\psi$ -n, le facteur de croissance cellulaire B, la glucose-6-phosphate déshydrogénase, des régions spécifiques du chromosome Y : ABY,ZFY, SRY, l'involucrine, l'immunoglobuline C $\alpha$ 1 et l'ADN mitochondrial. Pour chaque gène, un arbre de ce gène peut être calculé, et un consensus de tous ces arbres de gènes estime l'arbre de l'espèce. Dans le cas des hominoïdés, les données sont en faveur d'un arbre sur lequel chimpanzés et humains sont espèces sœurs, avec gorille, orang-outan et gibbons successivement plus distants. Cette analyse a été étendue par Solé et al. (2000) avec des gènes supplémentaires bien que cette analyse ne prenne pas en compte les critères d'indépendance. En admettant que les gènes situés sur le même chromosome sont liés quelle que soit leur distance génomique, Sotto et al (2000) arrivent aux mêmes conclusions que Ruvolo (1997). Chen et Li (2001) examinant 53 séquences d'ADN intergénomiques, non répétitives (non codantes), autosomiques, prises au hasard, disséminées sur tout le génome, démontrent une fois de plus la relation étroite humains et chimpanzés, avec les gorilles plus distants. Pour Pilbeam et Young (2004) « Autant une conclusion dans un domaine comme la paléoprimatologie peut être considérée comme sûre, ceci est sûr ». Par conséquent, connaissant la séquence branchante, comment peut-on estimer les dates de divergence ?

Les cercopithécoïdés et les hominoïdés sont des taxa sœurs, évoluant dans le cénozoïque supérieur en Afrique. Les cercopithécoïdés ont clairement des dents bilophodontes dérivées que l'on peut reconnaître dans les archives fossiles. Les caractères sont distingués en précoces ou plus primitifs dans une lignée (plésiomorphiques) et tardif ou plus ou moins dérivés (apomorphiques). L'approche cladistique développée par Hennig (1966) qui considère que dans un problème à trois taxons, les taxons A et B seront plus étroitement apparentés l'un à l'autre (formant un groupe monophylétique) que chacun d'eux ne l'est au taxon C si A et B ont les mêmes caractères dérivés. Le partage de caractères primitifs, ou de similarités évoluées de manière convergente ou en parallèle, ne nous apprend rien sur les relations d'apparentement. Cette approche cladistique contraste avec l'approche phénétique plus traditionnelle dans laquelle toutes les similarités (intéressant une agrégation de caractères) est utilisée pour déduire des relations. Les aires d'Afrique de l'est les plus anciennes avec des cercopithécoïdés sont datées autour de 19 Ma (Miller, 1999). Les hominoïdés peuvent être reconnus avec moins de précision, autour de 21 Ma (Gebo et al 1997). Ainsi, on peut conclure que la divergence entre hominoïdés et cercopithécoïdés est survenue certainement à 19 Ma et très probablement à 21 Ma. Il est plus difficile d'estimer quand une divergence cercopithécoïdés-

hominoïdés ne s'est pas produite. La faune anthropoïde abondante représentée dans l'Oligocène inférieur des sédiments du Fayoum en Egypte, datée autour de 33 Ma, rassemble probablement une période antérieure à la divergence de ces deux groupes (Rasmussen, 2002). Malheureusement, les archives fossiles africaines entre 33 et quelque 21 Ma sont très pauvres, et situer une possible divergence cercopithécoïdés-hominoïdés en se basant sur les fossiles entre ces deux extrêmes est, par conséquent, difficile.

L'estimation de l'âge de la divergence cercopithécoïdés-hominoïdés et celle des différentes lignées d'hominoïdés, peut être abordée de deux manières : en extrapolant à partir de la divergence la plus jeune, Pan-Homo ; et en interpolant à partir de divergences bien plus vieilles associées à la radiation des ordres de mammifères placentaires. Dans l'optique de l'extrapolation, l'hominoïde le plus vieux est *Sahelanthropus tchadensis*, avec un âge faunal possible de plus de 6 Ma et peut-être aussi vieux que 7 Ma (Brunet, 2002). En choisissant la meilleure estimée courante de 6,5 Ma, date de la divergence minimale Pan-Homo, on peut alors utiliser cela pour estimer les autres divergences d'hominoïdés par extrapolation : on obtient alors ce qui est représenté sur la figure 68 (Pilbeam et Young (2004) :

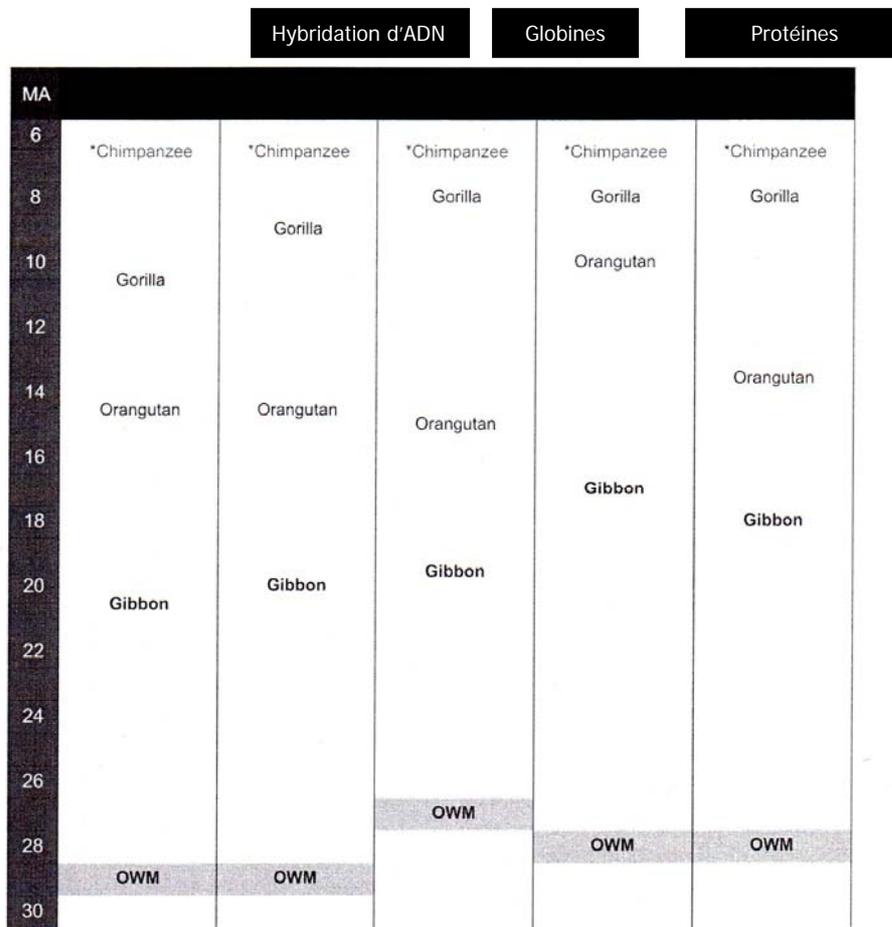


Figure 68. Temps de divergence (en million d'années - Ma) extrapolés estimés pour les grands singes actuels, basés sur des âges relatifs obtenus par diverses analyses génétiques et calibrés à 6,5 Ma pour la divergence entre les hominés et Pan.

OWM = singes du vieux monde

Les dates estimées de chaque divergence varient parce que les proportions relatives des branches varient selon le système génétique utilisé. Les dates pour la divergence cercopithécoïdés-hominoïdés varient de 27 à 29 Ma.

Pour ce qui est de l'interpolation à partir d'un point de calibrage ancien, il est nécessaire d'avoir un arbre correct de mammifères placentaires. Il y a un accord parmi les paléontologistes sur le fait que la radiation des ordres euthériens débuta au Crétacé, mais il y a

moins d'accord sur le fait que cela se passa tard (autour de 70 Ma) ou tôt (100 à 110 Ma). Une analyse récente de Springer et al. (2003) utilisant des segments de 19 gènes nucléaires et de 3 gènes mitochondriaux, 9 points de calibrage basé sur des données de fossiles et une analyse Bayésienne estime un arbre de mammifères euthériens qui a ses racines de base à 105 Ma. Les ordres euthériens divergent dans le Crétacé moyen vers 130 à 90 Ma, mais ne commencent leurs grandes radiations que juste avant ou juste après la limite Crétacé /Cénozoïque.

Un désaccord important sur les relations des mammifères placentaires concerne les muridés avec la radiation des grands muridés, comme ordre monophylétique, commençant à 74 Ma (Springer et al, 2003 ; Adkins et al, 2001) Ces résultats sont en désaccord avec ceux de Kumar et Hedges (1998), de Hedges et Kumar (2003), et de Glazko et Nei (2003) pour qui les muridés sont paraphylétiques et divergent tôt vers 110 Ma.

La figure 69 (Pilbeam et Young, 2004) résume ces résultats :

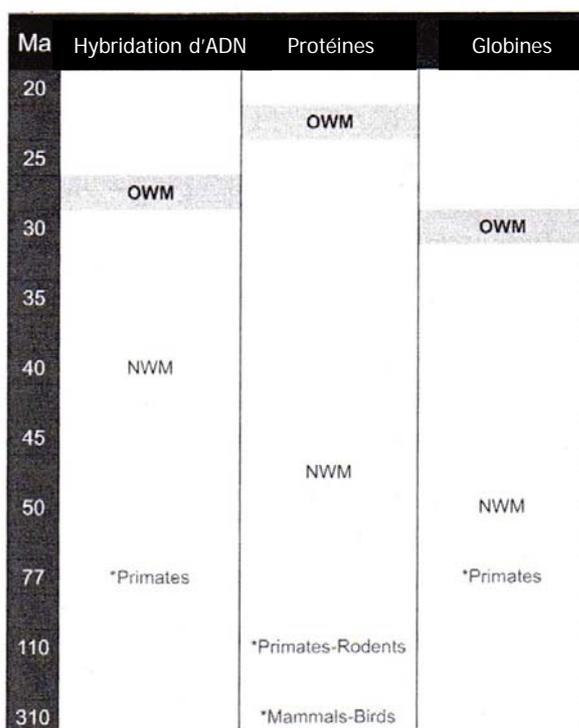


Figure 69. Temps de divergence intrapolés estimés pour les grands singes actuels basés sur des âges relatifs obtenus par diverses analyses génétiques. Les points de calibrage sont indiqués par des astérisques.

OWM singes du Vieux Monde, Rodents = muridés ; primates=primates  
 NWM singes du Nouveau Monde, Mammals = mammifères, Birds = oiseaux

Ainsi les estimations par interpolation utilisant différentes séries de données arrivent à des dates de divergence hominoïdés-cercopithécoïdés allant de 23 Ma à 31 Ma. Les données d'hybridation ADN-ADN, 28 Ma, concordent avec les résultats de l'extrapolation.

### V.1.2. Relations entre hominoïdés actuels d'après l'étude des caractères phénotypiques.

Depuis les années 1950 presque toutes les combinaisons possibles basées sur les caractères phénotypiques ont été suggérées. La proposition de Schultz (1930) pour des Pongidae monophylétiques représente le consensus du début du 20<sup>ème</sup> siècle. L'arbre de Simpson (1963) déplace les hominidés pour en faire des espèces sœurs des singes africains (Simpson considère, comme c'était courant durant cette période, qu'il y a un seul genre Pan regroupant les chimpanzés et les gorilles).

Une série d'analyses apparut dans les années 1980. Kluge (1983) redécouvre des Pongidae monophylétiques, Schwartz (1984) propose que les humains et les orang-outans sont des espèces sœurs ; Andrews et Martin (1987) concluent que les chimpanzés et les gorilles sont les plus proches, alors que Groves (1986) propose que chimpanzés et humains sont les plus proches, ce qui est admis maintenant. Malgré cela, les désaccords continuent parmi les morphologistes et parmi les morphologistes et les généticiens dans les années 1990. Ainsi Hartwig-Scherer (1993) argumente pour un lien Pan-Gorille en utilisant des études allométriques de singes pour démontrer que beaucoup de similarités dans les modalités de croissance de chimpanzé-gorille sont probablement homologues, mais sans reconnaître la possibilité qu'elles pourraient être des symplesiomorphies. Braga (1995) étudie des caractères crâniens non-métriques des hominoïdés en incluant des sous-espèces de singes également étudiés dans certaines études génétiques. Son arbre préféré relie humains et bonobos. Dans plusieurs études, Begun (1994) utilise des caractères des tissus solides pour analyser les relations entre hominoïdés actuels et fossiles et il aboutit à un arbre liant les hominines (représentés par *Australopithecus*) et Pan. Gibbs et al (2000) utilisant des caractères des tissus mous (muscles, nerfs, vaisseaux sanguins) obtient un arbre identique à l'arbre génétique, avec humains et chimpanzés les plus proches. Dans ce travail, Gibbs et al, font des mensurations des tissus mous à partir des données de la littérature pour 5 espèces d'hominoïdés modernes : gorille de montagne et de plaine, *Homo* (humains modernes), *Hylobates* (gibbons et siamangs), *Pan* (chimpanzés communs et bonobos) et *Pongo* (orang-outan de Bornéo et de Sumatra). 197 caractères ont ainsi été étudiés comprenant des muscles, des nerfs et des vaisseaux sanguins. Par exemple, le muscle gluteus medius a-t-il deux faisceaux ou non, le muscle superior gemellus est-il absent ou présent, y a-t-il ou non une gouttière ventrale sur le gland du pénis, l'artère supra thoracique est-elle présente ou absente, l'origine du nerf axillaire est-elle en C5-C8 ou C5-C8 et T1 ou C5-C7.

Ainsi, contrairement aux études génétiques dans lesquelles différents chercheurs aboutissent aux mêmes conclusions, avec les données morphologiques, différents chercheurs peuvent aboutir à des résultats phylogénétiques radicalement différents, largement à cause du manque de règles gouvernant la description et la sélection des caractères. Ce n'est pas un problème de molécules "versus" morphologie car il y a des analyses morphologiques qui sont en accord avec les études moléculaires mais plutôt l'absence de critères biologiques plausibles pour choisir les caractères corrects et, par conséquent, l'arbre morphologique correct. La même région anatomique peut être décrite différemment par deux morphologistes. Il n'y a pas de règle pour décider quels sont les meilleurs caractères à étudier d'où les difficultés de définir les morphotypes des hominoïdés.

Jusqu'à la description des structures post-crâniennes de Proconsul, dans les années 1960, il était admis par beaucoup que l'ancêtre commun des singes actuels était post-crâniellement du type grand singe plutôt que du type petit singe, c'est à dire que c'était une forme en suspension avec beaucoup d'adaptations du thorax (large et peu profond, région lombaire courte, pelvis évasé) et des membres (allongés et souples) pour se suspendre, et se balancer sous les branches (Keith 1923, Schultz 1930, Schwartz 1984, Tuttle 1975). Avec la découverte de Proconsul qui n'est manifestement pas de type singe, l'idée que au moins certains caractères post-crâniens hominoïdes ont évolué en parallèle devint plus commune. Cependant, il était encore largement admis que l'ancêtre commun des chimpanzés et des gorilles était de morphologie chimpanzé et d'une taille de chimpanzé parce que beaucoup (cependant pas tous) des caractères crâniens (et post-crâniens) étaient concordants allométriquement chez Pan et Gorille (Hartwig-Scherer 1993, Shea 1984). On pensait tellement que les relations gorille-chimpanzé étaient si proches qu'on les considérait comme congénériques (e.g. Simpson 1963, Tuttle 1975, Groves 1970). Ceci était universellement

accepté jusqu'à il n' y a pas si longtemps, lorsque les relations étroites entre humains et chimpanzés furent établies. De la même manière, les similarités post-crâniennes des singes africains et de l'orang-outan étaient généralement considérées comme des homologies (Groves 1986, Schultz, 1968).

Mais comme les archives fossiles de singes du Miocène se sont accumulées au cours des deux dernières décennies, les paléontologistes ont noté que les caractères post-crâniens de ces taxa de fossiles n'étaient pas du type singe. En se basant sur les caractères crâniens ou dentaires, ils ont conclu que beaucoup de ces singes sont de grands hominoïdes et, par conséquent, que certaines de toutes ces adaptations post-crâniennes à la suspension des singes actuels ont évolué en parallèle (e.g. Begun et al. 1997). Une raison majeure pour aboutir à cette conclusion est la reconnaissance que le singe asiatique du Miocène, *Sivapithecus* ressemble à l'orang-outan spécifiquement pour ses caractères palato-faciaux alors qu'il diffère de manière marquée de tous les singes modernes, et plus particulièrement des grands singes pour un certain nombre de caractères post-crâniens.

Des arguments tirés de l'analyse comparative de mammifères modernes, y compris les primates, ont été utilisés pour soutenir la possibilité de parallélisme. Premièrement, toutes les similarités post-crâniennes de type singe ne sont pas uniques à ce groupe, car certains de ces caractères ont évolué ou bien chez des mammifères suspendus (e.g. les paresseux) ou bien chez des primates en suspension tels que le singe-araignée, *Atèles* (Cartmill et al. 1985, Erikson 1963). Ceci suggère que ces caractères sont hautement associés à la fonction et ont sûrement évolué en parallèle sous l'effet de pressions de sélection similaires. Deuxièmement, une étude récente a démontré que les structures post-crâniennes des singes modernes sont beaucoup plus variables qu'on ne le pensait auparavant et sont très similaires seulement pour les caractères trouvés chez les singes du Miocène (Larson 1998). Cette observation a été utilisée pour soutenir qu'il y a eu des chemins multiples indépendants pour l'évolution des caractères de suspension à partir d'un ancêtre singe quadrupède. Cependant, la réanalyse de beaucoup de caractères du tronc et des membres étudiés par Larson (1998), indiquent que les arguments ci-dessus pour le parallélisme doivent être recentrés. Young (2002, 2003) démontre que, à la fois le chevauchement d'hominoïde avec *Ateles* et celui de la variabilité à l'intérieur des hominoïdés peuvent être largement attribué à *Hylobates*. Une explication fonctionnelle pour ce résultat est que la locomotion à la fois de *Atèles* et de *Hylobates* inclut un grand pourcentage de brachiation (20 % et 40 % respectivement (Cant et al 2001, Gebo 1996) et ces comportements jouent proportionnellement un grand rôle sélectif sur l'anatomie.

Une alternative à l'affirmation que tous les hominoïdés actuels fournissent une information égale sur le morphotype ancestral, est d'interpréter la morphologie *hylobates* comme spécialisée /divergente et secondairement dérivée d'un ancêtre plutôt de type grand singe. Le singe du Miocène inférieur *Morotopithecus* fit sa première apparition avant ou en même temps que la date supposée de la divergence d'*Hylobates*, et pourtant il partage un certain nombre de similarités post-crâniennes avec les grands singes, à l'exclusion d'*hylobates* (Young 2004). Ce résultat est en accord avec un modèle dans lequel les premiers singes ont un plan d'organisation corporel plus en commun avec les grands singes qu'avec les gibbons. Les singes qui n'ont pas ces caractères post-crâniens, tels que *Proconsul* et *Sivapithecus*, seraient non apparentés à la radiation des grands singes.

Mais de nombreuses questions sans réponse se posent ici. Par exemple, à la différence des cas d'*Hylobates* et *Atèles*, il est moins clair de savoir quels comportements unissent les grands singes et les lient à quelques singes fossiles (e.g. sélection pour le grimper vertical ? manger en suspension ? grimper généralisé plus lent, plus précautionneux ?) et, par conséquent, quel pourrait être le facteur commun de sélection qui a conduit au parallélisme. Bien sûr, si les comportements locomoteurs les plus communs des singes actuels vont d'une

démarche avec appui sur les mains à prédominance terrestre et quadrupède (e.g. les gorilles) à virtuellement une vie dans les arbres et une quadrumanie (e.g. les orangs-outangs), le modèle de parallélisme post-crânien doit expliquer comment ces espèces peuvent paraître si similaires. En d'autres termes, si les similarités courantes sont le résultat de convergence fonctionnelle plutôt que d'une ascendance commune, il est quelque peu étonnant que ces espèces aient évolué pour être si similaires, étant donné leurs comportements locomoteurs courants divergents.

En résumé, les similarités substantielles des singes actuels et particulièrement des grands singes, suggèrent que le morphotype ancestral hominoïde était plus celui ressemblant à un grand singe (e.g. *Morotopithecus* ou *Dryopithecus*) qu'à un *Hylobates*\*. Une interprétation possible est que la petite taille et les spécialisations post-crâniennes d'*Hylobates*, sont des spécialisations dérivées secondairement pour la brachiation. Alternativement, le modèle parallélisme post-crânien admet que le morphotype ancestral était un quadrupède vivant dans les arbres et que les similarités de vie en suspension entre les fossiles et les singes actuels sont le résultat d'épisodes multiples de parallélisme (aussi nombreux que cinq événements indépendants).

Si l'on s'intéresse aux relations entre les singes du Miocène et leur distribution géographique, on constate, comme nous l'avons vu, que les singes du Miocène sont différents des singes modernes par leurs structures crâniennes, dentaires et post-crâniennes, et ceci pose problème pour comprendre l'évolution des hominoïdés car cela rend la reconstitution à la fois phylogénétique et comportementale difficile (Pilbeam 1996, 1997, 2000). Par exemple, l'un des deux genres les mieux connus des singes du Miocène (en termes de parties du squelette rassemblées), est Proconsul du Miocène inférieur de l'est de l'Afrique, qui diffère de tous les singes modernes par beaucoup de caractères squelettiques (Walker 1997). Sa position phylogénétique n'est toujours pas claire, alors qu'il y a un accord général sur sa nature qui est de type non grand-singe. Il en est de même d'*Oreopithecus* du Miocène supérieur d'Italie. Quelques caractères post-crâniens rappellent les grands singes actuels arboricoles, d'autres des hominins bipédaux alors que les caractères crâniens et dentaires sont différents de tous les hominoïdés actuels (Harrison 1986, Harrison et Rook, 1997). La plupart des autres genres de grands singes du Miocène sont plus ou moins bien échantillonnés, ce qui rend l'interprétation phylogénétique et paléobiologique problématique.

Les collections de grands singes du Miocène se sont considérablement améliorées ces deux dernières décennies, mais la plupart des taxa sont surtout connus premièrement par leurs dents, leurs mâchoires, quelques matériel facial et, généralement, des structures post-crâniennes non adéquates (Pilbeam 1996, 1997). Il y a des différences considérables d'opinion sur les relations phylogénétiques des grands singes du Miocène et leur position par rapport aux hominoïdés (Begun et al. 1997), Moya-Sola et Köhler (1995), Harrison et Rook (1997)\*, Cameron (1997, Schwartz (1997)). *Sivapithecus* est une exception car il y a un consensus général pour dire que c'est un taxon sœur de l'orang-outan, *Pongo*.

Ceci est un bon exemple d'un problème important, celui du conflit des caractères entre les caractères crânio-faciaux et les caractères dentaires et post-crâniens. La position phylogénétique de *Sivapithecus* ou de tout autre taxon peut changer, dépendant du nombre de caractères qui sont définis pour une région particulière du corps ou du poids donné à des caractères particuliers. *Sivapithecus* pourrait être un taxon sœur de *Pongo*, cela signifierait ou

---

\* *Morotopithecus* est synonyme d'*Afropithecus* et la vertèbre qui suggère une forme de grand singe à tronc redressé ne lui appartient probablement pas ; elle appartiendrait plus vraisemblablement à *Ugandopithecus*.

\* La position de Proconsul au sein des hominoïdés est discutée. Seul Harrison et son équipe pensent qu'il s'agit d'un Proconsuloïde et non pas d'un hominoïde sensu stricto. Senut (communication personnelle) pense qu'il s'agit d'un hominoïde par la morphologie dérivée de son coude notamment ; quant à *Oreopithecus*, il est clairement hominoïde par la morphologie crânio-dentaire et post-crânienne.

bien que les similarités post-crâniennes des grands singes ont évolué en parallèle, ou bien que les caractères post-crâniens de *Sivapithecus* sont dérivés par rapport aux modalités des grands singes. Alternativement, *Sivapithecus* pourrait ne pas être apparenté à aucun des grands hominoïdes.

En plus de l'échantillonnage non adéquat de parties du corps, un second problème se pose, celui de la définition des caractères. La même pièce anatomique peut être décrite différemment quand on la subdivise en caractères (Cartmill, 1982, 1994, 1994, Sarich 1993). Par exemple, Begun et al (1997) et Moya-Sola et Köhler (1995) décrivent la région nasolvéolaire avec à la fois des descriptions différentes de caractères et des nombres différents de caractères, et les arbres phylogénétiques découlant de ces caractères sont différents. Les caractères des premiers sont en faveur d'un clade *Sivapithecus*-Pongo avec *Dryopithecus* lié aux singes africains et aux humains, alors que le caractère unique des seconds est en faveur d'un clade Pongo incluant *Sivapithecus*, *Lufengpithecus* et *Dryopithecus*. Ce désaccord peut survenir car il n'y a pas de règles gouvernant le langage de la description anatomique (Pilbeam 2002).

La nature précise du caractère, ou combien de caractères sont utilisés pour décrire une région anatomique, ne sont pas soumis à des règles gouvernant la sélection et la description. Ceci a été un facteur contribuant à l'absence d'accord phylogénétique dans le cas des hominoïdes actuels, bien que dans ce cas, on a la génétique comme guide pour définir les relations de parenté correctes. Mais avec les fossiles on a moins de chance.

Un autre problème concerne la distribution géographique des sites de grands singes du Miocène. Avec peu d'exceptions, ils sont localisés en-dehors de l'habitat actuel et probablement passé et récent des singes modernes. On ne peut pas reconstituer les habitats pour la plupart de ces singes fossiles avec suffisamment de précision pour dire qu'ils n'auraient pas pu laisser vivre les singes actuels. Mais Pilbeam et Young (2004) pensent qu'il est peu probable qu'il y ait eu suffisamment de fruits mûrs disponibles dans la plupart d'entre eux pour en faire des habitats appropriés pour un orang-outan ou un chimpanzé\*.

Etant donné que la distribution des singes du Miocène et celle des singes actuels ne coïncident pas et que les collections de fossiles de grands singes sont virtuellement inexistantes dans la région des singes modernes, se pose la question de l'origine des homininés, c'est-à-dire de savoir si les grands hominoïdes ont évolué en Afrique, c'est la majorité des opinions (Andrews et Bernor 1999) ou en Asie, c'est la minorité des opinions (Begun 1998, Stewart et Disotell 1998 qui se basent sur l'absence d'évidence et l'évidence d'absence).

Brunet et al (2002) ont décrit le plus vieux homininé connu actuellement *Sahelanthropus tchadensi*, du Tchad, dont l'âge est autour de 6,5 Ma. Basé sur divers caractères tels que canines petites et usées apicalement, dents postérieures aux canines et basicranium ressemblant aux homininés tardifs, le spécimen est clairement un homininé. Son association faunale et géologique suggère un habitat au bord d'un lac comprenant une forêt galerie mais avec plus d'habitats ouverts proches, clairement pas une forêt équatoriale (Vignaud et al, 2002).

Pilbeam et Young (2004) continuent à croire que l'ancêtre commun des chimpanzés et des hommes vivait dans la forêt tropicale africaine pendant le Miocène supérieur et était un

---

\* Cependant, on trouve bien que les grands singes fossiles ont habité des milieux humides et plus secs. Certes, ils sont probablement un peu différents de ceux des grands singes actuels, mais on trouve bien des chimpanzés en forêt et en forêt sèche (Senut, communication personnelle)

arboricole-terrestre mangeur de fruits mûrs et marchant sur les articulations des mains, non différents de *Pan troglodytes*.

Senut (1998) conclut que « si le passage grand singe-homme est difficile à mettre en évidence, l'histoire paléontologique des grands singes africains actuels nous est pratiquement inconnue ». Elle reprend ce problème six ans plus tard (Senut et Pickford, 2004) dans un chapitre qu'elle intitule "la chronologie d'une divergence".

### V.1.3. La chronologie d'une divergence

Nous avons vu, plus haut, les problèmes concernant les aspects anatomiques et les aspects génétiques qui se posent dans ce type d'étude. Nous allons voir, ici, les résultats de ces études.

La dichotomie entre les grands singes et l'homme est un sujet très médiatique, qui suscite aujourd'hui de forts débats. Dans les années 60, « de nombreux auteurs acceptaient que le Kenyapithèque (apparenté aux Ramapithèques asiatiques) fût un ancêtre hominidé, vieux de 14 Ma environ (Senut et Pickford 2004) ». Par conséquent, une divergence très ancienne des grands singes-homme (vers 16 Ma environ et même 20 Ma avec *Kenyapithecus africanus*) était proposée. L'essor de la biologie moléculaire et les réétudes du genre *Kenyapithecus* amenèrent, au début des années 1980, une modification des scénarios. Les dates de divergence estimées par l'horloge moléculaire étaient souvent contradictoires., la dichotomie entre grands singes africains et hommes devait se situer pour certains vers 2,5 Ma, pour d'autres vers 4 Ma, mais peu au-delà ; cependant, les données paléontologiques étaient en faveur de dates plus anciennes. Senut et Pickford (2004) résument sur une figure (Fig.70), les données de la littérature sur les estimations des horloges moléculaires des dichotomies entre les grands singes africains et les humains. Comme on peut le constater, les opinions sont très différentes.

Toutefois, les paléontologues et les biomolécularistes ont fini par se rapprocher lors d'une réunion qui a eu lieu, à Rome, au Vatican en 1982, un consensus fut atteint. Dans les actes du colloque, on pouvait lire :

«Pour répondre donc aux déclarations des biochimistes et des cytogénéticiens, le paléontologue est en mesure de dire que dès 4.000.000 d'années, il se trouve en présence de plusieurs Hominidés, dont certains si modernes qu'ils peuvent être assimilés, en tout cas provisoirement, au genre *Homo*. Cette contemporanéité qui est aussi une sympatrie, le conduit jusqu'aux environs de 7.000.000 d'années au minimum pour envisager la séparation d'avec les grands singes africains. »

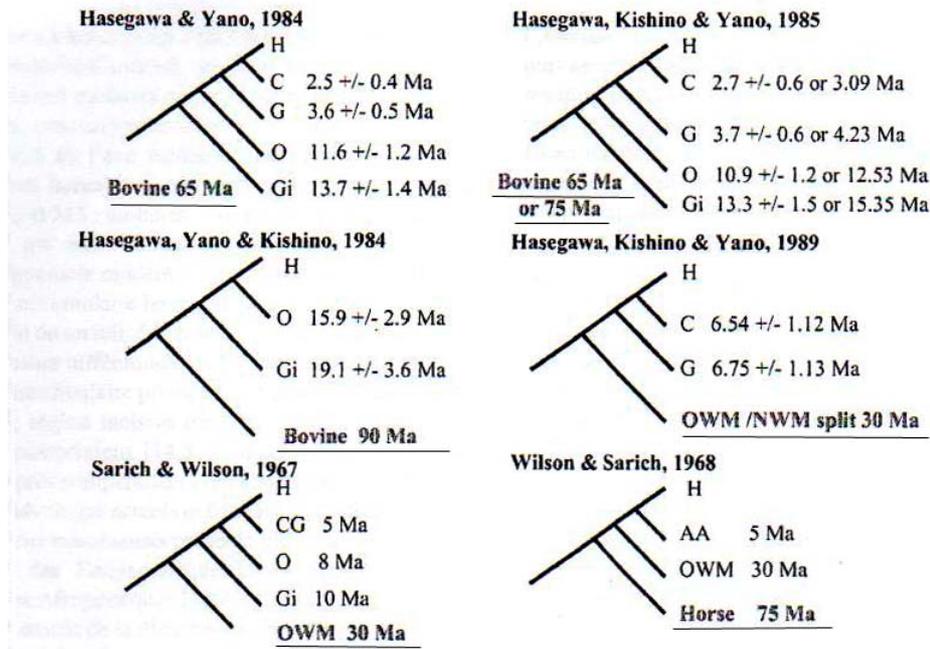


Figure 70. Estimations des horloges moléculaires des dichotomies entre les grands singes africains et les humains.

AA = grands singes africains,  
 C = chimpanzé,  
 G = gorille,  
 Gi = gibbon,  
 H = hominidés,  
 NWM = singes du Nouveau Monde,  
 O = orang-outan,  
 OWM = singes de l'Ancien Monde,  
 P = Pongo (les bases de calibration sont soulignées)

Ensuite, les recherches de biologie moléculaire se sont intéressées plus particulièrement à dénouer les relations de parenté entre les grands singes africains et l'homme et de nombreuses études débouchent sur un rapprochement plus étroit entre chimpanzés (et/ou bonobos) et l'homme. Toutefois, plusieurs auteurs suggèrent d'autres branchements. L'ancêtre commun devait se trouver en Afrique aux alentours de 4 à 4,5 Ma, parfois aussi loin que 6 Ma. Si tous les auteurs s'accordent à rejeter l'idée d'un chaînon manquant, il est clair pour certains que l'ancêtre doit ressembler à un chimpanzé (Senut et Pickford, 2004).

On s'oriente alors vers un ancêtre commun homme-chimpanzé ayant vécu entre 4 et 6 Ma. Senut et Pickford font remarquer que « la plupart des scénarios oubliaient l'approche environnementale, à l'exception de la fameuse East Side Story de Coppens, qui proposait une hypothèse éco-géographique à l'origine des Hominidae, le Rift ayant constitué une barrière écologique entre les grands singes et l'homme et ce, aux alentours de 7 à 8 Ma ».

En 1991 et en 1997, respectivement, furent décrites les découvertes de grands singes miocènes d'Afrique australe et orientale *Otavipithecus* et *Samburupithecus*.

Les restes fossiles de grands singes datant d'avant leur divergence d'avec les humains, vers la même époque constituent ce que Senut et Pickford appellent les acteurs post-divergence. Senut et Pickford décrivent selon l'ordre chronologique de leur découverte : *Ardipithecus ramidus*, *Orrorin*, *Ardipithecus kadabba*, *Sahelanthropus* et les découvertes faites au Kenya, à Ngorora et Kapsomin.

En 1994, *Ardipithecus ramidus* a été trouvé dans des niveaux vieux de 4,4 Ma environ dans la Vallée moyenne de l'Aouache. Présenté à l'époque comme le plus ancien Hominidé, il possède une suite de caractères qui l'isolent des Australopithèques, mais dont certains le rapprochent des grands singes, comme un émail plutôt fin aux molaires, les troisièmes molaires supérieure et inférieure asymétriques, la taille des canines par rapport aux dents jugales.

*Ardipithecus ramidus* a des caractères qui le différencient des Australopithèques mais, par contre, certains caractères le rapprochent des grands singes. Senut et Pickford (2004) décrivent plus longuement *Orrorin tugenensis*, "le fossile du siècle", qu'ils ont eux-mêmes découvert et qu'ils ont rapporté, avec d'autres, 3 ans auparavant. Etant donné l'importance de cette découverte, nous reprenons ici leur description *in extenso*.

« La découverte d'*Orrorin* à l'automne 2000 et au cours des années suivantes a permis d'élucider quelques aspects des origines anciennes des hominidés. Les pièces proviennent de quatre sites : Cheboit, Kapsomin, Kapcheberek et Aragai, dans la formation de Lukeino, et sont âgées de 6 Ma environ. A ce jour, 20 restes d'*Orrorin* sont connus ; ils consistent en une partie postérieure de mandibule en deux morceaux, une symphyse mandibulaire et des dents isolées : une I2 inférieure droite, une canine inférieure gauche, une P3 inférieure droite, deux P4 inférieures droites, une canine supérieure droite, une P4 supérieure droite, une M1 supérieure droite, une M2 supérieure droite, une M3 supérieure droite et une M3 supérieure gauche. Par ailleurs, des restes postcrâniens ont été récoltés sur trois des sites, un fémur proximal, un fémur proximal droit, un humérus distal droit, un fragment de col fémoral, une phalange proximale de la main et une phalange distale de pouce.

#### *Caractères dentaires*

L'analyse dentaire a montré que les restes présentaient des mélanges de caractères archaïques et d'autres plus modernes. Les dents sont en général de tailles modestes, bien inférieures à celles des Australopithèques, mais plus proches de celles des chimpanzés et des hommes. Bien que certains caractères semblent rapprocher *Orrorin* des grands singes (épaulement distal de la couronne de la canine supérieure bas, P4 avec deux racines décalées, morphologie des canines qui toutefois sont réduites en taille par rapport à celles des grands singes), ces derniers sont hérités des ancêtres du Miocène ; en effet, ces mêmes caractères sont présents chez les Kenyapithèques, les *Proconsul*, notamment. Les dents de Kapsomin s'isolent des grands singes par l'absence de forte crénulation aux molaires, un épaulement de la couronne de la canine inférieure situé à mi-hauteur de la couronne, la face linguale des molaires verticale, la symphyse mandibulaire verticale et un émail épaissi aux molaires. Par ailleurs, parmi les caractères typiques d'hominidés, on peut noter l'absence de diastème à la mâchoire inférieure et la présence d'un tubercule distal à la canine inférieure.

#### *Caractères postcrâniens*

Les restes squelettiques rapportés à *Orrorin* apportent la preuve qu'une bipédie de type humain existait il y a 6 Ma. C'est l'analyse de la morphologie fémorale qui donne les meilleurs arguments : elle montre une combinaison de caractères plésiomorphes d'hominoïdes et dérivés d'hominidés, mais pas de caractères dérivés de grand singe. Ainsi, la fosse trochantérienne n'est pas profonde, à la différence de celle des chimpanzés. L'os est platymérique et la position de la ligne spirale rappelle la morphologie observée chez les grands singes actuels et fossiles, mais aussi chez les Australopithèques et l'homme. Ils apparaissent donc primitifs. La projection médiale du petit trochanter se trouve chez de nombreux hominoïdes miocènes comme *Ugandapithecus*, *Proconsul* ou *Kenyapithecus africanus*. Sa morphologie identique chez l'homme actuel est aussi probablement un caractère

archaïque. Les Australopithèques, pour ce trait, s'avèrent être dérivés : le petit trochanter se projette postérieurement. Plusieurs caractères identifiables chez *Orrorin* sont communs aux Australopithèques et à l'homme : présence d'une gouttière du *m. obturator externus*, une encoche supérieure peu profonde, une tubérosité glutéale bien marquée, un col allongé et comprimé antéro-postérieurement et une distribution asymétrique de l'os cortical dans le col (le cortex apparaît plus fin à la partie supérieure et plus épais à la partie inférieure, alors que chez les grands singes, le cortex est épais dans toutes les directions comme l'ont montré Ohman et al). Enfin, la tête fémorale est plus grande proportionnellement que le col, et est tordue vers l'avant ; ces morphologies rappellent plus nettement celles de l'homme. Chez les Australopithèques, le diamètre de la tête fémorale est seulement un peu plus grand que celui du col et la tête est orientée médialement à postérieurement. Il ressort de toutes ces données que la bipédie d'*Orrorin* est effective, mais qu'elle diffère de celle des Australopithèques, tout en se rapprochant de celle de l'homme. Les autres restes postcrâniens suggèrent des adaptations arboricoles comme le grimper : la rectitude du bord latéral de l'humérus distal, son aplatissement et l'insertion du *m. brachio-radial* ; la courbure de la phalange proximale et sa longueur. Enfin, la phalange distale du pouce présente des caractères considérés par Susman comme liés à la manipulation d'outils ; mais ces caractères pourraient en fait correspondre à des saisies de précision nécessaires lors du grimper pour un Hominidae déjà bien bipède ». Senut et Pickford (2004) concluent en disant qu'*Orrorin* était le premier hominidé antérieur à 5 Ma et il établissait que la dichotomie entre les grands singes et l'homme devait être bien plus ancienne que 6 Ma. Il est très important de noter que des restes post-crâniens d'*Orrorin* ont pu être étudiés, ce qui a permis d'affirmer qu'il était bipède.

Richmond et Jungers (2008) ont obtenu, en 2003, la permission d'étudier les restes fossiles d'*Orrorin tugenensis* conservés à Nairobi, trois ans après leur découverte. Ils ont effectué une étude morphométrique quantitative comparative du fémur le plus complet d'*O. tugenensis*, des fémurs de chimpanzé (*Pan troglodytes* et *P. paniscus*), de gorille (*G. gorilla*), d'orang-outan (*Pongo pygmaeus*), d'australopithèques (*Australopithecus afarensis*, *Paranthropus boisei*, *P. robustus*) et d'*Homo* (*H. sapiens sapiens* et premiers *homos*). L'analyse multivariée de la forme fémorale aboutit à une séparation complète des individus étudiés en trois groupes : humains modernes, grands singes et australopithèques. *O. tugenensis* se place parmi ces derniers\*. Les auteurs confirment qu'*O. tugenensis* était bipède, mais il n'est pas plus étroitement apparenté à *Homo* qu'à *Australopithecus*. La morphologie fémorale indique qu'*O. tugenensis* possède les propriétés biomécaniques caractéristiques des australopithèques, suggérant que ce complexe a évolué tôt dans l'évolution humaine et à persisté pendant quelques 4 millions d'années jusqu'à ce que des modifications de la hanche apparentent au Pliocène supérieur chez les premiers *Homo*.

*Australopithecus ramidus kadabba* fut découvert en 2001 en Éthiopie, dans des couches vieilles de 5,2 à 5,7 Ma. Rapportée à l'espèce *ramidus*, cette sous-espèce (*A. r. kadabba*) est créée alors que la sous-espèce type n'est pas encore totalement décrite ; cependant, elle a été récemment élevée au rang d'espèce (*Ardipithecus kadabba*). Elle s'isole des grands singes actuels et fossiles par certains caractères dentaires. La morphologie postcrânienne indique un animal passant une grande part de son temps dans les arbres. Par conséquent, pour Senut et Pickford (2004) *A. ramidus kadabba* se rapproche plus des grands singes que des humains.

*Sahelanthropus* a été décrit en juillet 2002, Brunet et son équipe l'ont découvert au Tchad. Il a 6 à 7 Ma et est considéré comme le plus ancien hominidé connu ; toutefois,

---

\* Les caractères généraux du fémur d'*Orrorin* rappellent ceux des Australopithèques et de *Homo*. Mais les fémurs d'Australopithèques ont des caractères qui leur sont propres et qui diffèrent de ceux d'*Orrorin* faisant que la bipédie d'*Orrorin* n'est certainement pas équivalente à celle des Australopithèques.

certain auteurs ont discuté cette attribution. Seul le crâne, très déformé, deux fragments de mandibule et trois dents isolées provenant probablement de plusieurs individus, ont été mis à jour. Pour Senut et Pickford (2004) « la position du foramen magnum de *Sahelanthropus* est probablement plus postérieure que précisé, car la pièce est écrasée ; mais même sans cet écrasement, elle n'est pas déplacée fortement vers l'avant. Toutefois, la position antérieure n'est pas exclusivement liée à la bipédie et certains australopithèques présentent des positions encore plus antérieures que chez l'homme. Biegert a montré que ce caractère variait aussi en fonction de l'accroissement de taille du cerveau ; il s'agit donc d'un phénomène complexe ». Ils considèrent *Sahelanthropus* comme un grand singe fossile peut-être déjà engagé dans la voie des gorilles. Ceci fait du fossile tchadien une pièce-clé dans la compréhension de l'histoire des grands singes africains Pan et Gorilla.

La découverte, en 1998, d'une molaire inférieure droite d'un hominoïde dans la formation de Ngorora à Kabarsero, dans les Tugen Hills, datés à 12,5 Ma environ pose des problèmes, car elle ne peut pas être rapportée aux autres hominoïdes miocènes africains et eurasiatiques. Elle se rapproche des Dryopithèques européens et se compare assez bien avec les chimpanzés actuels.

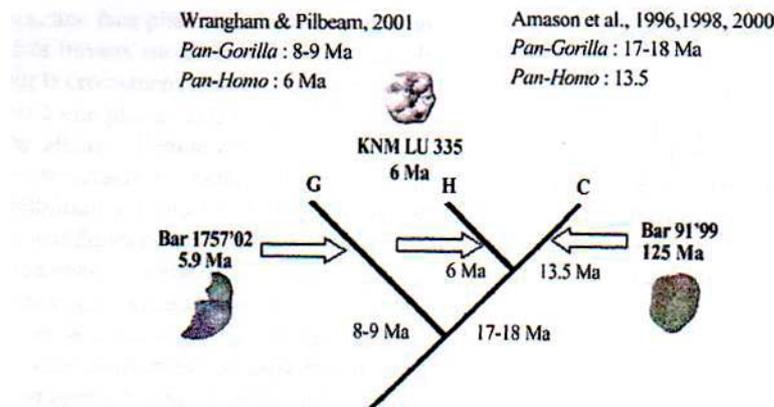


Fig. 71. Différentes propositions de relations de parenté au sein des hominoïdes actuels et dates de divergence (Senut et Pickford, 2004)

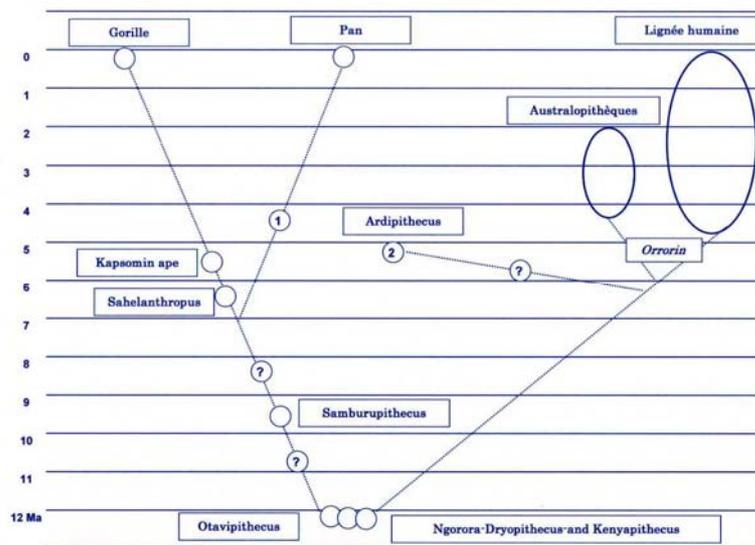
Senut et Pickford (2004) concluent que « si les caractères dérivés de la molaire inférieure de Ngorora sont homologues à ceux des chimpanzés, il faut alors envisager que ces derniers s'enracinent au sommet du Miocène moyen, vers 12,5 Ma, ce qui corrobore les données récentes de certains molécularistes » et ils résument ces données sur la Figure 71 ci-dessus. Ils vont plus loin et pensent que les ressemblances avec les Dryopithèques seraient en faveur de leur émigration à partir de l'Afrique, il y a 12,5 Ma.

Senut et Pickford (2004) concluent leur travail en essayant de répondre à la question : quel (s) ancêtre (s) ?

« Les recherches intensives menées en Afrique ces dix dernières années ont mis au jour un matériel qui permet d'étendre la lignée des Hominidés au Miocène supérieur. Elles montrent que les phylogénies moléculaires adoptant des âges récents de divergences doivent être largement revues et que la divergence entre grands singes africains et homme doit être recherchée dans des niveaux plus anciens, peut-être proche de 12 Ma. La définition classiquement utilisée d'un hominidé consiste en un animal possédant un gros cerveau, de petites canines, une face plate, et adapté à la locomotion bipède. Les travaux sur les grands singes actuels, notamment sur la croissance et le dimorphisme sexuel, nous appellent à une plus grande prudence dans cette définition. Par ailleurs, l'étude des hominoïdes africains

fossiles et actuels est essentielle pour mieux maîtriser la définition des caractères. Depuis plusieurs décades, les scientifiques ont eu une fâcheuse tendance à considérer que toute nouvelle découverte d'hominidé ancien devait être considérée comme ancêtre des Australopithèques et de l'homme ; mais de plus en plus, nous nous trouvons confrontés à un buissonnement de formes. *Orrorin* apparaît comme un hominidé, bipède à 6 Ma, Ardipithèque pourrait être considéré comme un ancêtre des chimpanzés et le Sahelanthrope comme un ancêtre des gorilles. Les Australopithèques s'avèrent être un groupe fossile probablement cousin de la lignée humaine. Il apparaît donc clairement aujourd'hui que pour comprendre la dichotomie entre les grands singes et l'homme, il faut aller chercher les fossiles aux confins du Miocène moyen et supérieur, et qu'il ne faut pas réduire les comparaisons aux seuls hominoïdes actuels et aux Australopithèques, mais qu'il faut prendre en compte les hominoïdes fossiles du Miocène. En outre, les restes paléontologiques associés à *Orrorin* montrent que l'environnement était humide, boisé (dominance des impalas et des colobes, microfaune mammalienne) avec des sources chaudes en bord du paléo-lac Lukeino, comme l'indiquent les cailloux et spécimens recouverts d'une pellicule de calcaire algaire issu d'une activité hydrothermique. Ceci n'exclut pas pour autant la présence de zones herbacées. Un type d'environnement similaire est trouvé à la même époque en Éthiopie. Les hominidés ne seraient donc pas nés dans un environnement sec ou semi-aride, mais plutôt humide, et la bipédie serait issue d'un milieu forestier et non pas de savane sèche ».

Les propositions de Senut et Pickford sont représentées sur la Figure 72



**Fig. 72. Propositions de relations phylogénétiques des hominoïdes du Miocène moyen et supérieur (1, 2 = positions alternatives d'Ardipithecus)(Senut et Pickford, 2004).**

Ainsi Senut et Pickford proposent qu'il y ait un buissonnement de formes avec *Orrorin*, bipède, comme ancêtre de la lignée humaine, *Ardipithecus* comme ancêtre de la lignée chimpanzé et *Sahelanthropus* comme ancêtre de la lignée gorille.

Comme le disent Senut et Pickford (2004), la place des Australopithèques n'est pas claire : sont-ils des ancêtres ou des cousins de l'homme ? Delisle (2007) a essayé de répondre à cette question.

#### V.1.4. La place des Australopithèques

Delisle (2007) distingue deux périodes concernant cette place, de 1925 à 1965 et après 1965. Entre 1935 et 1965, la majorité des auteurs voient, dans les australopithèques, un lien entre les humains actuels et les autres primates, qu'ils soient ou non ancêtres directs des humains actuels.

L'histoire des Australopithèques commence en 1924 avec la découverte par Dart, en Afrique du Sud, du crâne d'un enfant, l'enfant de Taung, que Dart appela *Australopithecus africanus*. Cette découverte n'eut aucun impact immédiat. Il fallut attendre 1940 et après pour que son impact sur la paléanthropologie se dessine. Pourquoi ce délai ? On admet aujourd'hui que deux causes sont à l'origine de ce retard : le crâne de Taung n'était pas au bon endroit géographique, Afrique plutôt qu'Asie et que son petit cerveau n'était pas la bonne combinaison morphologique, un cerveau plus gros était attendu (Cartmill et al. 1986, Hammond 1988, Lewin 1987, Tobias 1984, Washburn 1985). En effet, à cette époque, la paléanthropologie était dominée par deux "théories" qui, combinées, ne pouvaient que contribuer à diminuer l'importance de la découverte du crâne de Taung. L'une de ces "théories" postulait que c'est le cerveau qui montre le chemin dans l'évolution humaine. Dans cette optique, il était logique de penser que les partisans de cette hypothèse penseraient que le crâne de Taung avait un cerveau trop petit pour être l'ancêtre de l'homme moderne. Keith (1931 : 67-71) par exemple, exclut ce crâne comme étant l'ancêtre de l'homme moderne en se basant surtout sur sa taille. Toutefois aujourd'hui, on voit difficilement pourquoi le petit cerveau du crâne de Taung pouvait être un obstacle insurmontable pour cela, en considérant que le jeune âge de ce spécimen fait débat sur la taille qu'il aurait pu atteindre à l'âge adulte (e.g. Alsborg, 1934, Broom 1933, Dart 1926, Sollas 1925, Zuckerman 1928) : les extrapolations allant de 515 à 750 cm<sup>3</sup>, dépendant du sexe. De plus, si la taille du cerveau est un aspect, sa structure en est une autre et qu'en est-il de la réorganisation probable des structures cérébrales ? Elliot Smith (1927) ne rejette pas le crâne de Taung de l'ascendance humaine. De plus, à l'époque entre 1890 et 1935, existait une certaine flexibilité en matière d'évolution humaine puisqu'on s'était bien accommodé, comme nous l'avons vu, de types morphologiques divergents comme *Pithecanthropus* et l'homme de Piltdown.

L'autre "théorie" qui domina le champ de la paléanthropologie pendant la première partie du XX<sup>ème</sup> siècle, stipulait que l'Asie est le berceau de l'humanité car les changements environnementaux survenus au Tertiaire, en relation avec l'émergence des montagnes de l'Himalaya, constituaient les conditions idéales pour la naissance de la lignée humaine (e.g. Barrel 1917, Black 1925, Lull 1917, 1929, Osborn 1926). Cette hypothèse a le mérite de proposer un contexte environnemental pouvant expliquer la divergence de l'homme des autres primates. Toutefois, sa grande faiblesse réside dans le fait que beaucoup d'endroits sur terre peuvent constituer des environnements favorables à une telle divergence à la même époque géologique. Pourquoi l'Asie, plutôt que l'Afrique, ou encore un autre endroit. D'ailleurs, Dart lui-même (1925, 1926) pensait que l'Afrique du Sud est un milieu stimulant pour contribuer à l'évolution humaine. On ne peut nier que très peu d'auteurs plaçaient le berceau de l'humanité en Afrique à cette époque, ce qui est bien compréhensible étant donné le peu de fossiles de primates africains connus vers 1920. Cette situation va changer énormément dans les décennies suivantes après la découverte de plus de fossiles d'Australopithèques en Afrique, à partir de 1935 et les auteurs des années 1940 à 1960 vont reconnaître que les Australopithèques étaient largement distribués dans le Vieux Monde.

L'impact des Australopithèques sur la paléanthropologie se fit en deux phases historiques : la première de 1925 à 1935 et la seconde de 1935 à 1965.

### La place des australopithèques (1925-1965)

Pendant la première phase, avant 1935, la majorité des auteurs était très réservée, sinon opposée à la notion que les australopithèques soient directement ou étroitement et exclusivement apparentés à la lignée humaine. Cette phase de scepticisme se comprend, car à l'époque, les australopithèques étaient représentés par un seul spécimen immature, l'enfant de Taung, découvert en 1924 et publié par Dart en 1925. Or, à l'époque, il était déjà bien connu que les individus immatures des espèces humaines et des grands singes, sont similaires anatomiquement durant leurs premiers stades. Cette situation change avec l'âge. Il s'agit d'un bel exemple de défiance concernant l'usage de l'embryologie et de l'ontogénie en matière de phylogénie.

Seuls quelques rares auteurs (Dart, Broom, Adloff et Alsberg) reconnurent que ce seul spécimen apportait un progrès considérable dans la connaissance de l'évolution humaine.

Lorsque Dart (1925, 1926, 1929) décrivit le crâne de Taung – qu'il appela *Australopithecus africanus* – il fut explicite sur sa place et sa signification dans l'évolution humaine. Il insista sur le fait qu'*Australopithecus* avait des caractères humanoïdes : les dents et leur arrangement parabolique, la face non projetée en avant, quelques structures cérébrales (vues sur le moule endocrânien naturel, le foramen magnum localisé en avant, et la configuration générale et le grand volume du crâne). Ces caractères indiquent, selon Dart, que cette nouvelle forme éteinte est intermédiaire entre les grands singes hominoïdes actuels et la lignée humaine et qu'il était un homme-singe représentatif d'un groupe pré-humain remplissant le vide entre les singes-hommes les plus primitifs (i.e. *Pithecanthropus*) et l'homme moderne. *Australopithecus* n'est ni un ancêtre des grands singes hominoïdes actuels, ni un membre des dryopithecines. "Si le fossile de Taung n'est pas d'âge tertiaire, mais est récent ou du Pléistocène, alors l'*Australopithecidae* représente le dernier individu du groupe qui donna naissance à l'homme... les *australopithecidae* donnèrent naissance aux *hominidae* et l'Afrique du Sud était la terre de leur lieu de vie". (Dart 1929 : 649, 658).

Dart tend à penser que *Australopithecus* était du Pliocène quant à son âge et que l'Afrique est le berceau de la lignée humaine. Pour lui, cette dernière est issue d'une forme non spécialisée qui bourgeonne du tronc principal hominoïdé avant que les grands singes s'en séparent au Pliocène pour aller dans une direction de plus grande spécialisation (Dart 1929). Plus tard, Dart (1934) dira que *Australopithecus* est plus proche du chimpanzé mais qu'il a également beaucoup de caractères de l'orang-outan et particulièrement du gibbon. Ceci l'incita à penser que la lignée humaine divergea d'un stade pré-gibbonoïde comme *Propliopithecus* de l'Oligocène d'Égypte et évita les spécialisations dentaires des grands singes hominoïdes actuels. Dart propose que le *Propliopithecus* représenterait bien un stade ancestral à *Australopithecus* du Pliocène à travers des formes inconnues du Miocène.

Broom (1925a, 1925b) se joignit rapidement à Dart pour défendre qu'*Australopithecus* est un lien évolutif entre les types humains inférieurs (i.e. *Pithecanthropus*) et les grands singes hominoïdes. Pour lui, *Australopithecus* est un grand singe hominoïdé avec de nombreux caractères en commun avec les grands singes africains actuels, mais dont les caractères humanoïdes, bien que pas complètement développés, sont clairement orientés vers l'humanité avec une capacité cérébrale relativement grande, une dentition ressemblant à celle de l'homme et une attitude érigée imparfaite. Broom change continuellement d'avis sur son

âge (1925b, 1929, 1933) : Pleistocène, Pliocène ou peut-être même Miocène, d'où l'homme de Taung serait peut-être trop tardif pour être un ancêtre direct des hommes modernes.

Broom hésite pour ce qui est du plus proche parent actuel d'*Australopithecus* : chimpanzé ou gorille. Il dérive les hommes modernes du grand groupe de grands singes du Miocène ou du Pliocène inférieur avec *Dryopithecus* proche de l'ancêtre commun et par un intermédiaire proche d'*Australopithecus*. Ce dernier, selon Brown, démontre que l'Afrique est le berceau de la lignée humaine.

Alsberg (1934) en appelle à sa méthode appelée biologique pour attribuer une place à l'enfant de Taung. La méthode appelée biologique s'oppose à la méthode morphologique. Au lieu de peser les différences et similarités entre organismes afin de définir leurs relations phylogénétiques, Alsberg utilise les systèmes intégrés de vie adaptés à des stratégies spécifiques. Pour lui, si on applique cette méthode à l'évolution humaine, il existe deux stratégies opposées, une animale et une humaine. Alors que l'animal développe de grandes dents et une face proéminente pour sa défense, l'homme fabrique des outils pour atteindre le même but, réduisant ainsi la nécessité de posséder de telles structures anatomiques agressives. Cette dernière stratégie ne peut qu'être accompagnée par la libération de la main et la bipédie. Avec ses petites canines, sa face réduite et son gros cerveau, Alsberg évalue qu'*Australopithecus* était déjà engagé dans l'humanité. Ainsi *Australopithecus* du Pliocène inférieur représente les premiers stades qui ont été préalablement théoriquement conçus pour mener aux hominidés anciens (i.e. *Pithecanthropus*).

Adloff (1932), se basant sur l'anatomie dentaire (la morphologie des canines et des molaires) du spécimen de Taung, dit que ce fossile démontre qu'*Australopithecus* est du côté humain de la radiation des grands singes.

Peu d'auteurs étaient prêts, à cette époque, à suivre Dart, Broom, Adloff et Alsberg et ceci pour au moins deux raisons : le statut juvénile du spécimen [Dart, lui-même, reconnaît (1940b :170) que notre ignorance de l'anatomie des hominoïdés juvéniles justifie ce scepticisme] et la difficulté de dater le spécimen avec précision. La plupart des auteurs affirment qu'il faut plus d'informations et plus de fossiles pour prendre position sur la question d'*Australopithecus*. Certains, cependant, pensent qu'*Australopithecus* est apparenté phylogénétiquement aux grands singes hominoïdes africains, le plaçant même plus près du chimpanzé (Keith 1925, Weinert 1932, Le Gros Clark 1934, 1940) ou du gorille (W. Abel 1931, O. Abel 1934, Schwarz 1934, 1936).

Le débat sur la place des australopithèques entra dans une deuxième phase historique après 1936. Cette phase continue encore aujourd'hui. Cette phase vit l'acceptation (ou la conversion) de la très grande majorité des auteurs de (à) la thèse que les australopithèques sont directement apparentés exclusivement à la lignée humaine, ou très proches d'elle. Cette deuxième phase qui survint dans les années 1940 et 1950 est grandement due à la découverte de nouveaux fossiles d'australopithèques en Afrique du Sud entre 1936 et les années 1950 par Broom, Robinson et Dart. Ces découvertes comprennent des spécimens d'âge différent (juvénile, adolescent et adulte), crâniens et post-crâniens. Au moins 65 différents individus sont représentés dans cet échantillon de fossiles (Robinson 1954a :183) incluant plusieurs crânes complets. En plus d'*Australopithecus africanus*, découvert en 1925, entre 1936 et 1950, quatre nouvelles espèces et deux genres nouveaux furent identifiés : *Plesianthropus transvaalensis*, *Paranthropus robustus*, *Australopithecus prometheus* et *Paranthropus crassidens*.

Les australopithèques ne sont pas restreints à l'Afrique du Sud, ils sont largement distribués géographiquement couvrant les régions tropicales et sub-tropicales du Vieux Monde comprenant aussi Java, la Chine, Israël, l'Afrique Centrale (*Australopithecus*

*bahrelghazali* au Tchad) et l'Afrique de l'Est [(par exemple *Zinjanthropus*, (*Australopithecus boisei*), *Australopithecus afarensis*, *Australopithecus (Paranthropus) ethiopicus*)].

Après la découverte des australopithèques, l'unanimité ne s'est pas faite quant à leur place phylogénétique : faisaient-ils partie de la radiation menant aux grands singes ou à l'homme ?

Certains auteurs comme Wood Jones (1948), Osman Hill (1950-1954), Zuckerman (1933, 1950, 1954) et Straus (1949, 1953) n'étaient pas convaincus que les australopithèques devaient être placés sur la lignée humaine. Un des arguments pour les y placer était la bipédie. Mais alors, ce raisonnement admet que la bipédie est l'apanage de la lignée humaine. Nous avons vu que certains auteurs reconnaissent aux grands singes la capacité d'avoir une posture érigée. Cette capacité n'aurait été exploitée ensuite que par l'homme pour libérer la main. Inversement, un hominidé doit-il être impérativement une créature bipède ? Si c'est le cas de l'ancêtre direct de l'homme, tous les membres appartenant à cette famille non hominoïdés doivent-ils être bipèdes. Les questions de la marche (bipède ou non) et du statut (hominidé/hominoïdé) ne sont pas nécessairement liées. Un autre argument était l'âge géologique : ils arrivent trop tard pour être des ancêtres des pré-humains ou encore ces fossiles ne donnent pas de renseignement sur la divergence de la lignée humaine de celle des autres grands singes hominoïdés. Ainsi Zuckerman (1933 : 178) dit : « les éléments disponibles ne peuvent faire nier la possibilité de l'évolution indépendante de l'homme depuis aussi loin en arrière qu'à l'Oligocène ».

Mais après 1950, l'opposition à la notion que les australopithèques appartiennent à la radiation hominidé était très faible et après 1960, plus personne ne soutint que les australopithèques ne soient pas apparentés à cette radiation.

Se posèrent alors deux questions : celle des relations des australopithèques avec les autres primates non humains et celle des relations évolutionniste entre les australopithèques et les humains modernes.

Répondre à la première question revient à voir comment les australopithèques ont été utilisés pour savoir si la lignée humaine est issue d'un ancêtre non spécialisé ou spécialisé. Nous avons vu cela auparavant. Ainsi, pour nombre d'auteurs, la découverte des fossiles d'australopithèques permettait d'étayer la thèse que la lignée humaine s'est séparée des primates non humains à un stade évolutif non spécialisé ; près de la base de tous les hominoïdés ou même avant eux. Parmi eux, on trouve Wood Jones, Osman Hill, Straus, Robinson, Genet-Varcin, Piveteau, Broom et Le Gros Clark.

Parmi ceux qui ont utilisé les australopithèques pour préconiser que la lignée humaine s'est séparée des autres primates à un stade évolutif spécialisé et qui pensent que la lignée humaine a de relations étroites avec les trois grands singes, on trouve Weidenreich, Weinert, Gregory, Keith, Simpson et Washburn.

Pour répondre à la deuxième question, à savoir les relations évolutionnistes entre les australopithèques et les humains actuels, deux hypothèses ont été proposées, la première disant que les australopithèques sont une branche collatérale éteinte de la lignée évolutionniste humaine, la seconde proposant que tous les australopithèques ou certains d'entre eux sont des ancêtres directs des humains modernes.

Même ceux qui disent que les australopithèques sont une branche éteinte, reconnaissent qu'ils ont néanmoins contribué à éclaircir certaines interrogations comme la période de la naissance de la lignée humaine elle-même, la situation géographique de cet événement, l'aspect physique des ancêtres directs de l'homme et les capacités intellectuelles des premiers hominidés.

Les caractères semblant humains des australopithèques peuvent être expliqués par une évolution parallèle ou par la transmission génétique par un ancêtre commun aux deux lignées.

Beaucoup de raisons furent utilisées simultanément pour justifier que les australopithèques ne sont pas des ancêtres directs de l'homme. Si les auteurs n'utilisent jamais un seul facteur pour placer les australopithèques sur une branche évolutionniste collatérale, il est néanmoins possible d'identifier un facteur-clé plus important que les autres. Pour Hooton (1946), par exemple, la taille du cerveau peut être un de ces facteurs-clé car les australopithèques « n'ont pas la croissance cérébrale marquée qui est spécifiquement humaine et qui, peut-être, devrait être le critère ultime d'une relation ancestrale directe à l'homme d'un précurseur du Pliocène. Parce-qu'ils n'ont pas de cerveau développé, ils demeurent des grands singes, en dépit de leurs dents humanoïdes (Hooton 1946 : 288) ».

Il en est de même pour Piveteau qui fait des australopithèques une branche collatérale éteinte : « Il y a assurément quelques raisons de croire que les Australopithèques, tout en étant incontestablement sur le versant humain, n'appartiennent pas au rameau principal des hominidés, mais à une branche marginale disparue sans laisser de traces, ayant toutefois monté assez haut pour franchir le seuil du psychisme réfléchi (Piveteau 1962 : 53-54) ».

D'autres facteurs que la capacité crânienne insuffisante ou le développement intellectuel furent utilisés pour exclure les australopithèques de l'ascendance humaine. Pour Genet-Varcin, par exemple, les australopithèques ne sont pas assez pédomorphiques ou foetalisés, ils sont situés sur le rameau humain marginal qui pousse à travers tout le tertiaire, mais il ne sont pas des ancêtres directs des humains vivants, il sont une branche éteinte (Genet-Varcin 1963, 1967, 1969a).

Von Koenigswald (1940, 1942, 1954, 1965) les exclut sur la base de la comparaison avec les pithécantropes. Les australopithèques ont trop de caractères spécialisés et leur position géologique est trop récente pour pouvoir être les ancêtres de l'homme, la position géologique de ces ancêtres étant celle des pithécantropes.

Weidenreich (1943b, 1945, 1946) considère que les australopithèques sont un peu trop spécialisés pour être les ancêtres directs de l'homme actuel. Il en est de même de Vallois qui dit : « Mais il n'y a guère de doute que ce ne soit aux dépens de formes voisines des Australopithèques jusqu'ici découverts et quelque part en Afrique ou en Asie sud-orientale, que s'est différenciée la famille humaine. Si les Australopithèques ne sont pas nos ancêtres directs, ils étaient les proches cousins de ces ancêtres ; ils ne devaient guère en différer (Vallois 1956 : 126) ». Vallois reconnaît en *Meganthropus* de Java un membre des australopithèques robustes (*Paranthropus*), c'est pourquoi il parle de l'Asie. Vallois reconnaît que les australopithèques sont capables d'utiliser et de fabriquer des outils (Vallois 1961). Toutefois, Vallois (1961) prétend qu'ils sont une branche éteinte de l'arbre de la famille des hominidés.

Parmi les auteurs qui reconnaissent que les australopithèques sont les ancêtres directs de l'homme, on trouve (ou en retrouve\*) Broom (1942b, 1946, 1950a, 1952), Le Gros Clark (1947a, 1947b, 1950a, 1950b), Keith (1949), Robinson (1953a, 1953b, 1954a, 1954b, 1955, 1967, 1968), Tobias (1966 b, 1965a), Arambourg, Leakey (1959, 1960a, 1961b, 1963, 1966).

Vers le milieu des années 1960, dans l'esprit des tous ces auteurs, à l'exception de Leakey, les australopithèques sont situés tout près de la base de l'arbre de la famille humaine.

---

\* Les premières découvertes de fossiles d'australopithèques, en Afrique du Sud, vers les années 1930-1940, furent suivies par une phase d'évaluation dans les années 1950. Plus de fossiles furent découverts dans les années 1950-1960, cette fois en Afrique de l'Est, avec une nouvelle phase d'évaluation. Dans de telles circonstances, il n'est pas surprenant de voir la pensée des auteurs fluctuer, voire changer complètement.

Leakey pense d'abord que tous les australopithèques, à l'exception des *Zinjanthropus*, sont trop spécialisés (sur la base de caractères anatomiques tels que la longueur de la face et la forme des dents et du palais) pour être des ancêtres des hommes actuels, expliquant ainsi leur extinction. Il place *Zinjanthropus*, le premier fabricant d'outils de pierre, tout près de la base de la lignée humaine, mais il change d'avis en 1961, après la découverte d'une nouvelle espèce d'hominidé, *Homo habilis*, contemporain ou vivant peu avant *Zinjanthropus*, en Afrique de l'Est. Leakey (1963, 1966) attribua alors à *Homo habilis* tout ce qu'il attribuait à *Zinjanthropus*.

#### La place des australopithèques (1965-2000)

La recherche concernant les australopithèques ou les premiers hominidés a été remarquablement dynamique durant la période 1965-2000 (e.g. Aiello et Andrews 2000 ; White 2002). Après une simplification et une rationalisation des espèces d'australopithèques dans les années 1950, 1960 qui a mené à la distinction des formes graciles et robustes, la période qui a suivi 1965 a été une période d'évaluation et d'interprétation d'un grand nombre de découvertes de nouveaux fossiles africains liés ou non aux humains actuels. Bien qu'on ne puisse pas éliminer que la lignée *Homo* soit apparue en-dehors de l'Afrique (e.g. von Koenigswald 1973 ; Campbell et Beenor 1976 ; Franzen 1985 ; Sartono 1991), les découvertes de ces dernières décennies ont soutenu considérablement l'Afrique comme berceau de la lignée humaine (e.g. Larick et Ciochon 1996 ; Tattersall 1997 ; Wood et Turner 1995). Mais il ne faut pas oublier que l'activité de recherche a été intense en Afrique plutôt qu'en Asie, ce qui peut contribuer à introduire un biais en faveur de l'Afrique.

Les découvertes récentes en Afrique contribuèrent à étendre la distribution à la fois géographique des premiers hominidés à l'Afrique centrale et temporelle, en incluant la période entre 6 et 1 Ma. Les découvertes fossiles les plus importantes furent *Australopithecus afarensis* (Johanson et al. 1978, 1982 ; White et al. 1993 ; Kimbel et al. 1994), *Australopithecus (aethiopicus) boisei* (Walker et al. 1986, Grine, 1988) *Ardipithecus* (White et al. 1994, 1995 ; Haile-Selassie, 2001), *Australopithecus anamensis* (Leakey et al. 1995), *Australopithecus bahrelghazali* (Brunet et al. 1995, 1996), *Australopithecus garhi* (Asfaw et al. 1999), *Kenyanthropus* (Leakey et al. 2001), *Orrorin* (Senut et al. 2001) et *Sahelanthropus* (Brunet et al. 2002).

Ces découvertes introduisent un élément de complexité dans la tâche d'établir leurs relations phylogénétiques, ces dernières n'étant pas simples mais étant ramifiées. Il fut reconnu vers les années 1980, 1990 que deux ou trois espèces différentes d'hominidés vivaient ensemble contemporanément à chaque période de temps. Ceci rendit clair qu'une évolution parallèle – la survenue indépendante de caractères similaires dans deux ou plus lignées non directement apparentées – n'avait pas été inhabituelle parmi les premiers hominidés. De ce point de vue, les inférences phylogénétiques sont tout sauf rectilignes car les auteurs doivent trouver la voie parmi des signaux mélangés par la nature : similarités causées par descendance ou dues à une évolution parallèle (e.g. Grine 1988 ; Kimbel et al. 1997 ; Suwa et al. 1996).

Un autre facteur compliquant le débat sur les premiers hominidés est l'incertitude entourant la phase précoce de l'évolution du genre *Homo*, vers 2 Ma. Progressivement, vers les années 1970, et au début des années 1980, les auteurs en vinrent à reconnaître qu'*Homo habilis* constituait le groupe à partir duquel l'homme moderne naquit, un groupe ayant évolué directement ou non d'un australopithèque connu. Mais après 1985, et dans les années 1990, le débat taxonomique pour savoir si le spécimen fossile appelé *Homo habilis* représente une seule espèce ou non, fut réactivé (e.g. Dunsworth et Walker 2002 ; Kramer et al. 1995 ; Groves 1989 ; Lieberman et al. 1988 ; Miller 1991, 2000 ; Prat 1997 ; Righmire 1993 ;

Stringer 1986 ; Tattersall et Schwartz 2000 ; Tobias 1991 ; Wood 1991, 2000). Ceci fut initié par de nouvelles découvertes de fossiles et par des méthodes nouvelles comme la cladistique. Ceci contribua à entretenir une certaine incertitude concernant les relations phylogénétiques entre les premiers représentants du genre *Homo* et les autres hominidés précoces.

Comme au cours de la période 1935-1965 les auteurs n'étaient pas d'accord pour dire si, oui ou non, les restes de tel australopithèque connu étaient directement ancestraux aux hommes actuels, le débat continua mais avec deux différences importantes. Premièrement, la notion d'une émergence pré-Miocène, des australopithèques fut complètement abandonnée; cette survenue est maintenant située au Miocène supérieur ou durant le Pliocène. Deuxièmement, les partisans de l'opinion que les australopithèques ne sont pas des ancêtres directs de l'homme moderne sont moins nombreux. Ces partisans proposent une relation distante entre les australopithèques connus et l'homme moderne.

#### a) L'homme moderne ne vient pas des australopithèques

Il y a deux séries d'hypothèses phylogénétiques excluant les australopithèques connus comme ancêtre direct de l'homme moderne. La première propose une relation pas trop proche. Ceci est particulièrement vrai pour Oxnard qui pense que la proximité phylogénétique entre humains et australopithèques est équidistante de celle entre les humains et les grands singes africains. Oxnard (1985, 1987) prétend que les australopithèques ne peuvent être ancêtre de l'homme moderne à cause de leur petit cerveau, leur dimorphisme sexuel marqué et leur mode de locomotion qui est un compromis entre le grimper aux arbres et une bipédie de type non humaine. Oxnard conçoit un ancêtre commun hypothétique autour de 10 Ma qui donne simultanément naissance à au moins quatre lignées évolutionnistes principales différentes : la lignée chimpanzé-gorille, la lignée des australopithèques graciles, la lignée humaine et la lignée des australopithèques robustes. *Ramapithecus* est apparenté exclusivement à la lignée humaine, étant à la base de cette lignée. Pour lui, les premiers *Homo* seraient apparus il y a 5 Ma.

Genet-Varcin (1978, 1979) pense que les australopithèques sont plus étroitement apparentés à la lignée humaine qu'à toute autre lignée, mais il y a une certaine distance entre eux. En évitant une phase arboricole et d'hominoïde, les ancêtres de l'homme passèrent directement de la quadrupédie à la bipédie ce qui permit la rétention de caractères primitifs comme une face non proéminente et de petites dents antérieures. Les australopithèques sont une branche spécialisée de la radiation humanoïde généralisée ayant un ancêtre commun avec la lignée humaine au Pliocène moyen, peut-être 4 Ma.

Dans la deuxième série d'hypothèses, la liaison entre la lignée humaine et les australopithèques ne serait ni trop distante, ni complètement insaisissable. Ceci s'explique par le fait qu'un certain nombre de fossiles hominidés quelquefois attribués aux australopithèques (particulièrement *Australopithecus afarensis*) seraient, selon ces auteurs, censés représenter, en réalité, une partie précoce de la lignée humaine, voire un *Homo* précoce. Par exemple, Olson (1981, 1985) divise les crânes fossiles, des soi-disant australopithèques, en deux lignées principales. Il divise *Australopithecus afarensis*, daté de 3 à 4 Ma, en deux espèces nouvelles : *Paranthropus africanus* qui donnerait ensuite les autres australopithèques et *Homo aethiopicus* qui serait l'ancêtre exclusif de l'homme moderne. Les deux auraient un ancêtre commun ayant vécu 5 à 4 Ma. Olson sort *Australopithecus africanus* des australopithèques pour le placer comme *Homo africanus* dans la lignée *Homo*, supposant un lien généalogique direct entre *Homo aethiopicus* et *Homo erectus*.

Comme Olson, Ferguson (1983, 1984, 1986, 1987, 1989) divise la population fossile appelée *Australopithecus afarensis* entre plusieurs espèces différentes : l'une est un grand singe non spécialisé affilié aux dryopithecines (*Praeanthropus*), une deuxième est associée à *Australopithecus africanus*, une troisième est un membre précoce, non spécialisé, d'*Homo* appelé *Homo antiquus*, une forme pré-habilis de l'homme moderne.

Senut (1978, 1996, 2001) exclut les australopithèques des ancêtres de l'homme moderne en se référant, non pas aux dents et au crâne, mais aux structures post-crâniennes. Elle pense que les premiers hominidés avaient deux modes de locomotion : un mode exclusivement de bipédie et un mode mixte, combinant la bipédie et le grimper aux arbres. Tous les fossiles hominidés datés d'entre 4,5 et 3 Ma (quelquefois attribués à *Australopithecus afarensis* et *anamensis*) sont regroupés en deux genres différents : *Australopithecus afarensis* et *Praeanthropus* qui auraient un ancêtre commun de 6 à 5 Ma. Seul *Praeanthropus*, exclusivement bipède, serait un ancêtre direct de *Homo* et de l'homme moderne. Senut (2001) situe le fossile nouvellement découvert appelé *Orrorin* daté de 6 Ma, comme ancêtre direct de *Praeanthropus*, repoussant ainsi plus loin dans le passé, l'ancêtre commun de l'homme moderne et des australopithèques connus quelque part entre 8 et 7 Ma. *Orrorin* est décrit comme complètement bipède, ressemblant à un chimpanzé qui a retenu des capacités pour grimper.

Un certain nombre d'auteurs qui avaient affirmé clairement que la lignée humaine n'était pas passée par la phase australopithèque modifièrent leur opinion.

Par exemple, Leakey (1976, 1981) distingue au moins trois lignées évolutionnistes différentes contemporaines en Afrique, il y a 3 Ma : *Homo habilis*, *Australopithecus africanus* et *Australopithecus boisei*, la lignée humaine ne dérivant d'aucune de ces trois mais d'un ancêtre commun à toutes ces lignées, 6 ou 5 Ma. Mais quelques années plus tard, Leakey (1989), Leakey et Lewin 1992) n'est plus explicite sur la notion que la lignée *Homo* ne dérive pas d'australopithèque.

Coppens, plus clairement que Leakey, change d'opinion en ce qui concerne la place des australopithèques dans l'évolution humaine. Tout d'abord, Coppens (1981, 1983a, 1983b) ne fait pas dériver l'homme moderne des australopithèques connus. Il conçoit les premiers hominidés comme une radiation adaptative composée d'au moins trois lignées évolutionnistes différentes : pré-*Australopithecus* (*A. afarensis*), *Australopithecus* (*A. africanus*, *A. robustus*, *A. boisei*) et *Homo*. La lignée *Homo* est issue d'un ancêtre commun inconnu, ancêtre aux deux autres lignées également, vivant entre 5 et 4 Ma. La lignée *Homo* est dérivée d'un *Australopithecus* postulé inconnu qui, lui-même, a évolué d'un pré-*Australopithecus* non découvert. Les premiers représentants de la lignée *Homo* (Kanapoi, Est Turkana, Omo, Hadar) sont décrits comme étant des individus complètement bipèdes, avec de gros cerveaux, une face assez plate et une alimentation omnivore. Cependant, plusieurs années plus tard, Coppens (1994), pense maintenant que la lignée *Homo* est issue directement de la lignée *Australopithecus* autour de 3 Ma.

#### b) L'homme moderne est issu des australopithèques.

Avant 1965, les auteurs plaçaient de plus en plus de fossiles australopithèques à la base de la lignée humaine. Une majorité d'auteurs continuèrent pendant la période 1965-2000, à penser qu'il n'y a plus qu'une seule espèce d'australopithèque à chaque niveau temporel. Par conséquent, il fallait qu'ils se décident pour savoir quelle espèce d'australopithèque était l'ancêtre direct de la lignée humaine. C'est parmi les australopithèques dits graciles, datés de

4 à 2 Ma que devait se trouver un tel ancêtre : *Australopithecus afarensis*, *A. africanus* ou *A. garhi*.

Parmi les auteurs qui furent, à un moment ou à un autre, partisans de *Australopithecus afarensis* comme cet ancêtre, on trouve Johanson, White, Kimbel et Rak qui voient en *A. afarensis*, daté de 4 à 3 Ma, un ancêtre commun à, à la fois la lignée humaine et aux australopithèques robustes. (Johanson et White 1979 ; White et al. 1981 ; Kimbel et al 1984 ; Rak 1983, 1985a, 1985b ). Pour ces auteurs, la forme sud-africaine gracile, *A. africanus* jeune et plus primitive, était déjà trop engagée dans la direction des australopithèques robustes pour pouvoir être un ancêtre de l'homme moderne. Vers les années 1985, l'opinion commune de ces auteurs commença à se modifier. Par exemple, Kimbel (1986) considère que *A. africanus* ne doit pas nécessairement être exclu comme dernier ancêtre commun de l'homme moderne et des australopithèques robustes, auquel cas, *A. afarensis* n'occupe plus cette place. Johanson (1996a, 1996b) et Rak ne sont plus aussi explicites sur la nature des relations entre *A. afarensis* et le genre *Homo*, une attitude plus précautionneuse partagée également par Kimbel (1994, 1997). White dit maintenant qu'un nouveau fossile gracile appelé *Australopithecus garhi*, daté de 2,5 Ma est l'ancêtre direct et exclusif de la lignée *Homo* (Asfaw et al. 1999).

D'autres auteurs font un cheminement inverse des précédents, reconnaissant maintenant un lien direct entre *A. afarensis* et le genre *Homo*. Par exemple, Grine (1993) qui dit que la découverte du "Crâne Noir" vers 1985 (*Australopithecus (Paranthropus) aethiopicus*) démontre un lien phylogénétique fort entre *A. afarensis* et les australopithèques tardifs robustes, déterminant ainsi que les similarités entre *A. africanus* et les australopithèques robustes sont reliés à une évolution parallèle et non à une descente commune. Quelques années plus tard, Grine navigue entre deux alternatives, d'un côté dérivant l'homme moderne et les australopithèques d'une espèce hypothétique, elle-même dérivée d'*A. africanus*, cette dernière venant directement d'*A. afarensis* et d'un autre côté, postulant qu'une espèce hypothétique dérivée directement d'*A. afarensis* est un ancêtre, à la fois d'*A. africanus* et de tous les autres hominidés y compris *Homo* et les australopithèques robustes. Dans les deux cas le genre *Homo* apparut entre 3 et 2,5 Ma.

Si *Australopithecus afarensis* fut considéré, à un moment ou à un autre, comme le dernier ancêtre australopithèque menant aux humains actuels, *Australopithecus africanus* eut aussi ses partisans entre 1965 et 2000. Par exemple, Tobias a toujours maintenu que l'homme moderne est issu d'*A. africanus*, bien que ses arguments pour ce faire, aient quelque peu changé. Au début, Tobias (1980b) ne reconnaissait pas de différence spécifique entre *A. africanus* d'Afrique du Sud et *A. afarensis* d'Afrique de l'Est. Il prétendait que le premier était la partie précoce d'une lignée unique polytypique, évoluant entre 4 et 2 Ma, qui devrait être appelée *A. africanus*. Seule la dernière partie de cette lignée donna naissance à la fois aux australopithèques robustes et à la lignée *Homo*, quelque 2,5 à 2 Ma. Plus tard, Tobias (1988, 1991) pense que l'homme moderne dérive probablement d'une espèce plus évoluée ou dérivée d'*A. africanus* inconnue de nous, bien que le spécimen de Taung ait quelque peu approché cette forme ancestrale.

A la recherche de ce type, *A. africanus* plus évolué et non encore découvert, McHenry et Skelton (McHenry 1984, 1997 ; McHenry et Skelton 1985 ; Skelton et McHenry 1992 ; Skelton et al 1986) conçoivent qu'une espèce, connue comme *A. africanus* ou inconnue dérivée par rapport à lui, mais toujours ressemblant à *A. africanus* dans son phénotype, a donné naissance à la fois à l'homme moderne et aux australopithèques robustes entre 2,5 et 2 Ma. Bien qu'ils aient dit d'abord que *A. africanus* a évolué directement d'*A. afarensis*, plus tard, ils insèrent entre les deux un hypothétique stade évolutif ressemblant à *Australopithecus aethiopicus* qui est démuné, cependant, des caractères bien développés en relation avec une mastication puissante. Il faut noter que, auparavant, McHenry, avec Corruccini, avait dit que

*A. afarensis* est plus probablement l'ancêtre direct de *Homo* que *A. africanus* (McHenry et Corruccini, 1980). Récemment, cependant, McHenry reconnaît que les nouvelles découvertes d'os fossiles post-crâniens démontrent que le lien phylogénétique direct supposé entre *A. africanus* et *Homo*, n'est peut-être pas si évident, comme le laisse voir les proportions ressemblant plus aux humains de *A. afarensis* (McHenry et Berger, 1998).

Delson et Tattersall disent également qu'*A. africanus* est un ancêtre direct de l'homme moderne. D'abord, ils postulent qu'une forme non découverte ressemblant à *A. africanus* a donné naissance à l'homme moderne (Delson 1978 ; Delson et al. 1977 ; Tattersall et Eldredge 1977). Suivant la découverte d'*Australopithecus afarensis* et *A. aethiopicus*, Delson (1981, 1986, 1987) dit qu'il croit que l'homme moderne est issu directement d'*A. africanus*, il y a 2,5 Ma, cette dernière espèce étant elle-même dérivée d'*A. afarensis*. De même, Tattersall (1993, 1998) maintient que *A. africanus* est l'ancêtre direct de *Homo* sans tenir compte des nouveaux fossiles découverts. Mais après la découverte d'*Australopithecus gahri*, il pense que l'homme moderne pourrait dériver directement d'*A. africanus* ou bien d'*A. gahri* (Tattersall et Schwartz, 2000).

Les incertitudes concernant l'identité exacte du dernier ancêtre de la lignée humaine parmi les australopithèques se sont accrues au cours des années 1990, sous l'impact des nouvelles découvertes des premiers hominidés. Cela n'a pas empêché les auteurs de situer cet ancêtre possible uniquement parmi les australopithèques graciles entre 4 et 2 Ma. Plus récemment, Leakey et Walker (1997, 2003) confirment cette position en disant que l'homme moderne dérive probablement d'une espèce similaire à, ou étroitement apparentée à *A. africanus* autour de 5 Ma.

En résumé, entre 1965 et aujourd'hui, malgré l'état très dynamique du débat sur la place des australopithèques, peu d'auteurs sont prêts à dire que la lignée humaine évita de passer par un stade évolutif ressemblant aux australopithèques. De plus, la plupart de ceux qui refusent d'identifier cet ancêtre parmi les australopithèques connus, reconnaissent un lien phylogénétique très proche entre les australopithèques et la lignée humaine. Ils postulent même quelquefois l'existence d'un ancêtre commun hypothétique ressemblant à un australopithèque. Maintenant, le cadre chronologique pour dériver la lignée humaine d'un hominidé précoce ou d'un autre, est bien établi entre 10 et 2 Ma, c'est à dire pas plus tôt que le Miocène moyen et pas plus tard que le Pliocène supérieur. Ces nouvelles données chronologiques sont en accord avec la distribution de temps proposée par les différents modèles de l'horloge moléculaire.

## V.2. LES ORIGINES DE L'HOMME MODERNE

L'origine de l'homme moderne a fait, et fait encore, couler beaucoup d'encre tant les divergences entre les partisans de différentes écoles sont grandes. Nous allons essayer de rapporter les principaux travaux dans ce domaine, en envisageant tout d'abord ce que la paléontologie a apporté à ce débat, puis ce que la biologie moléculaire y a amené, pour ensuite faire état des critiques émises sur, en particulier, les études moléculaires des populations.

Bien que l'on ne puisse séparer l'origine de l'homme moderne de son origine géographique, car les deux sont très imbriqués, nous traiterons séparément l'origine géographique de l'homme moderne.

### V.2.1. Apport de la paléontologie

Que s'est-il passé autour de 2 Ma, époque de l'émergence des premiers *Homo* (*habilis/rudolfensis*) et *Homo sapiens*, les humains modernes ? Jusqu'il y a quelques décennies, comme nous l'avons vu plus haut, on admettait généralement un scénario comportant une évolution linéaire : les premiers *Homo* donnent naissance, en Afrique, il y a quelques 2 millions d'années, à une espèce de grande taille à gros cerveau, *Homo erectus*. Autour de 1 million d'années, *Homo erectus* se répand au-delà de l'Afrique, d'abord en Asie, puis en Europe, en développant des populations variables selon les endroits géographiques. *Homo erectus* devient, alors, l'ancêtre direct d'*Homo sapiens*, ou bien par un évènement de spéciation dans une seule population en Afrique, qui ensuite se répand dans le Vieux Monde et remplace les populations établies d'*Homo erectus* (c'est le modèle "Hors d'Afrique" ou modèle de l'origine unique), ou bien par une transformation évolutionniste graduelle de toutes les populations d'*Homo erectus* à travers le monde, à l'exclusion des Amériques et de l'Australie (c'est le modèle de l'évolution multirégionale).

La découverte de nouveaux fossiles ainsi que de nouvelles datations et la réinterprétation de fossiles anciens connus, a modifié quelque peu ce scénario. Avant d'envisager cela, il est indiqué de donner un aperçu du scénario proposé par la plupart des anthropologues : les premiers *Homo* donnent naissance à une espèce de grande taille, à gros cerveau, il y a quelques 2 millions d'années, en Afrique. Mais cette espèce est appelée *Homo ergaster* par beaucoup d'anthropologues. *Homo ergaster*, peu après son apparition, se répand en Afrique et en Asie, il y a 1,8 Ma. Il donne alors naissance à *Homo erectus* dans ces régions. *Homo erectus* se répand à travers l'Asie, "revient" en Afrique et envahit probablement l'Europe (bien que peu de fossiles non discutables aient été trouvés pour appuyer cette hypothèse, la plupart des arguments en sa faveur viennent des outils de pierre associés à cette espèce découverts en Europe). En Afrique et probablement aussi en Europe, cette lignée (*Homo erectus/ergaster*) donne naissance à une espèce à gros cerveau, *Homo heidelbergensis*. Autour de -150.000 ans, un évènement de spéciation en Afrique donne naissance à *Homo sapiens*, probablement à partir d'*H. heidelbergensis* ou de l'un de ses dérivés et cet homme va se répandre dans le Vieux Monde et ensuite en Australie et en Amérique.

Si ce schéma est admis par la plupart des anthropologues, il y a eu de grands débats concernant ses détails et ses mécanismes évolutionnistes, comme nous l'avons vu.

Comment ce scénario a-t-il été modifié ?

La découverte des premiers fossiles d'*Homo erectus* est une démonstration historique d'anthropologie. En 1887, Eugène Dubois, un médecin hollandais, part pour les Indes orientales hollandaises (l'Indonésie d'aujourd'hui), à la recherche du "chaînon manquant". Il avait été impressionné par la description de Haeckel de notre ancêtre hypothétique qu'il avait appelé *Pithecanthropus*, l'homme singe. Darwin avait prédit que les ancêtres de l'homme auraient vécu dans les tropiques d'où la décision de Dubois qui postula et obtint un poste d'officier médecin dans l'armée coloniale hollandaise des Indes orientales avec l'intention de trouver le *Pithecanthropus* d'Haeckel. Ce qu'il fit après 4 ans. Après deux années de fouilles infructueuses dans l'île de Sumatra, Dubois porta ses efforts sur l'île voisine de Java. Aidé par un groupe de forçats, il mit à jour des dépôts contenant des fossiles le long de la rivière Solo, près du village de Trinil. En 1891, un de ses ouvriers mit à jour la calotte d'un crâne d'homininé. Parce que ce spécimen avait des arcades sourcilières très basses et très proéminentes et que l'os était très épais, Dubois conclut qu'il devait être un singe homme géant. L'année suivante, un fémur fut découvert. Ce fémur était indubitablement humain, bien que considérablement plus robuste que la même pièce osseuse des hommes modernes. Ce spécimen appartenait à une créature musclée qui marchait en position érigée. Comme ce crâne

et ce fémur provenaient de la même couche sédimentaire (à 10 m de distance, horizontalement), Dubois (1896) conclut qu'ils provenaient du même individu qu'il dénomma *Anthropithecus erectus*, c'est-à-dire singe homme érigé. Après une étude plus détaillée, en particulier sur la taille du cerveau (850 cm<sup>3</sup>), Dubois réalisa qu'il avait découvert le "chaînon manquant" et il transforma son nom en *Pithecanthropus erectus*.

Une controverses marquée suivit la découverte de Dubois : était-ce un humain, un singe ou quelque chose entre les deux ? Dubois souffrit tellement de cette controverse, en particulier de la part des anthropologues spécialisés, qu'il se retira en emmenant ses fossiles. Ce n'est qu'au début des années 1920, 30 ans plus tard, qu'il permit à nouveau l'exposition de ses fossiles dans les milieux scientifiques. Les fossiles de Trinil furent alors reconnus comme étant ceux d'un ancêtre de l'homme (bien que Dubois persista dans ses doutes et crut que cet individu était un gibbon géant). Il semble maintenant que le fémur soit plus jeune que le crâne et qu'il est bien possible qu'il appartienne à *Homo sapiens* (Lewin et Foley, 2004).

La réhabilitation de *Pithecanthropus erectus* coïncida avec la reconnaissance, en 1927, en Chine, à Choukoutien (aujourd'hui Zhoukoudian), près de Pékin (aujourd'hui Beijing) par Davidson Black (un canadien directeur du Collège Médical de Pékin), qu'une dent découverte sur ce site avait des affinités humaines. Il l'appela *Sinanthropus pekinensis*, ou homme chinois de Pékin. De grands efforts furent entrepris pour trouver plus de fossiles. En une décennie, une riche récolte fut faite, comprenant 14 crânes partiels ou fragmentaires, 14 mandibules, plus de 100 dents et beaucoup d'autres fragments. Black conclut que *Sinanthropus* et *Pithecanthropus* sont similaires avec un crâne long, aplati, allongé et un cerveau d'une taille intermédiaire entre celui d'un homme et celui d'un singe. Black mourut prématurément d'une crise cardiaque et son travail fut poursuivi par l'anatomiste allemand Franz Weidenreich. Ce dernier ne se contenta pas d'études anatomiques détaillées des fossiles, il en fit également des moulages. Cette dernière initiative s'avéra providentielle car pratiquement toute la collection fut perdue lorsque le chaos de la Deuxième Guerre Mondiale atteignit la région.

En même temps, la récolte de fossiles se poursuivit à Java, sous la direction de l'anatomiste allemand G.A. Ralph von Koenigswald. De nombreuses dents et mâchoires et beaucoup de fragments crâniens de *Pithecanthropus* furent mis à jour, y compris le crâne pratiquement complet d'un enfant sur le site de Modjokerto.

En 1939, von Koenigswald emmena sa collection de *Pithecanthropus* à Pékin afin de pouvoir la comparer à celle de *Sinanthropus* de Weidenreich. Comme Black avant eux, von Koenigswald et Weidenreich conclurent que les deux collections de fossiles représentent des individus très similaires. *Sinanthropus* fut considéré comme un variant chinois de *Pithecanthropus*. En 1951, *Sinanthropus* et *Pithecanthropus* furent réunis sous une seule dénomination reflétant leur grande affinité humaine, appartenant au même genre, *Homo erectus* qui fut reconnu comme une espèce largement répandue, qui a une variation géographique significative. *Homo erectus* devint le "type" d'homininé du Pléistocène moyen.

Des découvertes plus récentes d'*H. erectus* ont été faites ensuite.

Depuis les années 1950, des découvertes de fossiles d'*Homo erectus* ont été nombreuses, principalement en Afrique, mais aussi en Asie. La première a été faite aux alentours de 1955, à Ternifine (maintenant Tighenif) en Algérie où trois mâchoires, un os crânien et des dents d'*Homo erectus*, datés de entre -600.000 à -700.000 années ont été mis à jour. D'autres découvertes en Afrique du Nord ont été faites à Sidi Abderrahman (une mâchoire), et à Salé (des fragments crâniens) au Maroc. En même temps, plusieurs spécimens attribués à *Homo erectus* ont été découverts à Olduvai en Afrique de l'Est, y compris un crâne daté de 1,2 Ma. En Afrique du Sud, le site de Swartkrans a livré également des fossiles d'*Homo erectus* classés initialement comme *Telanthropus capensis*. A Java, à Sangiran, ont été mis à jour un

crâne en 1969 et une face et un crâne 10 ans plus tard. Ces derniers fossiles ont été nommés *Meganthropus*.

Cependant, la source la plus riche de fossiles a été la région du Lac Turkana au nord du Kenya, à la fois sur sa rive Est (Koobi Fora) et sa rive Ouest. C'est là qu'ont été découverts à la fois les spécimens les plus anciens et les plus complets (vers 1975, un crâne complet daté de 1,8 Ma avec une taille du cerveau de 850 cm<sup>3</sup>). Dix ans après, en 1984, on y a mis à jour un squelette complet d'une jeune garçon *Homo erectus* à Nariokotome, daté de 1,6 Ma. Cette découverte est cruciale car elle représente la première mise à jour d'éléments post-crâniens de l'espèce et elle a permis d'en reconnaître les proportions corporelles. La taille de ce garçon est de 1,53 m et elle aurait été supérieure à 1,84 m s'il avait atteint la maturité. Sa capacité crânienne est de 880 cm<sup>3</sup>. Il est grand, mince, a de longs bras et de longues jambes, caractères d'humains adaptés à un environnement tropical ouvert. D'autres fossiles d'*Homo erectus* ont été découverts en Afrique de l'Est à Daka et à Laetoli, datés de 1 et de 0,13 Ma, à Java à Trinil, Ngandong et Modjokerto datés respectivement de 0,05 et 1,8 Ma, en Chine à Hexian, Lantran et Yuanmon, datés respectivement de 0,75 et 0,6 Ma et en Italie à Ceprano, datés de 0,6 Ma.

Changements d'opinions : dates et modalités évolutionnistes :

Alors que les fossiles d'*Homo erectus* s'accumulaient, deux conclusions ont été tirées : la première est que les variations anatomiques, trouvées initialement en Asie, sont également présentes ailleurs. La seconde est que l'espèce *Homo erectus* semble être apparue en Afrique près de 2 Ma et sortie d'Afrique pour la première fois, pas plus tôt que 1 Ma. Récemment, ces deux conclusions ont été contredites.

Peu de spécimens asiatiques d'*Homo erectus* ont été datés par la méthode radiométrique, et les datations par corrélation de la faune et par la méthode paléomagnétique sont approximatives pour diverses raisons, en particulier la provenance géographique exacte des fossiles (à Java, par exemple, la collecte des fossiles était faite par des paysans locaux qui étaient rétribués au spécimen, si bien que ces "découvreurs" cassaient les pièces en plusieurs morceaux et ils ne notaient pas la localisation exacte des fossiles dans les sédiments).

Jusque récemment, le fossile le plus ancien attribué à *Homo erectus* en Afrique, provenait de Koobi Fora et avait été daté de 1,8 Ma par la méthode radiométrique. On a, alors, supposé qu' *Homo erectus* avait émergé en Afrique et qu'il avait émigré en Asie après un délai d'un million d'années. Ce délai avait reçu des explications diverses, certains suggérant que les populations initiales d'*Homo erectus* n'avaient pas acquis une technologie, l'industrie acheuléenne qui a été notée pour la première fois à 1,4 Ma. La découverte d'un nouveau fossile, en 1992, et la datation revue de certains fossiles de Java, impliquaient deux choses : ou bien, il n'y eut pas de délai et *Homo erectus* s'est répandu hors d'Afrique dès son émergence, ou bien *Homo erectus* évolua, vers 2 Ma, en Asie et non pas en Afrique.

En 1992, la découverte des fossiles de Dmanisi, en Géorgie, dont nous avons parlé par ailleurs, datés de 1,6 à 1,8 Ma, a amené les anthropologues à remettre en question l'interprétation traditionnelle de l'histoire d'*Homo erectus*, disant qu'il n'a pas émigré hors d'Afrique avant 1 Ma. Des découvertes plus récentes, à Dmanisi, ont conforté cette position.

En 1994, Swisher et al. (1994) ont revu les datations des fossiles de Modjokerto et de Sangiran qui sont maintenant estimés, respectivement, à 1,8 et 1,6 Ma ce qui les fait être contemporains de ceux de Koobi Fora.

En 1995, la publication de l'interprétation d'un fossile découvert en Chine, en 1988, daté de près de 2 millions d'années, fait revoir les choses car ce fossile est considéré comme le premier pré-*erectus* connu hors d'Afrique. A présent, l'attitude la plus conservatrice est que le

descendant d'*Homo habilis/rudolfensis* a évolué en Afrique autour de 2 Ma et s'est répandu en Asie sans délai significatif. Beaucoup d'anthropologues ont conclu, récemment, après des analyses cladistiques, que la variation notée entre différentes populations géographiques d'*Homo erectus* est le reflet de l'existence de plus d'une espèce. Les spécimens africains tels que ceux de Koobi Fora et d'autres, ont été attribués à une nouvelle espèce *Homo ergaster*, alors que les fossiles d'Asie restent attribués à *Homo erectus*. Ces deux espèces auraient des relations d'ancêtre/descendant avec *ergaster* ayant émergé en Afrique il y a près de 2 Ma et s'étant répandu rapidement en Asie où il donna *erectus*. Dans cette hypothèse, la présence tardive d'*erectus* en Afrique est interprétée comme une expansion de population d'Asie en Afrique. De manière alternative, *ergaster* aurait donné *erectus* en Afrique (Lewin et Foley, 2004).

Quoi qu'il en soit, selon ce modèle, *Homo erectus* est une espèce spécifiquement asiatique et l'évolution de l'homme, au Pléistocène moyen, n'est pas unique, mais est structurée autour de lignées indépendantes dans différentes parties du monde.

Nous allons envisager maintenant les hypothèses qui ont été émises sur l'origine des hommes actuels.

Jusque vers les années 1950, on était persuadé que l'homme moderne (*Homo sapiens sapiens*) était né en Europe. Originaire de Cro-Magnon, il aurait envahi l'Afrique et l'Asie. Mais depuis les années 1970, on sait que les ancêtres directs d'*Homo sapiens sapiens* existaient 60.000 ans plus tôt au Proche-Orient. Maintenant on est sûr que les origines de l'homme actuel remontent à plus de 100.000 ans. Ce que l'on ne sait pas, par contre, c'est s'il est apparu en un ou en plusieurs endroits à la fois.

Depuis la découverte du fossile de Néanderthal, en 1856, et jusqu'aux années 1950, on pensait que l'homme de Néanderthal s'était éteint entre 35.000 et 40.000 ans, pour être remplacé par l'homme moderne. Ce dernier apparaissait comme le bouquet final de l'évolution. Le squelette de Chancelade, en Dordogne, avait des similitudes avec les fossiles asiatiques et pouvait être leur ancêtre. Certains des squelettes découverts près de Menton auraient été à l'origine des populations noires alors que les Cro-Magnons étaient les ancêtres des populations blanches. « La France aurait été le berceau du peuplement de tout l'Ancien Monde » (Vandermeersch, 1995).

Les progrès réalisés dans la deuxième moitié du XXème siècle ont remis en cause ce modèle européen. Ce fut d'abord la découverte, dans les grottes de Skhul et de Gafzeh, en Israël, de nombreux restes humains de morphologie moderne que Howell et al. (1958) proposent d'appeler les Proto-Cro-Magnons et dont l'âge est compris entre 90.000 et 100.000 ans. Des hommes aussi différents que les Néanderthaliens et les hommes modernes ont vécu dans la même région et ont eu la même culture préhistorique, la culture moustérienne comme l'atteste, en particulier, les industries lithiques et les pratiques funéraires. Ce fut ensuite les nouvelles méthodes de datation radiochronologiques : thermo-luminescence et résonance de spin électronique. Les résultats des travaux, publiés en 1988, ont démontré que les hommes modernes d'Israël avaient près de 100.000 ans. A la même époque des découvertes comparables étaient réalisées en Afrique de l'Est et en Afrique du Sud. En Chine à Liujiang, un crâne fossile a été découvert dans une couche datée de 63.000 ans, mais il n'est pas certain que ce crâne soit bien celui d'un fossile moderne. En Europe, l'homme moderne apparaît plus tardivement, de manière incontestable seulement à partir d'environ 30.000 ans (Vandermeersch, 1995).

Ainsi, à la fin du siècle dernier, on possède des éléments pour répondre à la question : quand et où les hommes modernes sont-ils apparus ? A la première partie de cette question, en se basant sur les données fossiles, - les crânes d'Afrique de l'Est et du Moyen-Orient ont des

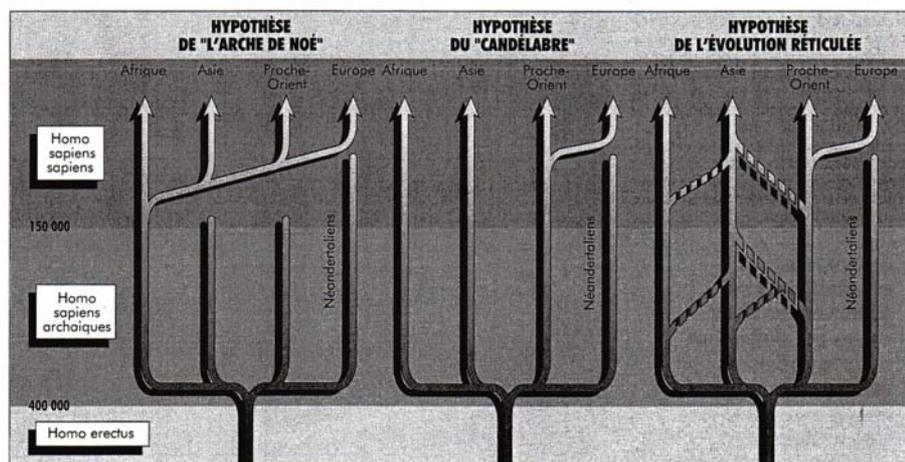
caractères hérités des *Homo sapiens archaïques* que l'on ne retrouve plus chez les hommes actuels, ce qui démontre que la forme moderne n'était pas encore complètement acquise il y a quelques 100.000 ans – on peut répondre que la lignée de l'homme moderne ne se situe probablement pas au-delà de 200.000 ans, voire même de 150.000 ans. Si généticiens (en se fondant notamment sur les différences de l'ADN mitochondrial des Amérindiens et des Australiens, isolés des autres populations, il y aurait respectivement 12.000 et 40.000 ans) et anthropologues s'accordent sur cela, ils se séparent profondément pour répondre à la deuxième partie de la question, à savoir le lieu d'apparition de l'homme moderne, en défendant des hypothèses radicalement opposées.

Selon l'une de ces hypothèses, les hommes modernes ont une origine unique qui est subsaharienne. C'est l'hypothèse de l'Arche de Noé. A partir de son origine unique, subsaharienne, l'homme moderne aurait progressivement occupé tout l'Ancien Monde en remplaçant les populations locales d'*Homo sapiens archaïques*. Cette hypothèse a été avancée et défendue par Cann et al. (1987) et par Waincoast et al. (1986) en se basant sur des travaux effectués à partir de l'ADN, respectivement de la mitochondrie et du noyau cellulaire des populations actuelles. Les critiques émises contre ce modèle sont vives concernant tout d'abord l'absence de métissage (l'hypothèse de l'Arche de Noé implique l'absence de flux génique entre les populations locales et la population immigrante), ensuite les dates retenues pour le premier peuplement de l'Amérique, de l'Australie et de la Nouvelle Guinée, les âges variant de plusieurs dizaines de milliers d'années, selon les écoles, et enfin l'absence de changements techno-culturels (si il y en a eu en Europe, il n'y en a pas eu en Asie et surtout au Proche-Orient).

La deuxième hypothèse suppose l'émergence plus ou moins concomitante des populations modernes dans plusieurs régions de l'Ancien Monde, le Proche-Orient, l'Afrique subsaharienne, l'Asie du Sud-Est et l'Asie continentale, c'est l'hypothèse appelée multirégionale ou hypothèse du candélabre. Cette hypothèse est défendue, notamment par Thorne et Wolpoff (1992). Les arguments en faveur de ce modèle multirégional de l'origine des hommes modernes, sont directement issus des fossiles. Si l'on trouve en Afrique une bonne succession de fossiles qui, sur 300.000 à 400.000 ans, seraient le témoin des étapes de l'évolution jusqu'à la forme moderne (comme, par exemple, le crâne de Nduvu, en Tanzanie, qui a des caractères très archaïques de type *erectus* mélangés à d'autres caractères plus modernes, comme par exemple la région occipitale régulièrement arrondie), il n'en est pas de même en Asie du Sud-Est, en Asie continentale et en Australie où, en particulier, les datations n'ont pas pu être clairement établies. Par exemple, certains caractères sont plus fréquemment présents chez les *Homo erectus* chinois que dans les autres populations de cette espèce. Or, certains de ces caractères se retrouvent dans les populations asiatiques actuelles avec une fréquence beaucoup plus élevée que dans les autres groupes humains. Il en est ainsi de la forme en pelle des incisives (un petit repli de l'émail le long des bords lingaux de la couronne donne à ces dents la forme d'une pelle). Or ce caractère est présent chez tous les Néanderthaliens mais il est beaucoup moins fréquent chez les Européens et chez les Africains. Ces caractères pourraient affirmer que les hommes actuels ont un patrimoine génétique qui prendrait racines dans les populations régionales fossiles de plusieurs centaines de milliers d'années. Mais l'on manque encore de fossiles pour confirmer et affiner ces observations.

La seule région du monde à laquelle le concept de remplacement peut être appliqué, est l'Europe où, en effet, les Néanderthaliens ont été remplacés par les hommes modernes à partir d'environ 40.000 ans, sans qu'il soit possible d'établir une relation phylogénétique entre les deux. Ailleurs, ce concept n'est pas applicable. Il y a des arguments en faveur de chacune des deux hypothèses, de l'Arche de Noé et du Candélabre.

Il y a 200.000 ans, l'Afrique au nord et au sud, et l'Asie étaient peuplées par des *Homo sapiens archaïques*, alors qu'en Europe, vivaient les pré-néanderthaliens. Ces populations avaient déjà subi une très longue évolution qui les avait amené proches de l'homme moderne. La dernière étape de cette évolution a pu se faire dans une seule de ces populations et diffuser ensuite dans les autres populations, mais il n'est pas du tout certain que ce processus se soit fait par remplacement et élimination des populations existant dans les autres régions, alors que les différences entre groupes migrants et autochtones étaient mineures, tant au plan biologique qu'au plan technologique. Aussi bien les données de la paléo-anthropologie que celles de la préhistoire ne permettent pas de retenir un tel scénario : « Il est plus probable que les modifications morphologiques qui ont marqué les étapes de la formation de l'homme moderne se sont répandues à la fois, par des mouvements de populations et par une diffusion génétique, à travers les groupes autochtones. On arrive ainsi à un schéma réticulé de l'évolution de notre espèce avec des continuités régionales qui constitueraient les branches principales et des anastomoses (points de communication) qui assureraient les échanges entre ces branches (Vandermeersch, 1995) ». Cette troisième hypothèse de l'évolution réticulée est figurée, avec les deux autres hypothèses, de l'Arche de Noé et du candélabre, sur la figure 73.



**Figure 73.** Les plus anciens fossiles humains de morphologie moderne (*Homo sapiens sapiens*) connus ont 100 000 ans et l'origine de ces populations doit se situer vers 150 000 ans, probablement pas avant 200 000 ans. Selon le schéma 1, qui représente l'hypothèse de « l'Arche de Noé », l'homme moderne serait apparu en un lieu, l'Afrique sub-saharienne, et il aurait progressivement occupé tout l'Ancien monde en remplaçant les populations locales d'*Homo sapiens archaïques*. Selon le schéma 2, qui correspond à l'hypothèse du candélabre, l'homme moderne descendrait des populations plus archaïques qui occupaient diverses régions de l'Ancien monde. Le schéma 3 combine les deux précédents en admettant à la fois des continuités régionales et la possibilité de flux géniques entre les populations (Vandermeersch, 1995).

Nous allons passer en revue les études qui ont été faites pour proposer ces hypothèses.

La période 1965-2000 vit la découverte d'un grand nombre de fossiles importants ainsi que des analyses chronologiques des restes fossiles relatifs aux dernières phases de l'évolution humaine (e.g., Arribas and Palmqvist, 2002; Arsuaga et al., 1993; Arsuaga et al., 1999; Bermudez de Castro et al., 1997; Brown et al., 1985; Delson, 1985; Gabunia et al., 2001; Howell, 1978; Howells, 1980; Jacob, 1973, 1975, 1981; Pilbeam, 1975; Pope and Cronin, 1984; Swisher et al., 1996; Tyler and Sartono, 2001; von Koenigswald, 1975; Walker and Leakey, 1993).

Pourtant, il n'est pas possible d'identifier les archives fossiles qui créent un impact marqué sur le débat phylogénétique. Chaque hypothèse phylogénétique repose sur une bonne base empirique, mais l'interprétation de cette base et/ou son contenu empirique varie d'une hypothèse à l'autre.

Ceci est bien illustré par les incertitudes qui entourent le statut de l'espèce "Homo erectus". Vers 1970, la plupart des paléanthropologistes considéraient Homo erectus comme une espèce répandue partout, durable et polytypique qui était directement ancestrale aux humains modernes. Depuis, les opinions des auteurs se sont déplacées dans deux directions opposées. Un groupe nie que *Homo erectus* ne soit transformé lui-même en Homo sapiens et/ou divisa l'échantillon fossile Homo erectus en un nombre possible de différentes espèces comme *Homo erectus* étroitement défini, *H. ergaster*, *H. heidelbergensis*, *H. steinheimensis*, *H. antecessor*, etc... (e.g. Andrews 1984 ; Groves 1989, Tattersall 1986, 1998 ; Stringer 1994 ; Wood 1992). D'un autre côté, d'autres auteurs continuent de maintenir qu'*Homo erectus* comme d'abord défini, est une espèce probablement directement ancestrale aux humains modernes (e.g. Kramer 1993 ; Krantz 1993 ; Turner et Chamberlain 1989). D'autres pensent même que la frontière entre *H. erectus* et *H. sapiens* est tellement arbitraire, que *H. erectus* doit simplement être confondu ou incorporé en Homo sapiens (e.g. Jelinek 1978 ; Tobias 1995 ; Wolpoff et al. 1994a). De telles divergences de vue sur le statut taxonomique d'*Homo erectus* sont largement expliquées non pas par les nouvelles découvertes fossiles, mais par les différences d'opinion sur les conceptions et les approches évolutionnistes générales (e.g. Delisle 2001).

La période après 1965 fut un tournant dans la biologie de l'évolution. Un certain nombre de développements théoriques sont survenus qui ont soulevé des questions sur leurs compatibilités avec le contenu théorique déjà développé dans la synthèse évolutionniste (Gould 1980, Stebbins et Ayala 1981). C'est dans ce contexte que le débat sur la survenue des humains modernes s'inscrit. Parmi ces nouveaux développements théoriques, il en est trois qui ont pu avoir des conséquences sur le débat.

Le premier est la méthode de taxonomie appelée systématique phylogénétique ou cladistique (e.g. Eldredge et Cracraft, 1980 ; Henning 1966 ; Wiley 1981). Comme nous l'avons vu, les analyses cladistiques ont pour but d'établir des relations phylogénétiques à l'intérieur d'un groupe donné de taxa (espèces, populations, individus) en distinguant parmi les caractères primitifs (pléiomorphies), les caractères dérivés partagés (synapomorphies) et les caractères dérivés uniques non partagés (autapomorphies). Pour les tenants de cette méthode, ce sont les caractères morphologiques partagés et non les primitifs qui sont des indicateurs des relations évolutionnistes. L'application de la méthode cladistique à la phylogénie des hominidés tardifs contribua à la promotion des hypothèses multilinéaires.

Le deuxième développement théorique qui favorise les hypothèses multilinéaires est le renouvellement de l'intérêt pour les espèces, la spéciation, et les événements évolutionnistes au et au-dessus du niveau de l'espèce (espèces, genres, familles) qui constitue, en fait un réseau de développement théorique sur le thème de l'espèce. La synthèse évolutionniste portait son attention en-dessous du niveau de l'espèce (sous-espèces, population, individus). Appliquée à l'évolution humaine, cette approche encourage l'interprétation de la variabilité morphologique comme des différences parmi les individus à l'intérieur de la même espèce, plutôt que comme des différences entre des espèces différentes. Maintenant, un certain nombre d'auteurs devinrent de plus en plus intéressés par les espèces plutôt que par les organismes individuels, les encourageant à chercher des différences morphologiques entre espèces dans les archives fossiles, les amenant à la négation de la notion que la microévolution explique, au moins en partie, entièrement la macro-évolution

Eldredge (1979) formalisa ces deux approches en compétition pour l'étude de l'évolution en faisant la distinction entre "approche transformationnelle" et "approche taxique". La première prétend que les mécanismes au niveau inférieur, tels qu'ils sont reconnus par la génétique des populations (i.e. sélection naturelle, adaptation) suffisent à expliquer tous les événements évolutifs au niveau des espèces et au-dessus, comme cela est indiqué dans la

synthèse évolutionniste. L'approche taxique, au contraire, reconnaît que la diversité des espèces (et celle des genres, familles, etc..) est, elle-même, un sujet valable d'étude, puisqu'elle est basée sur des processus évolutionnistes spécifiques, mais nécessairement distincts. Il est donc proposé que les modalités évolutionnistes observées au ou au-dessus du niveau de l'espèce (macro-évolution) ne sont pas exclusivement, et peut-être même pas de manière prédominante, le résultat de processus au-dessous du niveau de l'espèce (micro-évolution). Il est tenu que la sélection des espèces plutôt que la sélection des individus pourrait être le processus macro-évolutionniste majeur (e.g. Stanley 1975, 1979) d'où la proposition de remplacer les théories évolutionnistes basées sur l'extrapolation de processus microévolutionnistes pour expliquer les modalités macro-évolutionniste par une théorie comprenant la notion de hiérarchie (e.g. Gould 1980, Vrba et Eldredge 1984). Se rattachant à ce thème de l'espèce est la modalité ou le mode du changement. Ce dernier est-il un processus continu et graduel, comme promu par la conception de gradualisme phylétique ou est-il uniquement épisodique et brusque, suivi de longues périodes de stase, comme cela est proposé dans la théorie des équilibres ponctués (Eldredge et Gould 1972 ; Gould 1992) ? Ce débat, gradualisme versus équilibre ponctué, a été rapidement importé en paléanthropologie et dirigé, plus particulièrement sur les phases tardives de l'évolution humaine.

Accompagnant ces développements, il fut proposé que les espèces ne soient pas considérées comme des classes (ou groupes) composées d'organismes individuels (comme dans la synthèse) mais plutôt comme des entités ou des individus eux-mêmes définis comme entités spatio-temporelles (e.g. Ghiselin 1974 ; Hull 1976).

Un troisième développement théorique concerne la nature du lien entre les mécanismes du développement (les processus) et les modalités évolutionnistes. Le fondateur de la cladistique, Hennig, pose la question de savoir s'il est réalisable d'étudier simultanément les modalités et les processus parce que l'opinion d'un chercheur sur les processus évolutionnistes ou les mécanismes pourrait influencer l'interprétation des modalités évolutionniste ou de la phylogénie. Certains cladistes critiquèrent la nouvelle systématique qui accompagna la synthèse évolutionniste précisément parce que les études des modalités et des processus sont imbriquées dans cette dernière approche. Il fut mis en avant que la méthode cladistique, pour sa part, étudie les modalités évolutionniste (phylogénie) indépendamment de toute théorie ou processus évolutionniste (e.g. Schafersman 1985). On croyait que l'étude de la phylogénie pouvait être compromise si elle était effectuée avec l'aide des théories évolutionnistes ; un écueil qui peut être évité par la méthode cladistique.

Des critiques similaires furent faites en paléanthropologie, notamment par Delson et al. 1977 et Kimbel, 1991. Ces critiques visaient la notion que la reconstruction de la phylogénie pourrait être basée uniquement sur la morphologie (les fossiles), excluant ainsi toute référence aux processus évolutionnistes ou théories. Les cladistes, qui font une distinction marquée entre les modalités et les processus évolutionnistes supposent qu'il est possible de rechercher les premières indépendamment des derniers, considérant ainsi que les deux ne sont pas liés (e.g. Cracraft, 1981). Ce n'est que lorsque les modalités évolutionnistes sont établies qu'on peut se tourner vers les questions concernant les processus évolutionnistes (e.g. Platnick 1979 ; Schafersman 1985).

Ces opinions n'étaient pas partagées par les partisans de la synthèse évolutionniste (e.g. Bock 1974 ; Mayr et Ashlock 1991 ; Simpson 1975). Pour eux, les caractères taxonomiques ou morphologiques sont des expressions de la biologie toute entière de leurs porteurs, faisant partie d'un système vivant intégré en relation avec les autres organismes et les conditions environnementales. Ils affirment que l'évaluation d'un caractère morphologique particulier pourrait changer lorsque l'on considère les autres types d'information. Par conséquent, les processus évolutionnistes ne peuvent pas être sans rapport avec les modalités évolutionnistes

pour la simple raison que l'ordre trouvé chez les organismes dans les phylogénies, reflète leurs histoires évolutionnistes qui, en les intégrant, ne peuvent être comprises que par référence aux mécanismes du changement évolutionniste (e.g. Bock 1977, 1981 ; Szalay 1981, 1991).

Ce débat n'a pas été sans conséquence pour l'évolution humaine. C'est durant cette phase qu'un accroissement significatif du cerveau et une complexification dans les technologies des outils de pierre furent clairement perçus.

Si la morphologie seule est utilisée pour établir cette partie de la phylogénie humaine, on doit faire état d'arguments pour démontrer que la variabilité morphologique observée dans les archives fossiles est trop importante pour s'inscrire dans une seule lignée évolutionniste menant aux humains modernes. D'un autre côté, si d'autres aspects biologiques et comportementaux sont ajoutés à l'analyse morphologique, on doit prétendre que des individus à gros cerveau et fabriquant des outils furent capables de répondre efficacement à la pression de l'environnement, de sorte qu'un événement de spéciation dans cette lignée évolutionniste fut improbable. La variabilité morphologique observée dans cet échantillon de fossiles peut être interprétée différemment.

Ces trois développements ont influencé le débat sur la phylogénie des hominidés tardifs en faveur soit d'hypothèses linéaires (le modèle "Hors d'Afrique"), soit d'hypothèses multilinéaires (le modèle multirégional). Un caractère commun du débat est que plusieurs auteurs favorisant les hypothèses multilinéaires, pensent que l'Afrique est le berceau des hominidés. Ceux-ci ressemblent vraiment à l'homme moderne au Pléistocène moyen ou supérieur précoce avant de se répandre dans le monde entier. De leur point de vue, ceci contribua à l'extinction des autres hominidés d'aspect moins moderne. Un autre caractère de ce débat, après 1970, est que plusieurs partisans des hypothèses multilinéaires n'ont d'abord pas été convertis à cette vision de la phylogénie humaine. Bien sûr, les années 1970, 1980 virent un intérêt renouvelé pour cette conception des hominidés tardifs, après une période durant laquelle la majorité des auteurs étaient engagés dans des hypothèses parallèles et linéaires dans les années 1960 et au début des années 1970. Par exemple, Tattersall n'était d'abord pas prêt sur la base de principes cladistiques, d'exclure la possibilité que les hominidés tardifs représentés par *Homo habilis*, *H. erectus*, les Néandertaliens et *H. sapiens*, ne soient pas insérés dans une hypothèse multilinéaire (Tattersall et Eldredge 1977). Cependant, Tattersall n'aurait pas exclu une hypothèse linéaire comme étant la vraie modalité de l'évolution humaine (Tattersall 1986). Il ne le fit que quelques années plus tard (Tattersall 1993, 1997, 1998). Alors, il prétend qu'*Homo sapiens* a évolué directement d'*H. ergaster* par l'intermédiaire d'*H. heidelbergensis*, avec *H. erectus* et *H. néanderthalensis*, représentant les branches collatérales éteintes, chacune dérivant indépendamment, à des temps différents, du tronc principal menant aux humains modernes. Tattersall était engagé dans la vision que l'Asie de l'est (*Homo erectus*) et l'Europe (*H. neanderthalensis*) furent occupés jusqu'à tout récemment, par des espèces quelque peu spécialisées qui originellement, apparurent en Afrique jusqu'à ce qu'elles furent supplantées par des émigrants africains, les ancêtres directs des humains modernes. Tattersall était en faveur de faire dériver tous les humains modernes d'une seule et récente source africaine.

Comme Tattersall, Wood (1984 ; Bilborough et Wood 1986) reconnut que le nombre d'espèces formant le genre *Homo* était plus grand que ce que l'on croyait auparavant. Au milieu des années 1980, Wood voyait la phylogénie des hominidés tardifs comme étant caractérisée par au moins un événement de spéciation (Wood 1984 ; Bilborough et Wood 1986). Sur la base de principes cladistiques, Wood pensait qu'il est impossible de décider si *Homo habilis* ou *H. erectus* ont donné directement naissance aux humains modernes à l'exclusion d'une ou de l'autre espèce. Quelle que soit la bonne opinion, Wood était amené à concevoir *Homo erectus* comme une branche collatérale éteinte ne menant pas directement à

*H. sapiens*, car les deux avaient probablement un ancêtre commun. Dans les années 1990, Wood (1992, 1996 ; Wood et Collard 1999) a raffermi son hypothèse multilinéaire en reconnaissant plusieurs autres espèces et branches collatérales au genre *Homo*. Dérivant les humains modernes d'*Homo ergaster*, à l'exclusion d'*H. habilis* et d'*H. rudolfensis*, Wood (1992, 1996) pense que cette espèce ancestrale a donné naissance indépendamment, à la fois à *H. erectus* branche éteinte et à la branche survivante *H. sapiens*. Les humains modernes ont évolué d'*Homo ergaster* non directement, mais par l'intermédiaire d'*H. heidelbergensis*, une espèce qui est également ancestrale à la branche éteinte *H. neanderthalensis*. Wood pense que l'homme moderne est d'origine africaine, au Pléistocène moyen, bien que cela ne soit pas complètement prouvé maintenant.

Groves (1989) voit l'évolution des hominidés tardifs comme une modalité buissonnante caractérisée par des événements de spéciation et de quasi-spéciation, selon des modèles d'évolution cladistique et d'équilibre ponctué. Il reconnaît un certain nombre d'espèces différentes mais aussi plusieurs sous-espèces différentes. En plus d'*Homo sapiens* et d'*H. erectus*, qu'il définit de manière étroite, il identifie *H. ergaster* et une espèce non dénommée d'*Homo* de grade *erectus* ce qui implique une évolution parallèle de plusieurs lignées éteintes, suivie plus tard, d'événements de spéciation incomplète intéressant essentiellement uniquement des sous-espèces.

Rightmire (1985) considère d'abord une hypothèse linéaire mais pas graduelle, ponctuée avec survenue des humains modernes à la fin du Pléistocène à partir d'*Homo erectus*. Cependant, peu de temps après, Rightmire (1986, 1988, 1990, 1994, 1999, 1998) envisage que le processus évolutionniste est plus complexe que ce qu'il avait d'abord pensé. Sa conception phylogénétique fait dériver l'espèce polytypique *H. erectus* d'une espèce précoce d'*Homo* africaine avant de se répandre à travers le Vieux Monde. A partir de là, un segment moins spécialisé d'*Homo erectus* donna naissance, en Afrique, à *H. heidelbergensis* au Pléistocène moyen – une espèce qui, éventuellement, occupa également l'Europe – alors qu'une partie de l'espèce précédente continua d'évoluer en Asie jusque tout récemment, avant son extinction probable. Au Pléistocène moyen, *Homo heidelbergensis* donna naissance indépendamment à la fois à *H. néanderthalensis* en Europe et *H. sapiens* en Afrique, cette dernière espèce étant probablement l'ancêtre exclusif de tous les humains modernes.

Comme plusieurs de ses contemporains, Stringer (1974, 1978) n'était d'abord pas en faveur d'une hypothèse multilinéaire, mais, en appliquant les principes cladistiques à ses études, il en arriva à une conception multilinéaire dans les années 1990. A ce moment, Stringer (1990, 1992, 1994 ; Stringer et Mc Kie 1996) maintient que les humains modernes descendent d'un *Homo erectus* précoce africain, mais non sans être passé par un stade ultérieur d'*H. heidelbergensis*, ce qui implique que la partie est-asiatique d'*Homo erectus* persiste jusqu'à récemment avant d'être conduite à l'extinction par des espèces plus récentes. *Homo neanderthalensis*, comme *H. sapiens* évoluèrent à partir d'*H. heidelbergensis*, mais furent également amenés à s'éteindre en Europe et en Asie de l'ouest. Selon Stringer, tous les humains modernes trouvent leurs origines dans une source africaine unique récente, ayant un aspect moderne, datée du Pléistocène moyen ou supérieur précoce, comme on peut le constater dans les restes fossiles de la caverne de Border et de Klasies River Mouth en Afrique du Sud. Pendant qu'ils sortaient d'Afrique pour se répandre dans le Vieux Monde, les *Homo sapiens* modernes sont entrés avec succès en compétition avec les autres espèces d'hominidés, contribuant ainsi à leur extinction. Stringer reconnaît qu'une certaine interfécondité entre les espèces d'hominidés modernes et archaïques a pu se produire pendant ce processus de remplacement, mais de manière limitée et avec un impact négligeable sur les humains modernes. Par conséquent, la position de Stringer est à mettre avec celle des partisans du modèle "Hors d'Afrique".

Mais pour d'autres, une origine non africaine des hommes modernes est possible.

Bräuer (1984, 1989, 1990, 1992, 1994) par exemple, envisage cette phylogénie comme étant un processus complexe mais probablement dépourvu de tout événement de spéciation complet. Ce processus est lent durant une grande partie du Pléistocène au cours duquel *Homo erectus* a été transformé en *H. sapiens* à travers une série de grades évolutionnistes successifs, et imbriqués : *H. erectus* primitif, *H. erectus* développé, *H. sapiens* archaïque précoce, *H. sapiens archaïque tardif* et *H. sapiens anatomiquement moderne*. Cependant, pour Bräuer, ces grades ne se sont pas déroulés uniformément à travers le Vieux Monde. Alors que les *Homo sapiens anatomiquement modernes* sont survenus rapidement en Afrique au Pléistocène moyen ou supérieur comme on peut le constater sur les fossiles de Bodo, Broken Hill, Omo, Florisbad, Klasies River Mouth etc...des hominidés paraissant moins modernes évoluèrent ailleurs. En Europe, *Homo sapiens neanderthalensis* fut entièrement remplacé par *Homo sapiens anatomiquement moderne* venant d'Afrique par absorption et hybridation. En Asie du Sud et de l'Est, la naissance des humains modernes fut plus complexe car, bien que le flux génique d'*Homo sapiens anatomiquement moderne* d'Afrique y ait contribué, il semble que la population d'*H. erectus asiatique* ait déjà évolué localement vers des espèces plus modernes, par conséquent cette population n'est pas une branche éteinte de l'évolution humaine. Cette conception de Bräuer a été appelée l'hypothèse "sapiens Afro-Européenne".

D'autres auteurs luttèrent contre cette conception qui envisage un modèle de remplacement dans lequel une espèce d'hominidé paraissant moderne – après sa naissance dans une région géographiquement localisée – va quitter son berceau pour remplacer complètement ou partiellement les autres hominidés paraissant moins modernes. Ces auteurs (Frayser et al. 1993 ; Wolpoff et al. 1994b) envisagent que la transformation d'une population archaïque en une population paraissant moderne survint à plus d'une occasion et en plusieurs endroits géographiquement différents, troquant ainsi le concept de remplacement pour le concept d'évolution régionale. Pour ces auteurs, le processus évolutionniste des hominidés tardifs n'est pas caractérisé par des événements de spéciation, car il survint à l'intérieur d'un système génétique unique. Pour eux, il est nécessaire d'interpréter les phases tardives de l'évolution humaine à la lumière des mécanismes évolutionnistes, la sélection naturelle, le flux génique, la dérive génique, la culture, etc...

Deux hypothèses phylogénétiques principales basées sur le concept d'évolution régionale ont été proposées. Dans l'une, développée par Smith (1984, 1985, 1991, 1992), assez de continuité évolutionniste est observée localement en Afrique, en Europe et en Asie, entre les populations d'hominidés modernes et archaïques pour réfuter un processus de remplacement par une population unique et originellement localisée, d'individus paraissant modernes. Smith explique le processus de modernisation des hominidés tardifs par le relâchement des forces sélectives causé par des facteurs technologiques améliorés et des stratégies comportementales plus efficaces. Cependant, il l'explique aussi par un flux génique venant de populations paraissant plus modernes en Afrique et en Asie de l'Ouest, vers des espèces d'hominidés en Europe, en Australie et en Asie de l'est. Il y aurait donc une assimilation de gènes par la migration des gènes eux-mêmes d'une population voisine à la suivante. Cette position est appelée modèle d' "assimilation".

La deuxième de ces hypothèses a été proposée par Thorne et Wolpoff (1992) et Wu Xinzhi (1998). Elle nie ce flux de gènes préconisé par Smith et admet que les hommes anatomiquement modernes sont apparus collectivement dans plusieurs régions géographiques différentes et non nécessairement en même temps. Ce modèle d' "Evolution Multirégionale" dit que depuis que *Homo erectus* a migré hors d'Afrique pour la première fois au Pléistocène inférieur, l'évolution humaine a constitué une espèce unique évoluant de manière polytypique qui s'est répandue à travers le Vieux Monde et qui est sujette à des forces évolutionniste

variées. Alors que les pressions de sélection et la dérive génétique créent des différences régionales dans diverses régions, le flux génique entre ces régions a maintenu assez de cohésion pour éviter la séparation de ces espèces. Les partisans de cette hypothèse reconnaissent une continuité morphologique entre les premiers (archaïques) et les derniers (modernes) hominidés dans des régions comme l'Afrique, l'Europe et le Levant, l'Asie de l'est et l'Australie.

Le modèle d'Evolution Multirégionale est une forme de l'hypothèse d'évolution parallèle : les humains modernes ont des racines généalogiques profondes dans leurs régions respectives, expliquant ainsi les caractères qu'ils partagent avec leurs ancêtres locaux. Cependant, les différentes lignées évolutionnistes hominidés ne sont pas complètement indépendantes les unes des autres, puisqu'elles sont reliées par un réseau de flux génique qui permet de partager certains caractères et certaines innovations entre régions géographiques différentes. Dans ce modèle, la transition d'*Homo erectus* à *H. sapiens* est graduelle et n'est pas une coupure. Plus on affirme que plusieurs lignées évolutionnistes différentes d'hominidés contribuent indépendamment à la naissance des humains modernes, plus on se dirige vers une hypothèse parallèle. D'un autre côté, plus on prétend que les différentes lignées évolutionnistes d'hominidés ancestrales aux humains modernes sont en contact (par hybridation ou par flux génique), plus on tend vers une hypothèse linéaire. Comme cet exemple l'illustre, la différence entre une hypothèse parallèle stricte et une hypothèse linéaire stricte est fonction de combien de variabilité morphologique, aussi bien que d'isolation, est permise entre les régions géographiques dans une période de temps unique. Dans ce spectre théorique de conceptions phylogénétiques allant imperceptiblement d'hypothèses strictement parallèles à des hypothèses strictement linéaires, le modèle d'Evolution Multirégionale représente une hypothèse parallèle qui autorise suffisamment de flux génique entre les différentes régions géographiques pour éviter la séparation entre les espèces.

Un certain nombre de concepts ont été proposés qui sont peut-être connus de manière plus appropriée comme hypothèses linéaires, alors qu'une portion variable d'évolution régionale est, implicitement ou explicitement, reconnue en eux. Il faut dire ici qu'il n'y a pas de contradiction à proposer une hypothèse linéaire pour les hominidés récents et de reconnaître, en même temps, un événement possible de spéciation impliquant, par exemple, l'extinction des Néanderthaliens (e.g. Ferembach 1986). Ces hypothèses linéaires décrivent un processus évolutionniste complexe intéressant un grand nombre de populations d'hominidés depuis le Pléistocène inférieur. Aucun partisan de ces hypothèses linéaires ne prétend que les populations qui ont pris part à ce processus, ont contribué directement à la constitution génétique des humains modernes.

Comme partisan d'une hypothèse linéaire, Jelinek (1978, 1980, 1981, 1985) envisage la dernière partie de l'évolution humaine comme une lignée évolutionniste unique mais complexe suivant une tendance graduelle vers les humains modernes et caractérisés par une variation d'ordre infraspécifique uniquement. Niant que migration et extinction puissent expliquer la variabilité observée dans les archives fossiles, Jelinek envisage deux autres facteurs, d'une part une évolution en mosaïque, c'est à dire la notion que les caractères morphologiques archaïques et progressifs d'un individu unique changent à différentes vitesses et à des degrés différents, expliquant ainsi à la fois la variabilité observée parmi les individus appartenant à la même population et parmi les individus appartenant à différentes populations au même horizon, et, d'autre part, une évolution locale sur de grandes régions géographiques/écologiques modulées par la densité de la population et l'isolation génétique. Etant incapable de distinguer la transition entre *Homo erectus* et *H. sapiens*, Jelinek suggère de les inclure dans une seule espèce constituée de deux sous-espèces successives : *Homo sapiens erectus* et *Homo sapiens sapiens*.

Bilsborough (1978, 1983, 1992), pour expliquer la variabilité observée dans les archives fossiles des derniers hominidés, fait appel à des facteurs tels que mosaïque évolutionniste, évolution régionale, migration, degrés variés de flux génique et hybridation. Après qu'une partie des *H. erectus* soient sortis d'Afrique, des caractères nouveaux avantageux ont été partagés d'une région à l'autre par flux génique, l'espèce polytypique *Homo erectus* subit un changement phylétique ou anagénétique complexe mais rapide vers les humains modernes, sans spéciation durant cette dernière étape de l'évolution humaine. La continuité entre *Homo erectus* et *H. sapiens* dans plusieurs régions, indique que des tendances morphologiques similaires sont survenues à travers le Vieux Monde.

Dans une autre manière de conceptualiser la transformation anagénétique des derniers hominidés, Tobias (1978, 1991) fait appel au processus d'évolution réticulée. Depuis leur sortie d'Afrique, les espèces successives d'*Homo erectus* et d'*H.sapiens* furent composées de plusieurs sous-espèces qui se répandirent à travers le Vieux Monde. Par un processus continu de migration entre régions géographiques, associé avec suffisamment de capacités mentales pour s'hybrider avec des conjoints ayant quelques différences phénotypiques, l'évolution humaine a été un réseau complexe de souches ou de populations de niveaux infraspécifiques. En d'autres mots, il s'agit d'une radiation adaptative constituée non pas de différentes espèces mais de plusieurs sous-espèces.

Pour Brace (1979, 1991, 1992, 1995), il n'y eut pas d'événement de migration majeur aux dernières étapes de l'évolution humaine après que les *Homo erectus* initiaux se répandirent dans le Vieux Monde, ce qui signifie que la survenue et la transition d'*H.sapiens* à partir d'*H. erectus* n'était pas localisée géographiquement mais largement répandue à travers son territoire et se produisit approximativement au même moment et à la même vitesse évolutionniste partout. La relative homogénéité de ce processus de transition est partiellement expliquée par un flux génique continu entre les populations d'hominidés modernes au même moment, mais par dessus tout, par des pressions de sélection similaires auxquelles ces populations furent confrontées. Les nouvelles innovations culturelles diffusèrent d'une population à l'autre et donnèrent les mêmes réponses culturelles sous l'effet de ces pressions de sélection. Ceci généra les mêmes réponses adaptatives morphologiques. Dans cette vision de l'évolution humaine, la culture est la niche écologique principale dans laquelle les derniers hominidés oeuvrent.

### **V.2.2. Apport de la génétique**

Alors que les anthropologues débattaient de la phylogénie humaine avec l'aide des archives fossiles, les anthropologistes moléculaires entrèrent en scène après les années 1985. Il fut suggéré que l'étude de la diversité génétique des humains modernes pourrait révéler l'histoire évolutive de notre espèce. L'idée clé est la suivante : tout comme la divergence entre deux espèces, à partir d'un ancêtre commun, permettra l'accumulation de différences génétiques au cours du temps – information qui peut être utilisée pour établir à la fois les relations (la distance génétique) et le temps de divergence (l'horloge moléculaire) – les différences génétique entre les "races" ou les populations d'humains modernes, pourraient être utilisées pour établir le temps de leur divergence d'un ancêtre commun ainsi que leurs proximités respectives.

Les progrès réalisés au début de ce siècle en génétique moléculaire ont amené les auteurs à reprendre et à affiner ces modèles de l'origine de l'homme moderne. Toutefois, les études moléculaires ne furent pas d'une grande aide pour savoir si l'ancêtre de l'homme moderne vivait au Pleistocène inférieur ou avant. Contrairement à sa contribution non ambiguë pour établir un lien exclusif entre les humains et les deux grands singes africains,

l'anthropologie moléculaire n'a pas été capable jusqu'à présent, de reproduire cette performance avec les dernières phases de l'évolution humaine. Au lieu de cela, les anthropologistes moléculaires s'enfoncèrent dans des débats internes qui miment ceux qui sont conduits sur la base des archives fossiles.

L'étude de la variation du génome humain, à la fois au plan de l'individu et au plan de la population, permettra de comprendre pourquoi chaque humain est différent dans sa morphologie, son comportement, ses risques d'avoir des maladies, ses chances de répondre à un traitement, etc...

Cann et al. (1987) ont étudié l'ADN mitochondrial de 147 sujets originaires de cinq régions géographiques distinctes : l'Afrique, l'Asie, l'Europe, l'Australie et la Nouvelle-Guinée. Les analyses ont démontré que le nombre de types d'ADN différents (133) est presque égal au nombre d'individus étudiés. De plus, les différences entre individus d'une même région sont parfois supérieures à celle entre individus de deux régions différentes. Les auteurs n'ont donc pas pu établir les profils génétiques des cinq groupes précédents et les comparer, comme on le fait, avec les systèmes génétiques classiques. Aussi les auteurs ont comparé deux à deux les séquences d'ADN des sujets issus de zones géographiques différentes pour construire des arbres phylogénétiques. Ils ont obtenu un arbre où une branche de séquences uniquement africaines se sépare du rameau central constitué de séquences à la fois africaines et non africaines. Ce résultat a abouti à l'hypothèse "Hors d'Afrique" parfois nommée thèse de l'Eve africaine. Cann et Wilson (1987) ont calculé l'âge de l'ancêtre commun des séquences étudiées en utilisant l'hypothèse de l'horloge moléculaire, selon laquelle les mutations s'accumulent à peu près régulièrement au cours du temps, en tout cas en ce qui concerne les gènes neutres vis-à-vis de la sélection naturelle. Les auteurs ont estimé que l'ADN mitochondrial mutait au rythme de 2 à 4 % par million d'années. Ainsi, l'ancêtre commun des séquences d'ADN étudiées aurait autour de 200.000 ans.

Mais ces conclusions sont discutables car elles n'ont pas de support statistique et on peut obtenir des phylogénies qui ne séparent pas les types d'ADN africains de ceux des autres populations et qui sont tout aussi probables. De plus, les phylogénies établissent des filiations de gènes à travers des générations d'individus et non des filiations de populations. Or, les deux types de généalogies ne coïncident pas : l'histoire des gènes est imbriquée dans celle des populations, plus compliquée, les méthodes d'analyse phylogénétique permettent de reconstituer l'évolution génétique des espèces, qui, après divergence à partir d'un ancêtre commun, ne se croisent plus entre elles. Or, l'histoire des populations humaines comprend aussi des échanges de gènes lors de migrations, entre populations différentes déjà séparées. De plus, le degré de grande diversité génétique d'une population n'indique pas forcément sa plus grande ancienneté : une population numériquement importante accumule davantage de mutations qu'une population d'effectif plus restreint dans le même laps de temps. On peut supposer que l'Afrique était, peut-être, seulement le continent le plus peuplé, il y a quelques centaines de millions d'années, sans être la terre d'origine. Enfin, les auteurs ont supposé que l'ADN mitochondrial est neutre. Si tel n'était pas le cas, les conclusions ne seraient pas exactes.

Les travaux de Cann et al. ont été critiqués. Pour éviter ces critiques, Ingman et al (2000) ont étudié la totalité de la molécule d'ADN mitochondrial. La phylogénie qu'ils ont obtenue à partir de l'analyse de 53 individus du monde entier, comporte plusieurs branches africaines qui se séparent d'un rameau principal constitué de branches africaines et non africaines. La racine de l'arbre remonte à 170 000 ans et la première branche qui ne soit pas exclusivement africaine à 52 000 ans. Les auteurs interprètent ces données comme une variante de la théorie "Out of Africa" : l'homme moderne serait apparu en Afrique, mais y aurait évolué pendant une longue période avant de quitter le continent pour la première fois, il y a tout au plus 50 000 ans. Toutefois, cette interprétation de données moléculaires est

incompatible avec la présence des restes fossiles d'hommes modernes vieux d'environ 100.000 ans au Proche-Orient (à Skuhl et à Qafzeh), 67 000 ans en Chine (à Liujiang) et au moins 45 000 ans en Océanie. De plus, on peut renouveler, ici, les critiques précédentes : l'arbre des gènes n'est pas un arbre des populations.

Une autre approche, basée sur la théorie de la coalescence, a été utilisée. La théorie de la coalescence décrit la généalogie d'un échantillon de gènes jusqu'à leur ancêtre commun. Le terme de coalescence fait référence au moment où, en remontant dans le passé, deux lignages fusionnent chez un individu, car celui-ci a transmis au moins deux copies d'un même gène à ses descendants. Le temps de coalescence est le nombre moyen de générations pour que deux lignages tirés au hasard dans la population coalescent. La probabilité pour que deux gènes coalescent à la génération précédente est d'autant plus grande que la population est réduite. Le temps de coalescence est d'autant plus long que la population est grande.

La généalogie d'un échantillon de gènes dépend aussi du nombre de descendants par individu. Certains individus ne transmettent pas ou peu de leurs gènes, alors que d'autres en transmettent beaucoup de copies. Ainsi, comme les généalogies dépendent de facteurs démographiques, on peut les utiliser pour reconstituer l'histoire démographique des populations. On arrive ainsi à retracer les expansions de populations et même à les dater.

L'étude de l'ADN mitochondrial de 67 populations réparties dans le monde entier, a permis de conclure que l'expansion la plus ancienne avait eu lieu en Afrique de l'Est, il y a 110 000 ans. Les suivantes remonteraient à 70 000 ans environ, en Afrique méridionale, en Asie orientale et en Océanie, à 57 000 ans en Amérique, à 42 000 ans en Europe, en Inde et au Proche-Orient. Ces dates sont proches de celles des premières occupations des continents par l'homme moderne, estimées d'après les plus anciens fossiles découverts à ce jour, mais elles marquent l'expansion démographique ou géographique de ces populations et non leur apparition (Sanchez-Mazas, 2007). Si ces études de l'ADN mitochondrial concordent toutes sur un point, à savoir que l'Afrique n'est pas homogène sur le plan génétique, elles autorisent, toutefois, de multiples interprétations aussi bien sur les lieux d'origine de l'homme moderne que sur les dates de différenciation génétique des populations humaines.

Pour essayer de lever ces incertitudes, on s'est adressé au chromosome Y qui n'est transmis que par les hommes. Underhill et al. (2001) sont ainsi arrivés à la conclusion que l'ancêtre commun des gènes du chromosome Y n'aurait que 59 000 ans et serait beaucoup moins vieux que celui des gènes de l'ADN mitochondrial (vieux de 100 000 à 200 000 ans). Pour interpréter ces résultats, les auteurs proposent que l'homme moderne serait apparu en Afrique, il y a 130 000 à 70 000 ans, d'après les indices paléontologiques, mais il aurait émigré sur les autres continents, il y a 59 000 ans, d'après leur étude du chromosome Y.

Toutefois, cette interprétation est à nouveau discutable, puisque chaque gène a probablement un ancêtre commun d'âge différent. En outre, pour les besoins de leur étude, Underhill et al. ont considéré que le chromosome Y n'avait pas été influencé par la sélection naturelle, ce qui semble improbable. Ainsi, comme pour l'ADN mitochondrial, l'histoire du peuplement, que l'on déduit de l'étude du chromosome Y, est incertaine.

Dans une autre étude du chromosome Y, Hammer et al. (2001) proposent un autre scénario, baptisé "Out of Africa and back again" : l'homme moderne aurait migré hors d'Afrique, se serait ensuite différencié génétiquement en plusieurs lignées sur les autres continents, puis une partie de la population asiatique serait revenue en Afrique, ce qui expliquerait ainsi la grande diversité génétique africaine actuelle. Ce retour en Afrique se serait fait il y a quelques 30 000 ans. Cette interprétation de Hammer et al. a été confortée par des études sur d'autres gènes, ceux de l'hémoglobine, qui ont suggéré qu'une partie au moins du patrimoine génétique humain moderne était de source asiatique ancienne. Les populations

asiatiques actuelles seraient presque aussi diversifiées que les populations africaines, discréditant l'idée que les populations africaines auraient la plus grande ancienneté. Une étude du chromosome sexuel X a démontré que l'ancêtre commun des gènes analysés avait 1,8 millions d'années. Selon cette même étude, l'humanité était déjà subdivisée en groupes de populations génétiquement distinctes, il y a 200 000 ans (Sanchez-Mazas, 2007).

Une autre étude d'un long fragment d'ADN non codant (c'est-à-dire ne produisant pas de protéines, donc probablement neutre vis-à-vis de la sélection naturelle), a démontré que le degré de diversité génétique était équivalent entre Africains et non Africains, et que l'âge de l'ancêtre commun des séquences analysées, était de 1,3 millions d'années. Ainsi, ces résultats étayaient la théorie du multirégionalisme, puisque les gènes des populations actuelles auraient évolué au cours de périodes très longues, antérieures à l'apparition de l'homme moderne (Sanchez-Mazas, 2007).

Si les humains sont similaires au chimpanzé à 98,8 % au plan nucléotidique, les humains sont beaucoup plus semblables les uns aux autres, différant en moyenne par une variation à seulement 1 sur 500 à 1000 nucléotides. A partir de cette donnée, Tischkoff et Verrelli (2003) discutent les implications en découlant pour établir l'origine de l'homme moderne. Ceci fait suite à un travail précédent de Harpending et Rogers (2000). Plusieurs modèles sont proposés par les biologistes moléculaires. Ils sont représentés sur la figure 74 de Tishkoff et Verrelli (2003) :

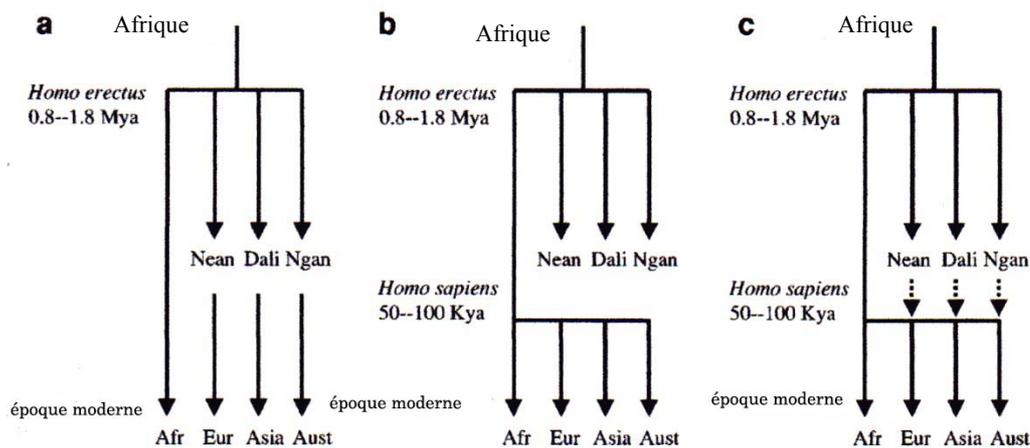


Figure 74. Modèles de l'évolution humaine moderne. a) Origine multirégionale ; b) Origine africaine récente ; c) Hybridation/Assimilation. Les lignes en pointillés indiquent le flux génique entre Homo Archaïque et Homo Moderne. Néan, Néanderthal ; Ngan, Ngandong ; Afr, Africains ; Eur, Européens ; Aust, Australiens.

a) Le modèle de l'origine multirégionale (OMR) qui propose que depuis la radiation d'*Homo erectus* d'Afrique, en Europe et en Asie, 0,8 à 1,8 Ma, il y a eu une transition continue parmi les populations régionales d'*Homo erectus* à *Homo sapiens* avec évolution sur de longues périodes de temps dans les régions où l'on a ces populations aujourd'hui ; cette évolution parallèle s'étant effectuée par un flux génique considérable entre les populations sur de grandes régions géographiques. Le modèle implique un grand effectif des populations.

b) Le modèle de l'origine africaine récente (OAR), encore appelé "Hors d'Afrique", qui postule que toutes les populations non-africaines descendent d'un ancêtre *Homo sapiens* anatomiquement moderne qui évolua en Afrique, il y a 100.000 à 200.000 ans et qui se répandit et se diversifia dans le reste du monde, supplantant les populations d'Homo

archaïques présentes hors d'Afrique, comme par exemple, les Néanderthaliens (Stringer 2002 ; Stringer et Andrews, 2002 ; Lahr, 1996).

Un variant de ce modèle appelé l'hypothèse du jardin d'Eden (HJE) suggère que les populations sont restées à petits effectifs et subdivisées pendant un certain temps après la migration initiale des hommes modernes hors d'Afrique ; ceci a été suivi par une expansion rapide des populations, ces dernières 50.000 années (Harpending et al, 1993). Les modèles OAR et HJE prédisent que toutes les lignées génétiques des populations humaines sont issues d'un ancêtre commun récent africain. Ce modèle ne requiert pas de flux génique répandu à travers le monde.

c) Des modèles intermédiaires ont été proposés, appelés quelquefois modèles d'assimilation ou d'hybridation. Ces modèles suggèrent que le flux génique entre les différentes populations régionales des premiers hommes, n'aurait pas été égal dans le temps et dans l'espace. Les modèles d'hybridation autorisent un certain flux génique entre les hommes anatomiquement modernes migrant hors d'Afrique et les populations archaïques hors d'Afrique, d'où une contribution de gènes des populations archaïques africaines et non-africaines au pool génique moderne.

Comme on le voit, ces modèles sont superposables à ceux proposés par les paléontologistes.

La majorité des données génétiques sont en faveur du modèle OAR. Cependant des variations du modèle OAR qui tiennent compte d'un flux génique entre les hommes anatomiquement modernes migrant hors d'Afrique et certaines populations archaïques hors d'Afrique, sont difficiles à exclure. L'analyse de la séquence d'ADN mitochondrial (mt) de fossiles de deux néanderthaliens, indique que leur ADN mt est très différent de celui des hommes modernes, avec un temps estimé allant jusqu'à l'ancêtre commun le plus récent (ACPR) des lignées d'ADN mt de l'homme et du Néanderthalien, compris entre 300 000 et 850 000 ans, ce qui est en accord avec un modèle OAR. Toutefois, l'analyse de plus de loci est nécessaire pour confirmer cela. Les marqueurs génétiques utilisés pour proposer ces modèles sont les analyses historiques des polymorphismes protéiques puis les techniques moléculaires incluant la PCR et les analyses de séquence.

On s'est ainsi adressé aux SNPs (polymorphismes d'un seul nucléotique), aux polymorphismes indels avec leurs sous-classes, les SINEs avec les éléments Alu et les LINEs, à des marqueurs ayant une évolution rapide comme les microsatellites (séquences répétées de 2 à 6 paires de base (pb)) qui ont un taux de mutation de  $10^{-5}$  à  $10^{-2}$  par génération et les mini-satellites (séquences répétées de plus de 6 pb) qui ont un taux de mutation aussi élevé que 20 % par génération dans le sperme, à des systèmes haploïdes comme l'ADN mitochondrial (mt) et les chromosomes Y. Les haplotypes composés à la fois de marqueurs à évolution lente (SNPs, éléments Alu, indels) et de marqueurs à évolution rapide (microsatellites et mini-satellites) sont informatifs parce qu'ils sont capables de définir des haplogroupes basés sur les marqueurs bialléliques et d'estimer les dates de divergence en se basant sur la quantité de diversité des microsatellites et des mini-satellites et sur le déséquilibre de liaison associé avec un haplogroupe défini, SNP, Alu ou indel.

Pour étudier les différences de modalités de migration hommes-femmes, il est utile de comparer les caractéristiques des variations en utilisant l'ADN mt et les marqueurs du chromosome Y. Le tableau 16 de Tishkoff et Verrelli (2003) résume les marqueurs utilisés et leurs propriétés. Pour analyser les données obtenues, plusieurs approches peuvent être utilisées. L'une est le modèle coalescent. Une approche coalescente considère un échantillon de gènes examinés aujourd'hui et regarde en arrière les modalités ancestrales communes de ces gènes.

Selon le modèle coalescent, si l'on considère un nombre  $n$  de gènes actuels, à un certain point dans le passé deux de ces gènes ont eu un ancêtre commun, ce qui donne  $n-1$  lignées différentes. Continuant plus loin dans le passé, une autre paire de lignées coalescent pour donner  $n-2$  lignées, et ainsi de suite jusqu'à ce qu'il n'y ait qu'un seul ancêtre commun.

**Tableau 16 : Diversité génétique et estimations des paramètres pour différentes régions génomiques (Tishkoff et Verelli, 2003).**

Locus	Region	n <sup>a</sup>	Taille <sup>b</sup>	ACPR <sup>c</sup>	S <sup>d</sup>	$\pi^e$	D <sup>f</sup>	Ne <sup>g</sup>
Génome entier	MtDNA	53	16500	170	657	0.370	-1.50	10.9
Génome entier	MtDNA	179	15500	240	971	N/A	N/A	N/A
YAP	Y	24	2600	188	N/A	N/A	N/A	10.0
9 di-allélique	Y	1924	N/A	150	N/A	N/A	N/A	10.0
8 STRPs	Y	674	N/A	45-95	N/A	N/A	N/A	N/A
Yp11.3	Y	205	676	N/A	1	1.001	-0.95	14.0
SMCY	Y	53	4620	41-68	47	0.007	-2.31	8.9
DBY	Y	70	9000	39-100	12.	0.105	-2.04	N/A
DFFRY	Y	70	15000	40-65	17	0.098	-1.79	N/A
MAO-A	Xp11.4	56	18800	N/A	41	0.050	0.33	8.4
PDHA1	Xp22.1	35	4200	1860	25	0.178	0.78	18.2
ZFX	Xp22.13	335	1100	700-1100	10	0.082	-0.95	21.7
Intergénique	Xq13.3	70	10200	535	33	0.033	-1.61	16.0
DMD intron 7	Xq21	41	2390	210	12	0.034	-1.79	3.5
DMD intron 44	Xq21	41	3000	1560	19	0.141	-0.16	26.0
PLP	Xq22.2	10	769	864	2	0.095	0.12	24.4
GK	Xq22.3	10	1861	500	1	0.019	0.02	4.9
HPRT	Xq26.1	10	2485	777	4	0.038	-1.25	6.5
FIX intron 4	Xq27.2	36	3700	282	6	0.014	-1.71	8.4
G6PD	Xq28	216	5200	620	23	0.073	-0.95	15.0
OPNILW	Xq28	236	5500	N/A	74	0.240	-1.05	N/A
Duffy (FY)	1q21	82	1931	N/A	22	0.128	0.19	17.1
Intergénique	1q24	122	8991	1376	52	0.058	-1.22	12.6
CCR5 5'	3p21	224	1123	2100	13	0.240	0.67	30.0
LPL	8p22	142	9734	1200	79	0.200	0.91	16.9
B-globin	11p15.5	349	2670	800	28	0.180	1.16	11.6
EDN	14q24	67	1200	1150	9	0.063	-1.28	N/A
ECP	14q31	54	1200	1090	7	0.110	0.04	N/A
CYP1A2 5'	15q22	226	3669	N/A	18	0.047	-1.15	10.2
MS205 intron	16q13.3	100	1700	1040	75	0.089	-1.60	16.8
MCR1	16q24.3	356	951	1000	16	0.114	-1.06	14.3
MCR1 5'	16q24.3	108	6700	1520	72	0.141	-1.04	12.0
ACE	17q23	22	24070	1113	78	0.093	-0.32	10.2
Fut2	19p13.3	355	1000	N/A	21	0.410	0.73	N/A
Fut6	19p13.3	486	1000	N/A	18	0.200	-0.43	N/A
Apoe	19q13.2	192	5500	311	22	0.050	-0.62	7.0
Intergénique	22q11.2	128	9834	1288	75	0.089	0.09	12.2

- a) Nombre de chromosomes
- b) Nombre de paires de bases de l'analyse
- c) Estimation du temps à l'ancêtre commun le plus récent x 10<sup>3</sup> années
- d) Nombre de polymorphismes dans l'échantillon
- e) Estimation de la diversité nucléotidique à partir des différences moyennes parmi les individus
- f) L'indice D de Tajima
- g) Estimation de la taille effective de la population x 10<sup>3</sup>
- NA) Non disponible

La probabilité que deux gènes dans cette population soient issus du même parent (i.e. qu'ils soient coalescents) est proportionnelle à  $\approx 1/n$ . La distribution du temps entre les événements de coalescence pour un échantillon appartenant à une population de taille constante, est exponentielle et dépend de la taille de l'échantillon, de la taille de la population, de la variation dans le succès reproductif, de l'âge de la structure et du sex ratio. Le processus de coalescence peut modéliser l'histoire d'une série de séquences ou de gènes d'un échantillon. Après la construction déduite de la généalogie d'un gène, on peut superposer la

distribution des mutations sur la généalogie du gène (en utilisant un modèle approprié de mutation et un taux de mutation donné) pour reconstruire le temps jusqu'à l'ACPR. Cette méthode a été utilisée pour estimer l'ACPR pour les haplotypes de l'ADN mt et du chromosome Y.

En tenant compte du rôle de la dérive génétique (les fluctuations au hasard de la fréquence des allèles d'une génération à la suivante dues à la réunion au hasard des gamètes) et des modalités de la diversité moyenne nucléotidique chez les humains (1/1000 en moyenne mais cette diversité est plus élevée chez les africains que chez les non-africains), on aboutit à la conclusion que les racines des arbres généalogiques des populations construits avec ces données sont composées de populations africaines et/ou que les africains ont les lignées les plus divergentes, comme cela est attendu selon le modèle OAR. Les populations non-africaines sont un sous-ensemble de la diversité génétique qui est présente en Afrique, comme cela est attendu s'il y a eu un goulot d'étranglement (voir Langaney ci-dessous) lorsque les humains modernes migrèrent hors d'Afrique (Tishkoff et Verrelli, 2003).

En ce qui concerne les modalités de migration, l'événement migratoire le plus significatif fut la migration des humains modernes hors d'Afrique. Les dates estimées de la séparation primitive entre populations africaines et non-africaines varient de 44 000 à 200 000 ans (Tishkoff et Verrelli, 2003). Des données archéologiques indiquent qu'après l'apparition initiale de fossiles humains modernes au Moyen-Orient, il y a 130.000 à 90.000 ans, les humains modernes ne réapparurent pas dans cette région, ou en Europe, jusqu'il y a 50 000 à 40 000 ans, bien qu'il y ait des « preuves » de la présence d'humains modernes en Australie, il y a 60 000 ans. En se basant sur ces données des auteurs ont proposé qu'il y a eu de multiples migrations depuis l'Afrique du Nord à travers le monde, avec un itinéraire précoce à travers l'Éthiopie et l'Arabie vers l'Asie du Sud, il y a 100.000 à 60.000 ans et une vague migratoire plus tardive à travers l'Afrique du Nord et le Moyen-Orient vers l'Eurasie, il y a 70.000 à 40.000 ans (Tishkoff et Verrelli 2003). Une question-clé est de savoir s'il y a eu migration à partir d'une ou de plusieurs populations africaines.

Tishkoff et Verrelli, (2003) à partir de toutes les études qui ont été faites sur l'origine de l'homme moderne proposent un modèle qui est représenté sur la figure 75, ci-après.

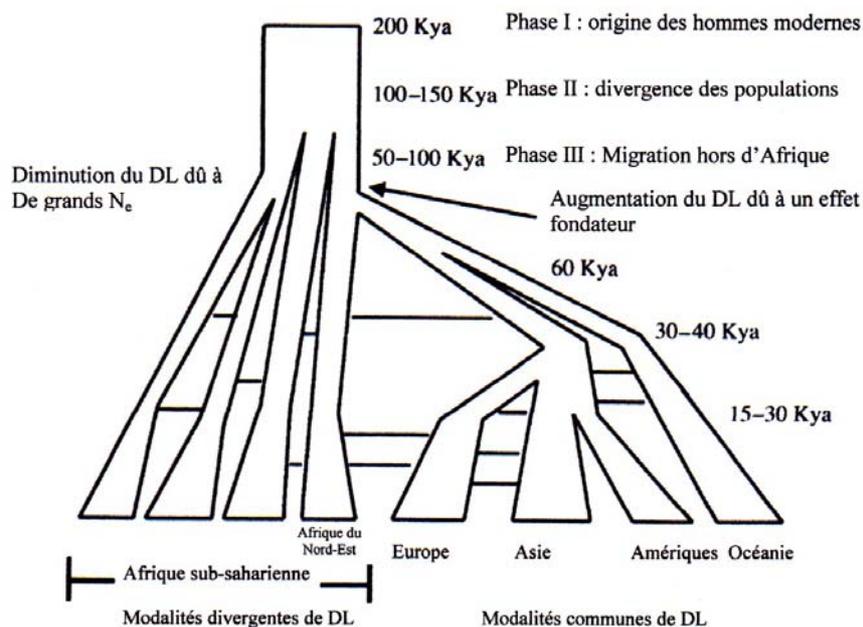


Figure 75. Modèle de l'histoire démographique humaine. Les données fossiles et archéologiques indiquent que les hommes modernes sont nés ces 200 000 dernières années en Afrique. Les populations de l'Afrique de l'Est se sont différenciées des autres populations sub-sahariennes précocement dans l'histoire africaine et un petit sous-ensemble de cette population a migré hors d'Afrique au cours des 50 000 – 100 000 années passées et s'est répandu rapidement à travers une grande région géographique. Les populations africaines ancestrales ont maintenu une structure de population de grande taille et sub-divisée, résultant en peu de sites, étant en déséquilibre de liaison (DL) comparé aux populations non-africaines. L'événement goulot d'étranglement associé à la fondation de populations non-africaines résulte en une variation génétique réduite, à plus de DL dans le génome et en un accroissement de la taille des groupes d'haplotypes. Les lignes horizontales indiquent les flux génétiques.

Kya = kiloannées (1 Kya = 1000 ans)

$N_e$  = estimation de la taille effective des populations  $\times 10^3$

Ce modèle OAR a la faveur de la plupart des auteurs (Tishkoff et Verrelli, 2003). Il ne fait que reprendre les discussions des années 1990 qui ont abouti à proposer les mêmes modèles, (Langaney et al, 1990 ; Harpending et Rogers, 2000). Les critiques de ces modèles émises par Langaney et al. en 1990, sont toujours d'actualité (voir plus loin).

En admettant l'hypothèse de l'Arche de Noé, Yotova et al. (2007) se sont intéressés à ce que pouvait être la population africaine avant ou au moment de son émigration hors d'Afrique. Pour ce faire, ils ont étudié un microsatellite du chromosome X de 600 chromosomes X provenant d'hommes issus de tous les continents : Afrique, Moyen-Orient, Europe, Amérique du Nord et du Sud, Asie de l'Est et Centrale, Iles indonésiennes et Papous de Nouvelle Guinée.

Le micro-satellite DX1238 de l'intron 44 du gène de la dystrophine, a été séquencé chez tous ces sujets. Les résultats démontrent que 40 % des chromosomes spécifiquement africains, appartiennent à l'haplotype ancestral qui n'a pas participé à l'expansion hors d'Afrique et à l'occupation des autres continents qui s'en suivit. Utilisant l'analyse de coalescence, les auteurs concluent que ces populations porteuses de ces haplotypes se sont séparées de celles qui ont contribué à l'expansion hors d'Afrique, il y a  $366.000 \pm 136.000$  ans. Les estimations de l'âge de ces populations suggèrent que l'histoire "structurée" de la population humaine ancestrale en Afrique, s'étend profondément dans le passé évolutionniste, bien avant

l'occupation des autres continents. En d'autres termes, ces données démontrent que la population africaine était sub-divisée en populations porteuses d'haplotypes différents et évoluant en isolation avant l'occupation réussie d'autres continents par une sous-population porteuse de seulement une fraction des haplotypes du chromosome Xp21.

Des haplotypes anciens qui sont rares ou inexistantes dans les populations africaines actuelles, sont également présents dans les populations étudiées. Ceci est un argument supplémentaire en faveur de la notion que *Homo sapiens* émergea à partir de sous-populations génétiquement différentes voyageant entre l'Afrique du Sud et le Levant pendant longtemps avant de se rendre en Eurasie.

Une autre possibilité est que notre espèce est bien plus âgée qu'il n'est actuellement admis. Ses aptitudes cognitives étant apparues avant 200.000 ans et son évolution qui s'en suivit en sous-populations n'étant pas inhabituelle, étant donné sa grande capacité d'adaptation. Bien sûr, les plus anciens fossiles ayant des caractéristiques modernes découverts à Herto et Omo Kibbish en Éthiopie, Klassies River Mouth en Afrique du Sud, ou Skhul et Gafzeh en Israël, indiquent que les humains ont habité des régions très largement dispersées en Afrique et au Moyen-Orient à une période comprise entre 195.000 et 100.000 années auparavant. Les périodes de climat aride précédèrent et suivirent le réchauffement interglaciaire survenu 120.000 ans auparavant et qui aurait pu favoriser la fragmentation de la population, promouvant son évolution indépendante et ses adaptations différentes en des groupes plus petits. Les caractéristiques des fossiles humains de Herto de 160 000 ans, amènent à les classer en des sous-espèces distinctes. En d'autres mots, ces données suggèrent l'existence de populations humaines distinctes en Afrique même, de sorte que des traces d'un mélange archaïque dans notre génome ne nécessite pas nécessairement de provenir des lointains néanderthaliens.

Par conséquent, cette étude suggère un passé démographique complexe et une structure génétique d'un mélange de populations africaines qui conduisit à l'émergence des humains actuels et à leur migration hors d'Afrique. La subdivision des populations humaines dans les divers continents qui s'en suivit, paraît avoir été précédée par un passé de population bien plus structuré en Afrique même, qui est le résultat d'un flux génique entre des lignées permettant à des différences génétiques de s'accumuler. Si la transition vers les humains modernes se produisit à ce moment, il en résulta nécessairement que les gènes associés à cette transformation, se répandirent entre les sous-populations via le flux génique. Sinon, en dépit de variation anatomique qui s'en suivit *Homo sapiens*, en tant qu'espèce, aurait pu émerger en Afrique déjà entre 300.000 et 200.000 années, i.e. avant les ancêtres communs plus récents de l'ADN mitochondrial et bien avant ceux du chromosome Y.

Les auteurs ont étudié 50 loci séquencés chez des africains, asiatiques et natifs d'Amérique. Un modèle simple de remplacement africain avec croissance exponentielle a une probabilité élevée (78 %) en comparaison de scénarios d'évolution alternative multirégionale ou d'assimilation. Une analyse Bayésienne de ces données selon ce modèle, situe l'origine de notre espèce à 141.000 années avec sortie d'Afrique, il y a 51.000 ans et colonisation récente des Amériques à 10.500 ans. Ce modèle de remplacement africain explique non seulement l'ancienneté peu marquée de l'ADN mt et du chromosome Y mais aussi les lignées bien ancrées à certains loci autosomiques qui ont été interprétés auparavant comme interfécondation avec *Homo erectus*.

Le gène microcéphaline (MCPH) influence la taille du cerveau pendant le développement et il a été l'objet d'une sélection positive dans la lignée conduisant à *Homo sapiens*. Chez les humains modernes, un groupe d'haplotypes étroitement apparentés au locus MCPH1, l'haplogroupe D, atteint aujourd'hui une fréquence très élevée, 70 % dans le monde

entier, à partir d'une copie unique, il y a 37.000 ans, ceci sous l'effet de la sélection positive (Evans et al., 2006).

Evans et al (2006) ont examiné l'origine de l'haplogroupe D. Pour cela, ils ont utilisé le test de la divergence entre haplogroupes. Les deux scénarios testés sont représentés sur la figure 76 :

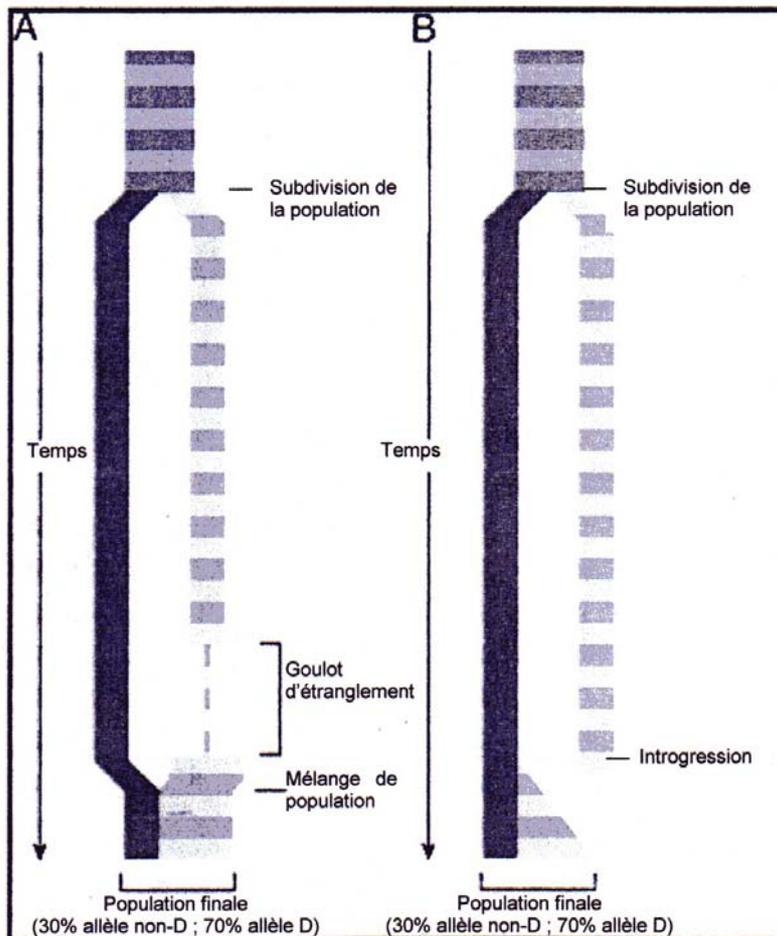


Fig. 76 - Représentation schématique de deux scénarios démographiques compatibles avec la généalogie observée du locus microcéphaline. Dans les deux scénarios, une population ancestrale, est subdivisée en deux populations reproductivement isolées. Une de ces populations, fixe l'allèle non-D alors que l'autre population fixe l'allèle D. A) dans le premier scénario, la population qui a fixé l'allèle D passe par un goulot d'étranglement sévère qui réduit considérablement sa diversité génétique. Par la suite, cette population subit une expansion et se mélange avec l'autre population. B) dans le deuxième scénario, un événement rare d'échange génique est survenu entre les deux populations, faisant passer une copie de l'allèle D d'une population à l'autre. Cette copie est ensuite amplifiée à une fréquence élevée sous l'effet de la pression de sélection positive.

Le premier scénario ne dépend que de la démographie et ne requiert pas de sélection, ce scénario affecte, par conséquent, tous les sites du génome. Le second scénario requiert l'action de la sélection positive sur l'allèle introgressé et, par conséquent, il n'est pas supposé

avoir d'effet sur le génome entier. L'observation que la généalogie de microcéphaline n'est pas représentative du génome est en accord avec le deuxième scénario.

Avec ce test, Evans et al (2006) arrivent à la conclusion que l'haplogroupe D est probablement issu d'une lignée séparée des humains modernes, il y a 1,1 millions d'années et introgressé dans les humains modernes il y a 37.000 ans.

Cette conclusion est en faveur de la possibilité d'un échange génique entre les populations d'hommes modernes et d'hommes archaïques, les Néanderthaliens étant une possibilité. De plus, selon Evans et al. (2006), de tels échanges sont évolutivement bénéfiques en gagnant de nouveaux allèles avantageux.

Nous avons vu, plus haut, que les résultats des études moléculaires de l'ADN des Néanderthaliens prêtent à discussion, mais qu'il semblerait quand même qu'il y ait eu échange d'ADN entre Néanderthaliens et *Homo sapiens*.

Les restes fossiles indiquent que les hommes modernes sont issus de l'Afrique, il y a quelques 200 000 années et se sont ensuite répandus à travers le monde. Pour la plupart du temps, depuis leur émergence, les hommes modernes ont coexisté avec des lignées d'*Homo* aujourd'hui éteintes, comme les Néandertaliens. Cette longue période de cohabitation, au Moyen-Orient et en Europe en particulier, soulève la question de la possibilité d'une interfécondité entre les hommes modernes et les populations d'hommes archaïques, ce qui aurait pu résulter en la contribution de ces lignées éteintes, au pool génique des hommes modernes (Evans et al. 2006).

A partir d'études génétiques et des restes fossiles, l'opinion la plus répandue est que les hommes modernes ont complètement remplacé les hommes archaïques, sans qu'il y ait échanges géniques entre eux. Toutefois, certains auteurs sont opposés à ce scénario et pensent qu'il y a eu interfécondité entre ces deux lignées d'hommes (Evans et al. 2006). Un obstacle majeur pour démontrer qu'il y a eu échanges de gènes entre ces deux populations est le fait qu'un taux bas d'échanges géniques n'est pas supposé laisser des traces conséquentes dans le pool génique des hommes modernes, à cause de la dérive génétique. Cependant, des loci soumis à une forte sélection positive sont une occasion d'identifier un taux faible d'échange génique avec des lignées archaïques, à condition que l'allèle archaïque introgressé (l'allèle "échangé" entre la population d'hommes archaïques et la population d'hommes modernes) soit retrouvé à une fréquence élevée sous sélection positive chez les hommes modernes.

Un échange inférieur à la fréquence de 0,1 % de gènes de la population archaïque ne devrait pas pouvoir être décelé dans une grande quantité de données de polymorphismes. Bien que les allèles sélectivement neutres introgressant à partir des lignées archaïques à des taux faibles, soient probablement perdus par dérive génétique ou noyés dans le grand flux d'ADN moderne, un allèle introgressé qui est sélectivement avantageux, peut échapper à l'effet de dérive génétique et se retrouver à une fréquence élevée. Cet allèle pourra alors être décelé dans le pool génique des hommes modernes.

Concernant l'émergence des humains modernes, les études moléculaires amènent à deux interprétations distinctes mais étroitement liées de cette survenue. Dans la première, les anthropologistes moléculaires envisagent les relations des populations d'humains modernes. Ce débat est largement centré sur la question de savoir si oui ou non les africains modernes sont apparentés de manière plus lointaine à toutes les autres populations d'humains modernes. Une réponse positive à cette question impliquerait que, étant les membres des populations humaines les plus anciennes, les africains modernes ont eu plus de temps pour diverger des autres populations, accumulant ainsi plus de différences génétiques. La conséquence probable de cette notion est que les africains modernes appartiennent à la population humaine la plus ancienne, alors les autres humains modernes (européens, asiatiques) pourraient être dérivés de cette population africaine. De nombreuses études moléculaires sont en faveur d'une origine africaine des humains modernes (e.g. Ayala et Escalante, 1996 ; Bowcock et al., 1994 ; Cann et al., 1987 ; Horai et al., 1995 ; Long et al., 1990 ; Nei et Livshits, 1989 ; Vigilant et al., 1991 ; Wainscoat et al., 1986 ; Wilson et Cann, 1992). Cependant, une autre hypothèse suggère que le niveau de diversité génétique parmi les africains modernes n'est pas suffisamment différent des autres populations d'humains modernes, pour situer le berceau du véritable type humain moderne exclusivement en Afrique. Ceci a été avancé pour dire que des populations non-africaines ont également contribué à la constitution génétique des humains modernes (e.g. Relethford, 2001b ; Templeton, 2002).

Affirmer que la population africaine est probablement la plus vieille souche à partir de laquelle naquirent toutes les autres, ne change pas grand chose au débat entre les modèles Hors d'Afrique et Evolution Multirégionale, car les deux modèles prévoient que les humains modernes ont leurs ancêtres en Afrique. Ce qui les distingue cependant est le moment de la dernière migration hors d'Afrique. Celle-ci se situerait à la fin du Pléistocène moyen ou au début du Pléistocène supérieur (entre 200.000 et 100.000 années auparavant) pour le modèle Hors d'Afrique, alors que pour le modèle Evolution Multirégionale, elle se serait produite au Pléistocène inférieur (entre 2 et 1 Ma). Pourrait-on utiliser l'horloge moléculaire pour situer le moment de cette migration ? C'est précisément l'autre volet étudié par les anthropologistes moléculaires. Là aussi, ils ne sont pas d'accord. Une première hypothèse propose que les populations d'humains modernes ont commencé à diverger les unes des autres au cours des 250.000 années passées (e.g. Ayala et Escalante 1996 ; Cann et al. 1987 ; Horai et al. 1995 ; Vigilant et al. 1991 ; Wilson et Cann 1992 ; Goldstein et al. 1995 ; Hammer 1995 ; Nei et Roychoudhury 1974, 1982). Cette hypothèse est en accord avec les deux modèles Hors d'Afrique et les hypothèses multilinéaires qui postulent que les premières espèces de fossiles ressemblant vraiment aux espèces modernes sont, dans cet intervalle de temps. Beaucoup d'anthropologistes moléculaires interprètent ces résultats comme indiquant que les humains modernes sont issus d'un ancêtre commun africain.

Une deuxième hypothèse prétend que la diversité génétique observée chez les humains modernes indique un temps de divergence avant 500.000 années auparavant (e.g. Harding et al. 1997 ; Kaessmann et al. 1999 ; Templeton 2002 ; Wills 1995). Ces résultats pourraient indiquer que les espèces d'homininés contribuèrent génétiquement à la constitution des humains modernes, étant donné que des espèces ressemblant à des espèces modernes n'ont pas été reconnues, dans cet intervalle de temps, dans les archives fossiles. Cette conclusion est en accord avec le modèle d'Evolution Multirégionale et les hypothèses linéaires qui prétendent que les stades tardifs de l'évolution humaine sont survenus à l'intérieur d'un système génétique unique, que ce système comprenne ou non deux groupes taxonomiques (*Homo erectus* et *H. sapiens*) ou un seul groupe taxonomique (*H. sapiens* (incluant *H. erectus*)).

Les études moléculaires sont en accord avec les deux modèles Hors d'Afrique et Evolution Multirégionale, bien que les données en faveur de ce dernier soient seulement apparues tardivement.

Pour Langaney et al. (1990) et Relethford (1995), les ambiguïtés des études moléculaires concernant la survenue des humains modernes nécessiteront, pour être résolues, une collaboration avec les anthropologistes traditionnels.

Ainsi, contrairement aux études anthropologiques, ces études génétiques furent plus équivoques dans le débat sur la survenue des humains modernes. Ici, on ne travaille plus avec des entités évolutives (humains, chimpanzés, et gorilles) séparées génétiquement les unes des autres depuis des millions d'années, mais avec des populations humaines modernes. Non seulement les populations humaines dérivent d'un ancêtre commun récent (limitant ainsi le temps d'accumulation de différences génétiques), mais encore elles constituent des entités non isolées capables potentiellement d'échanger des gènes depuis leurs origines. Dans ce nouveau contexte, les entités génétiques étudiées par les anthropologistes moléculaires ne peuvent pas être clairement distinguées les unes des autres, introduisant ainsi une part de bruit de fond dans les analyses moléculaires. Ceci est encore compliqué par la diversité relativement peu marquée, observée dans les espèces humaines modernes. Ainsi, les anthropologistes moléculaires ont à faire face à de nombreux problèmes dans leurs analyses intraspécifiques qui ont une conséquence ou bien nulle, ou bien limitée dans leurs analyses interspécifiques.

Un certain nombre de ces difficultés sont maintenant mieux comprises (e.g. Crubézy et Braga 2003 ; Excoffier et Roessli 1990 ; Langaney et al. 1990 ; Relethford 1995, 1999 ; Stoneking 1993) :

- 1) Il n'est pas clair que les humains modernes constituent un échantillon valide, non biaisé, représentant toute l'histoire génétique des espèces. En effet, la plupart des individus qui contribuèrent génétiquement à son histoire ne sont plus en vie.
- 2) Au moins deux raisons peuvent expliquer le niveau peu élevé de diversité génétique des espèces humaines actuelles : les espèces humaines dérivent toutes d'un ancêtre commun très récent et les diverses populations échangent toujours des gènes, évitant ainsi une divergence génétique marquée.
- 3) La plus grande diversité d'une population d'humains modernes (i.e. africains) par rapport aux autres, peut être expliquée par plusieurs raisons : en étant la plus vieille, elle a plus de chances d'accumuler une grande diversité génétique (impliquant ainsi que probablement, toutes les autres populations sont dérivées de cette population ancienne) ; en ayant toujours été représentée par plus d'individus, elle a été capable de soutenir une plus grande diversité génétique dans son ensemble (n'impliquant pas, ainsi, que les autres populations plus petites soient dérivées de cette plus grande population).
- 4) La plus grande distance génétique d'une population par comparaison aux autres, pourrait impliquer soit un temps de divergence plus grand avec les autres populations, soit un niveau de flux génique reçu des autres populations moindre.
- 5) Les diverses parties du génome utilisées dans les études moléculaires, donnent des résultats différents de proximité génétique et de dates de divergence.
- 6) Pour que l'horloge moléculaire soit fiable, il faut admettre que les taux de mutation sont constants dans une population et que sa taille reste à peu près similaire durant toute la durée de son histoire évolutive. Ces deux suppositions peuvent être critiquées du fait que la taille des populations d'hominidés a toujours été fluctuante en accord avec les défis de l'environnement et des compétiteurs.

Cette revue des principales difficultés des études moléculaires appliquées à un contexte intraspécifique, révèle que la diversité génétique des populations humaines est expliquée par plusieurs raisons qui sont rarement mutuellement exclusives : taille des populations, taux de mutation, flux génique, migration, hybridation, calibrage de l'horloge moléculaire, pressions de sélection, etc... Tous ces facteurs entraînent une très grande flexibilité pour l'interprétation des données. Par conséquent, il n'est pas surprenant que les résultats des études moléculaires soient en compétition avec ceux de l'anthropologie traditionnelle, tels que le modèle Hors d'Afrique (e.g. Stringer et Andrews 1988 ; Stringer et Bräuer 1994) et le modèle Evolution Multirégionale (e.g. Frayer et al 1993, Hawks et Wolpoff 2001).

### **V.2.3. Critiques des modèles proposés.**

Des critiques ont été émises sur les modèles proposés aussi bien à partir des données paléontologiques que des données moléculaires :

#### **a) Critiques des modèles basés sur la paléontologie**

Le modèle multirégional suppose un processus d'évolution parallèle et convergente dans toutes les régions de l'Ancien Monde. Selon ce modèle, en Europe, en Asie et aussi en Afrique, les différentes lignées seraient passées par un stade évolutif analogue correspondant

à des hommes robustes au crâne volumineux et solide. C'est la thèse de "la phase néandertalienne" Les Néandertaliens en Europe, les hommes de Solo en Asie et également des fossiles africains, comme le crâne de Kwabé, représenteraient cette tendance évolutive. Mais cette hypothèse n'est pas en accord avec ce que l'on sait des hommes de Neandertal. S'il y a bien eu un processus d'évolution régionale en Europe, les Néandertaliens ont disparu sans laisser de descendance.

La situation en Extrême-Orient est plus complexe. En Chine continentale, on dispose de toute une série de fossiles tout au long du Pléistocène moyen, ce qui est en faveur d'une continuité évolutive. Certains caractères, comme la face plus aplatie, la forme des incisives dite "en pelle", la réduction des arcades dentaires et la perte fréquente de la troisième molaire que l'on trouve chez les *Homo erectus*, sont présents chez les hommes actuels.

Des arguments similaires ont été avancés pour associer dans une même lignée les *H. erectus* de Java, dont les hommes de Solo, et les Aborigènes d'Australie. Les caractères relevés sont la robustesse de la région sus-orbitaire et de la mandibule, l'avancée des mâchoires et la morphologie du nez et des pommettes. Dans cette hypothèse, les hommes de Solo n'auraient pas été remplacés par des nouveaux venus, mais auraient contribué à l'édification des caractéristiques physiques des populations de cette région, à commencer par les Aborigènes australiens, tels que les hommes de Kow Swamp. Mais des hommes plus graciles du lac Mungo en Australie suggèrent l'arrivée de populations plus modernes (Picq, 2005).

C'est en Afrique que l'on rencontre un exemple d'évolution continue. De nombreux crânes trouvés en Afrique du Sud, et de l'Est ainsi qu'en Égypte, peuvent faire penser à un processus d'évolution graduelle entre 300.000 et 70.000 ans. Mais, en réalité, il est très difficile de classer ces crânes dans des catégories évidentes. Aussi a-t-on utilisé les dénominations de "*sapiens* archaïques" et d'"hommes anatomiquement modernes" pour décrire les changements qui sont intervenus au cours de cette période. Des crânes contemporains ont de nombreux caractères *sapiens*, comme, par exemple, une voûte haute et régulièrement arrondie, alors que d'autres crânes ont des caractères plus archaïques, comme une région occipitale encore anguleuse. Un autre exemple d'évolution en mosaïque est l'apparition du menton qui caractérise les hommes modernes.

Par conséquent, les deux modèles proposés pour l'origine de l'homme moderne sont trop schématiques pour pouvoir être acceptés sans beaucoup de réserves et le remplacement de toutes les populations humaines par une seule population est peu vraisemblable.

#### b) Critiques des modèles moléculaires

Suite à des données antérieures de biologie moléculaires (Johnson et al., 1983 ; Wainscoat et al., 1986 ; Cann et al. 1987), les années 1980 à 1990 ont été marquées par des débats très médiatisés sur l'origine de l'homme moderne, car ces résultats moléculaires contredisaient les données antérieures de l'immunologie comparée, de la génétique des populations, de la linguistique et de la paléontologie. Si l'on s'accordait sur une origine commune de tous les hommes actuels à partir d'une population unique datant au plus de 200.000 ans, les désaccords étaient grands en ce qui concerne la localisation de cette population et les mécanismes évolutifs l'ayant amené. Langaney et al. (1990) ont analysé les raisons de ces désaccords. Ils discutent d'abord les principaux résultats de l'analyse des patrimoines génétiques humains.

L'hypothèse peu vraisemblable que la séparation des grandes races humaines date de plus de 200.000 ans a été émise par Nei et Roychoudhury (1974) à partir d'un modèle de pure dérive génétique et d'hypothèses sur les rythmes d'évolution selon ce modèle. Mais ce

modèle est critiquable. Selon Langaney et al. (1990) la principale critique de ce modèle que l'on peut faire concerne ses hypothèses implicites : d'une part, la vitesse de l'évolution qui n'est pas constante car des effets du fondateur inconnus et la variation au cours du temps des effectifs des populations ont certainement joué un rôle et, d'autre part, la migration entre les populations qui n'est pas absente mais bien réelle. Des taux de migration très faibles, de l'ordre de 1 % de migrants par génération, sont suffisants pour égaliser, sur des centaines de générations, les fréquences géniques de populations contiguës.

Toutes les études effectuées à l'échelle planétaire ont démontré qu'il existe une continuité de la variation des fréquences génétiques de l'espèce humaine, ce qui interdit de tracer des limites autres qu'arbitraires entre des races ou sous-espèces distinctes (Langaney et al. 1990). Par conséquent la seule discontinuité génétique irréductible est celle de l'individu, toujours unique.

Pour Langaney et al (1990) : « Il est plus étonnant que les généticiens polémiquent, eux aussi, à propos de l'origine, africaine ou autre, des Hommes modernes, alors que la génétique ne peut, pour des raisons évidentes, fournir aucune information directe sur la localisation géographique de populations de la haute préhistoire ».

Pour lui, les arguments fournis à ce sujet reposent, en fait, sur des hypothèses implicites que les auteurs s'abstiennent toujours de discuter :

- 1) La population d'origine des Hommes actuels existe toujours aujourd'hui, sans avoir changé de fréquences géniques, ni de localisation géographique.
- 2) L'évolution dans le temps des races humaines s'est faite par fissions dichotomiques, les fusions et intermigrations étant négligeables.
- 3) Les grandes populations continentales ont toutes évolué sur place à la même vitesse depuis leur installation.
- 4) Les découpages arbitraires entre races ou populations effectués par les auteurs correspondent à des populations naturelles, c'est-à-dire à des unités endogames.

Or, la première de ces hypothèses est invérifiable, et l'on peut facilement imaginer des alternatives tout aussi irréfutables dans lesquelles la population disparaît, ou se déplace, ou bien est assez petite pour que la dérive génétique pendant cent mille ans change complètement ses fréquences géniques d'origine, ce qui équivaut à une disparition. Ici, Langaney prend comme exemple : si les Aborigènes australiens, les Pygmées ou les Khoïsans étaient les descendants directs de nos premiers ancêtres, leurs effectifs actuels et passés seraient tellement faibles qu'il n'y aurait aucune chance que leur patrimoine génétique d'aujourd'hui soit représentatif de la population d'origine.

La deuxième hypothèse, celle d'une évolution par fissions, à inter migrations négligeables, est incompatible avec la structure génétique actuelle du réseau génétique humain et la continuité des variations des fréquences géniques, qui appuient toutes deux le modèle contradictoire de l'isolement génétique par la distance, lequel est essentiellement basé sur les inter migrations, si bien que cette hypothèse doit donc généralement être considérée comme fautive, à l'exception des très rares cas de populations très isolées pendant de longues durées.

La troisième hypothèse d'une évolution sur place des grandes populations continentales depuis cent mille ans est évidemment démentie par le fait que l'Europe et l'Asie aient été, en grande partie, inhabitables pendant les glaciations et peuplées, en périphérie des glaciers, par des Néanderthaliens. Ceux-ci, sans doute pour des raisons écologiques, y ont constitué le seul phylum morphologique séparé incontestable chez l'*Homo sapiens*. Pour le reste des Hommes, supposer que des chasseurs-cueilleurs n'aient pas suivi les mouvements de la faune provoqués par les variations climatiques, qu'ils n'aient jamais, au cours de cent millénaires, émigré, soit

pour des raisons territoriales, soit pour des raisons climatiques ou écologiques temporaires, est dérisoire compte tenu de la mobilité connue au cours des derniers millénaires. Cette hypothèse suppose aussi que les gènes ne se sont pas déplacés à l'échelle mondiale, du fait de petites intermigrations répétées pendant les temps préhistoriques. L'existence à l'état de traces, dans toutes les populations, de la plupart des gènes plus ou moins spécifiques d'une région particulière tend à prouver le contraire.

Concernant la quatrième hypothèse, le critère d'endogamie n'est pas respecté dans la définition des populations naturelles, et les auteurs tranchent arbitrairement, selon leurs préjugés ou les échantillons disponibles. En génétique, étant donné la continuité des gradients de fréquences génétiques, les découpages tels que noirs-jaunes-blancs, négroïdes-causasoides-mongoloïdes, africains-européens-asiatiques, ou tout autre partage de l'espèce, ne se recouvrent pas et sont tout aussi arbitraires les uns que les autres. Selon les systèmes génétiques utilisés, selon la technique de classification, selon surtout le découpage a priori des sous-ensembles de populations dont on prétend reconstituer la "phylogénie", on obtient des classifications souvent très instables et, en apparence, contradictoires entre elles.

Langaney dit alors : « Il y a évidemment une accumulation d'erreurs méthodologiques grossières à découper des classes discrètes, telles que des "grandes races", dans un continuum de fréquences géniques, à chercher une phylogénie dichotomique dans une évolution probablement réticulaire et à triompher parce que l'on retrouve, en fin d'étude, l'ensemble de races ou de populations que l'on a posés *a priori* en définissant les échantillons de fréquences.

Il est étonnant que les meilleurs généticiens de populations soient tombés dans ce piège élémentaire (Cavalli Sforza et Edwards 1964, Cavalli-Sforza 1967 ; Nei et Rhoynchoudhury, 1974 ; Nei et Livshits, 1989) et nous ne leur pardonnerons que pour avoir fait de même ! (Langaney, 1979 ; Sanchez-Mazas et Langaney, 1988).

La plupart des classifications dans lesquelles on oppose les populations d'Afrique subsaharienne au groupe dit "Caucasoïde" et aux populations d'Asie orientale tendent à isoler l'Afrique noire et à regrouper les autres. Celles dans lesquelles on oppose l'Afrique aux Indo-Européens et aux Est-Asiatiques vont, au contraire, regrouper l'Afrique et les Indo-Européens, et isoler les Est-Asiatiques. C'est donc le découpage originel qui fabrique le résultat final, et non l'histoire de l'humanité. Or, ce découpage est arbitraire puisqu'il n'y a pas plus de coupure démographique ou génétique nette entre l'Afrique de l'Est et l'Afrique du Nord qu'entre celle du Nord-Est, le Proche Orient et l'Europe méditerranéenne ».

Après avoir ainsi exposé pourquoi, à son avis, les généticiens ne peuvent pas donner d'information pour la localisation géographique des populations ancestrales, Langaney parle des mécanismes de l'évolution génétique des populations.

En ce qui concerne les mécanismes, Langaney et al (1990) ne passent pas en revue tous les mécanismes connus ou supposés de l'évolution génétique des populations humaines, mais ils font quelques remarques générales sur ces mécanismes :

- une échelle de temps d'un millier de siècles est trop courte pour que de nouvelles mutations apparaissent et se fixent en grand nombre, de manière différentielle, selon les populations car ceci implique que la quasi-totalité de nos gènes est apparue du temps de nos prédécesseurs, humains ou non humains.

- l'origine des Hommes modernes à partir d'une seule population implique une histoire d'envahissement du monde, à partir, à l'origine de centaines de milliers, voire même de dizaines de milliers d'individus. L'accroissement démographique du monde a été une conséquence de l'agriculture, et de -100.000 à -6000 ans, nos ancêtres chasseurs-cueilleurs et premiers agriculteurs devaient être rares ; ce qui est confirmé par le peu de traces fossiles ou

archéologiques des périodes anciennes. Pour qu'il y ait eu continuité locale entre *Homo erectus* et *Homo sapiens sapiens*, il aurait fallu que l'ensemble des *H. erectus* puis des premiers *H. sapiens sapiens* forment une seule population (au sens génétique), c'est à dire un réseau génétique comparable à celui des Hommes actuels par l'intensité des migrations. C'est peu vraisemblable car, avec des effectifs si faibles et dispersés, il aurait fallu énormément de déplacements et d'échanges entre ces anciennes populations. C'est pourquoi les généticiens privilégient l'hypothèse plus simple d'une origine locale unique et d'une dispersion consécutive dans le monde entier avec convergence, pour expliquer les éventuelles ressemblances locales entre *H. erectus* et *H. sapiens sapiens*. Dans un tel modèle, les effets du fondateur liés à la dispersion géographique du patrimoine génétique de la population d'origine sont la cause principale des différences de fréquences géniques que l'on a dans le monde. Cet effet est renforcé par la dérive génétique des populations au cours de la préhistoire. Les effets du fondateur et la dérive génétique ont les mêmes conséquences, et on ne peut pas distinguer ce qui est dû à chacun d'eux. Un effet fondateur du type "bottleneck" peut produire un résultat assez semblable à celui de millénaires ou de dizaines de millénaires de dérive. Pour ce qui est des effets antagonistes migrations-dérive, la dérive a existé car les fréquences géniques ne sont pas les mêmes d'une population à l'autre. Les migrations ont également eu lieu car les mêmes fréquences varient de façon continue d'un bout à l'autre de la terre. On ne peut trancher entre les deux types d'explications que de manière abusive et on n'a pas du tout avancé dans l'établissement des parts respectives de la dérive et de la migration dans les structures génétiques des Hommes modernes.

A la suite d'une longue discussion, Langaney et al. (1990) disent : « Nous en retiendrons que la localisation, par la seule génétique, de la population d'origine est impossible, et que l'hypothèse d'un patrimoine génétique d'origine semblable à ce que l'on trouve de l'Afrique du Nord-Est à l'Inde est la plus séduisante mais n'est pas, et de loin, une certitude».

Si bien que pour Langaney et al (1990) il serait hasardeux et provisoire de trop soutenir un quelconque scénario de l'histoire de nos ancêtres directs.

De plus, on peut aussi imaginer des hypothèses plus compliquées, voire paradoxales comme, par exemple, celle d'une population ancienne unique depuis l'origine sur le plan génétique, grâce à un réseau de migrations à longues distances, mais dispersée sur tous les continents et adaptée localement sur le plan morphologique. Une telle extrapolation de la situation actuelle permettrait, à la fois, le monocentrisme génétique et le polycentrisme morphologique, au moins pour les mille derniers siècles. Mais cette hypothèse semble encore peu réaliste sur le plan démographique et écologique.

Pour Langaney et al. (1990), de telles hypothèses, outre leur complexité et le fait qu'elles ne soient guère testables, renvoient à deux questions sans réponse possible dans l'état actuel de la science.

Y a-t-il eu spéciation entre *Homo sapiens sapiens* et son prédécesseur ? Nous avons parlé de ce problème plus haut.

Comment s'est fait le passage au polymorphisme à travers les spéciations de nos ancêtres ?

Les patrimoines génétiques des hommes modernes sont composés de gènes pour l'essentiel très antérieurs à notre espèce. Comme il est extrêmement probable que les spéciations pré humaines et/ou humaines n'ont mis en jeu que de petits nombres d'individus (Langaney, 1988), on comprend mal que ces événements, du type bottleneck, n'aient pas provoqué d'énormes pertes d'allèles par rapport au polymorphisme antérieur des espèces mères. Or les espèces filles d'aujourd'hui, entre Hommes et grands singes par exemple, ont

des polymorphismes comparables et qui sont dus aux mêmes gènes. Il s'agit là d'un grand paradoxe de la biologie de l'évolution, pour lequel on n'a pas de solution.

#### **V.2.4. Origine géographique de l'homme moderne.**

L'origine géographique de l'homme moderne a fait elle aussi l'objet de débats qui reposent ici également sur, d'une part, l'approche paléontologique et d'autre part, l'approche moléculaire. Nous allons envisager successivement ces deux aspects :

##### **a) Apport de la paléontologie**

Après les découvertes récentes de fossiles, on peut essayer maintenant de répondre à la question de l'origine géographique de l'homme. L'origine de l'homme est-elle en Afrique comme l'avait dit Darwin (1881), ou ailleurs ?

Si tout le monde est d'accord pour dire que les racines de l'homme s'enfoncent loin dans le temps, plus loin que 6 Ma, les opinions divergent quant à l'origine de l'homme moderne, les avis différant plus sur le mode que sur le temps d'apparition.

L'origine de l'homme moderne a été située en Afrique pour les uns, en Eurasie, voire en Asie, pour les autres. Nous allons envisager ces trois hypothèses.

##### **Origine africaine de l'homme moderne.**

Avant 1980, l'idée que les hommes modernes prirent leurs origines en Afrique, avec ensuite déploiement des populations en-dehors de l'Afrique, comme nous l'avons vu, est soutenue par la très grande majorité des auteurs. Cette idée a continué à se répandre vers les années 1980. Mais la plupart des soutiens à cette opinion sont venus d'analyses de la variation génétique des populations d'aujourd'hui (Ingman et al. 2000) et de découvertes archéologiques et de fossiles datés de plus de 120.000 années (Stringer, 2002 ; Mc Brearty et Brooks, 2000) – postérieurement à l'évolution de notre espèce. Toutefois, des preuves de cette origine africaine des hommes modernes sont demeurées quelque peu équivoques, le matériel adéquat étant fragmentaire, morphologiquement ambigu ou avec des datations incertaines. Aussi, les fossiles des crânes découverts en Ethiopie et décrits récemment par White et al. (2003) et Clark et al. (2003), sont-ils des apports parmi les plus significatifs sur les premiers *Homo sapiens*, à cause de leur état d'intégrité et de leur âge bien établi de 160.000 ans.

Nous avons vu les deux grandes théories sur les origines d'*Homo sapiens*. Quelques chercheurs sont encore en faveur de l'hypothèse multi-régionale, disant que les caractères anatomiques des hommes modernes survinrent dans des populations d'hominoïdes géographiquement dispersées et à travers l'époque Pléistocène (qui s'étend de autour de 1,8 millions d'années à quelques 12.000 ans avant notre ère) (Wolpoff et Caspari, 1997). Mais la plupart des chercheurs sont en faveur du modèle hors d'Afrique, bien qu'il y ait des différences d'opinion sur la complexité des processus d'origine et de dispersion, et sur la proportion de mélange qui a dû ensuite survenir avec les humains archaïques (non modernes) hors d'Afrique (Stringer, 2002). En Afrique, des incertitudes entourent toujours le mode de l'évolution humaine moderne – si elle se fit d'une manière graduelle ou par des poussées et des arrêts.

D'autres questions concernent les relations entre les changements génétiques, morphologiques et de comportement et la région précise, ou les régions d'origine.

Par exemple, des fossiles possibles des premiers *Homo sapiens*, datés de quelques -260.000 à -130.000 années, sont dispersés en Afrique en des sites tels que Florisbad (Afrique du Sud), Ngaloba (Tanzanie), Eliye Springs et Guomde (Kenya), Omo Kibish (Ethiopie),

Singa (Soudan) et Jebel Irhoud (Maroc). Mais les mieux datés de ces fossiles, de Florisbad et Singa, sont problématiques car ils sont incomplets et, dans le dernier cas présentent des preuves de maladie. De même, les spécimens les plus complets ou diagnostiqués comme modernes souffrent d'incertitudes chronologiques. Ainsi, les fossiles des premiers humains les plus complets et les mieux datés qui partagent sans équivoque des caractères anatomiques avec les *Homo sapiens* d'aujourd'hui, sont vraiment d'Israël, plutôt que d'Afrique. Il s'agit des squelettes partiels de Skhul et Qafzeh, datés d'autour de -115.000 années. Leur présence au Levant est habituellement expliquée par une série d'expansions des populations ancestrales africaines, telles que celles qui étaient rassemblées à Omo Kibish ou Jebel Irhoud (Stringer, 2002 ; Hublin 2001) autour de -125.000 années.

Le nouveau matériel crânien de Herto, en Ethiopie, décrit par White et al. (2003), accroît significativement notre compréhension de l'évolution des premiers *Homo sapiens* en Afrique. Les fossiles sont suffisamment complets pour démontrer une série de caractères humains modernes, et sont bien datés par la méthode argon-isotope à -160.000 années. Trois individus sont représentés par des fossiles séparés : un crâne d'adulte quasiment complet (à part la mandibule), un crâne juvénile moins complet, et quelques fragments de crâne d'un autre adulte. Tous font la preuve de modification humaine, telle que des marques de coupages, considérés comme représentant des pratiques mortuaires plutôt que du cannibalisme. Des couches associées de sédiments donnent la preuve de travaux de boucherie de grands mammifères tels que des hippopotames et des bovins, tout comme des assemblages d'outils démontrant une intéressante combinaison de la technologie de l'âge de Pierre moyen et de l'Acheulein tardif.

La morphologie du plus complet de ces trois fossiles aide à clarifier les modalités de l'évolution des premiers *Homo sapiens* en Afrique, car il démontre une combinaison intéressante de caractères d'hommes archaïques précoces, modernes et récents. Le crâne est très gros, mais une fois que la taille est standardisée, il a, comme le crâne ancien africain, une grande distance inter orbitaire, des dents placées antérieurement et un occipital court. Il a également la partie supérieure de la face élargie et un front modérément en dôme, comme les fossiles de Skhul et de Qafzeh. Son nez et sa face, bas et son étage moyen de la face aplati sont des caractères des premiers *Homo sapiens*, alors que d'autres caractéristiques, comme la boîte crânienne globulaire sont typiquement modernes. Dans l'angulation et la crête transverse de l'occipital, il y a également une ressemblance intrigante avec les fossiles des sites comme ceux de Elandsfontein (Afrique du sud) et Broken Hill (Zambie) qui sont souvent attribués à *Homo heidelbergensis* ou *Homo rhodesiensis*. Ceci doit fournir un indice pour les ancêtres de ces sujets.

Ainsi, les découvertes de White et collègues (White et al, 2003 ; Clark et al. 2003) fournissent un lien plausible, en regardant en arrière, avec des fossiles africains plus anciens et en regardant en avant avec des échantillons du Levant. Ils posent également des questions sur les modalités générales des origines des humains modernes en Afrique. A cause de la grande surface de l'Afrique et pourtant de la quantité limitée des archives fossiles, il est douteux que les modalités de l'évolution d'*Homo sapiens* africains étaient un processus essentiellement répandu sur tout le continent ou était plus limité et peut-être ponctuel. Les découvertes de Herto déplacent à nouveau l'intérêt en Afrique de l'Est. Il semble, à partir de ces crânes et de fossiles éventuellement contemporains, tels que ceux de Ngaloba, Singa et Eliye Springs, que les populations humaines de ces régions avaient une grande variation anatomique. Ainsi, la morphologie précoce moderne se répandit vers l'extérieur à partir de l'Afrique de l'Est, peut-être graduellement. Ou aurait-il pu y avoir une version africaine des multi-régionalismes, avec une morphologie moderne coalesçant de diverses populations à

travers le continent ? Seuls de meilleurs spécimens et une meilleure datation des archives fossiles africaines aideront à résoudre ces questions.

Les fossiles de Herto représentent-ils *H.sapiens* moderne ? Il y a un débat en cours sur le concept de modernité, en termes à la fois de caractéristiques morphologiques et comportementales. Néanmoins, malgré la présence de quelques caractères primitifs, il semble qu'il y ait assez d'arguments pour considérer le matériel de Herto comme les archives fossiles les plus vieilles de ce que l'on entend couramment par *Homo sapiens* moderne. Le fait que l'âge géologique de ces fossiles soit proche de certaines estimations obtenues par l'analyse génétique sur l'origine de la variation humaine moderne (Ingman et al. 2000) ne fait qu'augmenter leur importance.

Stringer (2003) résume toute cette discussion dans une figure, Figure 77.

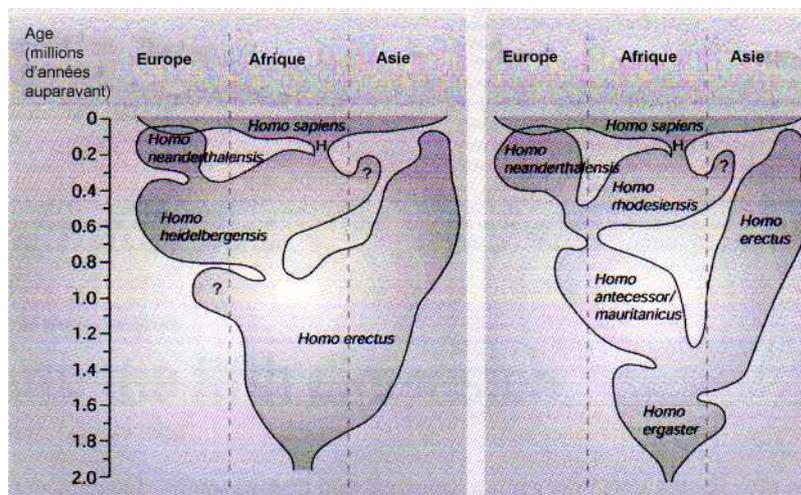


Figure. 77 - La figure démontre la distribution géographique et temporelle des populations d'hominidés, basée sur les archives fossiles découvertes en utilisant différents schémas taxonomiques. Les nouvelles découvertes de Herto (H) représentent les premiers *Homo sapiens*. a) à gauche : ceci reflète l'opinion que, à la fois les Néanderthaliens et les humains modernes dérivent d'une espèce ancestrale très dispersée appelée *Homo heidelbergensis*. b) à droite : cependant, des preuves croissantes démontrent que les caractères néanderthaliens ont des racines profondes en Europe (Stringer, 2002 ; Hublin, 2001), ainsi *Homo néanderthalensis* doit être plus ancien que 400 000 ans. Les racines d'*Homo sapiens* doivent de même être profondes en Afrique, mais cette figure représente l'opinion alterne que l'ancêtre était une espèce africaine séparée, appelée *Homo rhodesiensis*. Différentes opinions de l'évolution humaine précoce sont également figurées. Certains chercheurs préfèrent rassembler les premières archives fossiles et reconnaissent uniquement une espèce très répandue, *Homo erectus* (ceci est montré en a). D'autres reconnaissent plusieurs espèces, avec *Homo ergaster* et *Homo antecessor* (ou *Homo mauritanicus*) à l'Ouest et *Homo erectus* uniquement dans l'Est (ceci est montré en b).

Le premier ancêtre commun à toutes les populations humaines actuelles a au moins 200.000 ans, alors que toutes les populations actuelles vivant hors d'Afrique descendent d'un petit groupe qui a quitté l'Afrique il y a environ 50.000 ans et s'est répandu rapidement vers l'Asie, l'Australie, l'Europe et ensuite, plus tard, vers l'Amérique. Par conséquent, le groupe d'origine a eu 150.000 ans pour qu'apparaissent des divergences génétiques lorsque ce groupe s'est divisé, géographiquement ou en "clans". Les différences génétiques, qui apparaissent de façon aléatoire et indépendante, se sont accumulées et ont conduit à une séparation en plusieurs sous-groupes.

Les études génétiques de l'ADN mitochondrial ont démontré qu'il y a, en Afrique, au moins 4 grands groupes, correspondant aux 4 groupes principaux de langages (Afro-Asiatique, Nilo-Saharien, Niger-Congo, et Khoisan). Les études des chromosomes Y, X et

d'autres polymorphismes sont compatibles avec ces conclusions. Les chromosomes Y des Bantous se sont largement répandus au cours de l'expansion de cette population, alors que l'ADN mitochondrial reste en majorité celui des populations d'origine. Ainsi, la diffusion est le fait des mâles émigrants. Toutefois, il faut noter que le nombre d'études de toute la diversité africaine, y compris les populations du Sud et de l'Est, est faible, ce qui introduit un biais.

### **Origine eurasienne de l'homme**

L'origine africaine de l'homme est toutefois contestée, notamment par Begun qui écrit (Begun, 2003) : « Les fossiles courants et les analyses génétiques indiquent que le dernier ancêtre commun des hommes et de notre apparenté actuel le plus proche, le chimpanzé, survint sûrement en Afrique, autour de six à huit millions d'années auparavant. Mais d'où venaient les propres ancêtres de cette créature ? Les paléo-anthropologues ont longtemps présumé que eux aussi ont des racines africaines. Une preuve venue de fossiles suggère que cette idée reçue est fausse ».

Selon Begun, aujourd'hui, les singes sont peu nombreux en nombre et en espèces. Mais entre 22,5 millions et 5,5 millions d'années auparavant, au Miocène, les singes dominaient le monde des primates. Jusqu'à 100 espèces de singes étaient répandus dans le vieux monde, de France à la Chine, en Eurasie et du Kenya à la Namibie, en Afrique. De cette éblouissante diversité sont issus le nombre comparativement limité de singes et d'humains. Or, les fossiles de grands singes... sont retrouvés seulement en Europe de l'ouest et centrale, Grèce, Turquie, Asie du Sud et Chine. Ainsi, il est devenu clair que, par la logique de Darwin, l'Eurasie a dû, plus sûrement que l'Afrique, être le lieu de naissance de la famille qui comprend les grands singes et les humains, les hominidés. Il ne doit peut-être pas paraître surprenant que les singes qui ont donné naissance aux hominidés ont dû évoluer en Eurasie au lieu de l'Afrique : les effets combinés de migrations, changements de climat, activité tectonique et déplacements écologiques à une échelle non surpassée depuis le Miocène, ont fait de cette région un haut lieu de l'expérimentation évolutionniste des hominoïdés. Le résultat fut une panoplie de singes, dont deux lignées se seraient éventuellement trouvées elles-mêmes bien placées pour coloniser l'Asie du sud-est et l'Afrique et finalement donner naissance aux grands singes modernes et aux humains.

Cuvier décrit le premier fossile de primate jamais nommé, *Adapis parisiensis*, un lémurien des carrières calcaires de Paris, qu'il confondit avec un ongulé. En 1837, un disciple de Cuvier, Lartet décrit le premier fossile de primate supérieur reconnu comme tel, une mâchoire du sud-est de la France connue maintenant comme *Pliopithecus*. Près de 20 ans plus tard, Lartet découvre le premier fossile de grand singe, *Dryopithecus* dans les Pyrénées françaises.

Dans les années restantes du 19<sup>ème</sup> siècle et au 20<sup>ème</sup> siècle, les paléontologistes découvrent beaucoup plus de fragments de mâchoires et de dents de singes aussi bien que quelques os de membres en Espagne, en France, en Allemagne, en Autriche, en Slovaquie, en Hongrie, en Géorgie et en Turquie. Vers les années 1920, cependant, l'attention se déplaça d'Europe au sud de l'Asie (Inde et Pakistan) et en Afrique (surtout le Kenya), suite aux spectaculaires découvertes dans ces régions, et les singes d'Eurasie furent oubliés. Mais les découvertes de fossiles de ces deux dernières décennies ont renoué un intense intérêt pour les singes fossiles eurasiens, en grande partie parce que les paléontologistes ont découvert des spécimens suffisamment complets pour savoir à quoi ressemblent ces animaux et comment ils sont apparentés aux singes actuels et aux humains.

Nous allons voir, avec Begun (2003) qui étaient les premiers singes, comment ils sont venus en Eurasie, comment ils s'y sont développés, et comment ils sont allés en Afrique.

### Les premiers singes

Au moins 40 genres de singes fossiles du Miocène provenant de sites à travers le Vieux Monde ont été identifiés, huit fois le nombre de ceux qui survivent aujourd'hui. Une telle diversité semble avoir caractérisé la famille des singes depuis le début.

Comme chez les singes actuels, la taille de ces créatures variait considérablement... de 3 à 80 kg. Ils variaient beaucoup également dans leur alimentation ; certains se spécialisant dans les feuilles, d'autres dans les fruits et noix, bien que la majorité mangeaient des fruits mûrs comme la plupart des singes d'aujourd'hui. La plus grande différence entre ces premiers singes et les singes actuels était dans la posture et la manière de se comporter. Alors que les singes modernes ont un riche répertoire de modes de locomotion, depuis la brachiation hautement acrobatique employée par les gibbons arboricoles à la marche sur les articulations des mains des gorilles terrestres – les singes du Miocène inférieur étaient obligés de se déplacer le long des branches d'arbres sur leurs quatre membres.

### Passage en Eurasie

La plupart des singes du Miocène supérieur subirent une extinction. Toutefois l'un d'eux, peut-être *Afropithecus* du Kenya, est l'ancêtre de l'espèce qui la première prit le chemin de l'Eurasie, il y a 16,5 millions d'années auparavant. Autour de ce moment, le niveau des mers baissa, exposant un pont de terre entre l'Afrique et l'Eurasie. Un exode des mammifères s'ensuivit. Parmi les créatures qui migrèrent hors d'Afrique, on a eu des éléphants, des rongeurs, des ongulés comme des porcs et des antilopes, quelques animaux exotiques et des primates.

Les singes qui gagnent l'Eurasie à partir de l'Afrique semblent être passés à travers l'Arabie Saoudite, où des restes de *Heliopithecus*, un singe semblable à *Afropithecus*, ont été découverts. Le niveau des mers remonte pour détruire le pont reliant l'Afrique à l'Eurasie, un demi-million d'années plus tard les grands singes se sont établis eux-mêmes dans cette nouvelle terre.

Cette grande activité évolutionniste conduisit aux conditions basales pour l'émergence des grands singes et des humains. De nouvelles preuves venant des fossiles indiquent que des espèces de singes (ceux à la mâchoire massive et grande, aux dents broyeuses) étaient réellement en Eurasie bien plus tôt que 15 Ma. En 2001 et 2003, Begun et al. décrivent un singe ayant un aspect plus moderne, *Griphopithecus*, à partir de sites vieux de 16,5 million d'années en Allemagne et en Turquie, repoussant les archives de singes eurasiens de plus d'un million d'années en arrière.

L'absence apparente de tels nouveaux modèles en Afrique entre 17 et 15 Ma, suggère que, contrairement à l'idée longtemps soutenue que cette région est la source de toutes les formes de grands singes, certains hominoïdés ont commencé à acquérir des caractères crâniens et dentaires plus évolués en Eurasie et retournèrent en Afrique changés en espèces plus avancées, seulement après que le niveau des mers baisse à nouveau.

### Le développement des grands singes.

A la fin du Miocène moyen, autour de 13 Ma, il existe des preuves de l'existence des grands singes en Eurasie, notamment le fossile de grand singe de Lartet, *Dryopithecus* en Europe et *Sivapithecus* en Asie. Comme les grands singes actuels, ces animaux ont des mâchoires longues, bâties solidement, qui hébergent de longues incisives, des canines en

forme de lames et de grandes molaires et prémolaires avec des surfaces de mâchonnement relativement simples – un appareil alimentaire bien adapté à une alimentation de fruits doux, mûrs. Ils ont également un museau court, reflétant la réduction de l'importance de l'olfaction en faveur de la vision. Des études histologiques des dents de *Dryopithecus* et de *Sivapithecus* suggèrent que ces créatures croissent lentement, comme le font les grands singes actuels et qu'ils ont probablement des histoires de vie similaires à celles des grands singes actuels. La maturation se fait lentement, la durée de vie étant longue et les femelles gestantes portant un seul gros fœtus en même temps. D'autres preuves font soupçonner que les grands singes primitifs ont même égalé l'intelligence des singes modernes : les crânes fossiles de *Dryopithecus* indiquent qu'il avait un gros crâne comme un chimpanzé, de proportions comparables.

L'examen des squelettes des membres de ces deux singes ont révélé des caractères additionnels de similitude avec les grands singes. A la fois *Dryopithecus* et *Sivapithecus* ont des adaptations à la locomotion en suspension, particulièrement par l'articulation du coude, qui était complètement en extension et stable à travers toutes les étapes de la locomotion.

La lignée *Sivapithecus* prospère en Asie, produisant des ramifications en Turquie, Pakistan, Inde, Népal, Chine et Asie du sud-est. La plupart des analyses phylogénétiques sont concordantes pour conclure que l'orang-outan actuel, *Pongo Pygmaeus*, est descendu de *Sivapithecus*. Aujourd'hui, ce singe qui vit dans les forêts humides de Bornéo et de Sumatra, est le seul survivant de ce groupe à succès.

Dans l'ouest, la radiation des grands singes fut également importante. Des espèces primitives de *Dryopithecus*, *D. fontoni*, celle trouvée par Lartet et plusieurs autres espèces émergèrent sur quelques trois millions d'années. Les descendants plus spécialisés de cette lignée suivirent. En deux millions d'années quatre nouvelles espèces de *Dryopithecus* ont évolué et occupé les régions de l'Espagne du nord-ouest à la République de Géorgie. Mais l'emplacement où *Dryopithecus* se situe sur l'arbre de la famille des hominoïdés est controversé. Certaines études relient *Dryopithecus* aux singes asiatiques ; d'autres le positionnent comme l'ancêtre de tous les grands singes actuels. L'analyse phylogénétique de ces animaux, par Begun et al (2003)– la plus compréhensive en termes du nombre de caractères morphologiques considérés – indique que *Dryopithecus* est plus étroitement apparenté à un singe comme *Ouranopithecus* de Grèce et que l'un de ces deux genres européens était l'ancêtre probable des singes africains et des humains.

Un crâne de *Dryopithecus* de Rudabanya, Hongrie, que Begun et al. découvrirent en 1999, est en faveur de cet argument. Surnommé "Gabi" d'après son découvreur, le géologue hongrois Gabor Hernyak, c'est le premier spécimen à avoir pu préserver une pièce-clé de l'anatomie : la connexion entre la face et le crâne. Gabi démontre que le crâne de *Dryopithecus*, comme celui des singes africains et des humains fossiles primitifs, est allongé et bas, possède une région nasale aplatie et a la partie inférieure de la face élargie. Peut-être plus significatif, il révèle que, comme les singes africains et les humains primitifs, *Dryopithecus* était clinorhynche ce qui signifie que vu de profil sa face s'incline vers le bas. Au contraire, les orangs-outans, tout comme le Proconsul, les gibbons, les siamangs, ont la face qui s'incline vers le haut, un aspect connu sous le nom de airorhynchie. Cet aspect fondamental de l'architecture crânienne de *Dryopithecus* est fortement en faveur d'une relation évolutionniste étroite entre cet animal et les singes africains et la lignée humaine. Un argument additionnel supplémentaire pour ce lien de relation vient de l'observation que le crâne de *Dryopithecus* ressemble à celui d'un chimpanzé infantile ou juvénile, un caractère commun de morphologie ancestrale. Il s'ensuit, ainsi, que les aspects uniques de la forme du

crâne adulte des chimpanzés, gorilles et fossiles humains ont évolué comme des modifications du plan de base représenté par *Dryopithecus* et les jeunes des singes africains actuels.

Un singe du Miocène, de plus, mérite une attention spéciale. Le singe fossile eurasiens le mieux connu en terme de pourcentage du squelette récupéré, l'*Oreopithecus* d'Italie, âgé de sept millions d'années et dont nous avons parlé plus haut.

### Passage en Afrique

L'ancêtre eurasiens des singes africains et des humains se déplaça vers le sud en réponse à une aridification et à un refroidissement de son environnement qui conduisit au remplacement des forêts par des savanes et des prairies. Begun (2003) pense « que les adaptations à la vie sur le sol – la marche sur les articulations de la main en particulier - furent critiques en permettant à cette lignée de résister à la perte de cet habitat arboricole et d'aller en Afrique. Une fois là, certains singes retournèrent dans les forêts, d'autres s'établirent dans des environnements variés de savanes, et un singe – celui duquel descendent les humains – éventuellement envahit un territoire ouvert en apprenant à vivre sur le sol ».

Pour Begun (2003), la flexibilité dans l'adaptation est le message conforme à l'évolution du singe et de l'homme. Les singes du Miocène inférieur quittèrent l'Afrique à cause d'une nouvelle adaptation de leurs mâchoires et de leurs dents qui leur permit d'exploiter une diversité de niches écologiques. Les grands singes eurasiens acquirent une série d'adaptations squelettiques qui leur permirent de vivre dans des environnements variés et aussi de gros cerveaux pour s'attaquer à des enjeux complexes sociaux et écologiques. Ces modifications permirent à quelques uns d'entre eux de survivre aux changements climatiques dramatiques qui survinrent à la fin du Miocène et de retourner en Afrique, autour de 9 Ma. Ainsi, la lignée qui produisit les singes africains et les humains était pré adaptée pour s'adapter aux problèmes d'un environnement changeant radicalement. Par conséquent, il n'est pas surprenant que l'une de ces espèces éventuellement acquiert de très gros cerveaux et des formes sophistiquées de technologie.

Begun (2003) conclut en disant : « L'idée que les ancêtres des grands singes et des humains évoluèrent en Eurasie est controversée, mais non pas à cause de preuves adéquates pour l'affirmer. Le scepticisme vient de la prédiction de l'héritage de Darwin (1871) que les humains et les singes africains ont évolué uniquement en Afrique. Le doute vient des partisans de l'aphorisme "l'absence de preuve n'est pas la preuve de l'absence". C'est à dire justement parce que nous n'avons pas trouvé de fossiles de grands singes en Afrique ne signifie pas qu'ils ne sont pas là. L'idée exprimée ici peut être vérifiée, comme cela est requis pour toutes hypothèse scientifique, par la découverte de plus de fossiles en des sites nouveaux ».

Ainsi Begun propose que l'homme a une origine eurasiens et non pas africaine.

Comme nous l'avons vu plus haut, on vient de découvrir en Afrique, en 2007, les restes fossiles de deux grands singes ayant autour de 10 Ma, mais ils ont de nombreuses caractéristiques des gorilles et non pas des chimpanzés.

### **Origine asiatique de l'homme**

*Homo erectus* – ou plus précisément *Pithecanthropus erectus* – fut d'abord découvert par Eugène Dubois en 1891 à Trinil, à Java. Dans les années 1930, d'autres découvertes de restes d'homininés ailleurs en Indonésie et à Chou-Kon-Tien (aujourd'hui Zhoukoudian) en Chine furent considérées comme similaires, même si initialement on leur donna leurs propres noms génériques (tels que *Meganthropus* et *Sinianthropus*). En 1950, Mayr (Dennell et Roebroeks 2005) reclassa tout ce matériel comme *Homo erectus*. Par la suite, des spécimens africains furent également appelés *Homo erectus* comme le furent des spécimens européens

découverts plus tard. *H. erectus* devint ainsi, pour longtemps, le premier homininé considéré comme ayant vécu en Asie, en Afrique et en Europe .

Ces dernières années, certains ont émis des doutes sur le fait que les spécimens d'Afrique de l'est devaient être considérés comme les mêmes paléo-espèces que celles d'Asie. A la lumière de découvertes à Koobi Fora, il a été suggéré qu les premiers exemples de spécimens africains devaient être appelés *H. ergaster*, incluant WT15000, le magnifique squelette âgé de 1,6 millions d'années d'un jeune enfant de Nariokome qui a été initialement publié comme *H. erectus* (Dennell et Roebroeks 2005). Par conséquent, c'est l'*H. ergaster* africain qui est considéré par certains comme l'homininé qui a d'abord colonisé l'Asie et formé la population fondatrice de ce qui devint *H. erectus* en Chine et en Asie du sud-est. Les spécimens européens, considérés auparavant comme des exemples tardifs d'*H. erectus* ou d'*Homo sapiens archaïque*, sont maintenant classés sous le taxon d'*H. heidelbergensis*, un terme d'abord utilisé pour classer la mandibule de Mauer trouvée en Allemagne en 1907.

Il est admis par beaucoup que le genre *Homo* prit naissance en Afrique. Une forme primitive, classée ou bien comme *Homo ergaster* ou *H. erectus sensu lato*, fut la première à quitter l'Afrique 1,7 à 1,5 Ma et colonisa l'Asie du sud aussi loin que 40° N. En fait, cette hypothèse est moins convaincante qu'il ne semble (Dennell et Roebroeks 2005). *H. ergaster* se différencie tellement des formes primitives d'*Homo* (telle que *H. habilis*) dans sa taille, son dimorphisme sexuel réduit, ses longues jambes et les proportions modernes de son corps (Aiello et Wells, 2002) qu'il est difficile à présent, d'identifier ses ancêtres immédiats en Afrique de l'est. Ce n'est pas pour rien qu'il a été décrit comme un homininé « sans un ancêtre, sans un passé clair » (Walker et Shipman, 1996).

Nous avons vu que avant Dennell et Roebroeks (2005), Begun (2003) a contesté l'origine africaine d'*H. sapiens*. Aux arguments développés par Begun (2003), s'ajoutent ceux de Dennell et Roebroeks (2005). L'argumentaire de ces derniers est le suivant. Dennell et Roebroeks se demandent d'abord qui étaient les premiers asiatiques. Il est présumé qu'ils migrèrent hors d'Afrique, le long de la vallée du Nil ou à travers la partie terminale sud de la Mer Rouge, mais il n'y a pas de preuves archéologiques ou de fossiles d'homininés démontrant que les homininés furent dans la vallée du Nil au Pléistocène inférieur et on ne connaît pas de site Oldovicien dans le Sinaï, le sud du Negev ou en Arabie du sud-ouest, au point d'entrée présumé en Asie. La seule preuve de fossile asiatique d'homininés du Pléistocène inférieur comprend trois incisives d'Ubeidiya, Israël (1,4-1,0 Ma) attribuées à *H. erectus sensu lato* (s.l.) par défaut (Belmaker et al. 2002) ; les spécimens âgés de 1,7 Ma de Dmanisi en Georgie (Lordkipanidze et al. 2005), qui ont été récemment classés comme un type très primitif d'*H. ergaster* (Gabunia et al 2000) et/ou un nouveau taxon *H. georgicus* (Gabunia et al 2002) ; et les spécimens attribués à *H. erectus sensu stricto* (s.s.) à Java (Anton 2003) 8000 kilomètres plus loin et considéré par certains (Andrews, 1984, Foley et Lahr, 2004, Tattersall 1997, Tattersall et Schwartz 2000 ; Wood et Turner 1995 ; Wood et Collard 1996) mais pas par tous (Anton 2003 ; Bilsborough 1999 ; Brauer 1994 ; Kramer 1993 ; Rightmire 1990) comme différent d'*H. ergaster* d'Afrique de l'est. Le plus ancien d'entre eux est le crâne de Mojokerto (Anton 1997) qui, maintenant, semble avoir été découvert dans un contexte de recherche de fossiles bien qu'on en ait douté précédemment (Huffman et al 2005) et est daté de  $1,81 \pm 0,04$  Ma. Les spécimens clés de Sangiran ont été datés de 1,6 à 1,7 Ma (Swisher et al, 1994 ; Larick et al, 2001). La mandibule et les dents du Pleistocène inférieur de Longgupo au sud de la Chine attribuées à *Homo*, appartiennent probablement à un singe (Schwartz et Tattersall 1996 ; Wu 2000). A cette maigre liste de sites s'ajoute les artefacts du Pleistocène inférieur en Asie, attribués à *H. erectus* s.l. et fournis par les instances archéologiques. Des exemples en sont Erg el-Ahmar, Israël, dit datés de l'événement Olduvai (Ron et Levi 2001) et le bassin de Nihewan, Chine du Nord (Zhu et al, 2004). Selon Dennell

et Roebroeks (2005), la seule raison pour laquelle les premiers artefacts en Asie sont attribués à *H. erectus* s.l. est que les paléanthropologistes ont décidé que, en effet, il était le seul homininé capable de migrer hors d'Afrique et avoir assez le goût du voyage (Wanderlust) pour le faire.

Ensuite Dennell et Roebroeks (2005) affirment que la raison pour laquelle il est admis que *H. ergaster* a été uniquement capable de migrer hors d'Afrique, il y a 1,7 à 1,9 Ma dans les savanes asiatiques, serait ses longues jambes, ses proportions corporelles semblables aux humains, des mécanismes thermorégulateurs probablement efficaces pour rester frais dans un environnement chaud, la capacité d'ingérer de grandes quantités de viande dans un environnement riche en faune, mais pauvre en aliments végétaux pour un primate affamé et un cerveau suffisamment gros pour faire face aux défis d'une niche plus carnivore. Cet argument est persuasif, sauf sur un point, c'est que les australopithèques auraient probablement colonisé toute la savane herbacée africaine 3,0 à 3,5 Ma et *Australopithecus garhi* vivait dans un environnement similaire en Afrique du nord-est il y a 2,5 Ma. Comme les savanes étaient très répandues en Asie du sud, il y a 3,0 Ma, il n'y a pas de raison a priori, que les australopithèques n'aient pas pu également se répandre dans les prairies asiatiques avant *H. ergaster*.

Les arguments fossiles que *H. ergaster* était en Asie au Pléistocène inférieur ne sont pas seulement faibles, mais sont aussi très ambigus comme vu plus haut.

Ensuite Dennell et Roebroeks (2005) disent que l'absence de preuve n'est pas la preuve de l'absence. Il n'y a pas de preuve que les australopithèques ont migré hors d'Afrique. Cependant, l'absence de preuve ne suffit pas ; nous avons besoin de preuve (qui ne vient pas) que l'absence de preuve n'est pas le résultat de circonstances taphonomiques ou du manque de travail de terrain, particulièrement dans un continent aussi vaste que l'Asie. Il n'y a qu'un nombre limité d'archives fossiles de vertébrés pour les Pléistocène supérieur et inférieur dans l'Asie du sud-ouest (une région plus étendue que le Kenya, l'Éthiopie et la Tanzanie rassemblés). Par exemple, un des rares cas où l'on peut raisonnablement être sûr que *H. erectus* s.l. (et d'autres homininés) était absent est Longuppo (Wanpo et al 1995), en Chine du sud où quatre primates (*Gigantopithecus*, *Lufengpithecus*, *Macaca* et *Procynocephalus*) sont répertoriés parmi 68 taxa présents. Il en est de même pour la faune de Yushe Basin et "la faune Hipparon" de Chine du nord avec absence d'homininés (Flynn et al, 1991).

Puis, Dennell et Roebroeks (2005) disent que puisqu'on ne peut démontrer l'absence d'homininés des régions asiatiques à un moment donné avec le peu de preuves que nous avons, on peut admettre leur présence, et nous avons besoin de considérer des alternatives au modèle courant hors d'Afrique. Il y a 3 possibilités ici. La première, est lorsque les homininés quittèrent l'Afrique pour la première fois l'ont-ils fait, par exemple, peu de temps après l'acquisition de l'habileté de fabriquer des outils de pierre, les premiers ayant 2,6 Ma ? ou bien auraient-ils pu partir même plus tôt, autour de 3,0-3,5 Ma, lorsque certains australopithèques vivaient déjà dans les savanes africaines ? La deuxième possibilité est que nous connaissons maintenant toute la panoplie des homininés qui habitaient à la fois l'Afrique et l'Asie au Pliocène supérieur et au Pléistocène inférieur. Même en Afrique de l'est, plusieurs nouveaux taxa ont été rapportés la décennie passée, (par exemple *A. anamensis*, *A. garhi*, *Ardipithecus ramidus* et *Kenyanthropus platyos*) et on va sans doute en découvrir d'autres. Une indication sur le peu que l'on sait sur le Pléistocène de l'Afrique de l'est est que c'est seulement récemment que l'on a mis en évidence le premier fossile de chimpanzé (Mc Brearty et Jablowki, 2005). En Asie, les récentes découvertes de *H. georgicus* et *H. floresiensis* doivent nous rendre très prudent pour supposer que *H. erectus* s.l. était le seul présent en Asie au Pléistocène inférieur. Troisièmement, l'Asie n'a pas dû être receveur passif de tout ce qui migrerait hors d'Afrique, mais a dû être un donneur majeur pour les événements

de spéciation, tout comme pour la dispersion de retour vers l'Afrique. Un tel déplacement dans deux directions est bien documenté pour d'autres mammifères au Pliocène et au Pléistocène inférieur tel que les chevaux, *Equus* (Mc Brearty et Jablowki, 2005) et les bovidés (Lindsay et al., 1980). Nous devons même envisager la possibilité que *H. ergaster* est né en Asie (Swisher et al., 1994 ; White 1995) et peut-être expliquer son manque évident d'ancêtre est-africain, comme le résultat d'une immigration plutôt que d'un processus court (et non documenté) d'évolution anagénétique (*in situ*).

Nous avons bien besoin de tester ces alternatives et pour cela Dennell et Roebroeks (2005) demandent des séries de données d'Asie qui soient d'une qualité comparable à celles d'Afrique. Les environnements ouverts, mésiques-à-arides tendent à préserver les fossiles mieux que ne le font les environnements de forêts et d'humidité. Si les restes de faune sont recouverts d'une matrice de sédiments, cette matrice doit survivre et être accessible, une condition qui est rarement rencontrée pour les sédiments du Pliocène et du Pléistocène. La Rift Valley est une exception unique.

Dennell qui s'intéresse à la première dispersion des hominidés hors d'Afrique, en Asie et en Europe, insiste sur le fait que la plus grande partie de la discussion porte sur l'époque à laquelle cette dispersion survint, avec quelque attention sur le nombre de migrations mais beaucoup moins d'attention sur quels furent les succès de ces dispersions. Les trois facteurs de temps, de fréquence et de succès sont reliés entre eux. Dennell s'intéresse plus particulièrement au 3<sup>ème</sup> de ces facteurs. En effet, le succès (ou l'échec) d'une espèce de pouvoir se disperser et de coloniser de nouveaux territoires fournit beaucoup d'information sur son comportement adaptatif.

La plupart des chercheurs ont supposé que les fossiles et les collections archéologiques du Pléistocène inférieur peuvent être "lus" de la même manière que ceux du Pléistocène supérieur i.e. comme des documents de populations humaines qui étaient des résidents à long terme d'une région. Ainsi, des études sur les dispersions précoces des hominidés peuvent être faussées par la supposition que les capacités colonisatrices des humains modernes étaient un attribut essentiel d'*Homo erectus* et des autres populations d'hominidés archaïques.

Avant d'envisager les preuves de la colonisation au Pléistocène inférieur de l'Eurasie, Dennell dit que nous avons besoin de quelques suppositions sur ce que nous devons attendre d'*Homo erectus* à partir de ce qui est connu des hominidés du Pléistocène inférieur en Asie :

1) Les premiers eurasiens occupent préférentiellement des prairies, des régions boisées et des régions de broussailles, comme en Afrique de l'est. Cette supposition semble raisonnable.

2) Les hominidés du Pléistocène inférieur sont surtout des prédateurs et ainsi a) les fluctuations annuelles auraient été orientées vers le nord et pendant les périodes d'aridité, lorsque les ressources alimentaires diminuent b) leur habilité à devenir résidents à long terme dans une région aurait été fortement influencée par leur alimentation principalement carnivore et par le type et l'abondance des proies. Il y a un accord général sur le fait que *H. erectus* n'était pas principalement un végétarien et que la viande était une ressource précieuse d'où l'accroissement annuel de ses territoires vers le nord car les herbivores, les proies, y trouvent leurs ressources.

3) Les dispersions des hominidés auraient été plus limitées lors de leur passage vers le nord dans l'Eurasie par a) les difficultés à maintenir des réseaux d'accouplements sociaux en maintenant de grandes fluctuations annuelles des niveaux de densité de populations peu fournies ; et b) par la longueur des ensoleillements journaliers et leur diminution nette du temps disponible pour localiser, obtenir et traiter les proies. Il y a 1,8 Ma, les hominidés étaient capables de vivre à au moins 35° au nord et au sud de l'Equateur, d'Algérie en Afrique

du sud, et étaient ainsi capables de tolérer une lumière du jour de 7,5 heures. La latitude semble avoir sévèrement restreint l'expansion des hominidés précoces, car ce ne fut que 1,5 millions d'années plus tard que les hominidés ont pu survivre à 55° nord.

4) Les capacités des hominidés se sont accrues avec le temps, et ainsi, les dispersions des environnements occupés auraient également augmenté. C'est ainsi que Potts et al (1999) publient que les hominidés, entre -992.000 et -790.000 ans, furent capables de réoccuper des régions après des changements majeurs de l'environnement et ils furent capables de s'adapter à une plus grande variété d'environnements que leurs prédécesseurs du Pliocène supérieur à Olduvai et à Koobi Fora. De même en Europe, les hominidés furent capables de s'adapter à pratiquement toute la variété de conditions environnementales après -500 milliers d'années à l'exception des glaciations maximales sévères au sud du 50° Nord.

5) La rupture environnementale causée par les périodes glaciation/interglaciation, augmente après -800 milliers d'années. Au Pléistocène inférieur, il y a eu de nombreuses fluctuations climatiques de faible amplitude avec une périodicité de 41.000 années, mais au Pléistocène moyen, après -735.000 années, il y eu une déviation vers des alternances de climats glaciation/interglaciation de faible fréquence et d'amplitude élevée, survenant avec un cycle de 100.000 ans. Par conséquent les hominoïdes auraient amélioré leurs aptitudes à survivre, mais ils ont été confrontés à une plus grande rupture environnementale. Cependant, dans certaines situations, cette rupture environnementale a pu être bénéfique aux hominidés avec la diminution des forêts et la création de steppes à mammouths riches en proies de taille moyenne ou grande comme les mammouths, chevaux, bisons, aisément atteignables par un hominidé prédateur.

6) A tout moment, il y eut des régions d'occupation des hominidés, centrales et périphériques : les régions centrales se sont accrues lorsque les capacités de survie des hominidés ont augmenté et/ou les conditions climatiques l'ont permis.

Pour déterminer si les dispersions d'hominidés du Pléistocène inférieur, à partir de l'Afrique sub-saharienne, ont résulté en colonisation à long terme, on peut commencer par considérer les arguments pour les dispersions des hominidés à travers l'Eurasie et l'Afrique du Nord, il y a 1,8 Ma et ensuite leurs contextes environnementaux. Cet épisode temporel est choisi car il peut indiquer la dispersion la plus précoce des hominidés en Eurasie et est aussi la ligne de base de ce qu'on a appelé la "longue chronologie".

#### Le Pliocène supérieur d'Eurasie et d'Afrique du Nord (2.5 à 3Ma)

Les prairies, il y a 3 Ma, étaient probablement continues de l'Afrique de l'Ouest jusqu'à la Chine du Nord, c'est à dire que les barrières désertiques actuelles du Sahara et de l'Asie du Sud-Ouest n'existaient pas. De plus, la barrière de la Mer Rouge entre l'Afrique et l'Arabie aurait été bien moins efficace que maintenant, particulièrement au sud, aux détroits de Bab-el-Mandeb et ceci aurait été un important point de passage entre l'Afrique et l'Asie. La plupart du drainage du Nil de l'Ethiopie du nord et de l'est du Soudan allait à l'est vers la Mer Rouge et était moins une barrière pour les migrations de la faune entre l'Afrique et l'Asie (Dennell et Roebroeks, 2005).

Pour Macchiarelli (2008), il est désormais établi que le détroit de Gibraltar et celui de Bab-el-Mandel, de la corne de l'Afrique, étaient impraticables au cours des deux derniers millions d'années

## Le Pléistocène supérieur/ Pléistocène inférieur (2,5-1,8 Ma) en Eurasie et Afrique du Nord.

Le changement climatique majeur au Pliocène a été le début d'une glaciation dans l'hémisphère nord, accompagné d'un refroidissement majeur c.a. 2,6 Ma dans la région du Lac Baïkal, en Sibérie.

En Europe, la première glaciation survint à 2,3 Ma. Les archives paléo-environnementales, pour le Pléistocène inférieur, sont pauvres mais elles indiquent que les prairies du Pléistocène de 3 Ma étaient encore largement en place en Afrique du Nord, et en Asie du Sud-Ouest et du Sud.

Les premières données sur la présence d'hominidés au nord du Sahara, en Afrique du Nord, viennent de Ain Hanech en Algérie (36°N) et sont datées de 1,8 Ma ; au Levant, elles datent du Pléistocène inférieur, en Israël à Erq el Ahmer, Bethelém, Ubeidiya, Evron, Quarry et Latamme et Sitt Markho, en Syrie ; dans le Caucase, elles sont retrouvées à Dmanisi à 1,8 Ma. Ces données sont très pauvres et controversées en Inde du Nord, au Pakistan et en Chine. A présent, les données non ambiguës et bien datées sur la présence des hominidés en Chine sont celles de Xiacchangliang de 1,36 Ma. En Indonésie, la datation absolue des couches volcaniques qui auraient contenu le crâne de Mojokerto, donne  $1,81 \pm 0,04$  Ma et les hominidés précoces de Sangiran sont datés à  $1,66 \pm 0,04$  Ma.

Pour ce qui est de l'Europe, Dennell (2005) n'est pas convaincu par les arguments avancés et il pense que la dispersion des hominidés en Europe est improbable entre 1,5 et 0,8 Ma. Or, nous avons vu qu'on vient de découvrir, en Espagne, des fossiles d'hommes ayant vécu là, il y a 1,2 Ma (Carbonell et al. 2008)

### Quelles sont les implications de ce qui précède ? (Dennell, 2005)

Elles sont qu'il y a remarquablement peu d'indications d'une conquête de l'Eurasie continentale qui aurait été attribuée à *Homo erectus* après 1,8 Ma. Bien que la dispersion de *H. erectus* hors d'Afrique ait été décrite comme pouvant atteindre Java à partir de l'Afrique de l'Est en seulement 25.000 ans, l'indication suggère des infiltrations occasionnelles plutôt qu'un flux. Les hominidés se sont probablement dispersés en Asie du Sud-Ouest, dans le Caucase et en Asie du Sud au Pléistocène inférieur ca. 1,8 Ma, mais pour la plus grande partie, leur présence à travers l'Asie du Sud-Ouest et du Sud ca. 1,8-1,5 Ma peut être considérée comme une simple dispersion latitudinale dans le type d'habitats occupés pour la première fois, à cette époque ou plus tard au Pléistocène inférieur, peut-être 1,3-1,2 Ma. Les hominidés en Asie de l'est sont recensés tardivement, au Pléistocène inférieur. Cependant, la seule preuve de populations d'hominidés résidents au Pléistocène inférieur vient d'Israël, avec au moins 6 sites pour la période 1,8 Ma (Erq el Amar) à 0,8 Ma (Gesher Benot Qa'agov) et la preuve de l'utilisation à de multiples reprises pour au moins deux d'entre elles (Ubediya et GBY), et aussi Java avec une moyenne d'un hominidé par 62.500 années sur une période de 500.000 ans. Il n'y a aucune raison de croire que les populations étaient géographiquement ou temporellement continues entre ces deux régions au cours du Pléistocène inférieur.

Le début d'une occupation permanente résulte de l'indication de la présence d'hominidés en Eurasie entre 1Ma – 0,5 Ma.

Deux développements majeurs reconnus entre 1,0 et 0,5 Ma sont une indication d'une occupation continue en Eurasie.

D'une part les dispersions d'hominidés dans des environnements plus froids, à des latitudes tempérées aussi au nord que 40-45° N autour de 1 Ma : Orce Basin Espagne (37° N)

à 1 Ma, Atapulca TD6 à 780.000 an (42° N) peut être Cepravo, Italie et Monte Poggiolo (44° N) - 900.000 ans.

D'autre part, l'apparition des assemblages bifaces Acheuléens en Europe, Afrique du Nord, Asie du Sud-Ouest et dans le sous-continent Indien au Pléistocène moyen.

Par conséquent Dennell (2005) conclut que :

1) avant 1 Ma, les dispersions sont répétées, de courtes durées, et modestes ; on ne peut pas considérer qu'il y ait une occupation continue.

2) les aptitudes à coloniser des *H. erectus* précoces ont été limitées.

Il faut bien dire que les arguments de Dennell n'ont guère convaincu la très grande majorité des spécialistes.

### **b) Apport de la génétique.**

Les apports de la génétique, nous l'avons déjà vu plus haut, sont en faveur d'une origine africaine de l'homme.

Les limites, du moins actuelles, des méthodes d'extraction de l'ADN ancien n'ont pas permis aux généticiens moléculaires d'étudier les premiers stades de l'histoire de la lignée humaine, avant au moins 2 Ma, laissant ce soin aux paléanthropologistes qui en débattent. Mais il y a aussi un débat sur les origines de l'homme centré sur la période allant de 1,7 millions à - 20 000 ans auparavant et l'émergence de l'homme anatomiquement moderne. La diversité génétique de la population humaine actuelle est en accord avec un modèle d'expansion, essentiellement d'origine africaine, entre - 100 000 et - 50 000 ans auparavant. De cette population de quelques seulement 10 000 individus, une seconde expansion vers l'Europe s'est faite il y a quelques 21 000 années auparavant (Harpending et al, 1998 ; Jorde et al, 1998).

Des variations climatiques auraient entraîné un isolement accru de différents groupes qui auraient promu la "fixation" d'adaptations locales morphologiques, physiologiques et du comportement. Géographiquement, des populations différentes en Europe, Afrique, Asie du Sud, Chine et Australie auraient pu avoir des trajectoires évolutionnistes séparées s'il n'y avait pas eu assez de migrants à chaque génération pour disperser de nouvelles mutations dans les populations d'autres régions. Les partisans du multirégionalisme croient que, après une expansion initiale africaine, les populations ont continué d'évoluer dans différentes parties du monde, y compris l'Afrique. Cette vision donne une importance particulière au rôle de la migration qui transfère de nouvelles mutations affectant des groupes importants de gènes humains survenant dans des groupes géographiquement isolés. Plus de migrants sont venus d'Afrique, là où il y avait de plus grandes populations et où seraient survenues de nouvelles mutations. Mais les déductions de migration différentielle qui sont essentielles pour soutenir cette opinion, demandent un examen minutieux.

Templeton (2006) et les autres partisans du multirégionalisme ont critiqué ces interprétations centrées sur l'Afrique en les considérant comme incomplètes et non adéquates, disant que leurs auteurs confondent histoire avec géographie. C'est une des raisons pour lesquelles une approche incorporant des méthodes comme l'"autocorrélation spatiale" et l'"échelle multidimensionnelle" s'est répandue. Ici, les modalités de la variation génétique sont comparées avec celles prédites par des modèles théoriques et sont ensuite utilisées pour estimer des paramètres tels que les niveaux d'interfécondité, la sélection naturelle et le flux génique (Bertorelle et Babujani 1995). Mais cette approche ignore les

informations phylogénétiques pour identifier un événement majeur de l'évolution des lignées alléliques parmi les espèces – comme par exemple un important goulot d'étranglement d'une population.

Comme nous l'avons vu, la publication d'arbres phylogénétiques de variation des haplotypes de l'ADN mitochondrial (mtADN) humain est pour beaucoup à la source de cette controverse (Cann et al 1987 ; Vigilant et al 1991). Par la suite, des arbres d'haplotypes de mtADN plus petits ainsi que des arbres pour des régions d'ADN liées à l'X, des régions d'ADN du chromosome Y (Y-ADN) et de l'ADN de plusieurs régions autosomiques des chromosomes 14, 16 et 21, sont devenus disponibles. Templeton (2002) a analysé tous les arbres d'haplotypes publiés récemment avec de nouvelles techniques d'analyse (le programme GEODIS qu'il a mis au point) afin de tester les hypothèses émises sur l'histoire évolutionniste récente de l'homme. Le but de Templeton (2006) est d'apprécier la force des signaux géographiques qu'ils contiennent. Onze arbres différents de gènes humains ont été analysés. Les résultats indiquent que le centre géographique de notre espèce est en Afrique, avec deux migrations majeures de populations à partir de ce continent, il y a quelques 600 000 et 95 000 ans auparavant. Templeton (2007) a également estimé des paramètres importants de la structure des populations, incluant le niveau des échanges géniques entre populations géographiquement isolées.

Les conclusions de Templeton (2002) sont que 90 % des gènes de l'homme moderne sont d'origine africaine. L'humanité actuelle porterait dans son ADN les traces de plusieurs grandes migrations et de mélanges entre populations.

Les ancêtres africains, européens et asiatiques des hommes modernes auraient partagé leurs gènes, d'un continent à l'autre, depuis au moins 600 000 ans, peut-être même depuis 1,7 millions d'années. C'est de ces échanges successifs que serait issu *Homo sapiens*.

Que penser de ces conclusions ?

Dans les études moléculaires de l'évolution humaine, les méthodes utilisées communément pour identifier des différences entre espèces sont souvent étendues à l'étude de la variation à l'intérieur d'une espèce. Templeton (2006) considère cela comme un défaut majeur dans l'approche de l'évolution humaine. Ses arguments sont que certains caractères morphologiques ne pourraient pas démontrer une continuité régionale entre populations au cours du temps s'ils ne sont pas sous la forte influence de la sélection naturelle, et que le flux génique de groupes qui se dispersent et augmentent en nombre sont équilibrés par la présence de la dérive génétique (la perte aléatoire d'allèles au cours du temps du fait de la faible taille de la population). Selon lui, une estimation que 90 % seulement des arbres d'haplotypes dans le génome nucléaire démontre les racines africaines est la preuve évidente que les populations régionalement isolées archaïques n'ont pas été complètement remplacées par les immigrants d'origine africaine nouvelle. Templeton essaie de lutter contre cette impasse dans la compréhension en démontrant que ce dont on a besoin est un outil analytique ne favorisant aucun modèle sur une base a priori.

Or, quelles sont les hypothèses figurant derrière son analyse GEODIS ? Premièrement, une hypothèse nulle postule qu'il n'y aurait pas d'association attendue entre la géographie et un arbre généalogique. En second lieu qu'une série d'arbres possibles doit être produite. Troisièmement, il est essentiel que le modèle d'échantillonnage géographique soit adéquat. Il faudrait aussi que le pouvoir de l'analyse augmente si l'échantillonnage inclut de nombreuses régions non liées du génome – c'est à dire de régions héritées indépendamment les unes des autres pendant la division cellulaire. Est-ce que ces hypothèses s'appliquent à ces analyses ?

La position des gènes, les loci, sur les chromosomes 14, 16, 21, X et Y et ceux de l'ADN mitochondrial ont été étudiés, ce qui représente au maximum 13 % du génome humain. Les séquences recombinantes (celles essentielles pour la pigmentation, la réponse immune, la consommation d'oxygène et la glycolyse) furent considérées comme égales à celles qui ne font pas l'objet de recombinaisons (les marqueurs maternels et paternels), et avec les parties apparemment non fonctionnelles d'ADN, les marqueurs microsatellites qui sont hérités des deux parents, et qui sont présumés être neutres. Certaines des analyses ont nécessité de rassembler les échantillons d'individus de différents sites afin de pouvoir effectuer l'analyse cladistique de niches, et la taille des échantillons varie de 35 à 1544 individus.

Par conséquent, ce ne fut pas une surprise si la dispersion des valeurs de l'expansion, la dispersion à longue distance et l'isolement par la distance variaient en puissance entre les loci génétiques étudiés. A cet égard, l'analyse de Templeton démontre comment notre compréhension actuelle de la reconstruction globale de l'évolution humaine, basée sur les modalités et les processus de loci qui ne sont pas concordants, même dans les mêmes populations, est limitée.

Tout outil qui aide à clarifier l'importance de la dérive génétique des migrations de populations ou de la sélection naturelle et amène le chercheur vers ce qui est nécessaire (plus de donneurs, plus de séquence), est utile. Mais peut-être que Templeton a été trop ambitieux à l'échelle de son analyse (Cann, 2002).

On peut conclure en disant que ces études doivent être confirmées et pour cela, aussi bien de nouvelles données que de nouveaux outils d'analyse sont nécessaires.

### **En conclusion**

S'il est encore impossible d'aboutir à une vision commune, partagée par tous, paléanthropologistes et généticiens moléculaires, en ce qui concerne l'origine de l'homme moderne, *Homo sapiens sapiens*, on peut toutefois aboutir à une synthèse quant aux opinions débattues. Ces dernières se limitent maintenant à deux courants, qui ont chacun leurs défenseurs, qui se trouvent aussi bien dans les rangs de paléanthropologistes que des biologistes moléculaires.

Pour tous, l'homme moderne est né en Afrique. C'est ensuite que les opinions divergent.

Pour les uns, l'homme moderne est né en Afrique, sous forme d'*Homo ergaster/erectus*, il y a quelques 2 Ma, d'où il s'est déployé, une fois pour toutes, dans les autres continents, Asie, Europe puis ensuite les Amériques, l'Australie, la Polynésie et il s'est ensuite transformé sur place en homme moderne. Pour ceux-là, l'homme moderne est un vieil immigré, descendant d'*Homo erectus*.

Pour les autres, l'homme moderne est né beaucoup plus récemment en Afrique, il y a moins de 200.000 ans, et à partir de là, il s'est déployé à travers le monde, comme ses prédécesseurs. Dans ce scénario, il y a eu deux sorties d'Afrique, une première il y a 2 Ma et une seconde il y a 150.000 ans. Après la deuxième sortie d'Afrique, les hommes modernes, des jeunes immigrés, ont remplacé les *Homo erectus* qui s'étaient eux-mêmes déjà transformés, sur place, en hommes archaïques. Se pose alors la question de savoir s'il y a eu interfécondité entre eux. Cette question se pose en particulier pour les Néandertaliens. Étaient-ils une espèce séparée des humains modernes et, si oui, y a-t-il eu hybridation entre eux ?

Les travaux en cours et futurs sur les arbres géniques visant à reconstruire le lieu et l'époque où vivait l'ancêtre commun le plus récent pour un haplotype donné et l'analyse des différences régionales de la diversité génétique, l'étude de l'ADN ancien, i.e. des Néanderthaliens fortement appuyés sur les études des fossiles (découvertes de nouveaux fossiles et réanalyse des fossiles disponibles) devraient permettre de savoir quelle est l'origine de l'homme moderne.

### V.3. LE PROCESSUS DE L'HOMINISATION

Comme nous l'avons fait plus haut, il faut distinguer également deux périodes en ce qui concerne les scénarios d'hominisation, celle qui s'étend sur le siècle qui a suivi la parution de "l'Origine des espèces" et celle qui couvre la suite jusqu'à nos jours.

#### V.3.1. Scénarios d'hominisation pendant le siècle qui a suivi 1859.

La découverte de nouveaux fossiles va avoir également un impact sur les scénarios d'hominisation, hormis pour Wood Jones et Hooton. C'est toujours la bipédie qui est le premier caractère qui apparaît dans l'évolution humaine. Toutefois certains auteurs envisagent des scénarios sans tenir compte des découvertes de nouveaux fossiles non-humains.

Pour Wood-Jones (1948) c'est l'acquisition de la bipédie ou la posture orthograde qui sépare les humains des autres primates entraînant une série de changements tels que la libération des mains, l'augmentation de la boîte crânienne et la possibilité de fabriquer des outils. Il pense que la bipédie n'est pas survenue graduellement à partir d'une quadrupédie pronograde, mais que c'est une entité évolutionniste distincte issue d'un stade ancien et beaucoup plus généralisé. Il voit les premiers ancêtres de la lignée menant aux humains comme des animaux actifs et petits, sans poils, marchant lourdement ou d'aspect ressemblant à un grand singe.

Pour Hooton (1946), au contraire, ces premiers ancêtres sont des créatures arboricoles plus grandes que les autres primates, moins spécialisées que les progéniteurs des grands singes actuels, utilisant la brachiation, étant en plus capables de marcher en bipédie sur les branches, occasionnellement même de marcher à quatre pattes, ayant à faire face à un environnement inconfortable, ils ont été capables d'abandonner la vie arboricole pour vivre à terre. Ils réussirent cela car ces singes étaient inhabituellement intelligents, avaient des mains adroites et des mâchoires puissantes. Pour Hooton, la grande taille du corps et du cerveau étaient des pré requis pour une créature vivant à terre. Ces changements n'ont pas pu se faire avant le Miocène moyen.

D'autres auteurs basent leurs scénarios d'hominisation sur les nouvelles découvertes de fossiles.

Arambourg (1943, 1945, 1947, 1948, 1952) a toujours prétendu que la lignée humaine naquit et se modifia à partir d'un grand singe hominoïde non-spécialisé à l'Oligocène. Il en appelle à *Propliopithecus* et *Limnopithecus*. *Propliopithecus* est un tel ancêtre avec sa conformation ressemblant à un gibbon, sa petite taille, ses canines modérément grandes et sa face relativement courte. L'hominisation se fit par une réduction qui se poursuivit des canines, de la face et des mâchoires.

Vers 1960, Arambourg (1959, 1960, 1961, 1965) modifie son opinion quelque peu en se basant sur *Parapithecus* et *Oreopithecus*. Il pense maintenant que la lignée humaine est issue d'un hominoïde plus primitif, moins spécialisé que *Propliopithecus*. *Parapithecus*, une petite

créature avec un prognathisme réduit, de petites dents antérieures et des canines réduites, est à mettre à la base de la lignée humaine. Le processus d'hominisation pourrait suivre au Miocène supérieur avec *Oreopithecus*, une créature bipède, de la taille d'un chimpanzé avec un cerveau relativement grand et un museau réduit, adaptée à la brachiation.

De plus, Arambourg prétend maintenant que le processus d'hominisation se produisit directement par les australopithèques les plus anciens et les moins spécialisés au Pliocène tardif ou au Pléistocène inférieur et serait sous l'influence du facteur évolutif clé de l'augmentation de taille du cerveau.

Piveteau (1954, 1957, 1962) se réfère à *Oreopithecus* pour proposer un scénario d'hominisation. Cette dernière, selon lui, a été possible à cause de plusieurs développements. L'acquisition d'un nouveau mode de locomotion - la stature érigée - a été la raison de la divergence de la branche humaine de l'ancêtre en commun avec les grands singes hominoïdes. La bipédie débuta peut-être aussi précocement que l'Oligocène, elle fut contemporaine de la réduction de la dentition antérieure et de la molarisation des prémolaires. Piveteau voit en *Oreopithecus* du Miocène supérieur, un individu ayant une telle dentition et quelques caractères anatomiques associés à une position érigée, un stade complètement atteint par les australopithèques au Plio-Pléistocène. Une fois la bipédie acquise, les mains furent complètement libérées en permanence. Mais les mains libérées ne furent vraiment efficaces que lorsque un gros cerveau se développa. A ce moment-là, il y eut des relations mutuellement renforcées entre mains libérées et gros cerveau. Piveteau pense que les australopithèques n'ont pu atteindre ce stade, mais il reconnut plus tard, en 1962, qu'ils ont, en fait, pu y aboutir par une réorganisation de leur petit cerveau, ce qui lui permet de maintenir la primauté des relation cerveau/mains dans la survenue d'un sujet vraiment pensant.

Pilbeam et Simons (1965, Pilbeam 1967, Simons and Pilbeam 1965) utilisent un autre primate fossile, *Ramapithecus*, pour leur scénario d'hominisation. Ils proposent que les premiers hominoïdes - qu'ils soient brachiateurs ou pré-brachiateurs - ont un tronc érigé, une pré-adaptation à la bipédie. Au Pliocène inférieur, les caractères humains faciaux et dentaires sont déjà développés comme chez *Ramapithecus* et les caractères anatomiques de ce dernier sont utilisés pour dire qu'au Miocène les ancêtres de l'homme utilisent déjà des outils, les mains sont libres.

Cette conjoncture est basée sur la notion que la réduction de la face et des canines de *Ramapithecus* indique qu'il avait un mode de vie différent de celui des autres grands singes, probablement par un usage plus important des mains. Les mains libres indiquent qu'une telle créature avait acquis la station debout érigée. Ce scénario d'hominisation qui comporte quelques éléments empiriques, est basé sur le déplacement évolutif vers un nouveau mode de vie et c'est ce déplacement évolutif impliquant des caractères anatomiques, comportementaux et culturels - un système de boucle en retour positive - qui permet la différenciation rapide et profonde de la lignée humaine par rapport aux autres grands singes.

En conclusion, l'abandon des hypothèses polyphylétiques (certaines races humaines ont un rapport phylogénétique plus étroit avec certaines espèces de primates qu'avec d'autres races humaines) et parallèles (la lignée évolutionniste humaine n'a pas de relation avec les autres primates) qui étaient soutenues avant 1935, rendit ensuite possible l'élaboration de nouvelles hypothèses dans un contexte scientifique nouveau.

Comme on l'a vu, les australopithèques n'ont pas eu beaucoup d'impact sur les diverses hypothèses proposées par les auteurs que nous venons d'envisager. Or ils tiennent une grande place comme l'a démontré Delisle (2007), non seulement dans l'histoire de l'évolution de l'homme en général, mais également dans l'hominisation.

### Place des Australopithèques dans les scénarios d'hominisation.

L'impact des australopithèques a également été relativement marqué sur les scénarios de l'hominisation. La conception de Dart sur l'hominisation a été grandement influencée par la découverte de l'enfant de Taung. Dart postule que la lignée humaine est née d'une créature totalement arboricole. A partir de ce stade originel, pour Dart (1925a, 1934, 1926), elle va passer par trois phases évolutionnistes successives : 1) semi-arboricole et semi-terrestre représentée aujourd'hui par les grands singes frugivores ; 2) une phase terrestre ressemblant au singe, pour laquelle *Australopithecus* apporte sa contribution car cette phase était complètement hypothétique auparavant ; 3) une phase terrestre ressemblant à l'homme.

Pour Weidenreich (1941, 1947), le processus d'hominisation implique deux spécialisations : la bipédie et l'augmentation de la taille du cerveau. Pour lui, forme et fonction sont liées et la réduction de l'aspect massif est une partie intégrale du processus, d'où l'apport des australopithèques à cette réduction de l'aspect massif.

Washburn (1950) liait d'abord le processus d'hominisation au développement de l'utilisation de l'outil, d'où la bipédie comme nouveau mode de locomotion va déclencher le processus. Or le bassin des australopithèques, qui ont, par ailleurs, encore des caractères ressemblant à ceux des grands singes, ressemble au bassin humain, démontrant que l'évolution humaine débuta avec la survenue d'un nouveau mode de locomotion.

Le scénario de l'hominisation de Robinson (1961, 1962, 1963) est entièrement basé sur les archives fossiles des australopithèques. Pour lui, la distinction entre australopithèques graciles et robustes est au cœur du processus d'hominisation. Ce dernier démarre avec les premiers hominidés qui naissent d'une espèce ressemblant à un grand singe qui est *Oreopithecus* pour Robinson. Ensuite, se produisent deux changements. Le premier est l'acquisition de la posture érigée qui résulte de modifications de la région du bassin, une préadaptation à la bipédie exclusive et à la position érigée comme chez le Paranthrope, adapté à une alimentation végétarienne. Le deuxième changement est dû aux changements environnementaux. L'aridification de l'Afrique, à la fin du Tertiaire, entraîne un environnement aride exploité par les espèces carnivores. C'est dans ces circonstances qu'*Australopithecus* émergea, selon Robinson. Comme les créatures de cette deuxième phase n'avaient pas de canine de taille marquée, elles se tournèrent vers l'utilisation d'outils. La libération de la main (bipédie) et l'utilisation d'outils résultèrent en une pression de sélection qui favorisa l'accroissement de la taille du cerveau. Par conséquent, pour Robinson, les individus ressemblant à Homo évoluèrent à partir d'une phase australopithèque.

Cependant, Von Koenigswald n'est pas d'accord avec le rôle que les auteurs précédents font jouer aux australopithèques dans l'hominisation car, pour lui, ils ne sont pas les ancêtres des humains vivants. Pour lui, ce sont les pithécantropes qui ont joué ce rôle.

Nous avons vu, ci-dessus, la position de Piveteau.

En conclusion, pour la période 1935 à 1965, une grande majorité des auteurs voient dans les australopithèques, un lien entre l'homme actuel et les autres primates, qu'ils soient perçus ou non comme les ancêtres directs des hommes vivants. Pendant cette période, le domaine de la paléanthropologie devint, pour la première fois, un domaine authentique intégré de recherche.

### **V.3.2. Scénarios d'hominisation de 1965 à 2007.**

Après 1965, les différentes hypothèses taxonomiques et temporelles relatives au processus d'hominisation sont beaucoup moins nombreuses et la qualité des archives fossiles

a augmenté de manière substantielle, surtout pour les premiers hominidés. De nombreux éléments-clés constitutifs des scénarios d'hominisation sont suffisamment documentés dans les archives fossiles pour ne pas devoir continuer à se référer surtout aux espèces actuelles. Par exemple, il n'y a plus de longs débats pour savoir si la bipédie est survenue avant, en même temps, ou après l'accroissement de la taille du cerveau et l'usage des outils de pierre. Il est maintenant clair que la bipédie a précédé l'évolution d'un gros cerveau. De plus, il semble que les outils de pierre et l'accroissement significatif de la taille du cerveau apparurent plus ou moins de manière synchrone au Pliocène supérieur, offrant ainsi la possibilité d'un lien causal pour leur développement, et ils continuèrent à évoluer au Pléistocène. Un certain nombre d'éléments, traditionnellement et exclusivement incorporés dans les scénarios d'hominisation, sont maintenant suffisamment connus pour faire aussi partie des analyses phylogénétiques standard. Par exemple, l'organisation des cerveaux des fossiles (les moulages endocrâniens) laisse assez de traces tangibles dans les archives fossiles des hominidés pour être utile dans les analyses phylogénétiques.

Pour évaluer la robustesse des scénarios d'hominisation, Delisle (2007) propose de les diviser en éléments constitutifs de manière à les analyser individuellement. Ces éléments sont la locomotion, l'habileté à manipuler, l'accroissement du cerveau et le langage articulé. Bien que les outils de pierre soient utilisés très communément dans les scénarios, la qualité empirique de ces documents culturels est telle que Delisle (2007) propose de ne plus insister sur cet aspect.

La survenue de la bipédie est devenue une question avec de multiples facettes divisée maintenant en différents débats tout au long du spectre évolutif grands singes-humains, chacun avec sa base empirique propre et ses approches d'investigation. La bipédie a toujours été placée en position centrale soit pour initier le processus d'hominisation, soit pour accompagner les autres éléments de ce processus. Seule une bipédie complète peut libérer les mains en permanence, de sorte qu'elles peuvent être utilisées pour fabriquer et utiliser des outils et ainsi contribuer à augmenter la taille du cerveau etc... Le débat sur la cause de la survenue de la bipédie est toujours très conjoncturel. Ceci n'est pas surprenant dans le contexte d'archives fossiles pauvres concernant ce stade précis de l'évolution (e.g. Langdon 1985 ; Mc Henry et Temerin 1979). C'est pourquoi ce débat repose beaucoup sur les déductions extrapolées à la fois des espèces actuelles et des restes fossiles avant et après la survenue de la bipédie. A cela s'ajoute des spéculations sur les forces sélectives qui auraient pu initier ce nouveau mode de locomotion. Parmi les nombreuses causes expliquant cette survenue, figurent les suivantes : pour se défendre, en permettant ou bien de porter et de jeter des pierres ou bien d'utiliser des branches d'épines (e.g. Fifer 1987 ; Kelly 2001 ; Kortlandt 1980 ; Washburn 1968) ; pour se protéger, en offrant la possibilité de détecter des prédateurs de loin au-dessus des grandes herbes (e.g. Ravey 1978) ; comme comportement alimentaire car cette posture terrestre est utile pour atteindre les branches basses des arbres et les petits buissons ou comme conséquence d'une pré-adaptation qui consiste à s'accroupir pour atteindre de petites denrées alimentaires sur la terre (e.g. Hunt 1994 ; Jolly 1970 ; Rose 1976 ; Wrangham 1980) ; pour réduire la dépense énergétique pour marcher sur de longues distances avec peu de ressources (e.g. Foley et Elston, 1998 ; Isbell et Young, 1996) ; pour accroître l'apport d'énergie en permettant de transporter des aliments (e.g. Lovejoy 1981) ; pour se montrer dans le but d'éloigner les prédateurs ou les rivaux (e.g. Jablonski et Chaplin 1993 ; Wescott 1967).

Un autre débat sur la bipédie ne s'adresse plus à la cause de sa survenue mais plutôt à l'état immédiat morphologique et comportemental qui permet son développement. Ce débat est de nature plus descriptive car les archives fossiles en relation avec lui sont très rares. Plusieurs parties anatomiques différentes furent étudiées pour reconstruire cet ancien stade

morphologique et comportemental puisque les éléments permettant la locomotion sont répartis tout au long du corps : le pied, la cheville, le genou, le bassin, l'épaule, le coude, le poignet et la main. Delisle (2007) propose de diviser les hypothèses qui y ont trait en deux groupes différents : 1) la bipédie se développe directement à partir d'une sorte d'adaptation terrestre de la quadrupédie comme le marcher sur les phalanges ou sur les poignets (e.g. Begun 1994, 2003 ; Corrucini, 1978 ; Corrucini et Mc Henry 2001 ; Gebo 1992, 1996 ; Marzke 1971 ; Richmond et Strait, 2000, 2001 ; Washburn 1968, 1971). Cette adaptation n'empêche pas de pouvoir grimper aux arbres ; 2) la bipédie se développe directement à partir des capacités de grimper aux arbres ou d'utiliser la brachiation dans les arbres, évitant ainsi une adaptation formelle à la quadrupédie terrestre (e.g. Fleagle et al, 1981 ; Stern 1975 ; Stern et Susman 1981 ; Tuttle 1975, 1981, 1994). Cette opinion n'empêche pas la possibilité de courir quelque distance sur terre.

Dans un autre débat lié à la bipédie, le système locomoteur des premiers hominidés est directement exploré (e.g. Stern 2000 ; Ward 2002). Contrairement aux deux débats précédents, celui-ci est en rapport avec les restes fossiles post-crâniens comme source additionnelle d'information, bien qu'elle soit insuffisante pour pouvoir conclure définitivement et ceci pour plusieurs raisons. Bien que les relations entre une structure osseuse (une forme) et sa fonction soient relativement étroites, ce n'est pas une relation absolue. Une structure corporelle peut, potentiellement, engendrer plusieurs fonctions différentes, bien qu'imparfaites. Cependant, puisque les tissus comme les muscles et les ligaments ne sont pas préservés durant le processus de fossilisation, ceci ne peut qu'entretenir un niveau d'incertitude sur les relations entre une forme fossilisée et sa fonction. De plus, si les espèces actuelles sont ici d'une grande utilité, cela ne signifie pas que le mode de locomotion des anciennes créatures était parfaitement conforme avec celui de leurs contreparties actuelles. Enfin, si les caractères morphologiques primitifs hérités d'un ancêtre sont quelquefois préservés sous une forme atténuée, cela n'implique pas nécessairement qu'ils sont des indicateurs d'un comportement toujours utilisé.

Compte-tenu de ces limites, si la bipédie des premiers hominidés n'est plus mise en doute, ce qui est encore débattu est l'étendue de cette bipédie : les premiers hominidés étaient-ils exclusivement et totalement bipèdes ou exploitaient-ils également d'autres modes de locomotion comme le grimper aux arbres ? Il y a deux aspects empiriques à ce débat. Le premier concerne l'interprétation des empreintes de pieds retrouvées à Laetoli en Tanzanie et datant de 3,5 Ma. Beaucoup d'auteurs pensent qu'elles sont clairement l'indication d'une bipédie identique à celle des humains vivants ou l'approchant fortement (e.g. Day et Wickens 1980 ; Leakey et Hay 1979 ; Tuttle 1985 ; White 1980 ; White et Suwa 1987) mais d'autres pensent qu'elles sont différentes (e.g. Deloison 1992 ; Stern et Susman 1983 ; Susman et al. 1984).

Le deuxième aspect empirique de ce débat a trait à l'interprétation des restes fossiles eux-mêmes, concernant les parties anatomiques fossilisées qui couvrent presque toute la partie post-crânienne du corps. Ici, on a deux hypothèses différentes : dans l'une il est dit que, si oui ou non, tous les premiers hominidés ont le même système locomoteur, au moins certains d'entre eux n'étaient pas des individus bipèdes parfaitement efficaces, car ils avaient conservé un certain nombre d'adaptations pour grimper aux arbres (e.g. Ashton 1981 ; Berillon 2000 ; Berge 1991 ; Clarke et Tobias 1995 ; Deloison 1995 ; Senut 1996 ; Senut et al. 2001 ; Susman et al. 1984, Stern et Susman 1983, Tuttle 1981). Dans l'autre, il est dit que les premiers hominidés étaient des bipèdes parfaits et exclusifs (e.g. Johanson et Edey 1981 ; Latimer 1991 ; Latimer et Lovejoy 1987, 1989 ; Lovejoy 1975, 1988 ; Lovejoy et al. 1973, Le Gros Clark, 1967). Comme ce débat continue, la découverte récente de nouveaux fossiles

l'éclairera sans doute (e.g. Asfaw et al. 1999 ; Leakey et al. 1995 ; Senut et al. 2001 ; Ward et al. 2001 ; White et al. 1993).

La possibilité que certains ou tous les australopithèques n'aient pas été des bipèdes efficaces, a entraîné un débat qui pose également la question des habitudes locomotrices des premiers représentants du genre *Homo*. *Homo habilis* et *Homo rudolfensis* eux-mêmes étaient-ils pleinement adaptés à la bipédie ? Des découvertes récentes ont démontré que ces sujets ont des proportions des membres similaires à celles des autres hominidés précoces, c'est à dire des jambes relativement courtes par rapport à de longs bras (e.g. Johanson et al. 1987 ; Mc Henry et Coffing 2000). Ceci pourrait indiquer que des proportions corporelles modernes, et par conséquent une bipédie totalement efficace, ne sont apparus que plus tard parmi les hominidés avec *Homo erectus* et/ou *Homo ergaster* (e.g. Lewis 1989 ; Richmond et al. 2000 ; Ster 2000 ; Walker et Shipman 1997). Ce débat continue.

Le deuxième élément est l'habilité à manipuler. Son intérêt est que si la bipédie contribue à libérer la main il se pose alors la question de la dextérité manuelle des os des mains fossiles des premiers hominidés. La tâche consiste à déduire les capacités fonctionnelles et les potentialités de ces anciens os des mains avec l'aide des modèles actuels (i.e. homme et grands singes).

Ce débat tourne autour de deux alternatives. D'une part, il est dit que probablement pas tous les premiers hominidés avaient assez de dextérité manuelle pour fabriquer des outils de pierre, que ce soient les australopithèques robustes comme *Paranthropus* (e.g. Robinson 1972) ou les australopithèques plus primitifs comme *Australopithecus afarensis* (e.g. Susman 1994, 1998). D'un autre côté, il est dit que tous les premiers hominidés avaient probablement la dextérité manuelle potentielle pour produire des outils de pierre, bien qu'ils n'étaient pas nécessairement eux-mêmes des fabricants d'outils de pierre et qu'ils n'avaient pas nécessairement la dextérités manuelle des humains actuels (e.g. Leakey et al 1964 ; Le Gros Clark 1967 ; Marzke 1983, 1997 ; Napier 1962 ; Ricklan 1987 ; Tuttle 1981). Bien qu'il n'y ait pas de consensus sur cette question, tous les auteurs reconnaissent que au moins certains des premiers hominidés avaient la dextérité manuelle potentielle pour fabriquer des outils de pierre rudimentaires.

Un autre constituant des scénarios de l'homínisation est un accroissement de la taille du cerveau. Il est supposé que des mains habiles exigent un pouvoir cérébral suffisant pour accomplir des manipulations complexes comme la fabrication d'outils de pierre. Beaucoup d'innovations évolutionnistes furent proposées comme premiers éléments amenant à un accroissement de la taille du cerveau : les outils, la chasse, la cueillette, la coopération sociale, le partage de la nourriture, le langage, la guerre, le stress calorique etc... (e.g. Falk 1980 ; Isaac 1983). En plus de cela, on peut trouver aussi une base plus factuelle. Deux données sont récurrentes en paléoneurologie : la première concerne le véritable volume cérébral des principaux taxa hominidés. Cela consiste à mesurer le volume cérébral à partir des crânes fossiles eux-mêmes. Il n'y a pas de profonde divergence sur cette question. Tous les auteurs reconnaissent que les premiers hominidés avaient un volume cérébral approchant celui des grands singes actuels, alors qu'un accroissement significatif survint vers l'époque de transition Plio-Pléistocène, pour continuer pendant une portion conséquente du Pléistocène jusqu'à atteindre sa taille véritable qui est trois fois celle d'un grand singe (e.g. Begun et Walkey 1993 ; Conroy et al. 1990, 1998 ; Falk 1983a, 1985 ; Holloway 1970, 1973, 1981, Tobias 19771, 1981, 1987). Cependant, les auteurs ne sont pas d'accord pour dire si ce processus a été graduel ou ponctué (e.g. Blumenberg 1983 ; Cronin et al. 1981 ; Falk 1987 ; Godfrey et Jacobs 1981 ; Hofman 1983).

La seconde concerne non pas la taille mais la structure du cerveau lui-même. Du fait que le cerveau laisse une empreinte à l'intérieur du crâne, il est possible de détecter son organisation superficielle par des moulages endocrâniens naturels ou artificiels. Sur cette base, il a été affirmé que, en-dehors de la petite taille du cerveau des premiers hominidés, leur organisation cérébrale était déjà comme celle des humains au plan de la configuration. Ceci implique que la réorganisation du cerveau a précédé, en temps géologique, son accroissement en taille dans l'évolution humaine (e.g. Holloway 1972, 1974, 1981c, 1983, 1984, 1985, 1988; Holloway et De la Coste-Lareymondie 1982 ; Holloway et Kimbel 1986). Contestant cette interprétation, d'autres auteurs pensent que l'organisation cérébrale des premiers hominidés ressemblait plus à celle d'un grand singe qu'à celle des hommes, impliquant qu'un accroissement de taille précéda la réorganisation du cerveau, cette dernière n'étant atteinte qu'avec la survenue du genre Homo (e.g. Falk 1983, 1985, 1986b, 1989 ; Falk et al 1989 ; Tobias 1987, 1994, 1998).

Le dernier élément est le langage articulé. Nous reviendrons, plus loin, sur cet élément.

Que conclure de cette quête pour établir des scénarios d'hominisation durant la période 1965-2007 ? Chacun des quatre caractères envisagés plus haut a quelques connections directes avec une réalité empirique des archives fossiles. Cette base empirique n'est pas assez forte pour empêcher d'importants débats sur leur expression ou leur signification, mais ces dernières ne sont pas dénuées de contraintes scientifiques. Bien sûr, le cadre dans lequel ces scénarios ont été élaborés se rétrécit avec la maturation de la paléoanthropologie. Seules des explications causales peuvent expliquer de manière satisfaisante les transformations dynamiques et séquentielles anatomiques et comportementales observées ou postulées durant le processus d'hominisation.

Comme nous venons de le voir, les scénarios d'hominisation envisagent tous, pour leur totalité ou une partie la bipédie, l'outil, le langage et le feu. Nous allons envisager maintenant ces composantes des scénarios d'hominisation, mais avant, nous allons voir la part de subjectivité qui est souvent incorporée dans ces descriptions, en envisageant anthropologie naïve, anthropologie savante.

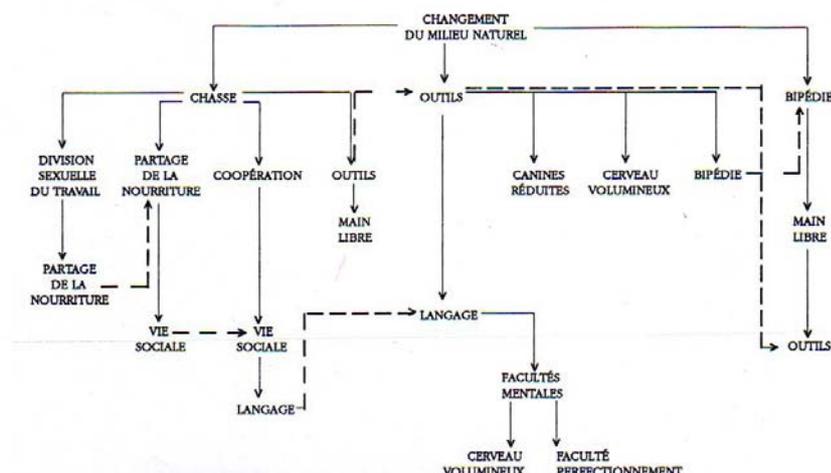
### **V.3.3. Anthropologie naïve, anthropologie savante**

Beaucoup de mythes et de légendes ont été répandus autour du thème de l'hominisation. Stockzkowski (1994) a traité ce sujet dans sa thèse d'abord, et dans un ouvrage qui l'a suivie.

Dans *Anthropologie naïve, anthropologie savante*, Stockzkowski (1994) étudie la rencontre de l'imaginaire et de l'empirique, de l'imagination et des idées reçues en ce qui concerne l'origine de l'homme. Il pose la question de savoir si, après que les naturalistes, il y a deux siècles, s'emparèrent du sujet de l'origine de l'homme, la science, après avoir rejeté les traditionnels récits mythiques, a véritablement réussi à se libérer de leur influence ?

Pour répondre à cette question, il prend l'hominisation comme thème. Il analyse les relations les plus fréquentes dans les scénarios de l'hominisation. Il en compte 23 (voir ANNEXE 21) qui sont représentées sur le Tableau 17.

Tableau 17 — Relations explicatives les plus fréquentes constituant le noyau du schéma génératif des scénarios de l'homínisation.



### V.3.4. Bipédie

La bipédie est un caractère distinctif de la famille des Hominidés. Depuis Darwin, on pense que les premiers hominidés ont émergé avec la sécheresse dans un milieu de savane. Toutefois, ce scénario a été récemment remis en cause. Senut a repris ce thème de bipédie et climat dans un travail paru récemment (Senut, 2006).

Certains caractères sont discutés. L'homme est le seul des primates modernes à pouvoir se déplacer sur ses deux pattes de derrière, sur de longues distances et pendant longtemps et à, ainsi, courir longtemps. Senut dit : « Certains auteurs ne veulent plus considérer la bipédie comme une caractéristique des hominidés sous prétexte qu'elle est largement répandue, mais ils font une confusion entre bipédie de posture et bipédie de locomotion. Même si le chimpanzé et le bonobo peuvent se déplacer occasionnellement sur deux pattes, la morphologie de leur fémur n'est pas une morphologie humaine : elle reste celle d'un grand singe sans modification liée à la bipédie permanente. Il faut distinguer la bipédie humaine actuelle permanente des bipédies non humaines ou des bipédies humaines primitives qui ont les mêmes contraintes osseuses lors de la marche terrestre sur les deux pattes arrières ».

#### La bipédie humaine

Si toute une série de caractères liés à la morphologie, pelvienne ou sacrée sont reconnus pour ce qui est de la bipédie humaine, certains sont plus discutés comme la position du foramen magnum (trou occipital) et la platymétrie fémorale.

Pour ce qui est de la position du foramen magnum, Senut écrit « qu'elle est utilisée depuis 80 ans, à la suite de Dart (1925) pour prouver la présence de la bipédie chez un individu fossile. Le Gros Clark (1950) utilisant la position antérieure des condyles occipitaux pour confirmer la nature humaine des Australopithèques, proposait un indice de "position" condylienne, mais plus tard (1972), il note qu'admettre cet indice est fallacieux car il varie considérablement même chez les *Homo sapiens modernes*.

La variabilité de ce caractère a été signalée par Schultz (1955). Depuis 1960, on a mis en évidence le fait que la position du foramen magnum n'est pas liée exclusivement à la bipédie, mais qu'elle pourrait résulter également d'un accroissement de la taille du cerveau (Aiello 1990, Biegert, 1963). De plus, Dean et Wood (1981, 1982) ont démontré que la position du

foramen magnum varie par rapport aux foramens crâniens. Ils ont utilisé la ligne bicarotidienne comme référence de contact avec le bord antérieur du foramen magnum. Lorsque les deux lignes se recouvrent, la morphologie est humaine. Si cette ligne est bien antérieure, l'individu est plutôt quadrupède. Or, chez certains australopithèques, la ligne bicarotidienne est postérieure au bord antérieur du trou occipital. Toutefois, Schaeffer (1999) a rapporté qu'il existe un recouvrement marqué des données humaines et simiennes d'où la difficulté de séparer des individus isolés sur ce critère ».

Quant à l'aplatissement de la diaphyse fémorale, la platymétrie fémorale selon Senut, « ce critère est utilisé classiquement pour confirmer la bipédie chez les hominidés, or cet aplatissement est également présent chez les grands singes miocènes (*Ugandapithecus* et *Proconsul nyanzae* par exemple (Gommery et al. 1998, Ward et al., 1993). Sa signification n'est, par conséquent, pas claire ».

Par conséquent, selon Senut (2006), aussi bien la position du foramen magnum que la platymétrie fémorale sont des caractères discutables comme témoins de la bipédie.

### **Les autres bipédies**

La bipédie humaine n'est pas seule car il existe d'autres bipédies. Le modèle actuel chimpanzé avec sa marche "knuckle-walking" (marche sur la face dorsale des phalanges), ne peut pas être pris comme modèle ancêtre de la bipédie humaine, car il apparaît comme extrêmement évolué par rapport aux grands singes du miocène, notamment dans sa marche particulière.

Selon Senut (2006) « d'autres bipédies ont existé dans le passé, dont la plus discutée est certainement celle d'*Oreopithecus bambolii* découvert dans des lignites du Miocène supérieur de Toscane. Plusieurs auteurs ont signalé des caractères liés à la vie arboricole chez ce grand singe, alors que d'autres ont mis l'accent sur ceux liés à la marche en station verticale. Köhler et Moya-Sola (1997) ont montré, notamment sur les caractères du pied, qu'*Oreopithecus bambolii* pouvait se déplacer de manière bipède au sol, mais différemment de l'homme et des Australopithèques. En outre, l'étude des trabécules osseux du bassin suggèrerait un support vertical du corps. Toutefois, ces caractères ne l'empêchaient pas de se déplacer dans les arbres. *Oreopithecus* vivait dans un milieu insulaire, où l'absence de grands prédateurs et la limitation des ressources trophiques jouaient un rôle important dans l'évolution des mammifères. Sa morphologie locomotrice particulière pourrait avoir été directement liée à sa vie dans ce milieu ».

### **Les origines de la bipédie**

Se pose la question des origines de la bipédie. Senut (2006) a essayé de répondre à cette question :

« Beaucoup de théories ont été proposées pour expliquer l'origine de la bipédie chez les hominidés : origine dans la suspension, la brachiation, le knuckle-walking, ou bien redressement, comme chez le babouin, ou bien encore, relèvement pour marcher comme chez l'enfant. Dans ce dernier cas, les proportions corporelles sont différentes puisque, dès son plus jeune âge, le bébé humain a déjà des membres inférieurs plus longs que les supérieurs à l'inverse du bébé chimpanzé qui a des membres antérieurs plus longs que les postérieurs. La plupart des modèles envisagés sont tous très spécialisés et, au lieu de comprendre l'émergence des complexes anatomiques à partir des données fossiles, on fait l'inverse en calquant des schémas actuels sur les fossiles. C'est dans ce contexte que la bipédie des Australopithèques a été étudiée, alors que la locomotion des grands singes miocènes n'était pas considérée. Or, comprendre l'émergence des caractères anatomiques est primordial pour mieux saisir

l'évolution des complexes locomoteurs d'où l'étude de Senut sur les hominidés plio-pléistocènes ».

Cette étude basée sur des squelettes relativement complets, comme celui d'*Australopithecus antiquus* (= *afarensis pro parte*) vieux de 3,2 Ma environ, ou celui d'*Australopithecus africanus*, en Afrique du Sud, a révélé que ces hominidés, bien que bipèdes, étaient probablement adaptés au grimper. Ceci a été confirmé par les travaux in vivo, qui ont montré, notamment, que certains fessiers sont activés lors de la marche ou du grimper. Le grimper, puis ensuite ce que l'on a appelé le grimper vertical, devenait un mode de locomotion plausible pour des ancêtres de l'homme.

« Parallèlement, les travaux pluridisciplinaires sur les faunes et les flores du Plio-Pléistocène africain se développant, il apparaissait que les milieux ancestraux, n'étaient probablement pas secs, voire arides, mais plus boisés et on parlait de savane arborée ou boisée ou de fourrés d'altitude (notamment pour les hominidés de Hadar). Un milieu boisé n'était donc pas compatible avec la présence d'êtres bipèdes » (Senut, 2006).

### **Qu'en est-il des grands singes miocènes ?**

En se basant sur les dizaines de restes de grands singes miocènes connus, Senut (2006) pense qu'aucun d'eux n'était bipède permanent. Même si ces hominoïdes ont pu se déplacer occasionnellement de manière bipède, la morphologie de leurs os est différente de celle des hominidés plio-pléistocènes et des hommes actuels, et ressemble plus à celle des platyrrhiniens ou des catarrhiniens arboricoles modernes. « Ainsi, au Miocène inférieur, *Proconsul nyanzae* et *P. heseloni*, aux membres presque de même taille, auraient été quadrupèdes arboricoles, *Ugandapithecus* aurait pratiqué une forme de grimper. Pour les hominoïdes du Miocène moyen, la semi-terrestrialité de *Kenyapithecus* a été signalée et, à partir des très riches collections de Maboko (Kenya), il a été suggéré que l'espèce *Kenyapithecus africanus* a pu pratiquer le knuckle-walking et une forme de grimper vertical. La semi-terrestrialité de *Kenyapithecus* se comprend aisément dans un milieu qui s'asséchait : moins d'arbres, vie plus fréquente au sol, avec modification de l'alimentation, à base de nourritures probablement plus dures d'où l'épaississement de l'email dentaire » (Senut, 2006). Quant à *Nacholapithecus*, il est connu par un squelette complet, dont les caractères suggèrent que cet animal était un quadrupède arboricole, qui pratiquait le grimper, sans suspension fréquente. Ses membres supérieurs sont longs par rapport aux membres inférieurs. Son environnement était plutôt forestier, mais pas de forêt dense ; les arbres étaient probablement relativement espacés les uns des autres.

Pour Senut (2006), le point commun à tous ces grands singes est leur capacité à grimper, probablement retenue chez les hominidés plio-pléistocènes. Le grimper aurait été une sorte de pré-adaptation à la vie bipède. En effet, le tronc est déjà redressé chez nombre de grands singes du Miocène inférieur et moyen, et on peut envisager qu'avec l'assèchement progressif, les animaux soient descendus de plus en plus souvent au sol. Deux options s'offraient, alors, à eux : se mettre ou bien à quatre pattes, ou bien sur deux pattes. Or, si le tronc est déjà redressé, il est sans doute plus économique de se poser sur ses deux pattes de derrière. Par conséquent le milieu forestier a pu favoriser le développement du grimper chez des grands singes de taille moyenne.

### **Les hominidés du Miocène étaient-ils bipèdes ?**

La découverte, récemment en Afrique, d'hominidés du Miocène (*Orrorin tugenensis* (5,7 à 6,1 Ma) au Kenya, *Ardipithecus ramidus kaddaba* (5,6 à 5,8 Ma) en Ethiopie et *Sahelanthropus tchadensis* (6 à 7 Ma) au Tchad, amène à se poser la question de savoir si ces hominidés étaient bipèdes.

Selon Senut (2006), *Orrorin tugenensis* « est le plus ancien hominidé à montrer des caractères de bipédie de type humain dans ses fémurs : allongement du col fémoral, aplatissement du col, orientation de la tête fémorale, faible dépression de la cavité, tubercule fémoral peu marqué, présence d'une gouttière pour le muscle obturateur externe, répartition des masses corticales dans le col fémoral. En outre, pour la première fois, chez un hominoïde miocène, le fémur montre une tendance à l'allongement et ses proportions (1,5 fois celles de Lucy) permettent d'estimer une stature entre 1,37 et 1,45 m. *Orrorin tugenensis* était une espèce au moins aussi grande qu'*Australopithecus africanus*, d'Afrique australe.

La faune de la formation de Lukeino, où *Orrorin* a été découvert, contient des chevrotains d'eau, des civettes, des palmiers, des chauve-souris frugivores, de très nombreux colobes et des impalas, suggérant un milieu boisé et humide. La présence de la forêt est confirmée par des restes végétaux très bien conservés dans des diatomites. En particulier, les feuilles sont de grande taille autour d'une dizaine de centimètres et elles ont des pointes d'égoutture très nettes. Elles sont très diversifiées avec près d'une quinzaine de types identifiables. Un milieu chaud et humide est suggéré par les dépôts importants de paléosols rubéfiés dans les niveaux supérieurs de la formation de Lukeino. Ceci démontre que les premiers bipèdes n'étaient pas associés à des milieux secs.

*Ardipithecus ramidus* et *Ardipithecus kadabba* étaient-ils bipèdes ? Senut (2006) répond non. Selon Senut (2006), « si, dans leur premier travail, les inventeurs du genre ont émis l'hypothèse qu'*Ardipithecus ramidus* d'Aramis (4,4 Ma) était bipède, aucune description détaillée ne permet aujourd'hui d'avaliser cette affirmation. Quand la sous-espèce kadabba fut créée, en 2001 - elle fut élevée au rang d'espèce en 2004 -, la bipédie de ses représentants fut basée exclusivement sur les ressemblances d'une phalange de pied provenant de Amba (un site vieux de 5,2 Ma) avec celle de AL 333.71 de Hadar. Proche en taille de cette dernière, elle présente une forte courbure plantaire, similaire à celle des grands singes, et une orientation dorsale de l'articulation proximale, similaire à celle des hominidés ultérieurs. C'est sur ces caractères qu'il fut suggéré que la morphologie de la phalange est "consistante avec une forme primitive de bipédie". Or, Rose (1986) a montré que l'orientation de la surface articulaire proximale observée sur le spécimen éthiopien est également présente chez *Sivapithecus*. En outre, plusieurs auteurs ont suggéré que la morphologie courbe des phalanges était liée à la vie arboricole et, en particulier, au grimper. Même si *Australopithecus afarensis* (= *antiquus*) était bipède, ce n'est pas sur la seule phalange du pied que sa locomotion a été envisagée ; il est difficile d'affirmer la bipédie d'*Ardipithecus kadabba* sur ce seul élément. Il me semble que la prudence est de mise : la bipédie d'*Ardipithecus* demande à être confirmée par l'analyse des autres restes postcrâniens et/ou la découverte d'autres éléments ».

La même question se pose pour *Sahelanthropus tchadensis*. Comme le dit Senut (2006), la réponse à cette question n'est pas possible actuellement étant donné qu'on ne dispose que du crâne de ce fossile :

On ne peut pas affirmer la bipédie seulement sur la position antérieure du trou occipital car ce caractère, pris isolément, n'a pas de valeur ; il doit être associé aux autres caractères du squelette.

### **L'environnement et la bipédie**

Les variations climatiques au cours du Miocène et du Pliocène supérieur sont décrites par Senut (2006) de la manière suivante: « Au cours du Néogène, les modifications des calottes glaciaires antarctique et arctique vont engendrer des changements dans les répartitions des faunes et des flores. Au Miocène moyen, la calotte antarctique atteignant la taille d'un continent, les circulations océaniques et atmosphériques vont se trouver modifiées,

les ceintures éco-climatiques vont être repoussées vers le nord et nos ancêtres grands singes vont passer en Eurasie. L'Afrique orientale va être globalement un peu plus sèche qu'au Miocène inférieur, mais avec toutes les variations liées à l'altitude, la présence de lacs et de fleuves. Au Miocène supérieur, la calotte glaciaire arctique devient, elle aussi, assez importante pour engendrer le retour des ceintures climatiques vers le sud, aux positions qu'elles occupent encore aujourd'hui. À ce phénomène global va se superposer un phénomène local : la formation du rift est-africain. Les travaux menés dans le rift occidental ougandais, dans des niveaux dont l'âge s'échelonne entre 13 Ma et l'Actuel, ont permis de mettre en évidence trois phénomènes écologiques majeurs. Vers 13 Ma, les dépôts d'évaporites, renfermant des cristaux de gypse de grande taille, suggèrent un environnement aride, ce que confirme la présence au Congo, à la même époque, de dépôts de sables éoliens épais de 200 m. Le rift occidental n'existe pas encore, seul le rift oriental est formé et fonctionne comme une barrière de pluies locales. Vers 8 Ma environ, il y a réactivation de la tectonique, et dans le rift occidental en formation s'établissent des conditions humides, proches de celles que l'on rencontre aujourd'hui au Nord Kasai au Congo. Elles sont établies par les associations végétales et animales, ainsi que par l'étude des sédiments. Ces conditions perdurent jusqu'au Pliocène supérieur où, en raison de l'activité tectonique et l'émergence des monts Ruwenzori, on observe un assèchement marqué, à l'est des grands lacs. Si les conditions restent très humides dans l'Ouest ougandais aux alentours de 6-4 Ma, elles le sont beaucoup plus qu'au Kenya ou en Éthiopie. Cette différence est probablement liée à l'élévation des épaulements du rift ».

Selon Senut c'est dans ce contexte que l'on trouve les hominidés est-africains les plus anciens. Vers 2 à 2,5 Ma environ, il va y avoir un assèchement encore plus marqué en Afrique orientale. C'est à la même époque qu'émergent les Australopithèques robustes, dont les caractères anatomiques proches de ceux de l'homme, pourraient être liés à une adaptation secondaire obligatoire à la bipédie, probablement en rapport avec la raréfaction des arbres et avec leur poids, qui devient beaucoup plus important (voir aussi l'East Side Story de Coppens, ANNEXE 13).

Senut (2006) conclut que : « Les mythes évolutifs liant sans ambiguïté l'origine de la bipédie à un milieu de savane sèche ne peuvent plus être retenus aujourd'hui devant l'accumulation des données africaines. La bipédie permanente tire probablement ses origines d'adaptations mixtes arboricoles et terrestres. Les premiers bipèdes avaient besoin des arbres pour se nourrir et/ou échapper à leurs prédateurs. Le milieu arboré a donc été un passage obligatoire de notre évolution et ce, depuis au moins 20 Ma. Dans ce contexte, il n'est pas incohérent de trouver les premières formes de bipédie associées au grimper arboricole, dont la plus ancienne avérée aujourd'hui est connue chez *Orrorin tugenensis*, vieux de 6 Ma. Il ne faut pas non plus oublier que les variations altitudinale, latitudinale ainsi que la tectonique locale jouent un rôle non négligeable, qui a engendré la diversité des milieux et donc celle des modes locomoteurs des primates qui y vivaient, et peut-être celle des premiers hominidés. Les hominoïdes actuels ne représentent qu'une infime partie d'une grande diversité présente au Miocène et leur mode de locomotion est beaucoup moins diversifié que ceux de leurs ancêtres miocènes. C'est la raison pour laquelle le fait d'utiliser seulement les grands singes actuels dans les comparaisons pour comprendre les locomotions ancestrales, est réducteur. Depuis le début du Miocène, notre histoire est parfaitement intégrée au paléo environnement, à ses changements et à ceux du climat. Ce n'est qu'en étudiant les variations de ce dernier que l'on pourra mieux intégrer et comprendre l'émergence et la diversité des espèces d'hominidés et des milieux, donc l'histoire de nos origines ».

Comme l'a bien démontré Senut (2006) l'apparition de la bipédie, dans notre espèce, ne s'est pas faite de manière isolée et indépendante. Elle est liée à un environnement particulier, environnement qui a été modifié, notamment par le climat et ses changements.

### **Mécanisme à l'origine de la bipédie**

Par ailleurs, Dambricourt-Malassé s'est posé la question du mécanisme à l'origine de la bipédie. Partant du constat que la conformation plane de la base du crâne est commune à tous les embryons de primates actuels, des prosimiens à l'homme, alors que chez l'homme adulte et les fossiles d'Hominidae adultes, la base du crâne est fléchie et le squelette basi-crânien et axial de l'ethmoïde au sacrum, est verticalisé et la bipédie permanente, Dambricourt-Malassé (2006) propose que c'est cette flexure due à la rotation du basi-sphénoïde qui est à l'origine de la bipédie.

Chez les embryons de primates actuels, des prosimiens à l'homme, la base du crâne a une conformation plane. Par contre, chez les fossiles adultes, la base du crâne est fléchie. Dambricourt-Malassé (2006) a revu les travaux en embryologie humaine. Il en découle que la base du crâne se forme à partir de 3 noyaux de cellules cartilagineuses alignés dans un même plan, composant le basi-ethmoïde, le basi-sphénoïde et la basi-occipital. Ces trois amas de cellules vont donner les trois étages de la base du crâne. Le chondrocrâne va se déformer, avec tout d'abord la rotation du basi-sphénoïde au cours de la 7<sup>ème</sup> semaine embryonnaire, puis celle du basi-occipital une semaine plus tard, le sphénoïde et le basi-occipital forment alors le clivus.

Dambricourt-Malassé s'est demandé quelle est l'origine de la rotation du sphénoïde. Pour elle, il s'agit d'un phénomène épigénétique.

La bipédie humaine, selon Dambricourt-Malassé (2006) serait la conséquence de cette rotation du sphénoïde, permanente jusqu'au stade adulte, plus importante chez les hominidés et leurs descendants que chez les grands singes actuels ou fossiles.

Selon elle, cette rotation a lieu au terme de la période embryonnaire, lié à l'élongation de la plaque neurale qui suit la formation de la chorde dorsale (celle-ci induit la segmentation du squelette axial). Le blastème cartilagineux central, ou basi-sphénoïde, est alors bipartite. Sa portion la plus caudale, le post-sphénoïde, enchâsse l'extrémité de la chorde dorsale. L'autre partie, ou pré-sphénoïde, n'appartient plus au squelette axial métamérisé. Entre les deux, se forme la synchondrose intra-sphénoïdale (considérée comme une articulation cartilagineuse). La partie céphalique de la plaque neurale continue de s'allonger, mais elle dépasse l'extrémité de la chorde qu'elle suivait jusque-là, en amorçant une rotation ventro-dorsale (redressement de la tête), dont l'axe est l'apex de la chorde. Les mouvements se déroulent dans un premier temps au-dessus du chondrocrâne, qui reste plan.

Lorsque la rotation du tissu neural dépasse 90° et qu'elle s'inverse, devenant dorso-ventrale, elle entraîne un basculement des tissus sous-jacents, correspondant à la partie du tube neural restée au-dessus de la chorde et au post-sphénoïde. Ce dernier bascule autour de son axe transversal, vers le bas et l'avant ce qui est à l'origine de la flexion de la base.

C'est la synchondrose intra-sphénoïdale séparant les deux blastèmes qui maintient un équilibre entre les nouvelles tensions, le pré-sphénoïde bascule, alors, dans le sens inverse du post-sphénoïde, c'est-à-dire vers le bas et l'arrière. Ceci va entraîner une contraction de la base, repositionnant les tissus connexes du chondrocrâne en les rapprochant de l'axe vertical. Les tissus connexes qui forment le splanchnocrâne suivent aussi ce processus ; l'articulation de la mandibule va basculer vers l'avant et le bas et se rapprocher de la symphyse qui se redresse dans le sens inverse, du bas vers le haut et vers l'arrière. Ces rééquilibrages morphogénétiques sont la conséquence de la dynamique de la plaque neurale, centrée sur

l'apex de la chorde. Par conséquent, la verticalisation de la base du crâne et de l'axe cranio-sacré qui apparaissent très tôt au cours de l'embryogenèse, sont dues à des contraintes architectoniques embryonnaires.

Cette rotation est très faible chez les prosimiens comme on peut le constater chez les espèces actuelles. La base du crâne est allongée et étroite, le trou occipital est en position caudale, la face est longue en avant du neurocrâne. Selon Dambricourt-Malassé (2006), les plus anciennes espèces fossiles de prosimiens sont apparues vers 55 Ma (*Adapidae*), les adultes ont la même conformation chondrocrânienne que les espèces actuelles. Par conséquent, celle-ci n'a pas changé, c'est-à-dire que les espèces actuelles illustrent bien ce qui se passait chez l'embryon il y a 55 Ma. Comme l'évolution existe, ce phénomène embryonnaire a évolué en donnant nécessairement des chondrocrânes plus contractés. On le constate avec les *Parapithecidae* et *Propliopithecidae* vieux de 35 Ma, et les mandibules et les bases de crânes l'attestent (*Aegyptopithecus*).

Cette évolution s'est réactualisée, mais pas avant quinze millions d'années, lorsque les premiers grands singes (*Proconsulidae*) sont apparus. On a ensuite une nouvelle stabilité génétique de la nouvelle mémoire morphogénétique avec des espèces fossiles, mais aussi actuelles, qui développent les mêmes mandibules, maxillaires et occlusions, comme les Ponginés (*Pongo*) et les Paninés (*Gorilla* et *Pan*), sont une mémoire stable depuis vingt millions d'années. Quinze millions d'années après les premiers *Proconsulidae*, sont apparus les premiers hominidés. A ce seuil, le rythme s'est inversé et accéléré ; en 5 Ma, la dernière évolution a été celle d'*Homo sapiens* avec une base du crâne devenue courte et large, et un trou occipital en position inférieure. On peut résumer cette chronologie phylogénétique en disant que l'embryogenèse des cercopithécoïdes existe depuis 35 Ma. Celle de l'homme n'existe que depuis 200.000 ans et elle est plus contractée avec une bascule marquée de la région occipitale.

La verticalisation du squelette axial est synchrone de celle de la base du crâne et de la face, les deux étant la conséquence de la rotation du sphénoïde. Une accentuation de la rotation du sphénoïde va entraîner la verticalisation du squelette axial et une réorganisation tridimensionnelle de la base du crâne, avec un changement de position du trou occipital et de la face, dans le sens d'un raccourcissement général. Ainsi, selon Dambricourt-Malassé, dès lors que l'on considère la maquette cartilagineuse du squelette embryonnaire, des questions classiques posées en paléontologie humaine sont résolues, comme le moindre prognathisme ou la position du trou occipital ; il s'agit d'une verticalisation simultanée du chondrocrâne et des structures connexes. C'est ce phénomène qui est aussi à l'origine de la bipédie permanente. Chez les grands singes, la nouvelle contraction s'accompagne d'effets émergents, comme la conservation de la dynamique de rotation permanente du sphénoïde jusqu'au stade adulte. Le squelette axial reste sur son gain de verticalité, alors que, jusqu'au grand singe après la naissance, la base reprenait un équilibre en extension (retour à l'équilibre au sol en appui sur les quatre membres)...

Pour Dambricourt-Malassé (2006), « la verticalité est d'origine interne et ponctuelle (non graduelle). Elle apparaît d'abord sur la face interne de la base du crâne (*Australopithecines*), avant de se généraliser à la face exocrânienne chez *Homo*, où la verticalisation de la base est encore accentuée, et chez *Paranthropus* où, en vue exocrânienne, elle est marquée pour le sphénoïde, mais encore absente pour le basi-occipital. Dans les deux cas, la nouvelle contraction du sphénoïde a des répercussions sur l'équilibre postural et la face (frontalisation incisivo-canine chez le Paranthrope, moindre projection de l'étage moyen et inférieur de la face chez *Homo*) ».

Ainsi, pour Dambricourt-Malassé (2006) le chondrocrâne a une valeur phylogénétique. Pour elle, cette évolution est caractéristique de l'équilibre ponctué, (décrit par ailleurs) et cette rotation du basi-sphénoïde, qui est plus importante chez l'homme que chez les grands singes actuels ou fossiles, est à l'origine de la bipédie.

Par conséquent, pour Dambricourt-Malassé, un mécanisme unique, la flexion du sphénoïde, est à l'origine de la bipédie permanente d'*Homo sapiens*. Pour elle, ce phénomène est une illustration de la théorie des équilibres ponctués.

Un autre mécanisme que la rotation du sphénoïde a été proposé être à l'origine de la bipédie permanente d'*Homo sapiens* par Bowers (2006), il s'agit de la modification du contrôle de l'expression de certains gènes HOX D distaux. Nous avons parlé plus haut des gènes HOX qui sont regroupés en quatre séries, de A à D, chez l'homme. Ces gènes, parmi beaucoup d'autres effets, spécifient l'identité des éléments vertébraux et des membres chez les tétrapodes. Des études de ces gènes, chez la souris, ont démontré que des modifications des délimitations de l'expression des gènes HOX changent les structures qui en résultent, aussi bien dans la direction caudale que vers l'extrémité céphalique. D'ailleurs, chez l'homme, des mutations du gène HOX D-13 entraînent des malformations des membres, des métatarsiens et des métacarpiens et du nombre de doigts.

L'homme a 46 chromosomes, les pongidés en ont 48. Cette différence résulte de la fusion de deux chromosomes de pongidés chez l'homme, pour donner le chromosome n° 2. Or les gènes HOX D sont localisés sur le chromosome 2 chez l'homme, en position 31.2, sur le bras long de ce chromosome, alors que chez les chimpanzés, les gènes Hox d sont localisés sur le bras long du chromosome 12, ce dernier donnera le chromosome 2 humain. Les pongidés ont 3 vertèbres lombaires, l'homme en a 5, et les australopithèques en ont 6.

Bowers (2006) propose que la fusion chromosomique apparue chez l'homme a modifié le début de la transcription des gènes HOX D, peut-être HOX D-10, si bien que des segments vertébraux sont apparus plus tardivement et le sacrum s'est formé plus bas le long de la colonne vertébrale et serait plus court, d'où apparition brusque de la bipédie et des phénomènes qui l'accompagnent en ce qui concerne les membres.

### **Les bipédies des hominidés**

La question de la spécificité humaine de la bipédie se pose depuis Aristote. Linné a défini l'homme en incluant la bipédie dans sa définition. On sait maintenant que la bipédie n'est pas l'apanage de l'homme et que de nombreux primates sont capables de se tenir debout et de se déplacer sur leurs pattes postérieures. Bérillon et Marchal (2007) ont démontré qu'il n'existe pas une, mais plusieurs bipédies.

De nombreuses espèces se déplacent sur leurs deux pieds, mais de façon occasionnelle. « Grâce aux études réalisées au cours des 30 dernières années, on sait que les grands singes pratiquent la bipédie, hanches et genoux fléchis. Ils sont capables de se déplacer sur plusieurs dizaines de mètres de cette façon. En milieu naturel, on peut observer ce mode de déplacement lors du transport d'aliments ou de rejetons, ou à l'occasion de comportements sociaux tels que des rites de domination. La bipédie pratiquée par les grands singes est toutefois beaucoup moins efficace que celle de l'homme. Par exemple, chez le chimpanzé, les viscères ne sont pas portés par le pelvis, mais sont retenus par une puissante ceinture musculaire abdominale. A l'inverse, chez l'homme, ces muscles sont entièrement disponibles pour la locomotion et sont spécialisés dans la marche. De même, chez les grands singes africains, plantigrades comme l'homme, le pied n'est pas voûté. Ainsi, lors d'un déplacement bipède et au cours de la phase d'appui, le poids n'est pas transféré directement du talon vers l'avant du pied, mais transite par le bord extérieur (le pied roule) ; le pied fléchit ensuite vers

le haut, alors que celui de l'homme reste rigide. Citons encore l'articulation de la cheville et du genou, dont la flexion s'accompagne, chez les grands singes, d'une rotation vers l'extérieur. » (Bérillon et Marchal, 2007).

En dehors de la bipédie, les grands singes ont d'autres modes de locomotion. Ils peuvent se déplacer dans les arbres ou au sol en quadrupédie ou en bipédie et ils peuvent se suspendre et sauter dans les arbres car leur anatomie, différente de celle de l'homme, n'est pas aussi spécialisée que celle de l'homme. En effet, à l'inverse de l'homme, les viscères ne sont pas portés par le pelvis qui ne les maintient pas, le rachis lombaire n'est pas courbé vers l'arrière, les membres supérieurs sont plus longs que les membres inférieurs, les articulations des membres supérieurs sont très stables, les phalanges sont recourbées, le pied n'est pas rigide, la cheville est en rotation vers l'extérieur. La bipédie des bonobos diffère de celle des chimpanzés communs, bien que leurs anatomies soient très proches. De plus, l'anatomie de macaques entraînés jeunes à marcher en bipédie va différer de l'anatomie du macaque dans son milieu naturel qui n'utilise la bipédie que de manière très exceptionnelle.

Par conséquent, à côté de la bipédie de l'homme qui est exclusive, de nombreux primates utilisent des bipédies variées sans pour autant que leur anatomie en porte naturellement les signes. Or cette question de la bipédie est d'une grande importance car l'aptitude d'une espèce fossile à utiliser une forme de bipédie est un critère majeur pour construire l'arbre phylogénique des hominidés.

On connaît maintenant une quinzaine d'espèces d'hominidés ayant vécu entre 7 et 1,8 Ma et l'on dispose d'éléments du squelette locomoteur pour au moins huit d'entre elles. Ces éléments du squelette locomoteur sont le plus souvent incomplets et fragmentés rendant très difficile la reconstitution de leurs modes de locomotion.

Les restes fossiles d'*Australopithecus afarensis*, dont la célèbre Lucy, étant nombreux, on a pu suggérer que *Australopithecus afarensis* avait une morphologie mosaïque, mélange de caractères dits dérivés (évolués) – de type "humain" – et archaïques – de type "simien". Ainsi, la partie supérieure de l'anatomie d'*Australopithecus afarensis* (tronc, membres et extrémités supérieures) est assez archaïque : une anatomie qui refléterait des aptitudes arboricoles. Lucy, a également des traits beaucoup plus évolués : un pelvis court, un genou orienté vers l'intérieur et une cheville dont le mouvement se faisait dans un plan para sagittal, qui sont compatibles avec la pratique d'une bipédie affirmée.

Mais le squelette de Lucy démontre aussi des caractères que l'on n'observe chez aucun autre primate actuel ou fossile, humain ou non. Par exemple, l'étude de l'architecture du pied d'*Australopithecus afarensis* a démontré que ce dernier n'avait probablement pas de voûte plantaire rigide comme celle de l'homme. La constitution d'une voûte plantaire serait restée néanmoins possible, mais de façon active, c'est-à-dire par l'action des muscles. Si le pied de Lucy n'était pas celui d'un homme moderne, ce n'était pas non plus celui d'un singe : son gros orteil était, certes, légèrement divergent, mais pas opposable, comme on l'observe notamment chez le chimpanzé et chez certains primates hominoïdes fossiles. (Bérillon et Marchal, 2007).

Pour Senut et Pickford (2000), les découvreurs d'*Orrorin* qui vécut il y a 6 Ma, l'étude du fémur d'*Orrorin* a mis en évidence une anatomie très dérivée, qui serait le témoin d'une bipédie de type humain : tête de gros diamètre par rapport au col, col allongé avec une partie moyenne longue et rectiligne, épaissement de sa face interne qui est un caractère dérivé.

*Ardipithecus kadabba*, *Paranthropus robustus* et *Paranthropus boisei* ont également pratiqué une bipédie, mais différente de celle des espèces précédentes et de l'homme (Bérillon et Marchal, 2007). Marchal a réalisé une étude synthétique des restes de pelvis de tous les hominidés fossiles connus. Cette étude a confirmé que tous les hominidés fossiles ont une

morphologie du pelvis très différente de celle des grands singes actuels. Cette étude semble en outre distinguer deux groupes, l'ensemble de tous les australopithèques, d'une part, et les représentants du genre *Homo*, d'autre part. En effet, le pelvis des premiers associe des ailes iliaques courtes à bord supérieur rectiligne et dont le tubercule gluteal (la partie supérieure de la zone de renforcement de l'os du bassin) est peu ou pas développé. Chez les seconds, les ailes iliaques sont courtes, mais à crête courbe (en S), avec un tubercule glutéal très développé.

On peut considérer que les différences fondamentales entre l'architecture de type grand singe et l'architecture de type hominidé traduisent l'existence de primates à répertoire locomoteur varié et de primates à locomotion essentiellement bipède. L'organisation locomotrice moderne semble exister depuis au moins 1,8 millions d'années. Cependant, d'autres formes, variées, plus anciennes ou, pour certaines, contemporaines de cette organisation moderne, ne correspondent quant à elles à rien de connu aujourd'hui. La succession chronologique ou la contemporanéité de formes variées renforcent également l'idée de l'existence de plusieurs types de bipédie par le passé. (Bérillon et Marchal, 2007).

Des études de simulation de la bipédie ont été initiées dans les années 1990 et se poursuivent actuellement, notamment pour *A. afarensis*, *Homo ergaster*, et *Homo sapiens*. Ces études qui utilisent l'outil informatique pour modéliser des structures anatomiques et le mouvement, suggèrent que la bipédie d'*Australopithecus afarensis* aurait nécessité moins de force musculaire que celle d'*Homo ergaster* et celle de l'homme actuel, mais qu'elle ne serait pas faite pour des déplacements à grande vitesse ou sur de longues distances (Bérillon et Marchal, 2007).

Ces études de simulation apporteront peut-être des réponses aux questions posées mais les meilleures réponses ne pourront probablement venir que de la découverte de nouvelles pièces squelettiques de fossiles d'hominidés.

### **V.3.5. Outils**

Quand l'outil a-t-il été fabriqué pour la première fois ? Il est très difficile de répondre à cette question. Plusieurs espèces d'hommes coexistent entre 2,5 et 1,7 Ma. Toutes sont associées à des outils taillés, mais l'outil est-il le propre de l'homme ?

#### **L'outil manufacturé.**

Les outils en matière végétale, bois et feuilles, par exemple, ne se conservent pas, seuls les outils de pierre ont pu être retrouvés et étudiés. Encore faut-il définir ce qu'est une pierre taillée, c'est à dire un outil manufacturé. Une pierre ou un galet peuvent être utilisés par l'homme ou un animal pour effectuer un acte spontané, comme, par exemple, casser ou trancher. A la différence, un outil manufacturé est conçu en fonction d'un projet, il fait partie d'une chaîne opératoire. Sa confection implique l'émergence de la pensée conceptuelle.

L'animal n'a jamais réalisé un outil manufacturé conçu au préalable en fonction d'un projet et s'inscrivant dans une chaîne opératoire. Par contre, en inventant l'outil, l'homme a introduit une dimension culturelle dans l'histoire de la vie. Fabriquer un outil n'est pas une opération simple. Comme le dit de Lumley (2006) : « La taille de la pierre implique, dès l'origine, une notion empirique et sommaire de la mécanique des roches, qui permet de planifier les actions techniques du débitage en fonction de la nature de la matière première et de sa géométrie, c'est-à-dire des facettes et des arêtes du bloc support. Par une percussion dont la force et la direction est préalablement déterminée, l'artisan détache un éclat par éclatement de la roche, selon une onde concentrique qui se développe à partir du point d'impact et donne

une fracture dite conchoïdale ».

L'outil manufacturé est conçu, d'abord, puis fabriqué, ensuite, en fonction d'un projet. Pour réaliser le modèle, l'artisan doit se procurer la matière première nécessaire sur un gîte pouvant être situé à plusieurs centaines de mètres et même parfois à plusieurs kilomètres. L'artisan, en récoltant les roches dont il a besoin pour tailler l'outil, les choisit en fonction de leur nature et de leur morphologie.

Ainsi De Lumley (2006) a rapporté que « sur le site de Fejej FJ-1 daté de 1,96 Ma, les *Homo habilis* recueillirent essentiellement, dans le lit d'un cours d'eau situé à quelques centaines de mètres, des galets de quartz, alors qu'ils ne représentent que 30% dans les alluvions et des galets à facettes, cubiques ou sub-parallélépipédiques, et que les formes rondes ou ovalaires sont prédominantes sur le site. Après les avoir transportées sur leur campement, installé en contrebas d'un petit bourrelet de sable, les hommes taillaient les roches sélectionnées selon des stratégies de débitage bien maîtrisées, soit par percussion à main levée, soit par percussion bipolaire sur enclume ». Ainsi, les galets ne sont pas recueillis au hasard, mais en fonction d'un projet bien précis. De Lumley (2006) expose ensuite la technique utilisée :

« Le débitage des nucléus (Figure 78) avait pour but de produire des éclats, très souvent de très petite taille, dont le fil du tranchant servait à découper la viande. Le façonnage des galets permettait d'aménager un bord tranchant massif approprié pour la désarticulation des carcasses de grands herbivores. Les hommes n'utilisaient pas toujours ces outils sur leur campement, mais parfois autour de la carcasse d'un animal abandonné par un grand carnivore et trouvé loin du site ».

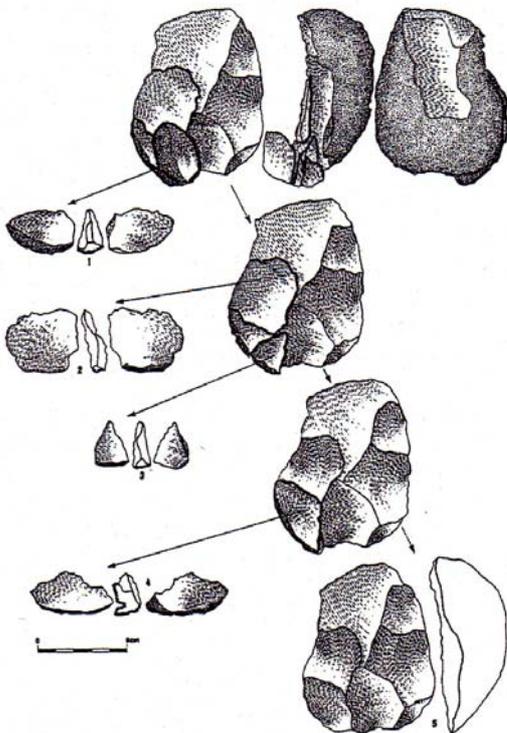


Fig. 78 - Site de Fejej FJ-1. Nucléus uniface discoïde à enlèvements centripètes et éclats.

Les origines de l'outil de pierre taillée demeurent hypothétiques. Selon Pick (2004), la séquence suivante paraît néanmoins envisageable :

« La première étape se manifeste par l'utilisation de galets ou de blocs de pierre pour briser des os, des noix ou des branches. Un éclat accidentel s'en détache. L'auteur de l'action le ramasse ou non pour en faire usage. Pareille attitude ayant été observée chez les chimpanzés actuels, il devait en être de même chez les australopithèques.

La deuxième étape mobilise les mêmes actions, mais, cette fois, l'utilisateur s'intéresse aux déchets accidentels. Les éclats servent de couteau ou de grattoir. Si les chimpanzés agissent rarement ainsi, il est probable que les australopithèques les plus anciens aient utilisé de tels éclats, notamment pour gratter les parties souterraines des plantes couvertes de terre.

La troisième étape fait intervenir la volonté d'obtenir des éclats en frappant un galet à l'aide d'un percuteur en pierre. Le percuteur devient alors un outil de base servant à débiter des éclats à partir d'un bloc, ou rognon, ce qui transforme ce dernier en nucleus. Les éclats obtenus peuvent être retouchés ou non. Dans d'autres circonstances, les artisans se contentent d'enlever un ou plusieurs éclats par des coups violents. Cette fois, ils s'intéressent au galet ou bloc muni d'un tranchant sinueux à l'une des deux extrémités, l'autre servant à assurer la prise. Ce sont des choppers ou couperets. Les australopithèques les plus récents, les paranthropes et les hommes étaient certainement les acteurs de cette troisième étape.

La quatrième étape se caractérise par la fabrication de divers outils en pierre volontairement façonnés en vue de tâches spécifiques. Elle intervient assez tardivement, après 1 million d'années. Tous les autres hominés ayant disparu, les hommes restent seuls en lice.

D'après cette séquence, plusieurs activités, tel le cassage de noix - obtenu par les chimpanzés et les autres hominés - ou le débitage d'une carcasse inconnue des chimpanzés et des premiers australopithèques - produisent fortuitement des éclats et des couperets qui, dans certaines circonstances, peuvent trouver un autre usage ensuite ou intervenir plus efficacement dans des tâches qui deviennent ensuite routinières. La troisième étape marque une évolution majeure puisqu'elle nécessite la recherche de matières premières plus propices au débitage. C'est le cas à Lokalelei ». (Figure 79). Ainsi, pour Pick, l'histoire de l'outil de pierre taillée a été bâtie en 4 étapes, la troisième, la plus importante étant marquée par la volonté d'obtenir un outil à usage bien précis, la quatrième qui la suit, étant caractérisée par des progrès.

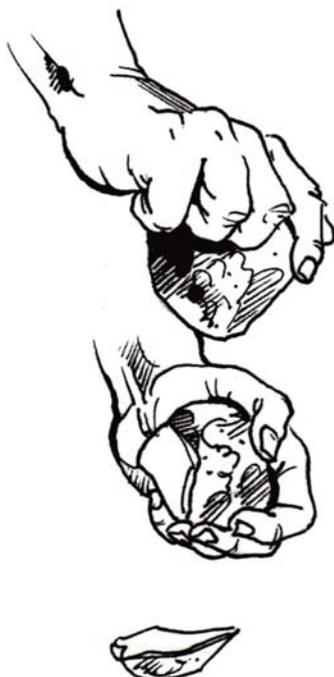


Fig 79 - Détacher un éclat requiert de l'expérience et une bonne connaissance des propriétés physiques de la pierre. En procédant au remontage des éclats successifs détachés d'un bloc de pierre, on reconstitue la séquence des gestes et l'on constate que les premiers artisans de la préhistoire étaient droitiers.

En Afrique du Sud, Rigaud et al (2006), ont trouvé qu'il existe plusieurs chaînes opératoires. Les éclats sont obtenus soit par débitage centripète récurrent unifacial, soit par débitage discoïde uni- ou bifacial de nucleus de quartz, silicrète ou quartzite. Le silicrète est le matériau privilégié des débitages de lames et lamelles. Le débitage laminaire du quartz a été tenté, il est peu fréquent.

Deux techniques de taille sont utilisées : la percussion directe au percuteur dur pour le débitage des éclats, la percussion directe au percuteur organique pour la production de supports laminaires ou lamellaires.

Un des premiers outils taillé a été découvert en 1935 en Tanzanie, dans les gorges d'Olduvai, par Louis Leakey. 24 ans plus tard, au même endroit, furent découverts des os d'un fossile d'australopithèque robuste. C'est à lui qu'on attribua d'abord ces outils. Cependant, quelques années plus tard, Leakey, Tobias et Napier (1964) décrivent des fossiles mis à jour au même endroit et qui sont ceux d'*Homo habilis*, ou "homme habile" et c'est finalement à lui que seront attribués les outils, des galets travaillés à coups de silex, d'abord attribués à un australopithèque robuste.

C'est à cette époque que des hominés auraient inventé l'outil de pierre taillée. C'est le début de la préhistoire. Des outils de pierre (silex, quartz, basalte) ont été mis à jour en de nombreux sites.

Jusqu'à présent, les plus anciens outils taillés ont été découverts au Kenya et en Ethiopie : sites de Lokalelei, Kada Gona et de l'Omo qui remontent à plus de 2,3 millions d'années. La taille des outils était simple. Cependant, Roche et son équipe (1977) ont mis au jour un vaste atelier de taille sur les rives ouest du lac Turkana au Kenya, daté de 2,3 millions d'années indiquant une stratégie de taille des outils très élaborée.

Toutefois, 40 ans plus tard, cette attribution est remise en question par White et al (in Picq, 2004) qui décrivent une nouvelle espèce d'Australopithèques, *A. gahri* au sud de l'Ethiopie, datée de 2,5 Ma. Son squelette est à côté d'outils et d'ossements de plusieurs animaux dont des antilopes et des chevaux. Or, les ossements de ces animaux portent des marques de découpe dues aux tranchants des éclats de pierre utilisés pour décharner les carcasses.

### **L'Oldowayen**

De Lumley (2006) a étudié les industries africaines antérieures à 1,95 Ma. Il propose de les regrouper sous le terme de Préoldowayen (ou d'Oldowayen archaïque), qui désigne des assemblages lithiques caractérisés par l'absence ou par l'extrême rareté des petits outils retouchés. Le terme de Préoldowayen ne désigne pas ici une même culture homogène, autonome et bien définie, mais simplement un stade de l'évolution culturelle où ne sont pas encore aménagés de petits outils stéréotypés et standardisés sur des éclats ou des débris qui modifient la forme originelle du support, alors qu'ils sont présents dans certains niveaux d'Oldoway, où l'on a de véritables grattoirs, des racloirs et des denticulés en quartz en nombre relativement important, associés à des polyèdres et des sphéroïdes.

Dans l'Oldowayen au sens large, il paraît donc possible de distinguer deux stades, sans doute liés au niveau de cognition atteint par les premiers hommes :

- le Préoldowayen ou Oldowayen archaïque, comme à Gona, Lokalelei ou Fejej FJ-1, où les industries sont caractérisées par la dominance des éclats bruts de taille, des nucléus essentiellement unifaciaux, de quelques galets aménagés, de nombreux percuteurs et où on ne trouve pas de petits outils standardisés aménagés par des retouches sur éclat ou sur débris ;

- l'Oldowayen s.s., comme à Oldoway, également caractérisé par la dominance des éclats bruts de taille, la présence de nucléus unifaciaux et parfois bifaciaux, des galets aménagés, des percuteurs mais où on trouve de petits outils retouchés (grattoirs, racloirs, denticulés), des polyèdres et des sphéroïdes.

Les industries lithiques préoldowayennes, caractérisées par la dominance très forte des éclats bruts de taille, une forte proportion de nucléus, la présence de galets aménagés, la relative abondance d'outils de percussion et l'absence de petits outils standardisés aménagés par des retouches intentionnelles, correspondent à un premier stade de l'évolution culturelle des hominidés, dont le degré de cognition ne permettait pas encore la réalisation d'outils spécifiques de petite taille et une relative standardisation de leurs outils manufacturés.

Toutefois, envisager un pré-oldowayen et une pure commodité qui permet d'éviter de se poser la question des origines de l'outil de pierre taillée. Ainsi, les Choppers (tranchoirs) et autres outils sur galet, caractérisent une très longue période de la préhistoire appelée "pebble culture" ou culture sur galet. L'Oldowayen est sa composante africaine, identifiée en Afrique de l'Est. Elle va ensuite s'étendre en Afrique (Transvaal, Angola, au Sahara et au Maghreb) et après 2 millions d'années, à l'Europe méridionale et à l'Asie du Sud-Est. De Lumley pense que ce qu'il a proposé d'appeler Oldowayen en Afrique est la composante africaine de la culture sur galet. Une étape technique suivante va aboutir au biface et des acteurs qui l'ont utilisé :

### **L'Acheuléen**

Selon de Lumley (2006), en Afrique, ce que l'on appelle l'Acheuléen africain va remplacer l'Oldowayen. Il va s'étendre de - 1,6 millions d'années à - 300 000 ans. Le biface qui est l'outil emblématique de l'Acheuléen et le hachereau vont remplacer le chopper.

Le biface est un outil à symétrie axiale parfaite, avec une extrémité distale souvent mince et pointue et une base épaisse et arrondie. Il peut trancher, prendre l'aspect d'un pic, ou d'un couteau ou servir comme arme, fixé à l'extrémité de hampes pour fabriquer des lances. Cependant sa fonction principale est de servir de hache ou encore de coin à fendre. Le hachereau est un outil africain taillé sur éclat, à tranchant vif, servant à trancher, quelquefois même à creuser.

En dehors de ces deux outils caractéristiques, les éclats retouchés prennent la forme de grattoirs, de burins, de perçoirs, de racloirs, et autres pièces à encoches ou denticulées, remplissant diverses fonctions plus spécialisées et plus diversifiées. Le percuteur dur est toujours utilisé, mais on utilise ensuite des percuteurs tendres en bois, en corne ou en os, qui sont adaptés à l'obtention d'éclats plus minces. Des gisements acheuléens ont été découverts en Afrique orientale (Olduvai, en Ethiopie, Konso, Gadeb Bodo, dans la vallée de l'Awash), en Afrique du Nord Ouest (près de Casablanca, en Algérie, au Sahara), et en Afrique australe (vallée du Vaal, au Burundi, en Tanzanie du Sud).

Des paranthropes comme *Paranthropus boisei*, *Homo ergaster* et *Homo erectus* ont vécu à cette époque et leurs vestiges ont été exhumés dans les régions où l'on a trouvé des outils de la période acheuléenne.

Le site éponyme de Saint-Acheul se trouve près d'Amiens, dans la Somme. Ce sont les fouilles menées par Boucher de Perthes qui ont permis la découverte des outils acheuléens dans ces sols. Ce site participe à la naissance de la préhistoire.

L'Acheuléen qui est caractérisé par le biface va s'étendre à l'Asie, mais difficilement selon de Lumley (2006) :

« L'Acheuléen s'implante difficilement en Asie orientale. On en a retrouvé la trace, en 1926, sur le site de Zhoukoudian où l'on a mis à jour les "hommes de Pékin" ou sinanthropes,

c'est à dire les *Homo erectus* asiatiques. Les éclats retouchés y ont été datés de 500.000 à 250.000 ans ».

L'étape suivante est de débitage Levallois que de Lumley décrit :

Une nouvelle technique, le débitage Levallois est apparue à des périodes plus récentes de l'Acheuléen. Cette méthode permet l'obtention, à partir d'un bloc taillé ou nucléus, d'un éclat dont la forme demeure prédéterminée. Pour effectuer cette technique, plus élaborée que l'Acheuléen, l'artisan doit anticiper la forme de l'éclat encore pris dans la masse du nucleus.

Les plus anciens outils fabriqués selon la technique Levallois, ont été découverts en Afrique du Sud, au Sahara et à Djibouti.

### **L'outil en France**

De nombreux travaux ont été réalisés en France, dans ce domaine. En-dehors de ceux de Boucher de Perthes dont les fouilles dénommèrent l'Acheuléen, on peut en citer quelques exemples anciens et moins anciens :

➤ Le site paléolithique de "Pont-de-Lavaud", sur la commune d'Eguzon-Chantôme dans l'Indre, a livré une abondante industrie archaïque sur galets et filons de quartz. On y a trouvé (Despriée et al, 2006) des Choppers, des nucleus sur débris de galet brisé et des éclats corticaux à talons lisses. L'âge moyen de la formation alluviale, obtenu par la méthode de résonance paramagnétique électronique (RPE) appliquée aux quartz fluviatiles optiquement blanchis, est de 1,1 Ma. "Pont-de-Lavaud" est contemporain de la vague de peuplement, actuellement reconnue en Eurasie au Pléistocène inférieur et témoigne de la présence de l'Homme dans le Centre de la France (avec également Blanzac) et le sud-est de la France (Roquebrune- Cap Martin), l'Espagne du Sud (Orce) et du Nord (Atapuerca) l'Italie (Belvedere di Monte Poggiolo) , la Russie (Kurgan Cimbal et Bogatyri) et la Chine (Datong-Nihewan) dès cette période dans des conditions climatiques de type périglaciaire.

Comme le fait remarquer de Lumley (2006), les rigueurs du climat n'ont pas empêché des hommes de vivre, au moins temporairement, au nord du 45° degré de latitude.

➤ Lartet, en 1861, trouve dans une grotte près d'Aurignac (Haute Garonne) un niveau archéologique qu'il identifie à "l'âge du grand ours des cavernes", dans sa chronologie, c'est à dire au début du paléolithique supérieur (36.000 à 9.000 années auparavant).

C'est en 1872 que Gabriel de Mortillet propose une division de la préhistoire en périodes fondée sur le type d'outils produits par l'homme. Les époques sont nommées d'après un site éponyme : l'Acheuléen, à partir de Saint-Acheul, dans la Somme, le Moustérien, à partir du Moustier en Dordogne, l'Aurignacien à partir d'Aurignac en Haute-Garonne, le Solutréen à partir de Solutré en Saône et Loire, le Magdalénien à partir de la Madeleine en Dordogne.

L'Aurignacien est subdivisé en :

- Châtelperronien culture de l'homme de Néandertal
- Aurignacien stricto sensu )
- Gravettien ) culture de l'homme moderne européen.
- Ou Cro-Magnon )

A partir du Solutréen, l'homme travaille l'os.

Comme on le voit, l'outil a joué un rôle très important dans l'évolution de l'homme, il a permis tout d'abord à l'homme de s'affranchir en grande partie des contraintes imposées par la nature et de conquérir son indépendance et des territoires.

### V.3.6. Langage

Le langage permet un échange rapide et efficace d'informations entre les membres d'une espèce, procurant ainsi à cette espèce un puissant moyen d'adaptation et de survie. Mais la cause de l'apparition du langage est une question difficile à résoudre.

#### Apparition du langage

Certains pensent que cette faculté arriva progressivement à partir de structures préexistantes rudimentaires et de comportements partagés en commun avec d'autres primates sous l'action de pressions de sélections positives (e.g. Deacon 1997 ; Lieberman 1984, 1991 ; Pinker 1994, Pinker et Bloom 1990). D'autres pensent que cette faculté est trop complexe pour être née par un processus direct de sélection et ils pensent qu'elle est arrivée comme un sous-produit d'autres structures et comportements qui, eux-mêmes, étaient sélectivement avantageux (e.g. Chomsky 1979, 1980, 1982, 1988, 1990 ; Piattelli-Palmarini, 1989). Le débat principal fut centré sur la question : le langage est-il apparu au stade précoce du genre *Homo* ou seulement à un stade évolutif tardif ? Pour répondre à cette question, surtout deux sources d'information furent utilisées : d'une part l'investigation des cordes vocales des hominidés afin d'établir si cette partie anatomique était appropriée pour un langage complètement articulé. Ceci a été fait d'une part en reconstruisant le tractus vocal à partir des crânes de fossiles ou en déterminant la forme et la situation de l'os hyoïde fossile dans le cou. Sur ces éléments, il a été dit que le tractus vocal a été transformé au cours du Pléistocène seulement pour atteindre ces capacités vocales seulement tardivement. Il a été avancé qu'alors que les australopithèques ne pouvaient pas parler et que les premiers représentants de *Homo* le pouvaient probablement, les Néandertaliens le pouvaient probablement aussi mais sans toutes les capacités vocales du tractus laryngé moderne (e.g. Laitman et Reidenberg, 1988, Lieberman 1994, 1995, 1998 ; Lieberman et Crelin 1971 ; Lieberman et al. 1972). Mais d'autres auteurs affirment que les Néandertaliens étaient capables de produire une série de sons similaires à ceux des humains modernes (e.g. Arensburg et al. 1990 ; Falk 1975 ). Ceci a été fait, d'autre part, par l'exploration de l'organisation structurelle des cerveaux fossiles eux-mêmes (moulages endocrâniens). Sur cette base empirique, un certain nombre d'auteurs prétendent que le langage moderne complètement articulé est apparu plutôt tardivement dans le Pléistocène (e.g. Lieberman 1985 ; Saban 1993). Au contraire, d'autres auteurs pensent que le langage articulé est apparu bien plus tôt, probablement avec la naissance du genre *Homo* (e.g. Eccles 1989 ; Falk 1983a ; Tobias 1980a, 1987, 1988 ; Wilkins et Wakefield, 1995). Cette difficile question du langage articulé dans l'évolution humaine n'est pas complètement dénuée d'une base empirique.

Ainsi, nul ne peut actuellement répondre de manière précise à la question : quand le langage est-il apparu ? Les paléoanatomistes, en faisant des moulages endocrâniens des crânes des fossiles, obtiennent des informations sur l'évolution du réseau des veines méningées qui sont situées sur la face externe du cerveau. Ces moulages des premiers hommes, *Homo habilis* et *Homo rudolfensis*, démontrent que ces derniers possédaient un réseau plus dense que les australopithèques des aires correspondant aux lobes frontaux, temporaux et pariétaux, les aires cérébrales qui sont les plus actives, contenant en particulier, les principales aires du langage : les aires de Broca (située dans la partie postérieure du lobe frontal gauche et qui est la zone de production des mots parlés, de structuration des phrases) et de Wernicke (située dans le lobe pariétal et qui est la zone de compréhension des mots écrits et parlés). De plus, des asymétries apparaissent, plus marquées que chez les paranthropes. Le cerveau de l'homme moderne est asymétrique, une asymétrie fonctionnelle assure une dominance du cerveau gauche sur le droit. Ces asymétries n'existent pas chez les australopithèques dont la capacité crânienne n'est

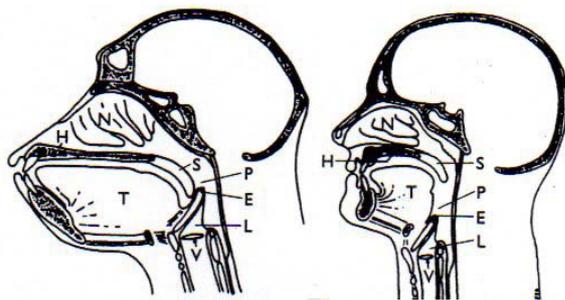
que de 450 cm<sup>3</sup> en moyenne pour 500 à 550 cm<sup>3</sup> chez les paranthropes et 500 à 650 et 650 à 750 cm<sup>3</sup> pour *Homo habilis* et *Homo rudolfensis*, respectivement (Picq 2004).

C'est pourquoi, la question : les premiers hommes, *Homo habilis* et *Homo rudolfensis* utilisaient-ils un langage articulé ? devient pertinente. La réponse est : cela est possible mais, comme le souligne Pick (2004) ; il faut ajouter que les chimpanzés n'ont pas de langage articulé bien que leur cerveau possède une aire de Broca et une aire de Wernicke. En effet, pour parler il faut disposer d'un larynx.

### Evolution du larynx

L'évolution de la morphologie de l'appareil vocal humain a permis le développement d'un système de communication : mais comment connaître cette évolution du larynx ?

Le tractus vocal humain est unique dans le monde animal. Chez les mammifères, il existe deux positions du larynx dans le cou. L'une est haute, ce qui permet à l'animal d'avaler (des aliments ou des liquides) et de respirer en même temps. L'autre est basse, le larynx étant bas situé dans le cou, ce qui demande une fermeture temporaire du passage aérien pendant la déglutition, car sinon les solides et les liquides vont obstruer le passage aérien et entraîner une asphyxie. Le larynx des hommes adultes appartient à la seconde catégorie, alors que tous les autres mammifères, y compris le nourrisson et les grands singes, ont un larynx en position haute (figure 80 ci-dessous).



**Figure 80 : le tractus vocal : diagramme du chimpanzé à gauche et de l'homme à droite.** N = cavité nasale ; H=palais dur ; S = palais mou ; T = langue ; L = larynx ; P = pharynx ; E = épiglotte ; V = cordes vocales

La position basse du larynx élargit l'espace au-dessus de lui, ce qui permet aux sons émis par le larynx d'être grandement modifiés. Les mammifères non humains sont limités pour modifier les sons laryngés et ne peuvent le faire qu'en jouant sur la cavité orale et les lèvres. Les nourrissons humains possèdent les modalités de base du larynx des mammifères non humains, jusqu'à l'âge de 18 à 24 mois ; ensuite, le larynx commence à migrer vers le bas dans le cou, pour acquérir la configuration adulte vers l'âge de 14 ans.

Laitman (1983) découvre que la position du larynx se reflète dans la forme de la base du crâne, le basicranium. Chez les humains adultes, cette structure prend la forme d'un arc ; chez les autres mammifères, et chez les nourrissons, elle est plus plate. En examinant les collections fossiles, il devrait par conséquent être possible d'avoir une idée des capacités verbales des espèces d'homininés éteintes. Qu'en est-il ? : « En résumé, dit Laitman (1983), nous avons découvert que les australopithèques avaient probablement des tractus vocaux plus proches de l'homme que ceux des singes ou des grands singes actuels.... La position haute de leurs larynx ne leur permettait pas de produire quelques unes des voyelles trouvées dans le langage humain ». Malheureusement, les collections fossiles sont pauvres pour *Homo rudolfensis* et *Homo habilis* en ce qui concerne le basicranium. Laitmann (1983) a trouvé que chez *Homo ergaster* « le larynx....aurait commencé à descendre dans le cou, augmentant la région disponible pour modifier les sons laryngés ». La position du larynx paraît équivalente à celle trouvée chez un enfant humain âgé de 8 ans. L'aspect moderne complet n'apparaît seulement qu'avec l'apparition d'*Homo sapiens* archaïque, quelques

300.000 années auparavant, indiquant que cet *Homo sapiens* possède le mécanisme potentiel pour produire toute la gamme des sons émis par l'homme moderne.

La langue joue un rôle majeur dans la production du langage articulé. Aussi Kay et al (1998) ont-ils étudié le canal hypoglosse (ce canal contient les nerfs qui innervent la langue) de l'homme moderne, d'homininés fossiles (trois Australopithèques gracile et/ou *Homo habilis* de Sterkfontein, Afrique du Sud), deux fossiles du Pléistocène moyen (Kaliwe et Swanscombe), deux Néanderthaliens (La Chapelle aux Saints et La Ferrassie) et un *Homo sapiens* précoce (Skhul5), et de grands singes (chimpanzé, *Pan troglodytes* et *Pan paniscus* et gorille) faisant l'hypothèse que la langue humaine reçoit plus de nerfs moteurs que les grands singes actuels et que la taille du canal hypoglosse reflète la quantité de nerfs qui transitent par lui.

Les mensurations effectuées démontrent que la taille du canal hypoglosse des Australopithèques et d'un *Homo habilis* possible, sont dans la même fourchette que celles des grands singes actuels et sont significativement inférieures à celles des hommes modernes. Par contre, la taille du canal hypoglosse des Néanderthaliens, des *Homo* du Pleistocène et de l'*Homo sapiens* précoce est similaire à celle des hommes modernes et est significativement supérieure à celle de *Pan troglodytes*.

Ces résultats anatomiques suggèrent que les capacités vocales des Néanderthaliens sont les mêmes que celles des hommes modernes, alors que celles des Australopithèques ne sont pas meilleures que celles des chimpanzés, et que celles d'*Homo* étaient déjà modernes, il y a au moins 400.000 ans. Cette hypothèse qui est en accord avec l'accélération de l'encéphalisation d'*Homo* au Pléistocène moyen, est toutefois controversée.

### **L'émergence du langage**

Si les singes ne parlent pas, il semble cependant qu'ils soient capables d'émettre des sons qui ont une signification précise. Ainsi, une étude récente d'Arnold et Zuberbühler (2006) a démontré chez une espèce de Cercopithèque, *C. Nictitans*, que le mâle peut produire deux sons acoustiquement différents ("Pyows" et "Hacks") en réponse à toute une série de perturbations. Ces sons peuvent fonctionner comme une alarme pour signaler au groupe vivant autour du mâle qui les émet, qu'un prédateur approche. "Pyows" est utilisé principalement lorsqu'un léopard arrive et "hacks" lorsque c'est un aigle royal. En-dehors de ces séquences d'appel spécifiques à un prédateur, les mâles combinent les mêmes deux sons en une troisième structure, une séquence "pyow-hack" (P-H.) qui consiste en un, deux ou trois "pyows-hacks" suivie de quatre hacks (la durée totale étant de  $6,11 \pm 3,02$  secondes). Ces séquences P-H sont émises en réponse à l'approche, à la fois, des aigles et des léopards et sont, ou bien isolés, ou bien intercalés avec d'autres types de séquence. Le groupe des singes se déplace de suite après avoir entendu la séquence P-H.

Les groupes de singes dans lesquelles les mâles ont produit les séquences P-H en réponse à des grognements se sont déplacés significativement plus loin que les groupes témoins, sans production par les mâles de séquences P-H.

La plupart des animaux ont un répertoire restreint de sons. La combinaison simple de deux sons par *C. nictitans* signale la présence de différents types de danger et accélère les mouvements de groupes avec seulement deux sons de base.

La syntaxe, les modalités de sons qui forment des phrases et des expressions est souvent prise comme une propriété qui définit le langage humain. Les sons combinés émis par *C. nictitans* pourraient être un début de syntaxe, selon les auteurs.

Selon Mc Larnon et Hewitt (1999), un aspect négligé de l'évolution du langage est l'étude du contrôle de la respiration. C'est pourquoi ces auteurs ont pratiqué des coupes transversales de la

colonne vertébrale au niveau de la région thoracique de l'homme. A ce niveau, la surface de la colonne est relativement importante chez l'homme moderne et les néandertaliens comparée aux australopithèques et à *Homo ergaster*. Ces résultats démontrent qu'il y a un accroissement de l'innervation thoracique pendant l'évolution humaine.

Les explications possibles de ce phénomène prennent en compte le contrôle postural de la bipédie, les besoins accrus de la grossesse, la respiration pour la course, l'évitement de la suffocation. Mais, selon les auteurs, toutes ces causes peuvent être éliminées à cause de leur temps évolutif ou de leur demande neurologique insuffisante. La cause fonctionnelle restante est un contrôle accru de la respiration pour le langage, les principaux muscles incriminés étant les intercostaux, le diaphragme et les abdominaux qui sont innervés thoraciquement. La vocalisation des primates non-humains, implique un contrôle respiratoire bien moindre. Cette innervation thoracique est bien moindre également chez *Homo ergaster*, comme les auteurs l'ont remarqué sur le squelette du garçon de Turkana, 1,6 Ma. Il y a 400.000 ans auparavant, la colonne vertébrale avait les proportions de l'homme moderne, indiquant des capacités pour le langage.

Ces conclusions ont été beaucoup critiquées. Pour connaître l'émergence du langage qui ne fossilise pas, des recherches ont été réalisées sur les langues parlées. L'entreprise n'est pas simple, car il existe aujourd'hui, plus de 5000 langues parlées, dont la plus grande diversité se trouve en Afrique où, par exemple, on compte déjà au moins 400 langues bantoues.

Les linguistes comparent les langues qu'ils classent par familles, selon les similitudes des racines des mots et du vocabulaire. Ils disposent d'un matériel abondant et extrêmement diversifié: les quelque cinq mille langues parlées par l'homme moderne. Récemment, le linguiste américain Merritt Ruhlen a lancé un pavé dans la mare. En appliquant une méthode de classification élaborée par son maître Joseph Greenberg, Ruhlen prétend démontrer que toutes les grandes familles de langues existantes dérivent d'une langue mère unique. Cette conclusion est en parfaite cohérence avec les données les plus récentes en génétique des populations et en archéologie, qui concluent à l'origine commune des populations humaines actuelles à partir d'une population mère de la préhistoire. Toutefois, la conclusion de Ruhlen est très controversée. Chomsky (1988) a tenté de répondre à la question : comment qualifier la spécificité du langage humain ? Ses conclusions peuvent être résumées ainsi : le langage est déterminé par un module spécialisé du cerveau ; tous les humains possèdent ce module à l'exclusion des animaux ; enfin, ce module est responsable de l'utilisation d'une grammaire "universelle" qui permet d'engendrer un spectre illimité d'expressions significatives.

Homert (1975, 1976, 1977, 1997) a fédéré une série de travaux d'abord sur la tonogenèse et les contrastes toniques dans le langage, puis sur l'approche linguistique de la reconnaissance automatique du langage.

Bickerton (1995) qui a beaucoup étudié les langues créoles que parlent des groupes humains qui ont été isolés, conclut que l'homme a une faculté innée du langage caractérisée par le fait qu'il peut apprendre n'importe quelle langue.

Chomsky (1988) considère que « la théorie de l'évolution a peu à dire sur des questions de cette nature » ; D. Bickerton, lui, s'inspire de la théorie des équilibres ponctués de S.J. Gould et N. Elledge, puis fait appel à un événement "catastrophique", une hypothétique macromutation génétique, pour expliquer l'acquisition du module cérébral du langage chez l'homme.

La sélection naturelle, au sens habituel du terme, n'aurait donc joué aucun rôle ? Pinker (1990) s'inscrit en faux contre cette opinion, largement partagée par les linguistes et les cognitivistes. Pinker et Bloom (1990) disent un « objectif incroyablement ennuyeux », voulant démontrer que, comme l'œil, le langage est un système complexe et que la sélection naturelle est

bien le seul mécanisme susceptible d'en rendre compte. Un à un, les arguments anti-sélectionnistes sont réfutés. Toutefois, Pinker et Bloom ne proposent aucun scénario d'apparition du langage.

En définitive, le langage ne reste pas confiné à l'intérieur du cerveau humain. Les symboles doivent être transformés en une suite compréhensible de sons et ceci ne peut se faire qu'avec un appareil vocal adéquat. Mais, aujourd'hui, nul ne peut dire quand cette synthèse s'est effectuée.

Une équipe d'anthropologistes de Leipzig a utilisé une autre approche de l'étude du langage, elle s'est intéressée aux gènes du langage. Une anomalie du gène FOX P2 a été mise en évidence dans une famille humaine dont la moitié des membres ont de sévères difficultés d'articulation accompagnées de problèmes linguistiques et grammaticaux. Ainsi, il semble que deux copies du gène FOX P2 sont nécessaires pour acquérir le langage parlé normal. Enard et al (2002) ont séquencé le cADN qui code pour la protéine FOX P2 chez le chimpanzé, le gorille, l'orang-outan, les macaques rhésus et la souris et l'ont comparé au même ADN humain. Ils ont constaté que le gène humain FOX P2 contient des changements de deux acides aminés codants par rapport aux autres espèces étudiées et dont au moins un de ces changements a des conséquences fonctionnelles. Les auteurs ont calculé que ce gène a été la cible d'une sélection durant l'évolution humaine récente, ces dernières 200.000 années. Ils concluent qu'une ou deux substitutions qu'ils ont mis en évidence, affectent la capacité de contrôler les mouvements orofaciaux fins et ainsi la possibilité d'acquérir un langage parlé efficace. Mais comme le dit l'auteur qui a découvert l'anomalie du gène FOX P2 dans la famille citée plus haut « FOX P2 n'est pas le gène du langage » (Fisher, 2006). Par conséquent, il reste à découvrir les gènes du langage si tant est que le langage est affaire de gènes, ce qui reste à démontrer.

### **V.3.7. Feu**

Si les feux naturels ont existé avant les premiers hommes, il est très difficile de savoir quand les premiers hommes ont pu domestiquer le feu et non plus seulement l'utiliser de manière ponctuelle et temporaire à partir de feux naturels.

#### **Origine du feu**

Ainsi, des traces de feu ont été repérées sur certains sites très anciens, comme par exemple, à Koobi-Fora, à l'est du lac Turkana, au Kenya, sur un site daté de 1,4 Ma (de Lumley 2006). On y a observé des limons argileux rubéfiés et des pièces lithiques brûlées. Mais aucun foyer aménagé n'y a été découvert. Sur un autre site, à l'est du lac Baringo (Kenya), on a observé des sédiments brûlés et quelques charbons de bois dans des sédiments datés également de 1,4 Ma. L'analyse minéralogique des argiles brûlées indique qu'une température du feu a été portée à 400-600°, mais là aussi aucun foyer localisé n'a été mis en évidence.

Des ossements brûlés ont été trouvés avec une industrie lithique archaïque, oldowayenne ou acheuléenne, datés là aussi de 1,4 Ma, dans la grotte de Swartkrans en Afrique du Sud. L'analyse par résonance de spin électronique démontre que ces éléments auraient été brûlés à une température de 600° C. Mais là également, aucun foyer n'a été localisé.

Des sédiments brûlés ont été également signalés en Tanzanie sur un site d'Oldoway daté de 1,8 et 1,2 Ma et des ossements isolés portant des traces de feu en Ethiopie à Gadeb daté de 1,5 Ma et à Bodo au Kenya.

Des charbons de bois, de silex brûlés et des graines ont été mis en évidence dans un niveau acheuléen, sur le site de Gester Benot Ya' aqov (Nord d'Israël) daté d'environ 0,7 Ma. Mais ni ossement brûlé, ni foyer emménagé n'étaient présents.

En Moravie, en République tchèque, sur le site de Prezletice, des témoignages de feu ont été signalés dans des dépôts dont l'âge est estimé à 0,65 Ma (de Lumley, 2006).

Mais aucune preuve de foyer aménagé ou de feux entretenus volontairement n'ont cependant été mis en évidence sur ces sites tous plus anciens que 0,6 Ma.

De Lumley (2006), qui s'est particulièrement intéressé à cette question, écrit : « La présence de foyers aménagés et entretenus est caractérisée par des aires de combustion localisées évidentes, sous lesquelles il est possible de mettre en évidence des modifications des caractéristiques minéralogiques des argiles (la kaolinite, par exemple, disparaît à 490 °C), l'augmentation de la susceptibilité magnétique, en raison de la transformation des oxydes de fer primaires en oxydes de fer secondaires, quelquefois par des structures aménagées et toujours, dans le foyer et tout autour du foyer, une grande quantité d'ossements brûlés, très souvent de très petits fragments. Les cendres, constituées de cristaux de carbonate de calcium, ne sont pas toujours conservées, s'il y a eu lessivage ou décarbonatation partielle des sédiments.

La couleur secondaire acquise par certains ossements indique la température que pouvait atteindre le foyer : marron gris et gris foncé à partir de 500 °C, gris clair à partir de 600 °C, bleu-blanc à partir de 650 °C, blanc à partir de 700 °C.

Dans tous ces sites très anciens, antérieurs à -400.000 ans, aucune preuve évidente témoignant de l'existence de foyer aménagé, volontairement allumé et entretenu, ne peut être mise en évidence jusqu'à présent ».

Pour de Lumley (2006) et Perlès (1977), les premiers foyers aménagés sont apparus il y a 400.000 ans.

Ce n'est qu'à partir de -400.000 ans que des aires de combustion bien délimitées, et parfois même de foyers structurés, peuvent être mis en évidence comme sur les sites de Terra Amata à Nice, d'Orgnac III en Ardèche, de Ménez Dregan dans le Finistère, de Beeches Pit dans le Suffolk, de Vertesszöllös en Hongrie ou de la localité I de Choukoutien en Chine.

Dans la caune de l'Arago, à Tautavel, les dépôts des complexes inférieur et moyen, dont l'âge est compris entre -700.000 et -400.000 ans, n'ont livré, ni os brûlé, ni pierre brûlée, ni charbon de bois, ni cendre.

De même, dans la Sierra d'Atapuerca, province de Castille-Leon, en Espagne, les niveaux à industrie du Paléolithique inférieur des sites de Gran Dolina et de Galeria, plus anciens que -400.000 ans n'ont pas démontré de traces de feu.

Par contre, dans les dépôts du complexe supérieur de la caune de l'Arago, dont l'âge est compris entre -400.000 et -100.000 ans, quelques rares ossements brûlés ont été mis en évidence, attestant la présence du feu de manière occasionnelle. Dans les dépôts du complexe sommital, un peu plus récents que 100.000 ans, des ossements brûlés, des charbons de bois, des cendres, des silex brûlés abondants prouvent qu'on y a utilisé le feu.

De même, dans la grotte de la baume Bonne, sur la rive droite du Verdon, à Quinson, dans les Alpes-de-Haute-Provence, des cendres et des charbons de bois apparaissent dans des dépôts attribués au stade isotopique 10, dont l'âge est compris entre -390.000 et -340.000 ans. A Terra Amata, à Nice, sur un sol d'occupation acheuléen, plusieurs foyers aménagés ont été mis en évidence dans des dépôts du stade isotopique 11, daté d'environ -400.000 ans, et du début du stade isotopique 10, daté d'environ -380.000 ans. Ces foyers avaient été installés directement, soit sur une plage de galets, soit sur un petit dallage de galets, soit dans de petites fosses de 30 cm de diamètre et de 15 cm de profondeur, creusées dans le sable. Ils étaient alors parfois protégés par une murette de galets (de Lumley, 2006)».

On a retrouvé des foyers aménagés de petite taille ou non, entourés ou non de pierres ou d'un bourrelet de terre, sur des sols ou sur des plages à Orgnac (Ardèche), Menez Dregan (Finistère au sud de la pointe du Raz), Beeches Pit (Suffolk, Est de l'Angleterre), Vertesszöllös (Hongrie à 60 km à l'ouest de Budapest) (de Lumley, 2006). Tous ces sites sont datés de 0,4 Ma ou moins (0,30 ; 0,34 ; 0,38). A Choukoutien, près de Pékin, la présence de feu est démontrée par d'importantes accumulations de cendres sur plusieurs niveaux dans des dépôts datés entre 0,2 et 0,4 Ma (de Lumley, 2006). Se référant à toutes ces observations, le feu semble avoir été domestiqué par l'homme à partir de 0,4 Ma, à la limite nord des zones tempérées de la planète.

### **Le feu, facteur d'hominisation**

Cette domestication du feu a été un moteur d'hominisation majeur qui, selon de Lumley (2006) «a permis d'allonger le jour aux dépens des nuits d'hiver et de prolonger le temps des activités diurnes. Il a permis à l'Homme de pénétrer au plus profond des cavernes.

Il a permis de prolonger l'été aux dépens de l'hiver et l'Homme a pu conquérir de nouveaux territoires en s'aventurant dans les zones tempérées froides de la planète.

La domestication du feu a aussi permis de maintenir à distance et de repousser les prédateurs, de faire cuire la viande, amenant ainsi une mastication plus aisée, facilitant la digestion, lui donnant un goût plus agréable, faisant reculer les parasitoses, et de rendre consommables des plantes toxiques naturellement.

Par ailleurs, il a permis d'améliorer la fabrication des outils en laissant durcir au feu la pointe des épieux.

Dès -380.000 ans, à Terra Amata, il a permis, en les chauffant, de modifier la coloration des ocres naturelles par oxydation ou réduction, afin d'obtenir une gamme plus variée de couleurs.

Pour de Lumley (2006), le feu « a été surtout un facteur de communication et de convivialité. C'est autour du foyer qui éclaire, qui réchauffe, qui reconforte que s'est organisée et que s'est développée la vie sociale. Il est propice au récit des chasseurs, et leurs histoires de chasse aux éléphants, aux rhinocéros, aux bisons, qui deviennent au cours du temps de plus en plus gros, se transforment progressivement en mythes. Le chasseur qui les a abattus, qui a fait des chasses extraordinaires, devient un héros, et puis un dieu. Autour des traditions de chasse d'une famille ou d'une tribu vont se cristalliser des cultures régionales qui soudent le groupe, lui donnent son unité. C'est à ce moment-là, que l'histoire des cultures se diversifie en traditions régionales ». Dans son enthousiasme, de Lumley devient ici un exemple d'anthropologie naïve que nous avons décrit plus haut. Il poursuit ainsi :

« A partir de la domestication du feu, les préhistoriens peuvent individualiser de grands groupes culturels, basés, par exemple, sur leur technologie lithique, qui témoigne de la soudure de familles ou de tribus. C'est ainsi qu'on pourra parler de civilisation acheuléenne du Bassin parisien, du bassin du Rhône, du Sud-Est de la France, ou de civilisation acheuléenne méditerranéenne, parce que palpable est l'existence de traditions culturelles qui devaient donner à des groupes d'Hommes les mêmes structures de pensée ».

Toutefois, la vie sociale va mieux s'organiser autour du foyer avec apparition de structures d'habitat élaborées comme à Terra Amata où les fouilles ont mis en évidence des cabanes construites autour du foyer, et l'aménagement de l'espace intérieur est progressivement apparu.

La domestication du feu, qui n'a été acquise par aucun animal ne paraît pas avoir été maîtrisée par les premiers hominidés bipèdes, ni même non plus par les tout premiers hommes

fabricants d'outils. Ce n'est qu'arrivant à un certain degré de cognition, vers -400.000 ans, que l'Homme a été capable de maîtriser le feu, c'est-à-dire de savoir l'allumer et l'entretenir. Domestiquer le feu nécessite en effet une capacité technique évoluée, impliquant une succession d'actions complexes, que n'avaient sans doute pas atteinte les premiers hommes. Sa maîtrise correspond à un changement majeur de l'univers humain (de Lumley, 2006).

Entre 0,4 et 0,2 Ma, il ne semble pas que l'utilisation du feu ait été répandue partout. A partir de 0,2 Ma, le feu a été utilisé par tous les hommes. Des progrès technologiques ont permis ensuite, de mieux utiliser le feu : matière et aires de combustion, comme par exemple galets et pierres qui servent de calorifères.

Après la domestication du feu, l'homme préhistorique a pu occuper les zones tempérées froides de manière permanente.

# CHAPITRE VI

## VI. PERSPECTIVES D'AVENIR

Il ne s'agit pas ici d'avoir la prétention de broser le tableau des surprises que nous réserve l'évolution dans les millions d'années à venir, mais bien plus modestement, à la lumière de l'histoire de l'évolution et des progrès récents en biologie, d'essayer de sérier les directions dans lesquelles la recherche sur l'évolution de l'homme pourrait s'orienter.

Certains, partant du principe que l'homme serait parfait et que, par conséquent, il est l'aboutissement de l'évolution, concluent que l'évolution est arrivée à son terme et qu'elle n'a aucune raison de continuer. D'autres, un peu moins convaincus que les précédents, posent la question naïve de savoir si l'évolution continue.

A ceux-là on peut répondre que l'évolution continue bien, comme le démontrent des exemples de l'évolution en action et de l'évolution rapide.

Ces dernières années, les études sur l'épigénétique, grâce à de nouvelles avancées technologiques et à de nouveaux concepts, ont remis en cause le dogme selon lequel l'ADN et la succession des bases le caractérisant sont la panacée universelle. Or on sait maintenant que le code génétique n'est pas seul et qu'il existe aussi un code histone. On peut, par conséquent, raisonnablement penser que les études sur l'évolution vont pouvoir bénéficier des progrès des études épigénétiques pour mieux comprendre comment procède l'évolution.

Tout au long de ce travail, on a mis en avant que ce qui distingue l'homme des autres mammifères, et en particulier de notre apparenté le plus proche, le chimpanzé, est son cerveau. Il est vrai que dans l'étude de ce domaine, des progrès majeurs ont été réalisés ces dernières années avec, en particulier, le séquençage des génomes de l'homme tout d'abord, du chimpanzé ensuite, tout récemment du macaque et bientôt du gorille. Mais la séquence n'est pas tout comme nous l'avons dit ci-dessus. Nous ferons tout d'abord le point sur les études comparatives cerveau humain - cerveau d'autres primates, chimpanzé en particulier, pour essayer ensuite de répondre à la question de la signification de ces comparaisons en matière d'évolution.

Dans un dernier paragraphe, nous verrons ce que les avancées technologiques peuvent apporter à l'étude de l'évolution.

### VI.1. EVOLUTION EN ACTION ET EVOLUTION RAPIDE

#### VI.1.1. Evolution en action.

Selon Herring et al (2006), il est maintenant possible d'observer l'évolution en action. En effet, par le reséquençage du génome entier d'*Escherichia coli* par une technique basée sur les puces à ADN (microrangées), Herring et al (2006) ont pu explorer les mutations qui surviennent juste après une douzaine de générations de culture.

Même les souches d'*Escherichia Coli* bien adaptées au laboratoire peuvent être l'objet d'une forte sélection dans certains milieux de culture. Herring et al (2006) ont exploité cette possibilité en utilisant le séquençage génomique comparatif (SGC) pour suivre de près l'évolution au jour le jour. Lorsque la souche d'*E. Coli* MG est cultivée en milieu minimum supplémenté en glycérol comme seule source de carbone et d'énergie, la vitesse de croissance est en-dessous de l'optimum attendu, malgré la présence d'un réseau complet du catabolisme du glycérol dans le génome. Au cours du temps, la vitesse de croissance augmente vers l'optimum attendu. Les auteurs ont suivi de près les mutations qui surviennent après 660 générations de

croissance de MG 1655 dans le milieu minimal en glycérol (223 générations sont formées en 20 jours de culture). Ils ont identifié les localisations des polymorphismes nucléotidiques uniques, des insertions et des délétions dans les souches évoluées en utilisant le SGC. Les mutations clés qui entraînent l'adaptation de MG1655 à mieux pousser en milieu minima de glycérol comprennent des mutations dans les gènes impliqués dans la régulation globale transcriptionnelle, et les mutations qui conduisent à des améliorations dans la cinétique du catabolisme du glycérol par l'enzyme vitesse limitante glycérolkinase (GlpK). Les phénotypes évolués ont été fidèlement reconstruits en introduisant des mutations uniques ou combinées dans la souche progénitrice par mutation site-dirigée qui rend cette approche valable.

Pour comprendre les mécanismes de l'évolution, il est nécessaire de suivre de près toutes les mutations qui surviennent et, ensuite, de déterminer quels changements sont sélectionnés. En analysant les génomes de cellules qui furent congelées périodiquement pendant l'expérience, les auteurs ont identifié la période à laquelle les mutations devinrent fixées (entre 4-20 jours dans cette expérience), et, notamment, ils trouvèrent des mutations alternatives de la GlpK qui ont disparu dans les populations évoluées, étant donné que les cellules portant ces mutations sont hors-concours. Les mutations sont de deux classes : celles qui affectent une fonction spécifique (telle que l'enzyme GlpK) et celles qui touchent les modalités globales de la transcription.

Une autre série d'expérimentations a été effectuée pour permettre à la sélection naturelle d'opérer dans des conditions contrôlées et d'identifier ainsi les mutations responsables de l'adaptation.

Une expérimentation simple est d'introduire une population isogénique de bactéries dans un milieu liquide nutritif contenant une seule source limitante de nutriment et de transférer un aliquot de la culture dans un nouveau tube de culture, à intervalles réguliers. Habituellement, la population va devenir mieux adaptée au cours du temps et la simplicité des conditions de l'expérience permet d'étudier en détail le mécanisme de l'évolution, c'est-à-dire d'identifier de manière précise la séquence des mutations responsables de l'adaptation.

Ferenci (2008) décrit comment les populations d'*E. Coli* évoluent en milieu limité en glucose. Même dans un système aussi simple, de nombreuses possibilités d'adaptation existent, mais une observation commune est la diffusion rapide des mutations de *rpoS*, un régulateur de transcription qui contrôle l'expression d'une fraction substantielle du génome et qui est impliqué dans l'accommodation aux conditions de stress. La protéine *rpoS*, codée par *rpoS* est un des deux facteurs sigma d'*E. Coli* responsable de l'expression d'environ 10 % des gènes d'*E. Coli*. Dans les cultures appauvries en glucose, les mutations *rpoS*, des mutations perte de fonction, surviennent à grande vitesse et se répandent également à grande vitesse, en quelques générations. Le coefficient de sélection des mutants *rpoS* est le plus élevé parmi ceux des mutations de régulation identifiées dans les populations élevées en condition de milieu limité en glucose. En trois jours, en 30 générations, plus de 95 % de la population de départ des bactéries, est remplacée dans ces milieux de culture appauvris en glucose.

Ces mutations perte de fonction de *rpoS* augmentent, par des mécanismes différents régulateurs, le transport de nutriment pour atténuer la réponse au stress.

Ces études démontrent que l'on dispose maintenant de techniques fiables et efficaces pour étudier l'évolution en action chez les bactéries.

### **VI.1.2. Evolution rapide** : Les poissons cichlides, un exemple d'évolution rapide

Les poissons cichlides sont des poissons d'eau douce porteurs de rayures qui ont une grande diversité de couleurs, de formes et d'habitudes. Ils vivent dans des rivières et des lacs d'Afrique, de Madagascar, de l'Inde du Sud, du Sri-Lanka et de l'Amérique du Sud et Centrale. La plupart de ces régions faisaient partie de l'ancien continent du sud, le Gondwana, qui se

fragmenta il y a 180 Ma. Ces poissons ont été étudiés par Stiassny et Meyer (1999). Il existe une très grande diversité d'espèces de cichlides : 15 à Madagascar, 300 en Amérique, mais la diversité la plus abondante se trouve en Afrique, en particulier dans les grands lacs de l'est, les lacs Victoria, Malawi et Tanganika. Le lac Victoria qui s'est formé entre - 250.000 et - 750.000 années, contient plus de 400 espèces de cichlides, le Lac Malawi, âgé de 4 millions d'années en contient 300 à 500, alors que le Lac Tanganika, âgé de 12 millions d'années en contient 200. Malgré l'âge avancé de la famille des cichlides et de leurs lacs d'origine, leur grande variété ne survint que dans les quelques derniers millions d'années.

Plusieurs facteurs sont responsables de la diversité des cichlides : les uns sont liés à l'anatomie. Les cichlides ont deux séries de mâchoires, l'une dans la bouche pour saisir, sucer et mordre les aliments, et l'autre dans la gorge pour écraser, macérer, couper ou percer la bouchée avant son ingestion. Les cichlides sont les seuls poissons d'eau douce à posséder cette deuxième série de mâchoires modifiées qui sont des arcs branchiaux remodelés. Ces deux séries de mâchoires sont très adaptables, elles peuvent changer de forme, même pendant la durée de vie d'un seul animal, comme, par exemple, les dents qui peuvent se transformer, de sorte que des dents aiguës, pointues peuvent s'aplatir et devenir des dents broyeuses. Ces deux séries de mâchoires permettent à chaque espèce d'occuper sa niche écologique très spécifique, selon ses habitudes alimentaires. De cette manière, des centaines d'espèces peuvent co-exister sans entrer directement en compétition.

Un autre facteur de diversité qui permet aux cichlides d'exploiter une grande variété d'habitats – donc de diversité – est leur comportement reproductif avec un investissement très marqué pour leurs petits. Tous les cichlides prennent soin de leurs portées longtemps après l'éclosion et l'association entre parents et progéniture implique une communication élaborée. Alors que les œufs fécondés peuvent être gardés par un seul parent, dès que les larves deviennent mobiles, les deux parents sont nécessaires. Ces derniers adoptent un assortiment très diversifié de systèmes sociaux : monogamie, polyandrie et même polygynie. Une stratégie, commune à beaucoup de cichlides, est de tenir en bouche les œufs fécondés ou les petits, fournissant ainsi un refuge aux petits en cas de danger et une nourriture, le parent broutant des algues ou ingérant d'autres aliments pour nourrir ses petits à l'intérieur de sa bouche.

La population totale d'une espèce élevant ses portées dans sa bouche, est souvent petite, si bien qu'une centaine seulement de poissons vivants dans un trou de rocher, peut constituer une espèce. Toute mutation va se répandre plus rapidement dans une petite population que dans une grande population et va aboutir à la différenciation d'une espèce, contribuant ainsi à la diversification des cichlides.

Les femelles sont souvent ternes, gris ou brun, mais les mâles sont très colorés, et exhibent des rayures brillantes. Ces colorations sont certainement survenues du fait de la préférence des femelles. La sélection sexuelle semble avoir provoqué cette diversification. Ces différentes couleurs chez des poissons, par ailleurs identiques, peuvent servir de barrière séparant des espèces différentes, car par exemple, une femelle *Tropheus* qui préfère les mâles jaunes ne s'accouple pas avec un mâle rouge.

Jusqu'il y a peu de temps, on ne savait pas comment ces centaines d'espèces de cichlides étaient apparentées. Les techniques moléculaires modernes ont permis de répondre à cette question, confirmant certaines hypothèses basées sur l'anatomie, mais entrant également en conflit avec des idées bien ancrées.

Les lignées anciennes de cichlides d'Afrique de l'Ouest ont d'abord colonisé le Lac Tanganika dans lequel on retrouve 11 lignées de cichlides dérivées de 11 espèces ancestrales. Plus tard, certaines de ces espèces ont quitté ce lac et ont envahi les rivières de l'Afrique de l'Est, par lesquelles elles atteignirent les Lacs Victoria et Malawi. L'étude mitochondriale des cichlides a démontré que les cichlides du Lac Victoria sont génétiquement très proches les uns des autres,

plus proches que les cichlides morphologiquement similaires des deux autres lacs. Ils dérivent presque complètement d'une seule lignée couvant ses petits dans la bouche.

Ce scénario implique que des adaptations évolutionnistes presque identiques ont eu lieu plusieurs fois indépendamment les uns des autres. Les cichlides avec des caractères anatomiques singuliers – apparus pour se nourrir d'autres poissons ou de larves ou d'œufs, arracher les nageoires, attraper les algues, brouter des écailles de poisson, broyer des mollusques ou avec toute autre fonction parmi des myriades de fonctions possibles – sont apparus dans les trois lacs. De tels caractères semblant si uniques et si improbablement capables d'évoluer plus d'une fois, avaient conduit à penser que les poissons avec les mêmes spécialisations devaient être étroitement apparentés. Si cela était ainsi, la prédilection, par exemple, à racler des algues aurait évolué seulement une fois, les poissons l'ayant acquise s'étant ensuite dispersés. Mais les gratteurs d'algues dans le Lac Victoria et le Lac Malawi ont évolué indépendamment de ceux du Lac Tanganika, à partir d'un ancêtre avec des capacités plus généralisées. Les études génétiques démontrent ainsi que l'évolution découvre de manière répétée, les mêmes solutions aux mêmes défis écologiques. Il apparaît également que des caractéristiques morphologiques peuvent évoluer à un rythme incroyablement rapide, quelquefois complètement en-dehors des changements génétiques. Certaines espèces du Lac Tanganika ont très peu changé physiquement au cours du temps – un certain nombre de fossiles de cichlides, en particulier tilapias, sont très similaires à leurs descendants modernes vivant dans le lac. Et à part leur couleur, les espèces de *Tropheus* demeurent morphologiquement pratiquement inchangées. D'un autre côté, les cichlides du Lac Victoria – avec leur divergence de taille, de morphologie et de forme – ont évolué en un temps extrêmement court. Les lacs avec leurs plus de 400 espèces, contiennent moins de variation génétique que la seule espèce *Homo sapiens*. L'horloge moléculaire, calibrée sur les taux de mutations de l'ADN mitochondrial, suggère que toutes les variétés de cichlides du Lac Victoria sont apparues ces dernières 200.000 années.

De nouvelles données restreignent encore le temps de l'apparition des espèces de cichlides du Lac Victoria. Ce dernier semble s'être asséché complètement il y a moins de 14.000 ans. Seule une petite fraction individuelle de cichlides aurait survécu, laissée comme des espèces isolées. Dans ce cas, le taux de spéciation de ces cichlides est vraiment remarquable. On ne l'a pas observé chez d'autres vertébrés. De plus, le Lac Nabugado, une petite étendue d'eau séparée du Lac Victoria par un banc de sable, qui n'a pas plus de 4.000 ans, contient cinq espèces endémiques de cichlides. On pense que ces poissons ont des apparentés proches dans le Lac Victoria, qui diffèrent des premiers surtout par la coloration des mâles candidats à l'accouplement. Encore plus remarquable, la partie sud du Lac Malawi était asséchée il y a seulement deux siècles, alors qu'elle est habitée maintenant par de nombreuses espèces de cichlides de colorations différentes que l'on ne retrouve nulle part ailleurs.

Ces exemples, confortés par des données ADN récentes du Lac Tanganika, suggèrent un mécanisme pour la spéciation des cichlides : l'isolation répétée. Il apparaît que des diminutions successives du niveau du lac Tanganika, allant jusqu'à plus de 600 mètres, a facilité la formation des colorations de *Tropheus* et de tous les autres cichlides vivant dans les rochers. Les populations qui avaient l'habitude d'échanger des gènes, devinrent isolées dans des petites poches d'eau. Elles se développèrent indépendamment, reprenant à nouveau contact lorsque l'eau remonte, mais elles ne peuvent, alors, plus s'interféconder.

Cette évolution extraordinaire des cichlides du Lac Victoria s'est toutefois arrêtée aussi vite qu'elle a commencé. En effet, il y a cinquante ans, les cichlides formaient plus de 99 % de la biomasse des poissons du lac. Aujourd'hui, elle n'en représente plus que moins de 1 %. Beaucoup d'espèces sont éteintes et beaucoup d'autres sont si réduites que leurs chances de récupération sont minimales. La cause de cette extinction de masse est la conséquence de plusieurs facteurs : destruction de l'habitat, introduction d'espèces, pollution, croissance de la population humaine et surexploitation, le facteur principal étant l'introduction de la perche géante du Nil

dans les années 1950 pour accroître la pêche. Dans les années 1980, la population des perches a explosé et la quantité de cichlides a diminué d'un facteur 10.000. Par conséquent, le lac devint anoxique avec disparition des algues dont se nourrissaient les cichlides. La déforestation a fait le reste.

Ces exemples démontrent bien que l'évolution continue. La mise au point et l'utilisation de nouvelles techniques permettra, peut-être à l'avenir, d'entreprendre des études semblables chez l'homme.

## VI. 2. EPIGENETIQUE

L'épigénétique est définie comme étant l'étude des changements héréditaires de l'expression génique qui ne sont pas dus à des changements de la séquence d'ADN. Différentes propriétés biologiques peuvent être affectées par les mécanismes épigénétiques comme, par exemple, la morphologie des fleurs ou la coloration de l'œil des drosophiles.

Les changements épigénétiques sont cruciaux pour le développement et la différenciation de types cellulaires variés dans un organisme aussi bien que pour des processus normaux.

Le terme épigénétique avait une autre signification avant l'ère de la biologie moléculaire\*. Waddington (1940), le premier, a défini l'épigénétique comme étant l'interaction des gènes avec leur environnement qui amène à l'apparition du phénotype. En 1975, Holliday and Pugh ont proposé que les modifications chimiques covalentes de l'ADN, y compris la méthylation des dinucléotides cytosine-guanine (CpG), soient les mécanismes moléculaires responsables de l'épigénétique. Ensuite, la démonstration que l'inactivation du chromosome X chez les mammifères et l'empreinte génomique (l'expression d'un seul allèle parental), sont dues à des phénomènes épigénétiques indiqua la nature héréditaire des mécanismes de régulation génique épigénétique.

Epigénomique fut utilisé comme l'étude des effets de la structure de la chromatine, y compris le repliement de la chromatine et son attachement à la matrice nucléaire, l'emballage de l'ADN autour des nucléosomes, les modifications covalentes des queues d'histone (acétylation, méthylation, phosphorylation, ubiquitination) et la méthylation de l'ADN.

La résistance de certains gènes à la reprogrammation de la méthylation pendant l'embryogenèse, révèle que les modifications épigénétiques sont héritées non seulement durant la division cellulaire somatique, mais aussi au cours de la méiose, dans la génération suivante.

Le terme épigénétique est utilisé maintenant pour faire référence aux événements héréditaires méiotiques et mitotiques qui intéressent une grande variété de complexes protéiniques et de mécanismes régulateurs qui n'impliquent pas de modifications de la séquence de l'ADN.

L'état épigénétique d'une région génomique donnée, est déterminé par l'équilibre local entre les activités qui produisent ou inhibent la formation d'hétérochromatine et d'euchromatine. Au début du cycle de vie individuel l'épigénome (la structure épigénétique du génome) correspond à une configuration ouverte de la chromatine, configuration qui permet l'expression génique. Par conséquent, la formation de l'hétérochromatine (configuration fermée de la chromatine), paraît être un facteur majeur de la régulation de l'expression génique et du comportement du chromosome durant le développement, la différenciation tissulaire et la cancérogenèse.

---

\*Au XVII<sup>e</sup> et au XVIII<sup>e</sup> siècles, le terme épigénèse avait une autre signification ; il faisait référence à l'apparition de structures durant l'ontogenèse, à partir d'un matériel indifférencié. A l'époque, il y avait débat concernant la nature du développement, entre les partisans de la préformation qui pensaient qu'il y avait quelque chose de préformé dans l'œuf, et les partisans de l'épigénèse. Ces derniers soutenaient que l'œuf, entièrement amorphe, différencie progressivement tous les organes de l'adulte. Pour expliquer la spécificité de ce processus pour chaque espèce, les partisans de l'épigénèse étaient obligés d'invoquer des forces vitales, faisant d'eux les chefs de file du vitalisme.

Trois mécanismes moléculaires sont étroitement intriqués dans l'initiation et le maintien des états épigénétiques de l'hétérochromatine : la méthylation de l'ADN, les modifications des histones et la répression associée à l'ARN.

La marque épigénétique la mieux connue est la méthylation de la cytosine-5 de l'ADN qui est établie par des méthyltransférases de l'ADN (DNMTs) et interprétée par le domaine de liaison CpG méthyl aux protéines. Cette méthylation de l'ADN chez les eucaryotes entraîne la répression des gènes et de l'ADN répétitif comme par exemple l'ADN des virus et des éléments transposables.

Les parties amino-terminales des histones H3 et H4 sont sujettes à des modifications post-translacionnelles variées telles qu'acétylation, méthylation, phosphorylation et ubiquitination. Les marques épigénétiques des histones concernent la méthylation et l'acétylation des résidus lysine des histones H3 et H4. Ces marques sont fixées par des protéines modificatrices des histones hautement conservées comprenant les histones acétyltransférases et méthyltransférases et peuvent être levées par des histones dé-acétylases et dé-méthylases. Une acétylation augmentée indique une activité transcriptionnelle, alors qu'une hypo-acétylation est corrélée à une répression de la transcription.

Un rôle important pour les ARNs non codants, les mi-ARNs (micro-ARN) et le réseau interférentiel ARN dans la formation des domaines de l'hétérochromatine, a été décrit. Par exemple, de grands ARNs non-codants peuvent servir de support pour la nucléation et la dispersion des domaines hétérochromatiques pendant les processus épigénétiques. De plus, les mi-ARNs inter-réagissent avec l'ARN messager en élaboration pour altérer la chromatine correspondante de l'ADN. L'ARN peut guider la méthylation de l'ADN, c'est la méthylation de l'ADN ARN-dépendante, c'est à dire le contrôle de la méthylation de l'ADN par l'ARN.

Les microARN non codants sont nécessaires pour la survie des cellules post-mitotiques tels que les neurones.

Comme l'ont démontré Slotkin et Martienssen (2007), des mécanismes ont évolué dans les cellules des eucaryotes pour réprimer l'expression et la mobilité des éléments transposables dont nous avons parlé plus haut. Grâce à leur capacité de recruter les mécanismes de répression génique, les éléments transposables servent à la réalisation des phénomènes épigénétiques, à la fois pour des gènes isolés et pour de longues régions chromosomiques. Pour combattre les effets potentiellement délétères des éléments transposables actifs, le génome, au cours de l'évolution, a mis en place des mécanismes de défense pour supprimer l'activité de ces éléments transposables.

Reik (2007) étudie la stabilité et la flexibilité de la régulation génique épigénétique lors du développement des mammifères. Pendant le développement, les cellules souches embryonnaires sont d'abord à l'état pluripotent, état à partir duquel elles peuvent se différencier en nombreux types cellulaires et développer progressivement un potentiel plus restreint. Leur programme d'expression génique devient plus défini, plus restreint et potentiellement bloqué. Certains gènes exprimés dans les cellules souches pluripotentes codent pour toute une série de facteurs de transcription-clés, alors que les gènes requis plus tard dans le développement sont réprimés par les marques épigénétiques, qui leur confèrent une répression épigénétique de courte durée et, par conséquent, flexible. Au contraire, dans les cellules somatiques, la méthylation de l'ADN entraîne une répression épigénétique de longue durée de certaines séquences particulières, les transposons, les gènes soumis à empreinte génétique et les gènes pluripotents-associés. La répression de longue durée peut être reprogrammée par la déméthylation de l'ADN.

Une étude récente (Torres-Padilla et al. 2007) vient d'établir qu'il existe un lien direct entre la présence d'une marque épigénétique et la détermination du destin cellulaire chez un embryon de mammifère. En effet, les auteurs ont démontré des modifications épigénétiques de la chromatine dans la régulation de la pluripotence des cellules de l'embryon de souris. L'injection d'une méthyl-transférase (CARM1) dans un blastomère au stade 2 a pour effet d'augmenter la

contribution de ses descendants à la masse cellulaire interne au stade blastocyte. Or c'est la masse cellulaire interne qui donnera l'embryon. Par conséquent, les blastomères composant l'embryon de souris n'ont pas les mêmes capacités développementales, et le destin de leur descendance peut être très différent. Les marqueurs épigénétiques qui sont situés sur la chromatine sont susceptibles de véhiculer une information importante pour la régulation de la pluripotence des cellules embryonnaires. Les conditions extérieures sont capables d'altérer l'expression génique et de changer le phénotype par modification de l'épigénome.

L'hérédité transgénérationnelle implique la transmission d'un caractère biologique aux générations suivantes par la lignée germinale. Un effet transgénérationnel épigénétique requiert que des modifications épigénétiques de la lignée germinale soient la cause de l'hérédité d'un phénotype. Or des facteurs environnementaux peuvent altérer l'épigénome et être à l'origine d'une hérédité transgénérationnelle. Pour que des effets environnementaux sur l'épigénome soient considérés comme un mécanisme plausible de changements phénotypiques, il faut que ces changements soient maintenus au moins jusque dans la génération F3 lorsqu'une exposition embryonnaire est impliquée, car lorsqu'une femelle gestante F0 est exposée, à la fois l'embryon F1 et la lignée germinable de la génération F2 sont directement exposés. Les facteurs environnementaux en cause pour la F1 et la F2 comprennent des facteurs chimiques (par exemple le benzo (a) pyrène), nutritionnels (la restriction calorique en période de famine) et les perturbateurs endocriniens (le diéthylstilbestrol, DES) qui produisent des anomalies endocriniennes et de la reproduction. Ces effets environnementaux sur la lignée germinale de la F1 ont été observés chez diverses espèces, allant des insectes aux mammifères y compris l'Homme (Jirtle and Skinner, 2007).

Diverses études ont démontré un effet marqué des produits toxiques environnementaux sur la génération F3 dû à des altérations de la lignée germinale de l'épigénome comme, par exemple, le perturbateur endocrinien vinclozoline, un composé anti-androgénique qui, chez le rat, entraîne des cancers du sein, des anomalies de la spermatogenèse, des anomalies rénales, prostatiques et immunologiques chez 20 à 90 % des animaux exposés (Anway et al. 2005).

Ce phénomène a été décrit dans l'espèce humaine avec le DES qui peut entraîner l'apparition de malformations génitales (vagin et utérus) et de la glande mammaire dans la F2 (Jirtle and Skinner, 2007).

Nous avons, nous-mêmes, rapporté 3 sujets dont les mères ont été traitées par DES pendant la grossesse. Tous trois ont des malformations des membres, sans aucune autre malformation associée et sans aucune autre pathologie organique. Ces malformations des membres sont caractérisées chez le premier, un garçon, par l'absence bilatérale de tarse et d'orteils, et par l'hypoplasie bilatérale des phalanges médianes et terminales des seconds, troisièmes et quatrièmes doigts.

Le deuxième patient, un garçon, n'a, des deux côtés, que deux os carpiens non identifiables. Il n'existe ni métacarpiens, ni phalanges.

Le troisième patient, une fille, n'a pas de main gauche. Il lui manque également le tiers distal de l'avant-bras gauche.

Dans le même article, nous rapportons deux patients dont les grand-mères maternelles ont été traitées par DES durant la grossesse. Ces patients, un garçon et une fille, ont une surdité sensorineurale bilatérale, profonde, isolée, non associée à des malformations ou à d'autres anomalies organiques.

Chez tous ces sujets, tous les examens, à la recherche d'une étiologie connue de malformation des membres et de surdité, sont négatifs, si bien que la seule cause pouvant être rapportée aux malformations des membres et à la surdité est le traitement in utero par DES, respectivement de leurs mères et de leurs grand-mères maternelles (Stoll et al., 2003.)

De plus, l'épigénome n'est pas seulement dépendant du type de tissu et du stade de la vie impliqués mais il varie aussi beaucoup selon les espèces (Jirtle and Skinner, 2007).

Ces données amènent à poser les questions suivantes, en ce qui concerne l'épigénétique environnementale :

- Quels sont les gènes qui sont à l'origine d'anomalies du développement lorsqu'ils sont épigénétiquement dérégulés ?
- Quels sont les facteurs environnementaux qui altèrent de manière délétère l'épigénome et à quelles doses s'il y a un effet dose ?
- Quel est le rôle de l'épigénome dans la reproduction, le développement et la survenue de maladies et de cancer (une littérature très abondante est apparue ces dernières années sur l'impact des phénomènes épigénétiques sur des cancers. Nous n'en parlerons pas ici car cela ne fait pas partie de notre sujet).
- L'épigénétique peut-elle être intégrée dans des systèmes biologiques comme un mécanisme régulateur d'importance ?
- Quelle est l'importance des éléments transposables dans la régulation épigénétique des génomes, et inversement ?

Ainsi, comme on le voit, l'épigénétique invite à explorer toutes ces voies (et d'autres) dans le futur pour essayer de comprendre des mécanismes de l'évolution qui nous échappent actuellement.

Mais d'ores et déjà, l'étude de l'empreinte parentale permet de répondre à certaines de ces questions.

La génétique classique enseigne que chaque parent donne un allèle à ses enfants et que chez ces derniers, l'allèle provenant du père et l'allèle venant de la mère vont s'exprimer tous les deux chez leurs enfants normaux. Or, certaines maladies humaines comme, par exemple, le syndrome de Prader Willi (obésité, hypogonadisme, retard mental) sont dues au fait qu'un seul allèle parental est exprimé, ici l'allèle maternel. C'est ce qu'on appelle l'empreinte parentale. L'empreinte parentale est une modification épigénétique particulière car elle ne concerne qu'un des deux allèles et elle entraîne une fonction différente des deux allèles de séquence identique, l'un des deux étant inhibé par une mutation, ou surexprimé par une perte de méthylation. Cette empreinte parentale ne va pas forcément entraîner une maladie. Elle n'est pas limitée à l'espèce humaine, elle est répandue dans la nature (Jirtle et Weidman, 2007).

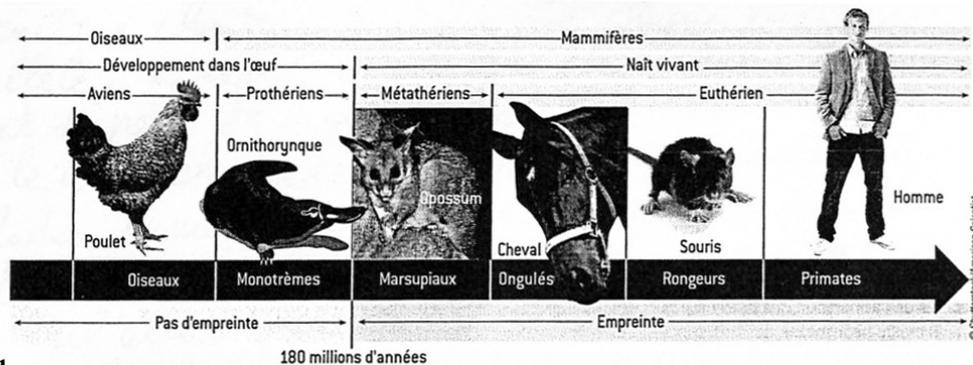
On a supposé (Jirtle et Weidman, 2007) que l'empreinte est adaptative, c'est-à-dire qu'elle a une fonction spécifique permettant la survie d'une espèce.

Mais la majorité des auteurs doutent que l'empreinte ait une valeur adaptative. La théorie la plus largement répandue appelée hypothèse du conflit, postule que l'empreinte résulte d'une lutte reproductive entre les sexes, créant un conflit entre les mâles et les femelles pour transmettre leurs gènes respectifs. Les éléments importants dans ce combat sont la polyandrie - les femelles s'accouplent avec plus d'un mâle au cours d'une saison de reproduction -, la viviparité - les femelles mettent au monde leur progéniture à la fin du développement embryonnaire - et le plus grand investissement des mères pour leur descendance chez les mammifères (comparé à celui des pères).

L'empreinte serait apparue à cause d'une lutte génétique pour la quantité de nutriments extraits de la mère par ses petits. En effet, durant la gestation, le transfert des nutriments de la mère à l'embryon est continu chez les placentaires, alors que dans les deux autres classes de mammifères, les monotrèmes et les marsupiaux, l'embryon se développe avec une réserve de nutriments. Or, au plan de l'évolution, le père a intérêt à favoriser la croissance de l'enfant aux dépens de la mère - car il peut avoir d'autres descendants avec d'autres femelles -, tandis que la

mère doit se préserver pour mettre ensuite au monde d'autres descendants. Ainsi, selon l'hypothèse du conflit, les gènes qui ne sont actifs que sur les chromosomes paternels tendent à augmenter le transfert de nutriments et à favoriser la croissance du fœtus : le père aurait ainsi plus de chances d'avoir une descendance viable et, par conséquent, de transmettre ses gènes. A l'inverse, les gènes qui ne sont actifs que sur les chromosomes hérités de la mère se propageraient mieux en limitant la croissance du fœtus ; car un transfert trop important de nutriments compromettrait sa survie et, par conséquent, celle de sa descendance.

Se pose alors la question de savoir si l'empreinte a favorisé l'apparition d'espèces. Jirtle et Weidman (2007) ont essayé de répondre à cette question : « Il se trouve que les premiers gènes soumis à l'empreinte identifiés sont ceux qui étayaient le mieux l'hypothèse du conflit : le facteur de croissance insulinaire de type 2, ou IGF2, et son récepteur IGFR commandent la croissance cellulaire et le développement des organismes. Nous avons découvert qu'aucun des gènes codant ces protéines n'est soumis à l'empreinte chez les oiseaux ou les monotrèmes, des mammifères ovipares, tel l'ornithorynque. Les deux gènes sont cependant soumis à l'empreinte chez les autres mammifères non ovipares (les placentaires et les marsupiaux qui portent leurs petits jusqu'à la fin de leur développement dans une poche externe). L'empreinte sur ces deux sites du génome aurait donc évolué avec l'apparition de la viviparité, il y a environ 180 millions d'années (voir la figure 81).



**Fig. 81.** Il y a environ 180 millions d'années, l'empreinte génomique et la viviparité ont coévolué chez les mammifères primitifs. Les monotrèmes ovipares, tel l'ornithorynque, forment le plus ancien groupe de mammifères : ils n'ont pas de gènes soumis à l'empreinte. Les premiers exemples d'empreinte sont apparus chez un ancêtre commun, aujourd'hui éteint, des marsupiaux et des mammifères placentaires [ou euthériens].

Grâce à l'étude des régions soumises à l'empreinte autour des gènes de l'IGF2 et de l'IGF2R chez les mammifères, nous avons déterminé comment ces modifications physiques de l'ADN ont évolué et comment elles se présentent aujourd'hui. Nous avons examiné les génomes d'espèces éloignées, l'opossum (un marsupial), l'ornithorynque (un monotrème), l'homme et la souris (des placentaires). Les similitudes génomiques que nous avons trouvées sur le site qui régule l'empreinte du gène de l'IGF2 indiquent que le mécanisme de l'empreinte n'a pas beaucoup changé depuis les premières étapes de l'apparition des placentaires et des marsupiaux ».

Mais il existe, néanmoins, des différences. Par exemple, chez les marsupiaux tel l'opossum, la plupart des éléments qui contrôlent l'empreinte de l'IGF2 chez les mammifères placentaires manquent, et pourtant ce gène est toujours soumis à l'empreinte. Par quel mécanisme ? On peut évoquer soit l'existence d'un mécanisme ancestral de l'empreinte de l'IGF2 présent à la fois chez les marsupiaux et chez les placentaires, mais qui n'a pas encore été identifié, soit des mécanismes indépendants qui ont évolué pour que ce gène soit soumis à l'empreinte dans les deux groupes de mammifères. Ainsi, la régulation et les mécanismes de l'empreinte seraient donc plus complexes que ce que l'on en sait actuellement...

Les schémas d'empreinte divergent aussi sur d'autres sites génomiques. Par exemple, le gène *DLK1* (*delta-like1 homolog*) est soumis à l'empreinte chez les placentaires, mais pas chez les marsupiaux. De même, le gène de la neuronatine (*NNAT*), également soumis à l'empreinte chez les placentaires, n'est même pas présent chez les mammifères non placentaires. En outre, le gène humain de l'*IGF2R* est transcrit par les deux allèles, contrairement à ce qu'on observe chez la majorité des autres mammifères. A en juger par l'absence d'empreinte de l'*IGF2R* chez les êtres humains, les musaraignes arboricoles et les lémuriens volants - tous des placentaires -, l'empreinte de l'*IGF2R* aurait disparu il y a 75 millions d'années chez un de nos ancêtres communs. Ainsi, l'*IGF2R* est soumis à l'empreinte chez la souris, mais pas chez l'homme (Jirtle et Weidman, 2007).

Ces travaux de Jirtle et Weidman suggèrent que la capacité de modifier l'empreinte des gènes et d'apporter des modifications épigénétiques dans le génome jouerait un rôle important dans la spéciation. Etant donné que les gènes soumis à empreinte sont haploïdes - il n'y a qu'une copie active du gène par cellule - ils sont vulnérables aux mutations et aux modifications épigénétiques. Dans l'espèce humaine et chez la souris, de nombreuses anomalies du développement et diverses maladies sont liées aux gènes soumis à empreinte. De plus, étant donné que ces gènes sont souvent proches les uns des autres et contrôlés en bloc, une seule modification génétique ou épigénétique dans la région peut perturber de nombreux gènes.

La question se pose de savoir si les gènes soumis à empreinte sont ou non bénéfiques pour l'évolution des espèces. Jirtle et Weidman (2007) répondent que la question reste ouverte et le restera tant que l'on n'aura pas identifié ce sous-ensemble de gènes chez l'homme.

### **VI.3. EVOLUTION DU CERVEAU HUMAIN : A LA RECHERCHE DES CHANGEMENTS SPECIFIQUES AU CERVEAU HUMAIN.**

De très nombreuses études ont été consacrées à l'observation du comportement des animaux pour, en le comparant au comportement des humains, essayer de distinguer ce qui nous a rendu humain. Nous en avons vu quelques exemples avec les outils et le langage.

Certains sont allés plus loin et ont essayé d'évaluer les aptitudes cognitives des animaux et, en particulier, de notre apparenté le plus proche, le chimpanzé.

Les humains ont des aptitudes cognitives que ne possèdent pas leurs apparentés primates les plus proches. L'hypothèse de l'intelligence culturelle spécifie que cela est dû surtout à une série d'aptitudes cognitives sociales qui sont spécifiques à l'espèce, qui apparaissent tôt au cours de l'ontogenèse, pour participer et échanger des connaissances dans les groupes culturels. Herrmann et al. (2007) ont testé cette hypothèse en soumettant à une série de tests cognitifs complets un grand nombre d'apparentés primates les plus proches de l'homme, 100 chimpanzés et 30 orangs-outans en les comparant à 100 enfants de 2 ans et demi avant qu'ils ne fréquentent l'école et avant qu'ils ne sachent lire et écrire.

A 2 ans et demi, les enfants réussissent les tests reflétant des tâches physiques (mémoire spatiale, rotation, transposition d'objets, quantités relatives, forme d'objets, objets bruyants, utilisation de jouets) aussi bien que les chimpanzés, mais ils réussissent mieux qu'eux les tests témoins de tâches sociales (apprentissage social, communication, suivre du regard, compréhension des intentions d'un acteur). Par exemple, les humains adultes utilisent normalement leurs mains et non leur tête pour faire fonctionner un commutateur électrique. C'est ce que font les enfants, même s'ils ont vu un adulte utiliser sa tête pour faire cela car ses mains étaient prises pour tenir une couverture. Cependant, si les enfants voient un adulte utiliser sa tête pour allumer la lumière alors que ses mains sont libres, ils concluent qu'il doit y avoir une raison sous-jacente pour utiliser la tête pour cette tâche et ils utilisent eux aussi la tête. Wood et al. (2007) ont étudié cette capacité à regarder derrière l'apparence externe pour percevoir si les

intentions sous-jacentes aux actions dirigées vers un but peuvent être détectées chez les primates non humains. Pour cela, ils ont étudié des chimpanzés, des macaques et des tamarins et ils ont mis en évidence que les macaques, les chimpanzés et les tamarins, des singes du nouveau monde, peuvent faire la différence entre une action faite intentionnellement et une action effectuée au hasard, ces expériences étant basées sur l'utilisation d'un autre organe pour faire quelque chose que l'on fait habituellement avec les mains, lorsque les mains sont prises comme, par exemple, désigner une boîte avec le coude ou allumer la lumière en poussant le commutateur avec la tête.

Ceci démontre que notre capacité à conduire des actions dirigées vers un but est survenue probablement au moins aussi loin dans le temps que les singes du nouveau monde, il y a 40 millions d'années. Les singes peuvent faire des prévisions et trouver des solutions aux problèmes que leur pose l'environnement. Reste à savoir si leurs décisions sont rationnelles c'est-à-dire fondées sur une raison logique. Les animaux ont-ils des capacités mentales semblables à l'homme ? Il n'existe pas de pensée sans langage, pensait-on.

Les singes possèdent des états mentaux, telles des pensées ou des croyances, et ils peuvent constituer une représentation du monde.

Comme on peut s'en rendre compte à la lecture de ce type de travaux, les perspectives d'avenir de telles études paraissent limitées. C'est pourquoi, les auteurs se sont tournés vers la génomique comparative pour essayer de comprendre ce qui nous rend humain et pour certains, pourquoi pas surhumain à l'avenir. Ce sont ces travaux que nous allons envisager maintenant.

La publication récente de la séquence initiale du génome du chimpanzé nous autorise, pour la première fois, à comparer notre génome à celui de notre parent évolutivement vivant le plus proche. Avec plus de séquences de génomes de primate disponibles et avec d'autres techniques émergentes de comparaisons de génomes entiers d'espèces différentes, nous entrons dans une nouvelle ère dans laquelle nous serons capables d'effectuer des comparaisons génomiques ciblées et détaillées sans précédent. Ces études devraient fournir de nombreux nouveaux aperçus sur les gènes et les caractéristiques génomiques qui sont spécifiques à notre espèce aussi bien que ceux qui sont propres aux autres lignées de primates et devraient commencer à relier causalement certains d'entre eux aux caractéristiques phénotypiques spécifiques aux lignées. Le potentiel le plus intrigant de ces nouvelles approches sera dans le domaine de la neuro-génomique évolutionniste et dans la possibilité que les modifications génomiques clés, spécifiques à la lignée humaine (SLH) qui sont sous-jacentes à l'évolution du cerveau humain, seront identifiées.

Nous envisagerons successivement la génomique comparative des primates et évolution du cerveau humain, l'émergence d'une série pensante génome entier pour la génomique comparative des primates, les différences génomiques parmi les lignées de primates, les futures ressources de la génomique comparative et les directions pouvant être suivies, les approches pour trouver les gènes critiques pour la cognition spécifiquement humaine et l'exploration des molécules qui ont fait le cerveau humain.

D'autres approches que génomiques, pour l'étude de l'évolution du cerveau humain, comme, par exemple, l'imagerie fonctionnelle, sont maintenant disponibles.

### **VI.3.1. Génomique comparative des primates et évolution du cerveau humain.**

Parmi les caractères qui distinguent les humains des autres primates, se trouvent un cerveau volumineux, de petites canines, la bipédie, un langage structuré et les capacités élaborées de fabriquer des outils. Il y a également des modifications spécifiques à l'espèce dans les caractéristiques associées à mâcher les aliments, à la locomotion, à la préhension et aux changements de la durée de vie (Carroll 2003). De plus, les humains ont une réduction de la pilosité, utilisent la sudation plus efficacement comme moyen de thermorégulation (Wheeler 1991) et sont censés être des coureurs de longue distance plus adaptés (Bramble et Lieberman

2004), trois adaptations humaines qui pourraient être liées ensemble. Etant donné que nos capacités cognitives plus que toute autre chose, ont défini la niche évolutionniste distincte dans laquelle nous nous trouvons comme espèce, il n'est pas surprenant qu'il existe un consensus général que c'est notre cerveau et son talent, hors du commun pour la pensée complexe, qui est le plus significatif (Williams 2002). A l'inverse, il semble plutôt remarquable que l'on ait si peu de connaissances sur les événements génétiques clés qui ont rendu notre cerveau unique, comparé à tous les autres cerveaux de primates et de mammifères (Preuss 2000). Il a été mis l'accent sur le fait qu'un certain nombre de tendances neurobiologiques, telles qu'un néo-cortex agrandi chez les humains, représentaient l'extension d'une direction évolutionniste qui a déjà commencé dans les cerveaux d'autres primates, et qui était évidente bien avant que la lignée humaine n'émerge 5-6 millions d'années auparavant (Ma). Il a été estimé que 30-40 Ma des parties néocorticales du cerveau ont augmenté chez les deux lignées anthropoïdes émergentes (platyrrhiniens et catarrhiniens) et que, il y a 8-16 Ma une autre augmentation, survint dans la lignée menant aux hominidés modernes (Goodman 1999). Cependant l'augmentation néocorticale la plus importante survint au cours des trois millions d'années passées dans la lignée humaine (Goodman 1999) et il est évident que le cerveau humain a des capacités, aussi bien dans leurs structures que dans leurs degrés, ou les deux, qui sont distinctes et non apparées dans la nature.

### **VI.3.2. Emergence d'une série pensante génome entier pour la génomique comparative des primates.**

A la place de peu de séries de données comparatives partielles de régions génomiques spécifiques, nous disposons maintenant d'un nombre important de séries de données génome entier humain et de primates sur lesquelles des analyses d'évolution comparative peuvent être basées, avec plus de génomes de primates à venir. Alors que des progrès initiaux ont été faits en identifiant des gènes potentiellement importants pour l'évolution du cerveau humain (FOX P2 impliqué dans le déficit de langage, ASPM et MCPH1 impliquées dans la taille du cerveau, PDYN altération spécifique humaine de région régulatrice, GLUD2 impliqué dans l'évolution du cerveau de singe, COX8 potentiellement relié à la demande accrue d'énergie du cerveau, CMAH une activité hydroxylase de l'acide sialique perdue dans la lignée humaine), ces découvertes ont été faites surtout avant la disponibilité de séquences de génome de primate.

Avec l'assemblage le plus courant du génome humain (Build 35) et avec la publication de séquence génomique (The chimpanzee sequencing and analysing consortium 2005) du chimpanzé commun (*Pan troglodytes*), notre ancêtre vivant le plus proche avec le bonobo (*Pan paniscus*), nous avons maintenant l'opportunité unique de regarder en arrière et de voir ce que autour de 300.000 générations de changement évolutionniste ont donné à nos génomes respectifs. En plus des trois séquences génomiques de primate qui sont soit terminées (humain) soit sous forme d'ébauche (chimpanzé et macaque), de nombreuses études d'expression génique à grande échelle, entre espèces et des études génome entier de variation du nombre de copies inter espèces, de variation de structure et d'inversion ont été rapportées. Ces séries de données détaillées apportent une nouvelle information de génomique comparative qui promet de fournir une vision beaucoup plus détaillée des différences géniques et génomiques qui distinguent notre espèce des autres primates, aussi bien que des différences qui sont uniques à chaque lignée de primate. Etant donné ces avancées rapides, le moment est opportun pour analyser ces connaissances nouvelles et se demander ce que sont certaines de ces différences génomiques couramment connues qui sont propres à notre espèce et qui sont certainement des facteurs clés sous-jacents aux caractères spécifiques humains, et en particulier, à la fonction cognitive spécifique à l'homme.

### VI.3.3. Différences génomiques parmi les lignées de primates.

Jusque récemment, après la publication de la séquence du génome de l'homme et du chimpanzé (2005), on pensait généralement que ces deux espèces diffèrent par 1 % (1,23 % très exactement) de leurs bases. Mais ceci ne reflète que les substitutions des bases de l'ADN et non pas les nombreux fragments d'ADN qui ont été insérés ou perdus dans les génomes, les indels. Le consortium chimpanzé calcula que ces indels, qui peuvent casser des gènes et provoquer des maladies humaines sérieuses, telles que la mucoviscidose par exemple, entraînent à eux seuls autour de 3 % de différence supplémentaire entre l'homme et le chimpanzé (The Chimpanzee sequencing and analysing consortium, 2005).

Des gènes entiers sont dupliqués ou perdus au hasard, distinguant encore plus les hommes des chimpanzés. Hahn et al. (2006,) ont mis évidence ces pertes ou gains de gènes chez la souris, le rat, le chien, le chimpanzé et l'homme. Ces deux derniers diffèrent en VNC (variant du nombre de copies) par un chiffre de 6,4 %. Les auteurs concluent que les duplications ou pertes de gènes ont dû jouer un rôle plus important que la substitution nucléotidique dans l'évolution des phénotypes uniques humains.

Si on ajoute toutes ces différences de séquence entre l'homme et le chimpanzé, on atteint un chiffre d'au moins 10 % avec 35 millions de changements de paires de bases, 5 millions d'indels dans chacune des deux espèces et 689 gènes supplémentaires chez l'homme. Mais il est difficile de faire la différence entre les changements qui entraînent des conséquences et ceux qui ne le font pas (Haussler et al., 2006).

Geschwind et Oldham (2006) ont appliqué les techniques d'études des systèmes biologiques pour quantifier et analyser les différences entre les cerveaux de l'homme et du chimpanzé. Ils ont comparé 4000 gènes qui sont exprimés ou coexprimés en même temps dans ces cerveaux disséqués. Avec ces données, ils ont construit des réseaux de gène pour chaque espèce. Ils concluent que la position d'un gène dans un réseau a une importance majeure. Les gènes exprimés le plus souvent avec d'autres gènes ont la plus grande signification fonctionnelle. Les auteurs ont divisé les gènes en 7 modules qui correspondent à différentes régions du cerveau, tels que le cortex par exemple. La comparaison de la carte de chaque série de réseaux dans chacune des deux espèces a mis en évidence que certaines connexions existent chez l'homme mais pas chez le chimpanzé. Dans le cortex, par exemple, 17,4 % des connexions sont spécifiques aux humains.

Si l'on combine tout cela on atteint des chiffres impressionnants. On peut conclure que le mythe du 1 % de différence de séquence génomique entre l'homme et le chimpanzé a bien vécu.

Les mécanismes moléculaires principaux responsables de l'évolution génomique sont (Samonte et Eichler, 2002) :

1. des polymorphismes nucléotidiques isolés
2. des duplications de gènes/segments génomiques
3. le réarrangement génomique

De plus, une hypothèse « moins est plus » a été proposée, qui argumente que la perte de matériel génétique peut également être une source de changement évolutionniste (Olson 1999). Etant donné ces facteurs, que pouvons-nous apprendre sur leurs rôles respectifs maintenant que nous pouvons comparer de multiples séquences génomiques de primate ?

#### Substitutions nucléotidiques isolées (S.N.I.)

La séquence initiale du chimpanzé a été obtenue par séquençage génome entier en "coup de fusil" et couvre 24 % de la portion euchromatique du génome du chimpanzé, avec une couverture de 3,6 fois pour les autosomes et de 1,8 fois pour les chromosomes sexuels (The Chimpanzee sequencing and analysing consortium, 2005). La comparaison de la séquence génomique

humaine relativement terminée et de la 1<sup>ère</sup> ébauche de la séquence génomique du chimpanzé, identifie 35 millions de S.N.I. Après enlèvement de substitutions qui sont des variations entre espèces, ceci se traduirait en une fréquence approximative de 1,06 %, ce qui signifie qu'on peut s'attendre à trouver une S.N.I. espèce-spécifique pour chaque 100 bp de séquence génomique humaine et chimpanzé alignées [(ceci est contraire à la S.N.I. estimée de 1 pour 1000 bp lorsqu'on compare des génomes humains (Lander et al., 2001)]. La fréquence des S.N.I. pourrait être un peu surestimée par le fait que seulement un chimpanzé (Clint) a été séquencé et que certains des changements entre espèces prédits pourraient vraiment être polymorphiques dans la population des chimpanzés. Alors que la grande majorité des changements identifiés sont certainement fonctionnellement silencieux, il en reste beaucoup qui peuvent avoir des conséquences importantes quant à la structure des protéines et à la régulation génique. Par exemple, des changements non-synonymes peuvent altérer la structure et potentiellement la fonction de la protéine codée e.g. FOXP2 (Lai et al.2001). Des changements survenant dans les régions régulatrices d'un gène peuvent affecter le site de liaison d'un facteur de transcription ou d'autres régulateurs de l'expression génique résultant dans le changement de l'expression temporelle ou spatiale d'un gène e.g. prodymorphine (Rockman et al.2005). Finalement, il peut y avoir d'importantes S.N.I. introniques et codantes qui, bien que n'altérant pas la séquence d'acides aminés, peuvent affecter l'épissage et avoir comme résultat des conséquences phénotypiques significatives (Eriksson et al 2003).

La présence de rapports inhabituellement élevés des changements non-synonymes (Ka) sur des changements synonymes (Ks) dans les comparaisons de région codante a été souvent utilisée comme un indicateur que la sélection positive a agi sur l'une ou sur les deux séquences ( $Ka/Ks > 1$ ). Cette approche a été précédemment employée utilisant des orthologues humains, de chimpanzé et de souris (Clark et al. 2003) et récemment, en utilisant la première ébauche de la séquence chimpanzé, avec les séquences de muridés (souris et rat) comme groupes extérieurs (The Chimpanzee sequencing and analysing consortium 2005). Parmi les classes fonctionnelles ayant le plus grand nombre de gènes avec des rapports Ka/Ks élevés sont les fonctions immunes de défense de l'hôte, l'apoptose, la spermatogenèse et la chemosensation. Dans les deux études (The Chimpanzee sequencing and analysing consortium 2005, Clark et al. 2003) les gènes liés au système nerveux, tels que ceux codant les récepteurs des neurotransmetteurs et les protéines liées aux synapses et à la neurogenèse, ne figurent non seulement pas parmi les classes sélectionnées avec rapport Ka/Ks le plus positif, mais ils sont à l'autre extrême [(i.e. qui démontrent des contraintes accrues sur la diversité de séquence (The Chimpanzee sequencing and analysing consortium 2005)]. Une autre étude sur les lignées humaines, de primates et de mammifères, a trouvé que les valeurs Ka/Ks pour les gènes neuronaux ont augmenté chez les primates (et encore plus dans la lignée humaine pendant les cinq millions d'années passées) par rapport à l'évolution des gènes neuronaux chez les rongeurs (Dorus et al.2004).

Il est bon de souligner qu'il y a plusieurs limitations à utiliser les méthodes basées sur Ka/Ks pour identifier les gènes évolutivement importants. Par exemple, au lieu d'être un indicateur de sélection positive, des rapports Ka/Ks élevés peuvent également être le résultat d'un relâchement de la sélection. Inversement, si un nombre minimum de changements d'acides aminés peut résulter en des rapports Ka/Ks faibles, ils peuvent même avoir des effets fonctionnels majeurs s'ils surviennent en des localisations critiques d'une protéine.

La publication de la série de données Hap Map (Haplotypes humains) basée sur le polymorphisme nucléotidique isolé, fournit une autre ressource nouvelle génome entier sans précédent qui, non seulement contient une importante information sur la diversité génétique dans les espèces humaines mais a également un rapport considérable à l'évolution humaine (The International HapMap Consortium 2005). Six régions du génome (sur les chromosomes 1, 2, 4, 8, 12 et 22) ont peu de variants et un excès d'allèles dérivés avec une fréquence élevée dans la population humaine, fournissant un indice de la survenue de pics de sélection. Ces signatures

inhabituelles indiquent la présence de changements génomiques humains qui, en raison d'être hautement adaptatifs, ont été rapidement et récemment incorporés dans la lignée humaine, ce qui signifie que, dans une certaine mesure, des séquences adjacentes au changement adaptatif n'ont pas eu le temps de diverger et ont été transportées relativement intactes (un exemple de l'effet appelé auto-stoppeur). Ces six segments seront probablement la cible d'investigations orientées vers la recherche de changements clés génomiques spécifiques à l'homme.

### Différences d'expression génique

Un domaine qui a été étudié par plusieurs équipes a été l'utilisation de puces (microarrays ou microrangées) de haute densité d'ADN de nombreuses espèces de primates en utilisant de nombreux tissus (cortex cérébral, cortex cingulé antérieur, cortex cérébral frontal, cortex préfrontal, cerveau, régions cérébrales – humain, chimpanzé, macaque rhesus, gorille, orang-outan, marmouset). Parmi les catégories fonctionnelles les plus représentées trouvées pour des gènes qui ont les changements d'expression cérébrale espèces-spécifiques, on a mis en évidence la régulation transcriptionnelle (e.g. SMAD1, GTF2I, C21orf33, ZFP36L2), la transduction du signal (e.g. RGL1, PDE4DIP), le métabolisme lipidique (e.g. GM2A, SPTLC1, PRDX6, OSBPL8) et l'adhésion cellulaire (e.g. COL6A1, THBS4) (Preuss et al.2004). Ce qui est intéressant est que GTF2I et PDE4DIP démontrent des accroissements spécifiques du nombre de copies à la lignée humaine (Fortna et al.2004).

Comme avec d'autres études d'expression micropuces, une variabilité biologique, expérimentale et inter-séries conduit à des défis qui doivent être définis clairement avant que des changements évolutionnistes significatifs puissent être identifiés. Alors que ces efforts ont déjà fourni des listes de gènes ayant une expression génique avec des différences inter-espèces, déchiffrer parmi ces gènes lesquels sont importants pour des caractères lignée-spécifiques demeure encore un objectif exaltant. Par exemple, parmi les facteurs qui peuvent potentiellement compliquer l'interprétation de telles études d'expression figure la nature cellulaire hétérogène du tissu cérébral, la variation inter-individuelle due ou bien à des différences génétiques ou aux nombreuses différences environnementales qui peuvent potentiellement affecter les niveaux de mARN. De plus, dans certaines expériences inter-espèces (en particulier en utilisant des formats de micropuces qui emploient des sondes courtes, e.g. 20-25 mers) des différences de signaux peuvent être le résultat de divergence de séquence entre espèces plutôt que d'une différence dans l'expression génique.

Des étapes additionnelles peuvent être faites pour éliminer toutes les données de micropuces dérivées de séquences qui diffèrent entre les humains et les autres espèces que l'on compare (Khaitovich et al.2004, 2005), mais cela n'est possible que pour les espèces séquencées et résulte dans l'élimination de nombreuses séquences de l'analyse. Finalement, alors que l'identification de gènes par les comparaisons évolutionnistes de l'expression génique du cerveau humain et de celui des primates, peut aider pour mettre en lumière d'importants réseaux neuronaux, de telles études ont les limites inhérentes à ce type d'analyse et, par elles-mêmes, elles ne fournissent que peu d'aperçu quant à la localisation et à la nature des changements génomiques sous-jacents aux différences d'expression observées.

### Fréquence et biais de position des variations structurales entre les génomes humain et de chimpanzé.

Ces dernières années, une vision plus détaillée de l'architecture du génome humain a émergé et fourni beaucoup d'avancées nouvelles surprenantes (Tableau 18). Par exemple, il a été bien établi que les régions humaines péricentromériques et subtélomériques sont des régions particulièrement dynamiques (Mefford et Trask, 2002, Linardopoulos et al. 2005) qui sont causalement reliées à des changements à la fois pathologiques (Stankiewicz et Lupski, 2002) et évolutionnistes (Cheng et al. 2005 ; Fortna et al. 2004) et qui contiennent une fraction disproportionnellement élevée de duplications segmentaires récentes ( $\leq 40$  Ma) (Bailey et al.

2001) et des augmentations du nombre de copies géniques SLH (Fortna et al. 2004). L'analyse de la séquence récemment obtenue du génome du chimpanzé indique que la partie terminale de 10 Mb des chromosomes d'hominidés contenant de nombreuses régions subtélomériques, a, en moyenne, 10 % de divergence de plus que le reste du génome (Chimpanzee sequencing and analysing consortium 2005). De plus, ces régions, qui comprennent approximativement 15 % du génome, ont des taux de recombinaison locaux élevés, une densité génique élevée et un contenu en GC élevé. De même, si on regarde le génome entier, les insertions/délétions entre le chimpanzé et l'homme sont abondantes avec environ 5 millions d'insertions de taille petite à modeste (1 bp à 15 kb) dans chaque espèce. Il est à remarquer qu'on estime que chaque génome contient 40-45 Mb de séquences euchromatique espèce spécifique (Chimpanzee sequencing and analysing consortium 2005). Ceci correspond à des différences d'indel totalisant environ 90 Mb de séquence, ou 3 % des deux génomes, ce qui est plus grand que la fraction (1,23 %) due aux changements de nucléotides uniques. Ce qui est intéressant est que l'ADN additionnel spécifique humain n'est pas distribué au hasard, mais est souvent trouvé dans des grands segments de seulement certains chromosomes e.g. 1, 9, 13, 16, 19 et Y (Chimpanzee sequencing and analysing consortium 2005 ; Fortna et al. 2004 ; Cheung et al. 2003), avec ce qui est remarquable, 33 % (96 de 296) de duplications humaines localisées dans les régions péri-centromériques (Cheng et al. 2005). Ces études démontrent que, à la fois l'homme et le chimpanzé, ont des localisations génomiques spécifiques qui servent de "poubelles" pour les événements dupliqués de transposition, avec des séquences humaines récemment dupliquées trouvées préférentiellement aux régions péri-centromériques et celles du chimpanzé (et d'autres singes africains) enrichies aux régions subtélomériques.

**Tableau 18 : Récentes études croisées de séquence génome-entier entre espèces et études de variation de structure (Sikela, 2006).**

Gène/segment	Méthodes	Caractère évolutionniste unique
134/6 gènes	cADNaCGH	Augmentation/diminution de SLH *
63 intervalles génomiques	BACaCGH	Augmentation homme vs chimpanzé et gorille
296 intervalles génomiques	BACaCGH et informatique	Augmentation homme vs chimpanzé et gorille
585 gènes	Rapport Ka/Ks>1	Enrichi pour sélection positive (homme/chimpanzé)
6 régions génomiques	Comparaison de séquence	Sélection d'entraînement dans le génome humain
1.576 inversions	Informatique	Inversions homme/chimpanzé
651 indels/inversions	Séquences de fosmids appariées à leurs extrémités	Variations de structure homme/chimpanzé
11.000 gènes étudiés	Rapports Ka/Ks	Généralement élevé pour les gènes de facteur de transcription
214 gènes	Rapports Ka/Ks	Gènes du système nerveux : primates>rongeurs
PTVER1 ; 287 copies	Expérimentale et informatique	Élément rétroviral répandu chez les singes africains

\*SLH : modifications génomiques spécifiques à la lignée humaine.

Les inversions de séquence entre l'homme et le chimpanzé sont également relativement abondantes (> 1500) et varient en taille de 23 à 62 Mb (Feuk et al. 2005).

De toutes ces études au moins deux thèmes majeurs ont émergé : 1) les variations de structure, incluant les différences du nombre de copies, les indels et les inversions constituent une source significative de variation entre l'homme et le chimpanzé, étant le miroir des conclusions obtenues par des approches basées sur les micropuces ; et 2) l'importance de la différence génomique entre l'homme et le chimpanzé dépend de l'endroit du génome considéré.

#### aCGH et duplication génique et segmentaire

La technique utilisée pour séquencer le génome de chimpanzé et d'autres espèces de primates ("coup de fusil" génome entier) si elle est rapide, informative et relativement peu coûteuse, a l'inconvénient de rencontrer des difficultés pour traiter les séquences hautement similaires, dupliquées (> 98 %). Les duplications les plus similaires sont les plus problématiques à rassembler correctement et elles tendent à être les plus récentes en ce qui concerne l'évolution. Malheureusement, ces duplications récentes sont probablement également parmi les plus importants des caractères spécifiques à une lignée trouvés chez l'homme et les autres primates. D'autres approches génome entier sont capables de détecter ces duplications géniques et/ou segmentaires.

Les premières études basées sur les micropuces des variants du nombre de copies entre humains et grands singes, ont été menées en comparant des régions limitées du génome. La première étude génome entier (et basée sur les gènes) des différences du nombre de copies entre l'homme et les lignées de grands singes, a été rapportée par Fortna et al. (2004) en employant l'hybridation génomique comparative basée sur les micropuces (aCGH) en utilisant des rangées de cADN. Cette étude identifia 1005 gènes démontrant une variation du nombre de copies lignée spécifique entre l'homme et quatre espèces de grands singes. 134 et 6 de ces 1005 gènes ont respectivement une augmentation et une diminution SLH, et beaucoup d'entre eux pourraient être reliés à des fonctions neuronales possibles (Tableau 19). Des biais de position ont été trouvés pour ces séquences, avec les groupes les plus nombreux localisés près des bandes-C péricentromériques des chromosomes 1 et 9 (et à un moindre degré, du chromosome 16), qui sont enrichis en duplications segmentaires récentes (< 40 Ma) et en régions pauvres en motifs de séquence.

**Tableau 19 : Gènes SLH\*par rapport aux grands singes en relation avec le cerveau/les neurones (Fortna et al. 2004).**

<b>Classification fonctionnelle</b>	<b>Gène</b>	<b>Description</b>
<b>Apparenté aux GTPases</b>	PAK2	Un effecteur d'aval de Roc/cdc 42
	ARHGEF5	Facteur d'échange du nucléotide guanine pour Rho
	SRGAP2	Rho GAP4 semblable, protéine activatrice de la Rho GTPase slit/robo
	RAB6C	Protéine du signal de transduction GTPase
	ACTR2	Protéine 2/3 (Arp 2/3) apparentée à l'actine
	CCRL1	Chemokine rhodopsine semblable à GPCR
	ROCK1	Associé à Rho, contenant une kinase
	SRP68	Particule 68 de reconnaissance du signal
	GPCR116	Récepteur couplé aux protéines G
	<b>Apparenté à l'ubiquitine</b>	USP10
ANAPC1		Complexe promouvant l'anaphase, contenant une ligase ubiquitine
CDC27		Composante du complexe promouvant l'anaphase, contenant une lignée ubiquitine
FLJ10520		Ligase ubiquitine
<b>Apparenté au développement cerveau/neurone</b>	CELSR2	Récepteur 2 de la cadhérine cérébrale EGF LAG
	BIRC1	Protéine inhibitrice de l'apoptose neuronale 1 (NAIP1)
	Nu30f08	cADN du cerveau fœtal g6_1g
	LOC391793	Cadhérine cérébrale
	<b>Autres</b>	KIAA0738
GTF2I		Facteur de transcription général 2I
OR2A9P		Récepteur olfactif
AG1		Fonction inconnue
GTF2H2		Facteur général de transcription H2
PAIP1		Protéine interactive Poly (A)1
F379		Gène spécifique rétinien
PMP2		Protéine périphérique de myéline 2
DRD5		Récepteur dopamine 5
SPTLC2		Sérine palmitoyltransférase
E2F6		Facteur de transcription E2F, 6

\*SLH : modifications génomiques spécifiques à la lignée humaine.

Plus récemment, deux études supplémentaires de la variation du nombre de copies inter-hominoïdes ont été rapportées utilisant ou bien des analyses informatiques ou des aCGH basées sur des BAC (Cheng et al. 2005 ; Wilson et al. 2006). Les données de ces trois études génome entier basées sur micropuces concordent fortement. Par exemple, une majorité significatives (78 %) des différences du nombre de copies géniques entre l'homme et le chimpanzé identifiées par cADN aCGH (Fortna et al. 2004) a également été retrouvée par Cheng et al (2005) en utilisant une combinaison d'approches informatique et expérimentale incluant des BAC aCGH. De même,

des 63 gains de nombre de copies humaines (par rapport au chimpanzé et au gorille) rapportés par Wilson et al (2006) utilisant des BAC aCGH, 30 segments (48 %) ont des coordonnées génomiques qui s'apparentent avec celles identifiées par Fortna et al. (2004) utilisant cADN aCGH. Finalement, toutes ces trois études ont donné des résultats généralement similaires en ce qui concerne la caractérisation des régions génomiques qui ont été récemment enrichies en variants du nombre de copies interspécifiques, e.g. les régions péri-centromériques des chromosomes 1 et 9 comme spécifiquement amplifiées chez l'homme. Etant donné que la duplication génique est un moteur clé de changement évolutionniste, ces régions sont d'excellentes candidates pour héberger des gènes et/ou des segments génomiques qui ont des caractères spécifiques à l'homme.

Récemment, d'autres méthodes génome-entier ont été appliquées à la détection de variations structurales (Newman et al. 2005) et d'inversions (Feuk et al. 2005) entre les génomes de l'homme et du chimpanzé. Alors que ces deux approches ont découvert un grand nombre de changements (Tableau 18), la limitation de l'utilisation de comparaisons avec des groupes extérieurs, affecte leur capacité à identifier avec certitude les changements qui sont spécifiques à la lignée humaine ou à celle du chimpanzé.

#### **VI.3.4. Futures ressources de la génomique comparative et directions à suivre.**

Le séquençage du génome humain nous a appris qu'il faut relativement peu de gènes pour former un être humain. La complexité est due à la combinaison de ces éléments bâtisseurs en programmes génétiques qui sont finement modulés dans l'espace et dans le temps durant la différenciation cellulaire. Une partie majeure de cette régulation est assurée par les microARN (miARN), des petites molécules d'ARN codées par le génome et qui ne sont pas traduites en protéines, elles contrôlent plutôt l'expression des gènes. Kim et al. (2007) ont mis en évidence que des microARN sont essentiels pour le maintien des neurones dopaminergiques dans le cerveau. Les microARN sont abondants dans le cerveau humain et ils sont essentiels pour un fonctionnement cérébral efficace. L'expression de miARN spécifiques du cerveau (miR-124a) dans des cellules non-neuronales convertit les modalités générales d'expression génique en des modalités d'expression génique neuronale (Kim et al. 2005). Un autre miARN spécifique du cerveau, miR-134, module le développement des épines dendritiques et, par conséquent, contrôle probablement la transmission neuronale et la plasticité cérébrale (Schratt 2006). Les miARN et les facteurs de transcription fonctionnent en étroite collaboration. Par exemple, le facteur de transcription inhibiteur RE1 peut inhiber la transcription de miARN-124a, supprimant ainsi la différenciation cellulaire en neurones (Conaco et al. 2006). Kim et al. (2007) ont observé des relations similaires entre miARN-133 b et le facteur de transcription Pitx 3, formant une boucle en retour négative qui régule la différenciation des neurones dopaminergiques. Pitx 3 transcrit miARN-133 b qui, à son tour, supprime l'expression de Pitx 3. Ces observations suggèrent que les miARN ont des fonctions additionnelles dans la régulation des neurones cérébraux et de manière plus générale, que les séquences non-codantes ne sont pas ce que l'on a appelé l'ADN ou l'ARN poubelle.

Plus de comparaisons de génomes de primates et de groupes extérieurs sont nécessaires. Une limitation de l'analyse courante de la séquence du chimpanzé est que, alors que des génomes de muridés (souris et rat) sont incorporés dans certaines parties de l'analyse, les comparaisons utilisant les séquences de primates étroitement apparentés comme groupes extérieurs ne sont actuellement pas réalisables. La situation est en train de changer et, en-dehors du chimpanzé, d'autres génomes de primates sont en train d'être séquencés, ou il est prévu de le faire, incluant le macaque rhésus\*, l'orang-outang, le gorille, le marmouset, le gibbon.

---

\*Le génome du macaque Rhésus vient d'être séquencé.

Ces études fourniront des groupes extérieurs valables pour déterminer quels changements trouvés entre deux espèces sont ancestraux et lesquels sont dérivés. Ceci est important dans la génomique comparative comme l'illustrent, par exemple, les études de cADNaCGH chez l'homme et chez quatre espèces de grands singes (Fortna et al. 2004). Dans une étude de quelques 30.000 gènes humains, 353 gènes démontrent une augmentation du nombre de copies chez l'homme par rapport au chimpanzé. Lorsque d'autres groupes extérieurs de primates sont inclus, plus de la moitié (57 %, 200/353) d'entre eux ne sont pas SLH. Il est intéressant de noter également que 47 gènes avaient une augmentation ou une diminution du nombre de copies dans trois lignées de grands singes africains (bonobo, chimpanzé et gorille) comparés à l'homme et à l'orang-outan. Pour ces variations du nombre de copies en comparant simplement l'homme, le bonobo, le chimpanzé et le gorille (mais pas l'orang-outan), on aurait suggéré à tort que les changements sont spécifiques à l'homme.

### **VI.3.5. Approches pour trouver des gènes critiques pour la cognition spécifiquement humaine.**

Plusieurs approches différentes peuvent être envisagées : la neuro-génomique, la convergence de plusieurs études et les études fonctionnelles.

#### Neuro-génomique évolutionniste

Traditionnellement, l'approche pour étudier la nature de la fonction cognitive humaine a reposé sur la neuro-anatomie comparative qui, bien qu'utile, n'a pas abouti à des explications satisfaisantes. La disponibilité des séquences génomiques du chimpanzé et celles d'autres primates va entraîner une révision de ce problème. Des essais pour comprendre les bases moléculaires de la fonction cognitive ont également été faits mais ils se sont grandement focalisés sur quelques rares séries de gènes neuronaux bien connus (Kandel 2001, Lisman 2002 ; Tsien et al.1996). Des gènes avec une fonction "inconnue" constituent autant que 40 % de tous les gènes humains (Venter et al. 2001), mais ils n'ont pas été incorporés dans de tels modèles. Insel (Gewin 2005) a insisté sur ce biais en mettant en avant que 99 % de la littérature des neurosciences se focalise sur 1 % des gènes exprimés dans le cerveau.

La solution à ce problème peut être apportée par les nouvelles ressources génomiques humaines et des primates et par les stratégies qui en émergent. En partant des séries de données génome-entiers et en identifiant les changements qui sont uniques, ou bien augmentés ou bien diminués spécifiquement chez l'homme, on fournit ainsi un nouveau cadre pour rechercher des gènes qui sont importants pour les capacités cognitives humaines.

Quelles sont les stratégies donnant le plus de succès, à utiliser ? L'une des approches les plus simples et les plus fructueuses est de rechercher les SLH, du moins initialement pour des changements génomiques importants, tels que de nouvelles familles de gènes ou des hyperamplifications de gènes, ou de domaines. De telles hyperexpressions de copies ont été rapportées chez le chimpanzé par comparaison à l'homme (>100) et une amplification génique spécifique au gorille a été rapportée, elle est localisée à pratiquement toutes les régions subtélomériques des chromosomes du gorille (Fortna et al. 2004). De même, des gènes ont été identifiés qui ont des amplifications SLH marquées et certaines sont adjacentes à des régions mentionnées auparavant qui ont de larges empreintes, visibles cytogénétiquement dans certaines régions péricentromériques. Bien qu'on ait là des candidats intéressants, il reste à déterminer quels gènes, (s'il y en a) sont impliqués dans la cognition spécifique à l'homme.

#### Convergence d'études de maladie de la cognition et d'évolution cognitive

Une autre stratégie qui pourrait prouver qu'elle est utile, est à exploiter : il s'agit des progrès qui ont été faits dans l'identification des gènes sous-jacents aux maladies de la cognition telles que le retard mental. Par exemple, on pense que les RhoGTPases sont d'importantes

molécules de signalisation neuronale et parmi 7 gènes identifiés qui entraînent du retard mental, 3 (PAK 3, OPHN1 et ARHGEF6) inter-réagissent avec des RhoGTPases (Ramakers 2000). Il est intéressant de noter que parmi une série de 134 gènes qui ont un accroissement du nombre de leurs copies, on en trouve plusieurs qui sont liés à Rho, incluant PAK2, SRGAP2, ARHGEF5 et ROCK1 (Fortna et al.2004). Un autre exemple dans lequel des études de maladies pourraient être complémentaires d'études évolutionnistes, est le syndrome de Williams-Beuren qui est également associé avec du retard mental (Morris et Mervis 2000). Une étude récente incrimine la perte du gène GTF2I dans le retard mental de ce syndrome (Morris et al.2003). On trouve un plus grand nombre de copies du même gène dans la lignée humaine (Fortna et al.2004). Il figure parmi les gènes qui ont une expression génique accrue dans le cerveau (cortex) (2,5 à 4,2 fois) humain comparé à celui du chimpanzé (Preuss et al. 2004). De même des régions des chromosomes 16 et 19 ont été impliquées dans des anomalies spécifiques du langage (SIJ Consortium 2002) et des gènes parmi ces régions ont un nombre élevé de copies chez l'homme (Fortna et al.2004). De même, des points chauds de liaison ont été identifiés pour d'autres maladies de la cognition telles que la dyslexie (Fisher et DeFries, 2002) et on pourra vérifier si ces régions sont co-localisées avec des gènes impliqués dans le changement évolutionniste humain. La liaison de gènes sous-jacents à des maladies du cerveau a un rôle dans l'évolution du cerveau humain et il a déjà été prouvé que cette approche est productive. Par exemple, le gène FOXP2 qui est sous-jacent à un déficit du langage humain, subit une sélection dans la lignée humaine (Enard et al. 2002). Evans et al. (2004) ont également noté qu'un gène causant une microcéphalie chez les humains (ASPM) a subi un changement évolutionniste rapide dans la lignée humaine et serait lié à l'augmentation de la taille du cerveau humain.

#### Etudes fonctionnelles

Une fois des gènes candidats ou des changements génomiques reliés à la cognition humaine trouvés, l'étape suivante est de les tester sur le plan fonctionnel, particulièrement lorsque cette fonction est largement spécifique à l'espèce humaine. Etant donné, comme vu précédemment, qu'une quantité substantielle du génome humain est unique à l'homme, il devrait y avoir de nombreux gènes candidats à tester. Les approches transgéniques utilisant des primates n'étant guère possible, pour des raisons éthiques, une direction plus acceptable et qui pourrait s'avérer valable, serait de produire des souris transgéniques en utilisant des gènes spécifiques à l'homme et ensuite d'effectuer des croisements de souris transgéniques pour étudier les effets de multiples gènes spécifiques à l'homme. Les mêmes souris transgéniques pourraient être étudiées aux niveaux moléculaires et cellulaires pour déterminer quelles structures, réseaux et processus ont été altérés.

Des données nouvelles ont été publiées tout récemment apportant certaines précisions aux données précédentes. Nous passerons en revue ici ces travaux récents.

Comme l'a suggéré Ohno (1970), il y a près de 40 ans, la duplication génique est une source majeure de nouveauté évolutionniste. Cette duplication suivie de divergence et de spécialisation fonctionnelle, peut être un facteur important dans l'évolution de caractères phénotypiques uniques à une espèce.

Comme nous l'avons vu plus haut, les variations du nombre de copies géniques entre l'homme et le chimpanzé ont été mises en évidence avec le séquençage du génome de ces deux espèces.

L'équipe de Sikela de Denver en utilisant des cADN dans une étude de génomique comparative du nombre de copies géniques chez l'homme et les grands singes, basée sur des micropuces (cADN-"array"), a identifié 134 gènes ayant une fréquence accrue spécifique à la lignée humaine et six gènes ayant une fréquence diminuée dans la lignée humaine (Pollack et al. 1999).

Pour obtenir une estimée indépendante du nombre de copies de chaque gène -spécifique à la lignée humaine, Popesco et al. (2006) ont fait une mesure génome entier de la variation du nombre de copies géniques de l'homme et des grands singes utilisant les séquences entières de cADN. Cette approche révèle que l'amplification génique lignée-spécifique humaine la plus remarquable est due à un gène inconnu, MGC 8902 dont on peut prédire qu'il code pour de multiples copies d'un domaine protéique dont la fonction est inconnue (DUF 1220). Les humains ont 212 copies de DUF 1220 alors que les chimpanzés en ont 37, les singes inférieurs (macaques) n'en ont que 30 et les souris et les rats n'en ont qu'une.

Les séquences codant pour ces domaines sont virtuellement toutes spécifiques aux primates, elles démontrent des signes de sélection positive et sont hautement amplifiées, généralement comme une fonction d'espèce évolutivement proche des humains. En moyenne les comparaisons homologues primate-primare ont un rapport de changements non synonymes sur synonymes (rapport  $Ka/Ks=0,91$ ) plus élevé que les comparaisons homologues rongeur-primare ( $Ka/Ks$  moyen= $0,61$ ) indiquant soit un niveau plus élevé de sélection positive, soit un relâchement des contraintes fonctionnelles.

Les études d'expression démontrent qu'un peptide dérivé d'un domaine DUF 1220 spécifique aux primates est exprimé dans le cœur, le cerveau, la rate et l'intestin grêle. Ce peptide est hautement exprimé dans les lobes frontaux, temporaux, pariétaux et occipitaux et dans le cervelet alors qu'il est absent dans le placenta. De manière plus précise, l'expression se fait préférentiellement dans les neurones (pas dans la glie), dans les cellules de Purkinje du cervelet et abondamment dans les neurones du néocortex (lobes frontal, pariétal, occipital et temporal) qui sont critiques pour les fonctions cognitives supérieures.

Les auteurs disent : « A la lumière de la forte expression de DUF 1220 que nous avons observée dans les neurones du néocortex, il est intrigant que des processus évolutionnistes multiples indépendants (élargissement du cerveau, expansion du néocortex, duplication génique et amplification de domaines géniques) puissent être considérés comme ayant individuellement et cumulativement, contribué à accroître le potentiel pour coder DUF 1220 du cerveau humain, suggérant qu'un tel accroissement aurait pu conférer des avantages sélectifs puissants ». Mais de là à dire que les copies multiples d'un gène mystérieux nous a fait humains, comme l'a annoncé la grande presse, il y a un pas.

Deux autres études récentes (Goidts et al. 2006 ; Wilson et al. 2006) retrouvent les mêmes résultats, à savoir que des gènes codant pour DUF 1220 ont une augmentation du nombre de copies spécifiques à la lignée humaine et sont apparus avec une remarquable rapidité. Ce qui fait dire à Popesco et al. (2006) : « S'ils sont, bien sûr, le résultat d'une forte sélection positive, ils doivent jouer un rôle important dans les caractères spécifiques à la lignée humaine et servent à illustrer comment certaines régions du génome peuvent subir des épisodes d'évolution "ponctué" ».

La membrane post-synaptique contient des récepteurs cellulaires de surface et des molécules de signalisation pour relayer les signaux arrivant à la cellule. Le côté post-synaptique de la synapse est la structure moléculaire la plus complexe contenant quelques 1100 protéines. Ce sont ces protéines, d'après Grant (in Pennisi, 2006), qui sont des acteurs pour l'évolution du cerveau. Il existe des différences majeures du contenu de ces protéines post-synaptiques entre les espèces différenciées qui pourraient expliquer les capacités cognitives accrues des vertébrés. L'évolution protéinique synaptique a peut être été plus importantes que la taille du cerveau, selon Grant. La synapse d'une limace est différente de la synapse humaine.

Les propriétés uniques du cerveau humain sont attribuées pour beaucoup à sa taille relativement grande et à son cortex complexe. Mais Grant (2006) pense que ce sont les interactions toujours plus intriquées à l'intérieur des synapses qui sous-tendent notre habilité à penser et à ressentir.

Grant a étudié 650 de ces 1100 protéines dans 19 espèces différentes, y compris des moustiques, des nématodes, des drosophiles, des poissons, des grenouilles, des bovins, des chiens, des chimpanzés et des hommes. Il suggère que seulement 120 de ces protéines sont utilisées dans l'évolution du système nerveux. Les insectes et les nématodes ont un nombre de ces protéines présentes dans les synapses de souris deux fois plus grand que la levure (bien que n'ayant pas de cerveau, la levure utilise 20% de ces protéines de synapses de souris). Tous les vertébrés ont la gamme complète de gènes de ces protéines.

Une série particulièrement importante de protéines post-synaptiques est le complexe NRC/MASC, un gardien qui relaie les signaux d'amont et active ensuite la cellule nerveuse post-synaptique. La partie NRC contient l'aspartate N-méthyl-D du récepteur glutamate qui est important dans l'apprentissage et la mémoire. La partie MASC est centrée sur le complexe de signalisation guanylate kinase associé à la membrane. Chez les vertébrés, le complexe NRC/MASC est emballé dans plus de 100 protéines, y compris les récepteurs de neurotransmetteurs, un canal ionique calcium, des enzymes kinases se liant à ce dernier et des protéines de connexion aux signaux protéiques intracellulaires. Chez les invertébrés, moins de protéines sont impliquées dans ce complexe. Ceci démontre que les complexes post-synaptiques et les systèmes de signalisation ont augmenté en complexité au cours de l'évolution. En particulier, les complexes NRC/MASC des vertébrés ont plus de récepteurs et de protéines associées et d'enzymes qui aident à mettre en place les réseaux de signalisation. « Il y a plus d'outils dans la boîte à outils » dit Grant.

Ces changements évolutifs seraient aussi à l'origine d'une plus grande diversité des cerveaux de vertébrés.

La pensée réfléchie étant le propre de l'homme, il est important de comprendre en quoi le système nerveux central (SNC) de l'homme se distingue de celui des autres espèces animales. La génomique comparative est un outil privilégié pour étudier les gènes du cerveau. Les premières analyses en ce domaine ont mis en évidence la conservation marquée des gènes du SNC entre les espèces (Sironi et al. 2005) indiquant que ces gènes sont indispensables pour le fonctionnement du SNC. D'un autre côté, l'étude des régions codantes et non codantes de certains types de gènes du SNC, en particulier les gènes des canaux ioniques et ceux du développement, ont démontré leur évolution accélérée chez les hominidés, par rapport aux muridés (Dorus et al. 2004 ; Prabhakar et al. 2006 ; Pollard et al. 2006). Ceci peut être attribué à des adaptations ayant subi une sélection positive pour des gènes ayant un rôle important dans le SNC humain. Parce que la force de la sélection positive sur un fond de contraintes est accrue lorsque la recombinaison est présente (Rice et Chippindale, 2001), plus de recombinaison près des gènes ayant un rôle important dans le fonctionnement du SNC et le développement, pourrait être avantageuse. Si plus de recombinaison était détectée pour les gènes du SNC, ceci serait une preuve que la sélection continue à opérer dans la lignée humaine, en admettant que les taux de recombinaison locaux évoluent sous l'influence de la sélection naturelle.

Or, il a été mis en évidence que les taux de recombinaison et les déséquilibres de liaison varient beaucoup le long du génome humain (Kong et al. 2002, Reich et al. 2001, Abecasis et al. 2001, Pritchard et Przeworski, 2001). On a pu ainsi identifier des catégories de gènes qui sont préférentiellement localisées dans des régions à taux faibles (réponse immune et perception sensorielle) et élevés (métabolisme de l'ADN et de l'ARN et cycle cellulaire) de déséquilibre de liaison (Smith et al. 2005 ; International \_ HapMap \_ Consortium, 2005). Ces modalités biaisées de déséquilibre de liaison sont à l'origine de l'hypothèse qu'il pourrait être avantageux, pour certains types de gènes, d'être localisés dans des régions à taux élevé de recombinaison (Smith et al. 2005), car, en théorie, les déséquilibres de liaison peuvent survenir entre de multiples sites variables qui sont sous pression de sélection. En permettant aux mutations d'évoluer indépendamment de leur haplotype originel, l'augmentation des taux de recombinaison entre de tels sites peut permettre à la sélection d'être plus efficace. En se basant sur les récentes

estimations des taux de recombinaisons sur le génome entier, à une échelle plus fine, il est possible maintenant d'étudier plus finement les relations entre les taux de recombinaison et la formation des gènes. Ces estimations des taux de recombinaison sont basées sur les données du polymorphisme qui reflètent spécifiquement l'histoire évolutionniste des 200.000 dernières années (International\_HapMap\_Consortium, 2005). Un des résultats ainsi obtenu est l'existence de points chauds de recombinaison. Ces points chauds de recombinaison paraissent évoluer sur des périodes relativement courtes car très peu de conservation des points chauds de recombinaison est présente entre l'homme et le chimpanzé (Ptak et al. 2005 ; Winckler et al. 2005). Freudenberg et al. (2007) ont fait l'hypothèse que les prévisions de points chauds de recombinaison doivent être plus fréquents dans les loci des gènes du SNC, ces points chauds de recombinaison pouvant être particulièrement avantageux pour ces gènes du SNC. Pour étayer leur hypothèse, ils ont étudié les gènes du SNC en effectuant des recherches sur les données existantes (recherche de mots-clés, de données d'expression des gènes, des connaissances d'experts).

Ces auteurs ont ainsi mis en évidence un enrichissement de ces points chauds de recombinaison autour des régions conservées non codantes dont on a rapporté qu'elles sont la signature d'une évolution accélérée dans la lignée humaine (Freudenberg et al. 2007).

### **VI.3.6. Exploration des molécules qui ont fait le cerveau humain.**

En comparant le génome humain à celui d'autres espèces, beaucoup de gènes potentiellement liés à l'évolution du cerveau humain ont été mis en évidence, mais on ne sait toujours pas lequel (ou lesquels) est (sont) en cause dans cette évolution.

Les médias surtout au Canada, au Royaume-Uni, aux Etats-Unis, mais aussi ailleurs, ont annoncé à grand bruit la découverte d'une différence, en relation avec la formation du cerveau, entre l'homme et le chimpanzé. Il s'agit de la découverte, discutée ailleurs, du gène HAR1F (Human Accelerated Region 1 Forward) par Pollard et al (2006). Ce gène n'en est qu'un parmi la dizaine qui ont été décrits ces dernières quatre années, comme potentiellement clés pour l'évolution du cerveau humain, parmi les quelques 25.000 gènes du génome humain. Pour trouver ces gènes-clés, les auteurs ont cherché les gènes que la sélection naturelle a favorisé chez l'homme mais pas chez notre plus proche apparenté, le chimpanzé, et chez les autres espèces. Par exemple, un gène, FOXP2 est muté dans une famille humaine avec une anomalie sévère du langage. Enard et al, (2002) ont démontré que la protéine humaine codée par ce gène est différente de celle du chimpanzé, pour deux de ses 715 acides aminés. Enard et al (2002) suggèrent que l'altération de cette protéine aurait aidé les humains à développer le contrôle moteur fin nécessaire au langage. Enard et al (2002) se sont intéressés à un seul gène. Dorus et al. (2004) eux, ont examiné 214 gènes impliqués dans des anomalies cérébrales ou actifs uniquement dans le cerveau, comparant l'homme et le macaque et dans une analyse séparée, la souris et le rat. Pour chaque paire d'espèces comparée, Lahn et al (2004) ont compté à la fois les changements des bases des gènes qui n'entraînent pas d'altération de la protéine codée - ce qui est considéré comme la vitesse de base de l'évolution - et les changements qui sont à l'origine d'une anomalie d'un acide aminé. Plus la proportion de changements de protéines est élevée, plus l'évolution du gène a été rapide. Globalement, Dorus et al (2004) ont trouvé que l'évolution des gènes des primates a été plus rapide que celle des rongeurs, de 37 %. Parmi les deux primates, les gènes du cerveau humain, particulièrement ceux impliqués dans le développement, ont évolué plus rapidement que ceux du macaque, dépassant le nombre de changements des gènes de ce dernier. Deux gènes ont particulièrement subi une forte sélection : ASPM et microcéphaline, tous deux entraînant dans l'espèce humaine, lorsqu'ils sont mutés, une microcéphalie, c'est à dire un petit cerveau.

HAR1F, comme nous l'avons vu ailleurs, a subi 18 changements de base sur ses 118 bases, alors que moins d'un changement de base est attendu pendant au moins ces 6 derniers millions d'années (dichotomie entre l'homme et le chimpanzé) avec le taux de mutation accepté pour l'ADN humain. HAR1F code pour un ARN qui n'est pas traduit en protéine. Ce gène est très actif dans le cerveau en développement de l'embryon humain de 2 à 5 mois, et comme l'ARN existe dans les cellules qui organisent le cortex cérébral humain en couches, et que l'ARN peut jouer un rôle dans la régulation génique, Haussler et al. (2006) suggèrent que l'ARN de HAR1F intervient dans le contrôle de la production des protéines impliquées dans le développement du cortex humain et qu'un changement dans ses capacités régulatrices entraînerait la formation d'un cortex plus gros et plus complexe. HAR1F pourrait réguler d'autres gènes.

Il y a relativement peu de différences dans les protéines codées par l'homme et le chimpanzé – FOX P2 étant une exception – d'où se pose la question de savoir quelle est la vraie clé de nos caractéristiques. Pour essayer de comprendre l'importance évolutive des changements d'activité des gènes, certains auteurs ont simplement recherché des gènes qui sont plus actifs dans une espèce que dans une autre, d'autres ont recherché des duplications de gènes ou de l'ADN qui affecterait également l'expression de gènes. Enard et al (2002) ont appliqué la première approche en comparant la quantité totale de messenger (mARN) produite dans différents tissus, y compris le cerveau de l'homme, du chimpanzé, de l'orang-outan et du macaque. Pour cela, ils ont utilisé une micropuce pour détecter la concentration de mARN de 12.000 gènes. Ils ont trouvé que, globalement, les gènes du cerveau démontrent plus de changements d'expression-augmentation ou diminution par rapport au chimpanzé – comparés aux gènes des autres organes depuis que les deux lignées ont divergé. Les gènes du cerveau humain ont une plus grande activité que leurs équivalents chez le chimpanzé.

Mais ils ont noté peu de variations de l'expression génique entre le cerveau et les autres organes lorsqu'ils ont comparé le chimpanzé aux autres primates. Ces résultats suggèrent qu'une altération de l'activité génique a joué un rôle en distinguant le cerveau humain du cerveau des autres primates.

Cáceres et al (2003) sont arrivés à la même conclusion en utilisant des micropuces de mARN du cortex cérébral de l'homme, du chimpanzé et du macaque. 91 gènes ont une activité qui a changé depuis que chimpanzés et humains trouvèrent des chemins évolutifs séparés.

Aucune de ces études n'offre d'explication à ces résultats. Sikela (2004) et Eichler (2005) proposent une explication possible. Le génome humain contient de nombreuses copies de gènes et d'autres séquences d'ADN. Les travaux de Sikela et al (2004) sont exposés ailleurs. Sikela et al (2004) étudiant 5 primates, trouvent que 1.005 gènes sont augmentés ou diminués en nombre dans une espèce après sa séparation. Parmi eux, 134 ont été dupliqués dans la lignée humaine. L'année suivante, Eichler et al (2005) complètent, chez l'homme et le chimpanzé, les catalogues de ce qui est appelé duplications segmentaires, des morceaux d'ADN qui varient en taille de petits milliers de paires de bases à de grandes parties de chromosomes. Globalement, les segments dupliqués sont plus nombreux chez le chimpanzé que chez l'homme, mais chez l'homme, il en existe une plus grande variété. Plus de gènes apparaissent en de multiples exemplaires dans l'ADN humain que dans l'ADN du chimpanzé. Les humains ont des copies supplémentaires complètes ou partielles de 177 gènes. Chacun de ces gènes est candidat pour des modalités altérées d'expression. Ces copies supplémentaires sont un matériau sur lequel l'évolution peut jouer, transférant l'activité d'une copie d'un gène à un sous-ensemble de cellules par exemple. La probabilité d'une innovation est ainsi plus élevée. Dans certains cas, une telle innovation peut provenir de parties d'un gène qui prolifère au lieu d'un gène entier subissant une duplication. Popesco et al (2006) ont ainsi récemment décrit une partie d'ADN, consistant en seulement deux exons, qui a augmenté en nombre de seulement un exemplaire chez la souris à 212 exemplaires chez l'homme et qui pourrait avoir créé de nouvelles fonctions au cours de ce processus. Comme décrit par ailleurs, Popesco et al (2006) ont identifié 134 gènes qui se sont

dupliqués chez l'homme par rapport aux primates, y compris le gène MGC 8902 dont l'homme a 49 copies, le chimpanzé 10 et le macaque 4 avec son domaine protéique DUF1220 dispersé à travers le génome humain, en particulier dans les neurones du cortex.

Un autre gène humain qui intrigue se forma apparemment quand une partie d'un gène remplaça une partie d'un autre gène. Olson et Varki (2003) ont noté que la partie antérieure d'un gène dénommé SIGLEC-11 est différente chez l'homme et chez le chimpanzé alors que la partie postérieure du gène est identique dans les deux espèces. La partie antérieure de ce gène provient d'un gène appelé SIGLEC-16, qui paraît être une copie dupliquée de SIGLEC-11, il y a quelques 15 millions d'années auparavant. Le fonctionnement de SIGLEC-16 est maintenant altéré à la fois chez l'homme et chez le chimpanzé, suggérant qu'il a perdu sa fonction avant la séparation des deux lignées. Cependant, à un moment donné de l'évolution des hominidés, une partie de SIGLEC-16 a dû remplacer la partie antérieure de l'ADN de SIGLEC-11 créant une nouvelle protéine spécifique à l'homme. Le gène pour cette protéine est actif maintenant dans le cerveau humain, spécifiquement dans la microglie, des cellules connues pour leur importance dans la croissance des cellules nerveuses (Hayakawa et al. 2005). Cependant, Varki pense que la quête pour comprendre l'évolution de l'homme est trop centrée sur le cerveau car nous sommes également définis dans nos systèmes reproducteur, musculo-squelettique, immun et cutané. De plus, certains ne sont pas convaincus que les méthodes utilisées pour détecter la sélection positive dans un gène sont valables ou que les résultats seront augmentés lorsque plus de séquences génomiques seront ajoutées à ces analyses. Il peut, par exemple, s'agir de variation normale. De plus, un changement rapide dans un gène ou des copies supplémentaires d'un gène ne signifie pas que ces gènes sont importants durant l'évolution du cerveau humain (Pennisi, 2006). Certains critiquent également certaines découvertes comme la production dans une région cérébrale de mARN de gènes codant pour une protéine. Tous les mARN ne sont pas traduits en protéines. Eichler a passé ces cinq dernières années pour essayer de comprendre le rôle d'une famille de gènes émergeant de ses travaux sur les duplications segmentaires. Cette famille est une de celles qui évoluent. Ces gènes ont 12 millions d'années et ont subi une évolution rapide chez l'homme, le chimpanzé et le gorille. Mais ces gènes n'existent pas chez la souris et les copies humaines et leur ADN voisin, sont trop similaires pour les suivre individuellement dans les études de maladie (Pennisi, 2006).

Le défi est de relier les preuves d'une sélection positive à la fonction cérébrale. Cela pourrait commencer dans quelques cas particuliers comme, par exemple, les gènes pour la microcéphalie, ASPM et les autres, qui devraient donner des indications sur la manière dont le cortex humain devint si gros. Fish et al (2006) ont démontré comment la quantité d'ASPM affecte la croissance du cerveau des embryons de souris en étudiant les cellules neuro-épithéliales, les cellules souches qui donnent les neurones. Plus longtemps ces cellules souches demeurent indifférenciées, plus elles se divisent et plus de neurones sont finalement formés. Pour anticiper la division cellulaire, ASPM se concentre aux pôles opposés de la cellule et aide à l'organisation des micro-tubules qui repoussent les chromosomes dupliqués. Lorsque Fish et al (2006) réduisent la quantité cellulaire d'ASPM, les cellules ne se divisent plus de manière symétrique. Au lieu de former deux cellules souches filles, une de ces cellules se spécialise comme neurone, court-circuitant l'expansion du cerveau.

Deux autres gènes associés à la microcéphalie humaine sont également actifs durant la division cellulaire. Bond et al (2005) ont démontré chez la souris que la protéine régulatrice cycline dépendante kinase 5 (CDK5 RAP2) et la protéine J associée au centromère (CENPJ) sont actives dans les mêmes cellules que ASPM, les cellules embryonnaires neuro-épithéliales du cortex frontal, elles sont colocalisées avec ASPM pendant la division cellulaire. Dorus et al (2004) ont démontré que les gènes codant pour ces deux protéines, ont évolué rapidement dans la lignée humaine comme ASPM.

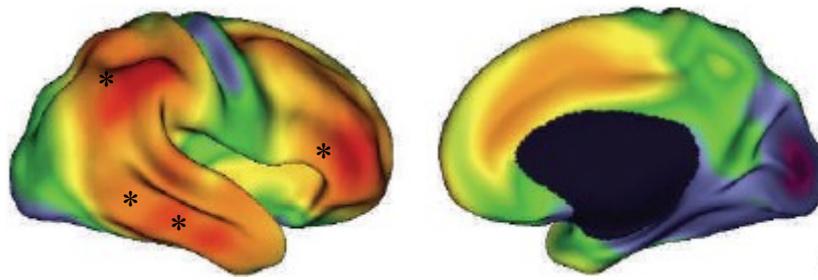
Une autre étude de l'évolution du cerveau humain s'est centrée sur l'ADN qui régule un gène appelé prodymorphine (PDYN). La protéine codée par ce gène est un précurseur des composés opiacés importants dans la perception, la douleur, le comportement social, l'apprentissage et la mémoire. Chez le rat, par exemple, la production accrue de prodymorphine dans le cerveau entraîne des seuils pour la douleur plus élevés. L'activité du gène est sous l'influence d'une séquence d'ADN de 68 bases. Rockman et al (2005) ont démontré que l'homme a 4 copies de cette séquence régulatrice alors que les singes et les grands singes n'en ont qu'une. De plus, cinq changements de base sont survenus dans cet ADN régulateur depuis la séparation chimpanzé-homme, un signe d'évolution accélérée. En culture, les cellules nerveuses avec la version chimpanzé de cette séquence régulatrice produisent moins de prodymorphine (Wray et al 2005). Le même ADN régulateur du macaque rhésus, du gorille et du bonobo ne réussit pas à stimuler une production adéquate de mARN dans les cultures de cellules nerveuses humaines. Wray et al (2005) concluent qu'il semble que les humains ont évolué pour produire plus de ce peptide cérébral clé.

L'exemple de la prodymorphine est un des plus avancés, mais même cette histoire évolutive est inachevée parce-que personne ne sait exactement quel est l'effet de la production accrue de prodymorphine sur le cerveau humain. Et la plupart des autres exemples en sont à un stade moins avancé de compréhension. Dans pratiquement tous les cas, le lien entre gènes et modalités génomiques avec l'évolution du cerveau humain n'est que provisoire et basé sur des éléments suggestifs (Pennisi 2006). La situation ne va pas changer rapidement du fait de la complexité des questions et parce-que nous ne pouvons pas reproduire l'expérience que l'évolution a faite, il y a beaucoup de millions d'années.

En résumé, lorsque King et Wilson (1975) publièrent leur travail, la quantité de séquence génomique connue de l'homme et du chimpanzé était minime. Depuis cette séquence est connue. Le degré élevé de similarité entre l'homme et le chimpanzé démontre que les différences anatomiques et physiologiques qui sont considérables entre ces deux espèces, sont probablement dues à de petits changements d'ADN qui entraînent de grands effets. Une des découvertes les plus importantes qui ressort des dernières études génome entier de l'homme et des primates, est qu'une hypothèse fondamentale sous-jacente à ce modèle a changé ; les changements génomiques inter-espèces sont nombreux et divers ; il en résulte qu'il apparaît qu'il y a beaucoup de types de mécanismes génomiques et de caractéristiques additionnelles qui pourraient également être importants pour l'évolution des caractères spécifiques aux lignées. Etant donnée cette perspective, nous savons maintenant que le degré de différence entre notre génome et celui du chimpanzé dépend de où et comment nous regardons. Les multiples différences génomiques que nous connaissons, devraient fournir la base nouvelle d'où aurait pu émerger d'importants phénotypes spécifiques aux lignées, tels qu'une cognition accrue.

### **VI.3.7. Imagerie fonctionnelle du cerveau.**

Si la très grande majorité des travaux sur l'évolution du cerveau humain se font actuellement par l'approche génomique, d'autres approches ne sont pas à négliger. L'une d'elles, qui semble prometteuse, est l'imagerie cérébrale. Cette dernière a bénéficié, ces dernières années, d'avancées intéressantes. Ainsi, en combinant l'IRM fonctionnelle et la PET (tomographie par émission de positron), il a été possible de créer les deux images, figurant ci-dessous, de l'expansion corticale entre un singe et l'homme. Les zones marquées indiquent les régions qui ont probablement subi une expansion plus rapide chez les humains (Smaglik, 2007). (Fig. 78)



**Fig. 82.** Des données combinées ont été utilisées pour créer ces deux images de l'expansion corticale entre les singes et les humains. Les régions marquées par des \* sont celles qui ont subies l'expansion la plus rapide chez les humains (Smaglik, 2007)

On peut donner ici deux autres exemples de cette approche :

Chez l'homme, l'imagerie cérébrale a démontré que l'observation d'actions motrices active la partie postérieure du gyrus frontal inférieur. Rizzolatti et al. (1996) ont suggéré que le développement du système de communication verbale latéral dérive d'un système de communication plus ancien basé sur la reconnaissance de gestes de la main et de mimiques faciales.

Chez le singe, l'aire 5 du cortex prémoteur contient des neurones qui sont activés à la fois lorsque l'animal effectue une action et lorsqu'il observe une action similaire faite par un autre singe. Cette interaction a lieu dans les mêmes neurones dénommés neurones miroirs (Rizzolatti et al. 1996). « Parler, c'est d'abord écouter, puis reproduire les sons entendus. De ce fait, on suppose qu'un "code" perceptif, qui reçoit le son, interagit avec un code moteur, qui le produit ».

Chez les bruants des marais d'Amérique du Nord, (*Melospiza georgiana*), Prather et al. (2008) ont enregistré l'activité de neurones dans une région du cerveau impliquée dans le contrôle vocal - le noyau télencéphalique – et ce, en fonction de la réception et de la production de sons. Certains neurones s'activent quand l'oiseau entend des notes, et les mêmes neurones s'activent aussi quand l'oiseau chante des notes identiques. Ces neurones auraient ainsi une fonction à la fois sensorielle et motrice ; de plus, ils innervent une région cérébrale mise en jeu dans la mémorisation des sons. Cette interaction a lieu dans un même neurone, à la façon des "neurones miroirs" qui s'activent à la fois quand on réalise un geste et quand on voit quelqu'un effectuer le même geste. Il serait intéressant de trouver les neurones miroirs de la parole chez l'homme...

D'audacieux programmes pour cartographier la totalité du cerveau humain sont en cours de développement. Le but de ces études qui nécessitent des équipes pluridisciplinaires comprenant, notamment, des ingénieurs et des biophysiciens, est de cartographier les structures et les fonctions du cerveau de l'homme et de ses apparentés. Ces études nous apporteront sans doute bien des surprises dans le futur.

La reconnaissance des vocalisations spécifiques à l'espèce est importante pour la survie et les interactions sociales des animaux vocalisants. Chez l'homme, on a mis en évidence, avec l'imagerie fonctionnelle, une région cérébrale spécialisée dans la voix humaine. Cette région est localisée à la partie antérieure du lobe temporal, dans la partie supérieure du sulcus temporal supérieur. Cette région est spécialisée dans la reconnaissance de la voix humaine, elle distingue la voix humaine parmi tous les autres sons. De plus, cette région est également sensible aux sons qui identifient différentes voix humaines, une sensibilité qui peut être utilisée pour reconnaître les voix de différents individus. Il ne s'ensuit pas que la région de la voix décrite chez l'homme existe chez les autres animaux car, par exemple, le traitement des vocalisations humaines pourrait dépendre des processus linguistiques. C'est pourquoi, l'étude des primates non humains est importante car elle peut révéler si les régions vocales sont évolutionnairement conservées chez

les primates et, également, si ces régions dépendent du processus linguistique, car les primates non humains, comme beaucoup d'autres animaux vocalisants, ne possèdent pas toute la gamme des expressivités vocales et toutes les capacités linguistiques des humains.

C'est pourquoi, Petkov et al. (2008) ont étudié un macaque, un OWM, *Macaca mulatta* avec la résonnance magnétique d'imagerie fonctionnelle pour rechercher l'existence d'une région vocale chez ce macaque rhésus. Les auteurs ont mis en évidence, chez ce primate, une région auditive de haut niveau qui préfère les vocalisations qui sont spécifiques à l'espèce par rapport aux autres vocalisations et aux autres sons. Cette région est située au milieu de la partie antérieure du sulcus temporal supérieur alors que la région de la voix humaine est localisée également antérieurement mais dans la partie supérieure du sulcus temporal supérieur. Etant donné que le cortex auditif primaire a la même localisation chez le chimpanzé, le macaque et l'homme, dans le sulcus temporal supérieur, cette différence de localisation de la région vocale chez les deux primates, pourrait signifier qu'au moins une des régions vocales de haut niveau des deux primates s'est repositionnée après la divergence des deux lignées de leur ancêtre commun.

Ces résultats établissent des relations fonctionnelles étroites entre la région de la voix humaine et les régions vocales des singes qui sont évolutionnairement conservées et sont en faveur de ce que les régions temporales antérieures du cerveau sont adaptées pour reconnaître les signaux de communication des espèces conspécifiques.

#### **VI.4. PROGRES DANS LE SEQUENÇAGE DES GENOMES ET DANS LA SYNTHÈSE D'ADN.**

Les technologies de séquençage génomique de la prochaine génération sont appliquées avec un très grand et impressionnant succès. Ces nouvelles technologies concernent le séquençage par un flux cellulaire de fibres optiques et de gouttelettes d'émulsion, la fabrication de nouvelles plateformes utilisant des systèmes de ligases ou la combinaison de séquençage par synthèse chimique et de technologie d'exams en série.

Ces nouvelles technologies permettent d'une part le séquençage de l'ADN à une vitesse très accrue par rapport aux techniques utilisées auparavant, et d'autre part, une diminution importante des coûts. Par exemple, un seul appareil de la prochaine génération peut produire autant de données en 24 heures que plusieurs centaines de séquenceurs anciens, tout en étant manipulé par une seule personne. Ces technologies permettent aussi d'obtenir le séquençage de morceaux plus courts de matériel comme, par exemple, les fragments d'ADN qui se lient aux histones et aux facteurs de transcription. Le tableau 20 résume ces progrès (Wheeler et al., 2008) :

**Tableau 20. Progrès dans le séquençage des génomes.**

<b>Séquençage du génome (année de publication)</b>	<b>HGP (2003)*</b>	<b>Venter (2007)*</b>	<b>Watson (2008)*</b>
Temps mis	13 ans	4 ans	4,5 mois
Nombre de scientifiques comme co-auteurs	> 2.800	31	27
Prix du séquençage	\$ 2,7 milliards	\$ 100 millions	<\$ 1,5 million
Couverture	8-10 x	7,5 x	7,4 x
Nombre d'institutions participantes	16	5	2
Nombre de pays participants	6	3	1

\*HGP= Projet Génome Humain ; Venter et Watson sont deux scientifiques dont le génome a été séquençé.

Ces nouvelles technologies entraînant le séquençage plus rapide et moins onéreux, permettront de séquencer, d'une part, le génome de plus en plus d'espèces modernes, et de comparer ces génomes entre eux et à celui de l'homme, mais aussi, d'autre part, le génome d'espèces fossiles vivantes ou non. C'est ainsi que, par exemple, le projet Génome Néanderthalien pourra être réalisé plus rapidement et de manière plus appropriée et plus fine. Un des buts de ce projet est de trouver des variants directement à partir de l'étude de restes squelettique anciens de Néanderthaliens, fournissant potentiellement la possibilité de trouver des preuves d'allèles archaïques qui ont survécu chez les humains modernes. On pourrait également mettre en évidence des gènes ayant été l'objet d'une sélection positive et ayant introgressé chez les Néanderthaliens à partir d'humains modernes.

Rappelons qu'on a découvert une version dérivée humaine du gène FOXP2, un gène lié au langage, chez deux squelettes Néanderthaliens d'Espagne (Krause et al., 2007). Il reste à démontrer si ce variant particulier humain a été sélectionné chez les ancêtres des humains et des Néanderthaliens ou s'il a été introgressé de l'un à l'autre. D'un autre côté, les Néanderthaliens auraient possédé des allèles de pigmentation spécifiques comme un variant fonctionnel d'un récepteur de la mélanocortine, MC1R, inconnu chez les humains modernes (Lalueza-Fox et al, 2007).

Les progrès réalisés par ailleurs dans les techniques d'extraction de l'ADN ancien, pourraient permettre de remonter bien plus loin que les Néanderthaliens et d'envisager le séquençage du génome de fossiles des pré-humains et des autres primates datant de plusieurs millions d'années.

Parallèlement à ces nouvelles technologies de séquençage, sont apparues des méthodes qui améliorent la synthèse de l'ADN avec réduction des taux d'erreur et des méthodes qui facilitent le clonage de grands segments d'ADN. Ces méthodes permettent de reconstruire de grands systèmes génétiques, c'est-à-dire des génomes et des cellules vivantes uniquement à partir d'informations de leur séquence. Le transfert du génome synthétique dans une structure dont le génome a été détruit, permet à la dynamique codée par le génome synthétique de démarrer, résultant en un clone qui peut se reproduire (Voigt, 2008).

## **VI.5. PREVISIONS EVOLUTIONNISTES ET BIOLOGIE SYSTEMIQUE.**

### **VI.5.1. Prévisions évolutionnistes**

Une des raisons de l'étude du développement est la découverte des mécanismes qui pourraient déterminer le changement évolutionniste. Kavanagh et al. (2007) ont étudié comment le développement gouverne la taille relative et le nombre de molaires chez la souris. A partir de cette étude, les auteurs ont fait des prévisions qu'ils ont appliquées à une série d'espèces apparentée, démontrant ainsi un lien remarquable entre développement et biologie de l'évolution.

Les paléontologues ont mis en évidence depuis longtemps (Polly 2007) que les mammifères ont gagné ou perdu des dents selon des modalités évolutionnistes régulières : les incisives, à partir de l'arrière dans la série des incisives, et les prémolaires à partir de l'avant dans la série des prémolaires et les molaires à partir de l'arrière dans la série des molaires. Dans ces séries, la taille des dents suit les mêmes directions et il est rare qu'une espèce, au cours de l'évolution, ait plus de molaires que le nombre ancestral de quatre chez les mammifères marsupiaux et de trois chez les mammifères placentaires.

Kavanagh et al. (2007) ont décrit un système simple de développement en cascade qui peut être utilisé en toute confiance pour prédire le nombre et les tailles relatives des molaires, expliquant ainsi comment ces observations paléontologiques semblent arbitraires sont reliées entre elles.

Les molaires de l'embryon se développent à partir de bourgeons qui sont issus de la lamina dentaire, un ruban de tissu épithélial qui est situé parallèlement à la future rangée dentaire. Les bourgeons sont initiés de l'avant vers l'arrière avec la lamina dentaire allant dans la même direction. Kavanagh et al. (2007) ont démontré expérimentalement que les molécules de signalisation produites par les molaires en développement de souris inhibent le développement d'autres bourgeons. L'équilibre entre ces inhibiteurs et les molécules activatrices des tissus environnants, détermine si et quand une molaire additionnelle se formera. Plus le rapport activateur sur inhibiteur (a/i) est élevé, plus rapidement des bourgeons de molaires seront ajoutés à la rangée dentaire. Et plus rapidement des bourgeons de molaires seront ajoutés, plus ils seront nombreux et plus leur taille sera grande, ce qui signifie que le rapport a/i va prédire les tailles relatives des molaires. Kavanah et al. (2007) ont démontré cela en étudiant des bourgeons dentaires qui poussent en culture et en coupant la lamina dentaire à l'arrière de la première molaire en développement. Ceci interrompt le flux des inhibiteurs et permet que la deuxième molaire initie son développement plus tôt et atteigne une plus grande taille que la normale.

Si ce système de développement est commun à tous les mammifères, les différents phénotypes dentaires pourront être obtenus en variant simplement le rapport a/i et Kavanagh et al. (2007) font l'hypothèse que ce système a influencé l'évolution de la diversité fonctionnelle de la dentition des mammifères. Pour tester cette hypothèse, ils ont analysé les données des surfaces des molaires de 29 espèces de rongeurs proches de la souris, chez qui ces auteurs ont découvert ce système régulateur.

Le modèle mathématique prédictif qu'ils ont dérivé de leurs expériences explique 75 % de la diversité des proportions des molaires de ces rongeurs. Aucune espèce ne se situe loin des proportions prévues. L'axe des spécialisations de l'alimentation est parallèle à l'axe a/i avec les espèces herbivores à l'extrémité la plus élevée des activateurs du spectre de développement (où les molaires postérieures sont plus grandes que les molaires antérieures) et les espèces carnivores à l'extrémité la plus élevée des inhibiteurs (là où les molaires antérieures sont les plus grosses). Les auteurs pensent que la sélection pour l'alimentation agit souvent sur l'expression proportionnelle des activateurs et des inhibiteurs pour produire un phénotype dentaire bien adapté.

Polly (2007) a testé le pouvoir prévisionnel du modèle de Kavanagh et al. (2007) sur 35 espèces d'autres mammifères comprenant notamment des ours, des opossums, des chevaux, des renards, des rats laveurs, des primates, des lapins et 6 espèces éteintes. Près de 70 % de la variation pour ces 35 espèces additionnelles, y compris les renards et les opossums bien qu'ils aient 4 molaires, représentant 13 ordres de mammifères, est expliquée par le modèle de Kavanagh et al. (2007).

De plus, les herbivores tendent à être dans la région à rapport a/i élevé où  $M1 < M2 < M3$  et les carnivores tendent à être dans la région à rapport a/i bas où  $M1 > M2 > M3$  ( $M1$ ,  $M2$ ,  $M3$  sont respectivement les premières, deuxièmes et troisièmes molaires), ce qui correspond à ce que Kavanagh et al. (2007) ont trouvé chez les espèces de rongeurs qu'ils ont étudiées.

Peu de modèles du développement dérivé de quelques espèces seulement sont capables de prédire une variation phénotypique quantitative pour des distances évolutionnistes aussi grandes avec une telle précision que le modèle proposé par Kavanagh et al. (2007) qui, de plus, s'applique aussi bien aux espèces actuelles qu'aux espèces éteintes.

Ce modèle, et de manière plus générale, les travaux de Kavanagh et al. (2007), démontrent qu'on peut construire et tester des règles du développement ayant une prévision évolutionniste dans des systèmes naturels.

## VI.5.2. Biologie systémique

Ces deux dernières décennies, des progrès importants ont été faits par les biologistes moléculaires et par les biologistes cellulaires dans la caractérisation des composantes et des compartiments de la cellule. De nouvelles méthodes de visualisation ont également révélé la dynamique cellulaire. Les concepts d'organisation propre qui furent d'abord développés en chimie et en physique et ensuite appliqués à différents problèmes morphogénétiques en biologie au cours du siècle passé, commencent maintenant à être utilisés pour étudier l'organisation des cellules vivantes.

La définition initiale d'organisation propre en ce qui concerne les systèmes vivants, implique l'existence d'une boucle entre organisation et fonction. Une définition actuelle simplifiée est que l'organisation dynamique émerge du comportement collectif d'"agents" dont les propriétés individuelles ne peuvent pas rendre compte des propriétés du modèle dynamique final.

La biologie des systèmes ou biologie systémique qui est née vers 1970, est un domaine nouveau d'étude biologique qui s'applique à l'étude systématique des interactions complexes des systèmes biologiques, utilisant ainsi une nouvelle perspective (intégration au lieu de réduction) pour les étudier et pour mieux comprendre l'ensemble des processus qui surviennent dans la biologie des systèmes, comme, par exemple, les enzymes et les métabolites dans un réseau métabolique. La biologie des systèmes peut être prise en considération, en termes de protocoles opérationnels utilisés, pour faire de la recherche, à savoir comme un cycle composé de théorie, de modélisation informatique pour proposer des hypothèses spécifiques testables sur un système biologique, de validation expérimentale, et ensuite d'utilisation de la nouvelle description quantitative acquise des cellules ou des processus cellulaires pour améliorer le modèle informatique ou la théorie (Kholodenko et al. 2005).

Comme l'objectif est d'obtenir un modèle des interactions d'un système, les techniques expérimentales qui conviennent le mieux à la biologie systémique sont ceux qui concernent le système dans sa totalité et qui essaient d'être aussi complet que possible. Par conséquent, la transcriptomique, la métabolique, la génomique fonctionnelle, la protéomique et les techniques de criblage à débit élevé, sont utilisées pour recueillir des données quantitatives pour la construction et la validation des modèles.

La biologie systémique a ses racines dans la modélisation quantitative des cinétiques enzymatiques, dans les simulations pour étudier la neurophysiologie, dans la régulation théorique et dans la cybernétique.

En 1997, (Tomita et al.) fut publié le premier modèle quantitatif du métabolisme d'une cellule (hypothétique). Maintenant, on peut définir la biologie systémique comme la capacité d'obtenir, d'intégrer et d'analyser des données complexes de sources expérimentales multiples en utilisant des outils interdisciplinaires comme les plateformes technologiques de la transcriptomique (l'expression génique), de la protéomique (l'identification des protéines et des modalités de leur expression dans une cellule ou un tissu), de la métabolomique (les petites molécules métabolites), de la glycomique (les carbohydrates). En plus de l'identification et de la quantification des molécules ci-dessus, des techniques additionnelles analysent les dynamiques et les interactions des cellules et des tissus d'un système, incluant l'interactomique (interactions de toutes les molécules, surtout des protéines), la fluxomique (les changements dynamiques des molécules) et la bionique (les systèmes d'analyse du biome).

Des robots, des capteurs et des détecteurs automatisés rendent possible ces expérimentations et ces acquisitions de données à grande échelle. Les investigations d'un seul niveau de l'organisation biologique (telles que celles mentionnées ci-dessus), sont habituellement dénommées Biologie Systémique Systématique. D'autres parties de la Biologie Systémique Systématique comprennent la génomique fonctionnelle, la Biologie Systémique Intégrée qui

cherchent à intégrer différents types d'information et la Biologie Systémique Dynamique dont le but est de mettre en évidence comment l'ensemble biologique change au cours du temps. C'est ici que ces systèmes vont pouvoir être appliqués à l'étude de l'évolution.

L'approche biologie systémique concerne souvent le développement de modèles mécanistiques, tels que la reconstruction de systèmes dynamiques à partir des propriétés quantitatives de leurs éléments constitutifs élémentaires (Gardner et al. 2003 ; di Bernardo et al. 2005). Par exemple, un réseau cellulaire peut être modélisé mathématiquement en utilisant les méthodes en provenance des cinétiques chimiques et des contrôles théoriques.

Lors d'une récente réunion à Tokyo, les chercheurs impliqués dans le domaine encore très jeune de la biologie systémique ont relevé le défi de créer un modèle informatique d'une personne basé sur le moléculaire. Cet humain "virtuel" simulera les interactions entre des dizaines de milliers de protéines humaines et d'autres composantes cellulaires, comme, par exemple, les ARN non codants. Un tel modèle pourrait être créé dans les prochaines 30 années.

Si cet ambitieux projet se réalise, ses applications pourront être multiples. On peut imaginer toutes les implications d'un tel projet pour l'étude de l'évolution car on pourra créer non seulement des hommes virtuels actuels, mais aussi nos ancêtres virtuels.

## CHAPITRE VII.

### VII. CONCLUSIONS : HISTOIRE DES IDEES SUR L'EVOLUTION DE L'HOMME

Si l'on ne peut toujours pas répondre définitivement à la question d'où vient l'homme, on dispose néanmoins, comme ce travail a essayé de le démontrer, d'éléments de réponse.

Citer le nom du premier scientifique qui a posé la question de l'origine de l'homme est impossible car nous ne savons pratiquement rien de ce que furent les connaissances biologiques avant Aristote.

Les philosophes occupaient alors la place des scientifiques. Aristote (384 av. J.C.) fut le premier à étudier l'histoire naturelle d'un grand nombre d'espèces animales. Il s'est intéressé, en particulier, à la nutrition, à la respiration et à la génération. Concernant cette dernière, qui nous intéresse ici, il dit que l'être se reproduit semblable à lui-même, et si l'immortalité lui est refusée en tant qu'individu, il y atteint en tant qu'espèce. Aristote croyait à la génération spontanée et en un monde parfait. C'est pourquoi, il n'émit aucune idée évolutionniste.

Le millénaire qui suivit la fondation du christianisme fut une période malheureuse de stagnation intellectuelle, en ce qui concerne l'évolution, car les savants chrétiens du Moyen-Âge maintinrent l'idée d'une stricte fixité des espèces depuis la Création : l'essentialisme régnait en maître. Pour les essentialistes, tous les membres d'une espèce partagent la même essence. Cette dernière n'est pas affectée par des influences externes ou par des accidents occasionnels.

L'émergence de l'évolutionnisme ne pouvait se faire que s'il se produisait un affaiblissement de la vision du monde qui prévalait en Occident, jusqu'au XVIII<sup>e</sup> siècle et qui reposait sur deux affirmations majeures : 1) l'univers avait été construit par un Créateur intelligent ; 2) le monde était statique, invariable.

Cette émergence a été préparée par trois grands progrès scientifiques relativement indépendants : la philosophie naturelle (les sciences physiques avec leurs lois et l'idée que l'univers, dans son ensemble, avait évolué), la révolution géologique avec la prise de conscience que la surface de la Terre a subi et continue de subir des changements et les progrès de l'histoire naturelle avec la description de faunes et de flores entièrement nouvelles de toutes les régions du monde et qui n'avaient pas été décrites dans la Bible.

Le siècle qui s'est écoulé entre 1740 et 1840 a été crucial pour l'histoire de l'évolution, car c'est au cours de ce siècle que les concepts de progrès (la *scala naturae* ou grande Chaîne des Êtres avec continuité linéaire depuis le monde des objets inanimés et celui des plantes jusqu'aux animaux inférieurs, supérieurs et enfin à l'homme) et d'évolution sont apparus. Concernant l'évolution, Leibniz postula que même les espèces d'animaux ont de nombreuses fois été transformées, mais pour lui, cela n'impliquait pas une phylogénèse.

Il semble paradoxal de parler ici de Linné (1707-1778) car il était anti-évolutionniste. Cependant, il joua un rôle non négligeable dans l'évolutionnisme car il jeta les bases d'une classification hiérarchique naturelle qui, par la suite, imposa le concept de descendance d'ancêtres communs ; il remplaça la continuité de la vie par une hiérarchie de discontinuité.

Le concept d'évolution était "dans l'air" dans la seconde moitié du XVIII<sup>e</sup> siècle et certains historiens des sciences ont qualifié d'évolutionnistes des scientifiques comme Maupertuis, Diderot, Rötig, Herder, Goethe, et Kant. En réalité, tous ces « précurseurs » étaient des essentialistes qui expliquaient l'arrivée de nouveaux types par de nouvelles créations. Toutefois Maupertuis (1698-1759) introduisit, en France, la pensée de Newton. Pour lui, il y avait beaucoup trop de diversité et d'hétérogénéité dans la nature pour que le monde ait été créé par

« dessein ». Il expliquait l'origine du monde vivant par la génération spontanée d'animaux et de plantes et par l'élimination des déficients. Toutefois, cette dernière n'avait rien voir avec la sélection naturelle. Maupertuis étudia l'hérédité humaine (il fut capable de suivre la transmission de la polydactylie sur quatre générations), ce qui l'amena à expliquer l'apparition de nouveaux types (des espèces) par ce que nous appellerions aujourd'hui la spéciation par mutation (une nouvelle espèce survient lorsqu'apparaît un mutant). Ainsi, Maupertuis fut un précurseur de de Vries.

### **Du fixisme au transformisme**

Cependant, une vraie réflexion sur la non-fixité des espèces ne s'élabora qu'au siècle des Lumières, avec Maupertuis et surtout avec Georges Buffon (1707-1788). Ce dernier expose des opinions peu conformes à la Genèse et à l'Ancien Testament. Il propose que l'âge de la Terre soit de 75.000 ans et non 6.000 ans (il mentionnera même 3 millions d'années). Tout en s'intéressant à la variabilité, il énonce le concept d'espèce biologique. Auparavant d'Aristote jusqu'au XIX<sup>e</sup> siècle, l'espèce correspond à un type originel ; les individus, apparemment d'une même espèce se ressemblent. La variabilité se manifeste au sein de l'espèce définie en tant que type. Pour Buffon, une espèce biologique réunit les individus de différentes populations pouvant se reproduire entre eux, alors que pour les naturalistes, jusqu'en 1859, une espèce est essentialiste, c'est-à-dire qu'elle correspond à une entité stable et les individus qui la composent sont des variations autour de l'essence. Darwin est le premier à adopter une conception dynamique de l'espèce constituée d'un ensemble d'individus différents et interféconds. En élargissant ses observations, Buffon admet que les individus s'éloignent du type originel ou idéal en fonction de l'environnement. Buffon croyait à la possibilité d'une descendance d'ancêtres communs. Par conséquent, l'espèce n'est plus fixe.

Elève de Buffon, Jean-Baptiste de Lamarck (1744-1829) va émettre la première théorie cohérente de la modification des espèces. Dans son « Discours d'ouverture » du 11 mai 1800, Lamarck expose ses nouvelles théories évolutionnistes et les points principaux de sa théorie évolutionniste : l'ordre naturel se caractérise par la coexistence des espèces primitives et des espèces évoluées, la création continue des êtres les plus simples (par génération spontanée) et leur transformation progressive, la superposition des deux dimensions synchronique et diachronique, l'opposition des circonstances (ce sont ces dernières, c'est-à-dire l'environnement, qui sont responsables de la diversité des espèces), la fonction fait l'organe (les nouvelles circonstances entraînent de nouveaux besoins) et l'hérédité des caractères acquis (ce que Lamarck n'a jamais formulé ainsi). Lamarck va aller plus loin que Linné (qui classa l'homme près des singes) en faisant descendre l'homme du singe. Dans sa Philosophie zoologique (1809) il sort les sciences naturelles de la théologie. Toutefois, il admet le scalisme qui prétend que les espèces sont ordonnées selon une échelle naturelle du plus simple au plus complexe, aboutissant à l'homme. L'amélioration, un facteur interne, est à l'origine de la vie, même s'il ne se manifeste qu'au gré de facteurs externes, les circonstances ou maintenant, les changements de milieu. Le transformisme de Lamarck, fondé sur l'interaction des facteurs internes avec les facteurs externes, est encore présent dans les théories actuelles de l'évolution, mais selon des mécanismes génétiques (inscrits dans la séquence d'ADN) et épigénétiques (ici l'environnement influe sur l'expression des gènes) dénués de toute référence philosophique.

Lamarck fut critiqué par Georges Cuvier (1769-1832), créationniste notoire, qui refusait toute idée de transformation des espèces. Cuvier qui fonda l'anatomie comparée et la paléontologie, affirmait l'existence de différentes périodes de l'histoire de la vie sur la Terre séparées par des catastrophes. D'après Cuvier, si des espèces ont disparu, c'est uniquement parce qu'elles ont été décimées par des catastrophes naturelles : c'est le catastrophisme. En aucun cas,

elles n'ont pu s'adapter et évoluer vers d'autres espèces. Cuvier rejetait toute idée de transformation.

Etienne Geoffroy Saint-Hilaire (1772-1844) fut un grand spécialiste de l'anatomie comparée. Dès l'âge de 23 ans, il va énoncer son principe majeur de l'unité de plan d'organisation. Il va émettre la loi des connexions (qui préside comme cause à l'ordre et à l'harmonie qui règnent) et la loi de balancement (la compensation des caractères anatomiques). Si, dans ses premiers travaux, il n'était pas question d'évolutionnisme, dès 1833 il explique, dans un essai, pourquoi des animaux peuvent être différents malgré un plan d'organisation commun. Il a eu le mérite, pour la première fois, d'envisager des liens de descendance entre les espèces du passé et les espèces actuelles.

Après 1830, l'Académie des sciences de Paris organise un débat qui oppose le fixiste Cuvier au transformiste Etienne Geoffroy Saint-Hilaire. Ce conflit a un écho international et sanctionne pour longtemps toute idée de transformation des espèces en France. Il confirme l'influence de Cuvier sur la pensée scientifique française.

En Angleterre, Charles Lyell (1797-1875) fonde la géologie moderne. Il introduit les idées de Cuvier, mais c'est pour mieux les critiquer. Par contre, il s'intéresse à Lamarck dont les idées transformistes coïncident avec ses principes d'actualisme et d'uniformitarisme. L'actualisme affirme que les forces qui agissent dans la nature actuelle (érosion, dépôts éoliens, etc...) sont celles qui ont agi au cours de l'histoire. L'uniformitarisme complète l'actualisme en stipulant que l'intensité de ces forces a toujours été identique. Pourtant, les idées de Lamarck sont rejetées par la société anglaise.

### **Le darwinisme.**

1859 est une date-clé dans l'histoire de l'évolution des espèces. C'est celle de la publication par Charles Darwin (1809-1882) de : "De l'Origine des espèces au moyen de la sélection naturelle". Darwin propose une théorie évolutionniste matérialiste qui fait intervenir la variation et la sélection. Ses idées sont débarrassées de tout préjugé théologique ou philosophique. Grâce à ses propres observations et au travail des éleveurs, Darwin pense que les individus des espèces sexuées ont des différences entre eux. Or, les éleveurs exercent une sélection pour écarter les individus qui s'éloignent du type qu'ils souhaitent conserver. Darwin va transposer cette pratique dans la nature, d'où le nom de sélection naturelle. La sélection résulte du fait qu'à chaque génération, il naît plus d'individus que ne peuvent en supporter les ressources de l'environnement, une idée empruntée au pasteur et économiste Thomas Malthus (1766-1834).

Comment fonctionne la sélection naturelle ? Les individus d'une même espèce sont différents entre eux. Ils sont pourvus de caractères distincts qui en avantagent certains ou en défavorisent d'autres, selon les conditions du milieu (agents infectieux, prédateurs, accès à la nourriture) et selon les partenaires sexuels. Ceux qui survivent sont les plus aptes qui vont se reproduire et transmettre leurs caractères à la génération suivante.

Selon Darwin, qui ne connaissait pas les gènes, la micro-évolution suffit à expliquer l'apparition de nouvelles espèces, voire de nouvelles lignées, ce qui correspond à la macro-évolution. Ce schéma implique un processus graduel plus ou moins régulier, le gradualisme. Pour Darwin il n'existe pas de changements rapides ou de sauts dans l'évolution.

Cependant, ce principe gradualiste pose des problèmes : comment de nouvelles espèces ou de nouvelles lignées apparaissent-elles ? Comment de petites variations individuelles s'accumulent-elles pour conduire à de nouvelles espèces ? C'est toute la question de la spéciation.

Prise à la manière dont elle est présentée par Darwin, la sélection naturelle est une tautologie. Beaucoup d'idées fausses ont été émises à propos de la sélection naturelle. Pour

beaucoup de biologistes, la sélection naturelle est un processus implacable qui élimine les individus les moins aptes. Pourtant, la sélection naturelle n'est pas la loi du plus fort, elle signifie seulement que la descendance diffère selon les individus et que cette diversité va agir sur l'environnement. La sélection s'exerce dans le cadre des relations entre les individus, mais aussi avec leur milieu. La compétition joue également son rôle pour accéder aux meilleures ressources de nourriture, occuper les meilleurs abris, avoir des partenaires sexuels. Mais ce n'est qu'un facteur parmi d'autres, tous participant à la sélection naturelle. Il faut attendre 1871 pour que Darwin publie "La descendance de l'homme et la sélection sexuelle". Le dimorphisme sexuel, des différences morphologiques entre les mâles et les femelles, est observé dans certaines espèces, par exemple chez les paons. Pour Darwin, la compétition entre les mâles et les choix faits par les femelles sont une source de variabilité de la même façon que la sélection naturelle et les contingences. Darwin ne parle pas de l'homme dans l'Origine des espèces. Il va en parler dans cet ouvrage, dans un chapitre qu'il intitule "Affinités et généalogie de l'homme". Il s'étend ici sur la place de l'homme dans la nature et sur la patrie et l'antiquité de l'homme. Pour Darwin, l'homme ressemble aux singes anthropomorphes supérieurs, il situe son origine dans un pays chaud, à l'Eocène, en s'écartant du groupe des catarrhiniens. Il était frugivore. Darwin pense que la sélection naturelle ne peut pas rendre compte de toute l'évolution, et, en particulier, des différences entre les populations humaines.

Mais Darwin n'est pas seul à avoir proposé que les espèces évoluent sous l'influence de la sélection naturelle. Avant lui, Wallace avait fait cette proposition.

Alfred Russel Wallace (1823-1913) était également anglais, mais il était très différent de Darwin. Wallace publia en 1855, avant l'Origine des espèces, son célèbre article "Sur la loi qui a présidé à l'introduction de nouvelles espèces", article qui est une préfiguration de la théorie de l'évolution. Wallace qui était convaincu de l'évolution depuis 1845, rechercha alors les facteurs responsables du changement évolutif. Il conclut que ce dernier est dû à la lutte pour l'existence par une sélection "stabilisante". Il exposa sa thèse très clairement dans un article de 1858. Par conséquent, Wallace était arrivé aux mêmes conclusions que Darwin, mais avant lui. Pourtant son article fut lu devant la Linnean Society de Londres, après celui de Darwin, le 1<sup>er</sup> juillet 1858. Wallace n'en tint pas rigueur à Darwin. Il ne publia jamais sa version de la théorie et refusa de mettre en question la déclaration de priorité de Darwin et c'est même lui qui proposa le terme darwinisme et qui le définit et le défendit dans son ouvrage publié en 1889 et intitulé "Darwinisme". Contrairement à Darwin, Wallace n'est pas gêné pour parler de l'homme et il envisagera notre évolution dès le début de ses travaux.

Un autre défenseur de Darwin fut Ernst Haeckel (1834-1919). Ces travaux exercèrent une immense influence, non seulement en Allemagne où il était plus connu que Darwin, mais dans toute l'Europe. Son ouvrage le plus célèbre, *Anthropogénie*, fut traduit dans de nombreuses langues. Il situe l'origine de l'homme à l'Eocène, dans un continent aujourd'hui disparu qu'il appelle la Lémurie, et fait du Pithécanthrope, découvert par Dubois en 1891, une forme de passage des grands singes à l'homme, le chaînon manquant. Sa contribution majeure à l'histoire de l'origine des espèces, a été la théorie de la recapitulation, l'ontogenèse recapitule la phylogenèse, c'est-à-dire que le développement d'un individu retrace toute l'histoire de sa lignée.

Darwin, comme tous ses contemporains, croyait à la transmission des caractères acquis car il ignorait les travaux sur les pois de Gregor Mendel (1822-1884), sur lesquels reposent les lois de la transmission des gènes et les notions de caractères récessifs et dominants, travaux publiés en 1865 mais diffusés seulement en 1902.

Auguste Weissmann (1834-1914) élimine définitivement l'idée fautive de la transmission des caractères acquis en distinguant les cellules somatiques (celles du soma) des cellules germinales (les cellules sexuelles, spermatozoïdes et ovules) qui, seules, transmettent les gènes

au fil des générations. Les caractères du soma (du corps) n'influent pas sur les cellules germinales.

### **Le mutationnisme**

Au début du XX<sup>e</sup> siècle, Hugo De Vries (1848-1935) et d'autres, redécouvrent les lois de Mendel. Avec Thomas Morgan (1866-1945) ils inventent la génétique et établissent que la variabilité résulte de mutations. Les concepts de gènes et de mutations sont paradoxaux car les gènes sont le support à la fois de l'hérédité et de la variabilité. Si les mutations sont le plus souvent délétères, certaines peuvent donner naissance à des caractères nouveaux, quelquefois monstrueux.

Cette théorie dite mutationniste pose un problème car il faut expliquer comment ces mutations diffusent au sein de la population. En fait, le mutationnisme de De Vries (l'apparition soudaine de nouveaux caractères) s'oppose au modèle du gradualisme défendu notamment par les mathématiciens. Le gradualisme porté par le développement de la génétique des populations va s'implanter, car des outils mathématiques fondés sur les statistiques, permettent de calculer la fréquence des gènes dans une population d'une génération à l'autre, de noter ses variations et ainsi, de suivre l'action de la sélection naturelle et la micro-évolution. Ces données sont en accord avec le gradualisme.

### **La théorie synthétique**

Dans les années 1940, Theodosius Dobzhansky (1900-1975), Julian Huxley (1887-1975), George Simpson (1902-1984), Ernst Mayr (1904-2005), Romuald Fisher (1890-1962), John Haldane (1892-1964) et d'autres, fondent la théorie synthétique de l'évolution appelée aussi néodarwinisme. La théorie synthétique préconise une évolution graduelle (le gradualisme) qui entraîne la variation sur laquelle va agir la sélection naturelle, l'amélioration, une complexité progressive des organismes (le scalisme). Tout caractère a été sélectionné au cours de l'évolution et il est bien adapté.

### **Evo-dévo et les mécanismes**

En 1977, le paléontologue Stephen Jay Gould (1941-2002) publie "Ontogeny and Phylogeny". Ce livre va marquer le retour des études évolutionnistes sur l'ontogenèse, presque un siècle après la théorie de la récapitulation d'Haeckel et un siècle et demi après les lois de divergence de Von Baer, avec l'idée de rechercher des mécanismes expliquant l'évolution. Cette approche est maintenant appelée Evo-dévo.

Les concepts-clés d'évo-dévo sont la nature de la variation du développement (reprogrammation, biais, contraintes, dérive, normes de réaction du développement), la réutilisation des gènes du développement dans l'évolution (co-optation, exaptation, cassettes des gènes du développement, paramorphisme), les aspects de la conservation évolutive (plans d'organisation, stade phylotypique, zootype, homologie), les facteurs promouvant le changement évolutif (modularité, dissociabilité, évolvabilité, duplication et divergence), les aspects évo-dévo de la sélection naturelle et les hétérochronies.

Dans les années 1980, on note un grand engouement pour les hétérochronies, dont la néoténie est un cas particulier. L'idée de néoténie est fondée sur la ressemblance entre la forme générale du crâne d'un homme adulte avec celui d'un grand singe jeune qui a une boîte crânienne volumineuse avec un os frontal redressé dominant une face courte et en retrait. Ces proportions changent chez les grands singes au cours de la croissance, contrairement à l'homme. Par conséquent, l'homme est tel qu'il est grâce à la conservation de caractères juvéniles. Si une telle hypothèse est plausible pour les proportions du crâne, elle n'est pas valable pour d'autres parties

du corps, comme par exemple, les longues jambes de l'homme. Au cours de l'évolution, la durée et la vitesse du développement de certains caractères ont varié, et les hétérochronies sont le reflet des liens existant entre ces variations du développement et la morphologie des organismes. On s'intéresse aux relations entre la durée des époques de la vie et les vitesses de croissance qui les caractérisent, d'une part et d'autre part, aux différences morphologiques entre espèces apparentées. Par exemple, les hétérochronies pourraient expliquer les différentes morphologies des grands singes africains. Bien sûr, les hétérochronies n'expliquent pas toutes les modifications morphologiques observées dans la nature. Toutefois elles expliquent des différences morphologiques dues non à des mutations de gènes, mais à des modifications de leur expression qui entraînent des variations des différentes périodes du développement. Ainsi la théorie synthétique qui attribuait la variabilité aux seules mutations, est complétée.

La néoténie a séduit car elle suppose l'existence d'une loi interne, tout comme la récapitulation de Haeckel.

Un autre exemple est celui de l'exaptation. Ce concept concerne des caractères qui n'ont pas été sélectionnés pour la fonction qui leur est reconnue aujourd'hui. On sait maintenant que les pattes (ou quelque chose d'approchant) existaient déjà chez les poissons sarcoptérygiens et que les membres pairs n'ont été "exaptés" pour la marche sur terre que secondairement. Ce mode de locomotion a été sélectionné au cours de l'évolution pour devenir très spécialisé.

La co-option de gènes existants pour de nouvelles fonctions, est un aspect de l'exaptation. L'exaptation s'oppose à l'adaptation.

Evo-dévo a remis en lumière la question des contraintes morphologiques liées au développement et à la croissance des organismes. Ces derniers ont une histoire et un héritage phylogénétique qui impose des contraintes à leur variabilité et, par conséquent, à leur adaptabilité. François Jacob parle des contraintes comme « jeu des possibles », tout n'est pas permis. Un caractère peut être la conséquence d'autres propriétés sans avoir été sélectionné, ce caractère est alors uniquement la conséquence de contraintes.

### **La théorie neutraliste**

L'apparition de nouvelles connaissances font que les théories évoluent. La théorie de l'évolution n'a pas échappé à ce principe. Les progrès de l'étude de la structure du génome ont démontré que seule une partie de l'ADN (autour de trois pour cent) code des protéines. Chez les primates et chez l'homme, des régions étendues du génome semblent "silencieuses" : elles se dupliquent et ne sont pas soumises à la sélection ; elles sont neutres, c'est-à-dire que quoi qu'il leur advienne, cela n'entraîne pas de conséquence sur l'organisme. Constatant cela, le japonais Motoo Kimura (1924-1994) a proposé, dans les années 1970, une théorie dite neutraliste de l'évolution. Au cours de l'évolution, des mutations (duplications, délétions...) sans effet s'accumulent dans les génomes. En réalité, ces régions ne sont pas si neutres : elles ne codent pas de protéines, mais elles interviennent dans le jeu complexe de la régulation et de l'expression des gènes.

La théorie neutraliste explique l'évolution des fréquences des gènes par les seuls effets de la dérive génétique, par effet d'échantillonnage, et des variantes apparues par mutation, et ceci, en l'absence de sélection. Le neutralisme explique l'essentiel de l'évolution moléculaire et l'extraordinaire polymorphisme qui caractérise les populations sexuées.

### **La théorie de l'équilibre ponctué**

Gould et Eldredge, étudiant l'évolution d'espèces d'invertébrés fossiles, ont mis en évidence des périodes de relative stabilité, ou d'équilibre, entrecoupées de phases de changements rapides.

Ils ont appelé cela théorie de l'équilibre ponctué. Leur démonstration s'appuie sur le registre fossile des trilobites, des arthropodes marins qui ont vécu du Cambrien à la fin du Permien (de -540 à -250 millions d'années). Gould et Eldredge et d'autres ont observé que certaines strates géologiques correspondent à des bouffées évolutives, tandis que d'autres témoignent d'une stabilité de cette faune.

Cette théorie a eu de grandes répercussions en paléanthropologie, en révélant la diversité des espèces fossiles de notre lignée qui, d'une branche linéaire, est devenue un buisson.

### **Le darwinisme revisité**

L'essence du darwinisme est que la sélection naturelle est une force créative qui opère par le succès reproductif différentiel d'organismes individuels, ce qui implique gradualisme et micro-évolutionnisme. Or, le gradualisme, le néodarwinisme et la théorie synthétique n'expliquent ni l'apparition, ni le maintien de modifications majeures comme les remaniements importants de la structure des chromosomes ou des plans d'organisation des espèces. Les mutations, la dérive génétique et les migrations sont des moteurs de l'évolution. D'autre part, on peut considérer que les espèces ne sont pas seulement des classes mais aussi des entités distinctes, se comportant comme d'authentiques "individus darwiniens", et par conséquent, comme des cibles possibles de la sélection. En fait, il en est de même de la hiérarchie complète des niveaux envisageables de sélection allant des gènes aux clades, en passant par les lignées cellulaires, les organismes, les dèmes et les espèces, ce qui entraîne la notion de sélection hiérarchique.

La sélection entre espèces est, alors, un facteur important qui fournit la base d'une théorie propre de la spéciation et d'une reformulation de la macro-évolution. Elle peut agir au niveau propre de l'espèce, entraînant alors une dérive et le changement directionnel.

Ainsi, la vision darwinienne est étendue et généralisée.

### **Du singe à l'homme par la paléontologie**

Dès l'acceptation de la notion d'évolution biologique, après les années 1860, il devenait nécessaire de décider du rapport phylogénétique entre l'homme et les singes. Les résultats furent surprenants, en particulier entre 1860 et 1930.

Certains refusèrent la séparation homme et grands singes. Pour ces partisans de l'évolution polyphylétique, l'homme n'était pas classé à part des singes, mais entremêlé à eux : chaque variété de l'espèce humaine (on parlait de race à l'époque) était placée phylogénétiquement plus près d'une espèce particulière de singe que d'une autre variété humaine. Ainsi, les premières hypothèses polyphylétiques, proposées durant la seconde moitié du XIX<sup>ème</sup> siècle par le suisse Vogt, l'allemand Schaafhausen et les français Hervé et Hovelacque, établissaient une filiation entre les hommes d'Asie et l'orang-outan ou les hommes d'Afrique avec le gorille et le chimpanzé.

Au début du XX<sup>ème</sup> siècle, les espèces fossiles dont les restes étaient plus abondants qu'auparavant, furent incorporés à ces schémas polyphylétiques (par exemple d'une part, hommes d'Afrique, gorille et homme fossile de Néanderthal et d'autre part, hommes d'Asie et d'Europe, orang-outan et homme fossile d'Aurignac).

Toutefois, l'accumulation de découvertes d'hommes fossiles rendait difficilement acceptable les conceptions d'une humanité diluée dans un ensemble généalogique plus large et les dernières propositions polyphylétiques datent du début des années 1930.

En 1927, Piveteau (1899-1991) écrit que le problème des origines de l'homme n'a pu être posé d'une façon précise qu'à une date très récente. Comme Piveteau, les autres paléontologues,

en particulier français, Boule, Vallois, Genet-Varcin et de Bonis, changèrent plusieurs fois d'opinions, au gré des progrès des connaissances et des découvertes de nouveaux fossiles, faisant remonter les origines de l'homme du Pliocène à l'Eocène et d'un haplorrhinien non spécialisé au chimpanzé. Il fallut attendre un élève d'Arembourg, Yves Coppens, pour disposer de propositions plus ciblées. Yves Coppens (1934-...), partant de la constatation qu'en Afrique Orientale, en 25 ans de recherches, on a recueilli des centaines de milliers de restes de vertébrés, dont deux mille d'hominidés, mais pas le moindre reste de Panidé, propose en 1982, ce qui a été appelé "L'East Side Story". Selon cette hypothèse, il y aurait eu sélection sur place, sans aucun mouvement, en fonction d'un environnement qui se transformait lui-même, après soulèvement de l'ensemble de l'Afrique Orientale, à la suite d'une réactivation du "rifting", les Panidés à l'ouest étant les descendants occidentaux des ancêtres que nous partageons avec eux et les hominidés étant les descendants orientaux de ces mêmes ancêtres. Ces hominidés sont caractérisés par la bipédie, un gros encéphale et des outils. Trois genres successifs qui vont se succéder en épis, vont illustrer ce Primate supérieur, *Pré-Australopithecus*, *Australopithecus* et *Homo*.

Ces changements d'opinions sont bien le reflet des problèmes qui se posent pour comprendre les modalités du passage des grands singes à l'homme. Les données anatomiques des Hominoidea, si elles sont nécessaires, ne sont pas suffisantes. La connaissance du contexte de la découverte d'un fossile est primordiale. De plus, il ne faut pas se limiter à une étude des restes crânio-dentaires, mais considérer également le squelette post-crânien. Un autre problème majeur est la reconnaissance du caractère considéré, plus on est proche d'une dichotomie, plus les caractères sont indifférenciés, l'approche néontologique s'oppose à l'approche temporelle. S'y ajoutent d'autres problèmes comme le biais géographique (les travaux de terrain ont été focalisés sur l'Afrique, surtout orientale), l'hyper-utilisation des concepts du cladisme et, en particulier, de la parcimonie qui ne vient pas éclairer les décisions.

Malgré toutes ces difficultés, on a pu classer les découvertes des Hominidae fossiles. On peut, avec Senut, suivre ce classement en descendant le temps. Parmi les grands singes fossiles, on trouve, en Afrique, à l'Oligocène supérieur *Kamoyapithecus*, au Miocène inférieur, les *Proconsul*, au Miocène moyen *Afropithecus*, *Moropithecus*, *Kenyapithecus* (Ngorora) *Otavipithecus*, *Chororapithecus abyssinicus*, au Miocène supérieur *Samburupithecus*, *Nakalipithecus nakayamai*, et les *Hominoidea* indéterminés de Lothagan et de Lukeino, en Europe *Oreopithecus bamboli*, *Ouranopithecus*, et *Dryopithecus*, et en Asie *Ramapithecus* et *Sivapithecus*.

Parmi les Hominidea du Pliocène on peut situer, tout en sachant qu'il s'agit de classements qui sont discutés, parfois très vivement, *Ardipithecus ramidus* et *kadabba*, *Praeanthropus*, *Australopithecus antiquus* et les autres Australopithèques, *Kenyanthropus platyos*, les *Paranthropus* et les premiers représentants du genre *Homo*, *Homo habilis*, *Homo rudolfensis* et *Homo ergaster*. Récemment, à ces Hominoidea du Pliocène, sont venus s'ajouter des Hominidea du Miocène supérieur : *Orrorin tugenensis* et *Sahelanthropus tchadensis*. On recense ainsi au moins 14 pré-humains.

La phylogénie des hominidés a été très discutée et de nombreux scénarios ont été proposés dans les années 1980, presque autant de scénarios que d'auteurs. Malgré ces divergences un scénario revient le plus souvent, celui d'un ancêtre (*H. habilis* ou *H. ergaster*) qui serait sorti d'Afrique pour envahir le reste du monde. On retrouve les premières traces de cette sortie d'Afrique en Géorgie, il y a un peu moins de 2 Ma et ensuite en Asie. Un point, pourtant, met tout le monde d'accord : il y a environ 100.000 ans, le monde était peuplé d'humains, mais très différents les uns des autres, des Néanderthaliens en Europe, des *erectus* robustes en Asie et des hominidés plus graciles au Moyen-Orient et en Afrique. Or, quelques 70.000 ans plus tard, on ne retrouve partout que *Homo sapiens*. Que s'est-il passé ? Là aussi, beaucoup d'hypothèses ont été avancées. Un problème beaucoup étudié est celui de l'apparition, mais surtout de la disparition, des Néanderthaliens. Ces derniers ont envahi toute l'Europe. Ils ont été beaucoup étudiés dans

notre pays, car c'est en France qu'on a découvert de nombreuses traces de leur passage. Boule en a donné une description anatomique très précise, mais il les a présentés comme des brutes. De Lumley a recensé tous les sites qui ont livré des restes de Néanderthaliens et il décrit des Anté-néanderthaliens. Les Néanderthaliens posent beaucoup de questions, parmi lesquelles, en-dehors de pourquoi et comment ont-ils disparu, on trouve : ont-ils rencontrés les humains modernes ? Sont-ils entrés en compétition ? si oui, de quelles manières ? Se sont-ils croisés ? Si oui, ont-ils été incorporés dans le pool génique des humains modernes ?

Pour essayer de répondre à toutes les questions soulevées par les paléontologues, des études de caryotypes et de biologie moléculaire ont été entreprises.

### **Du singe à l'homme par les chromosomes et la biologie moléculaire.**

L'analyse du caryotype de quelques 200 espèces et sous-espèces de mammifères, y compris des primates, a démontré que les remaniements chromosomiques sont fréquents, mais ne s'accumulent pas au même rythme selon les groupes. Le modèle classique de l'évolution par bipartition, issu des études de Dobzanski chez la *Drosophile*, ne peut pas s'appliquer. Dutrillaux propose de lui substituer un modèle par réseau.

Les mécanismes possibles induisant la modification des structures chromosomiques sont l'apparition de structures nouvelles et l'accroissement de structures pré-existantes, une modification de la formule chromosomique par mal ségrégation ou fusion chromosomique et la formation de chromosomes nouveaux. Si, par exemple, on compare le caryotype de l'homme à celui du chimpanzé, on constate que si l'homme a 46 chromosomes, le chimpanzé en a 48, ces deux espèces diffèrent, par ailleurs, par 9 différences majeures. D'après les comparaisons avec les autres grands singes, trois semblent s'être produites sur la lignée humaine. Il a été possible de reconstituer le proto-caryotype ancestral de vertébré de 450 Ma et de proposer également un modèle de caryotype ancestral de primates.

Maintenant que des séquences de génome entier sont disponibles pour des espèces de plus en plus nombreuses, les études de génomique comparative apportent de nouvelles informations sur notre évolution.

Dès 1975, les premières comparaisons de séquences de protéines entre l'homme et le chimpanzé avaient démontré que ces deux espèces diffèrent très peu, de quelques pour cent seulement. Trente ans plus tard, les séquençages des génomes complets de ces deux espèces ont confirmé les premières études : la divergence des deux génomes n'est que de 1,23 %. Malgré cela, il y a de nombreuses différences entre les deux génomes, comme, par exemple, des différences dans les éléments transposables, les insertions et délétions, les variants du nombre de copies et dans les gènes. Se pose, alors, la question de savoir ce qui nous fait humain.

Malheureusement, l'approche moléculaire n'a pas encore permis de reconstruire les liens phylogénétiques des hominoïdés, ni de préciser les temps de divergence.

### **Du singe à l'homme : synthèse de données divergentes.**

Les études qui tentèrent de reconstruire les liens phylétiques des hominoïdés, en utilisant des caractères anatomiques, arrivèrent à des conclusions différentes en ce qui concerne les relations de parenté entre les grands singes et l'homme. De plus récentes analyses génétiques démontrent que l'homme et les chimpanzés forment un groupe-frère, avec les gorilles, l'orang-outan et les gibbons phylogénétiquement plus éloignés, confirmant ainsi ce que certaines analyses des restes fossiles avaient livré avant les données de la biologie moléculaire.

Les données moléculaires sont maintenant suffisamment fournies pour établir un arbre phylogénétique dans lequel la longueur des branches est pratiquement proportionnelle au temps, un âge maximal absolu peut-être estimé pour chaque nœud de l'arbre. Les ressemblances anatomiques au sein des Hominoidea suggèrent que leur ancêtre commun était un grand singe frugivore, se suspendant par les membres supérieurs, vivant en milieu tropical.

On attendait beaucoup du séquençage des génomes pour comprendre nos origines. S'il a effectivement permis de rapprocher sans ambiguïté l'homme et le chimpanzé, la date de leur divergence n'est pas encore totalement définie, car déduire une chronologie à partir de l'étude des génomes, n'est pas évident. L'un des apports de la génétique est d'avoir révélé un paradoxe : il y a un décalage entre l'histoire des gènes (divergence) et l'histoire des espèces (spéciation). Si le chimpanzé est le cousin de l'homme pour une majorité de gènes, le gorille l'est également mais pour d'autres gènes.

De même, les études génétiques, études d'antigènes, étude de l'ADN des mitochondries et du chromosome Y, n'ont pas (encore) permis de répondre à la question : où est quand l'homme moderne est-il apparu ? En Afrique, en Asie ou sur plusieurs continents à la fois, il y a 100.000 ans ou plus tôt ? A-t-il remplacé les populations précédentes ou s'est-il métissé avec elles ? Là aussi, il n'y a pas de consensus réel, ni entre les paléontologues entre eux, ni entre les biologistes moléculaires entre eux, ni entre les paléontologues et les biologistes moléculaires. Plusieurs scénarios existent dont les deux principaux sont celui du remplacement (dit de l'Arche de Noé) et celui du multirégionalisme (hypothèse de l'évolution réticulée). Dans le premier, l'homme moderne serait apparu de façon unique sur l'un des continents, en Afrique pour la plupart des auteurs, en Asie pour d'autres, et aurait ensuite migré dans les autres continents, remplaçant les populations archaïques qui y vivaient. Dans le deuxième, l'homme moderne serait apparu progressivement sur plusieurs continents, à partir des *Homo erectus*, puis des *Homo sapiens* archaïques locaux. Un troisième scénario, une variante du précédent, est celui de l'hybridation /assimilation.

Une question tout aussi débattue est celle de l'hominisation. De nombreux scénarios d'hominisation ont été proposés qui diffèrent selon la période que l'on considère, durant le siècle qui a suivi la parution de l'Origine des espèces, ou bien durant ces quatre dernières décennies. On peut dénombrer pas moins de 21 caractères qui s'enchaînent mutuellement pour expliquer l'hominisation. Parmi eux, trois sont cardinaux : la bipédie, les outils et le langage. La bipédie qui n'est pas le propre de l'homme et qui n'est pas unique, mais qui est permanente chez l'homme, n'est pas apparue de manière isolée et indépendante dans notre espèce, elle est liée, comme le souligne Senut, à un environnement particulier qui a été modifié, notamment par le climat et ses changements. Pour Dambricourt-Malassé, c'est la flexure de la base du crâne, due à la rotation du basi-sphénoïde, qui est à l'origine de la bipédie humaine.

Quand l'outil a-t-il été fabriqué pour la première fois ? Il est très difficile de répondre à cette question : plusieurs espèces d'hommes sont associées à des outils taillés. De plus, l'outil ne serait plus le propre de l'homme. De nombreuses techniques de taille sont utilisées. Le langage est-il le propre d'*Homo sapiens sapiens* ? Là aussi, il est difficile de répondre à cette question : *homo neanderthalensis* aurait eu, au plan anatomique, la capacité de parler. Mais a-t-il vraiment parlé ? Il en est de même pour *Homo habilis*, *Homo rudolfensis* et *Homo ergaster*. Le problème de l'émergence du langage n'est pas encore résolu.

### **Perspectives d'avenir**

On peut essayer, si non de prévoir l'avenir, du moins de proposer quelques directions qui pourraient être suivies par la recherche évolutionniste. Les techniques moléculaires permettent maintenant de voir l'évolution en action (chez *E. Coli* placé en milieu minimal supplémenté en

glycérol, on peut suivre les mutations qui surviennent et déterminer les changements qui sont sélectionnés), et de constater que l'évolution peut être rapide dans certains cas, comme celui des poissons cichlides des grands lacs africains (le taux de spéciation est remarquablement élevé, et le mécanisme de leur spéciation est l'isolation répétée).

L'épigénétique, grâce à la biologie moléculaire, revient au premier plan. Le code génétique n'est pas seul, comme on l'a longtemps crû. Il faut tenir compte également du code histone.

Des changements d'expression génique peuvent survenir, non pas en changeant la séquence d'ADN mais en modifiant la méthylation de l'ADN et le remodelage de la chromatine. Ces modifications épigénétiques sont héritées. Il existe un lien direct entre la présence d'une marque épigénétique et la détermination du destin cellulaire chez un embryon de mammifère. Les changements épigénétiques sont cruciaux pour le développement et la différenciation de types cellulaires variés dans un organisme. Des facteurs environnementaux peuvent altérer l'épigénome. La régulation épigénétique du génome permet de combattre les effets potentiellement délétères des éléments transposables actifs. L'empreinte parentale, tout comme l'inactivation du chromosome X, est une modification épigénétique particulière qui entraîne une fonction différente d'un des deux allèles parentaux.

Des travaux récents suggèrent que la capacité de modifier l'empreinte des gènes et d'apporter des modifications épigénétiques dans le génome jouerait un rôle important dans la spéciation.

De nombreuses anomalies du développement et diverses maladies chez l'homme et chez la souris, sont liées aux gènes soumis à l'empreinte.

Ce qui différencie le plus l'homme des autres mammifères et de ses apparentés les plus proches en particulier, est la taille de son cerveau. Connaître ce qui fait que le cerveau de l'homme est différent de celui des autres hominoïdes est un problème étudié depuis longtemps. Le séquençage des génomes de l'homme, du chimpanzé et d'autres primates, a relancé l'étude de ce problème car on peut maintenant rechercher les changements génomiques qui sont propres au cerveau humain. Aussi, des études ont été entreprises concernant la génomique comparative des primates et l'évolution du cerveau humain, l'émergence d'une série pensante génome entier pour la génomique comparative des primates, les différences génomiques parmi les lignées de primates, les futures ressources de la génomique comparative et les directions pouvant être suivies, et les approches pour trouver des gènes critiques pour la cognition spécifiquement humaine. Les premiers résultats démontrent que les principaux mécanismes moléculaires responsables de l'évolution génomique sont des polymorphismes nucléotidiques isolés, des duplications de gènes/segments, des réarrangements génomiques et des pertes de matériel génétique. La neurogénomique évolutive est née. On a déjà mis en évidence que plusieurs gènes ou régions géniques font que nous sommes différents des primates. Une autre approche est celle des études fonctionnelles à la recherche de fonctions spécifiques à l'espèce humaine. Là aussi, les premiers résultats sont prometteurs.

Une autre approche est celle de l'imagerie. En combinant diverses techniques (imagerie par résonance magnétique fonctionnelle et tomographie par émission de positon), il a été possible de comparer l'expansion corticale des cerveaux du singe et de l'homme et d'envisager de cartographier la totalité des structures et des fonctions du cerveau de l'homme et de ses apparentés les plus proches.

L'étude du développement permet quelquefois de mettre en évidence des mécanismes qui pourraient déterminer le changement évolutionniste. Ainsi, l'étude de la manière dont le développement gouverne la taille relative et le nombre de molaires chez la souris a permis de faire des prévisions sur ce phénomène. Ces prévisions ont été appliquées avec succès à une série d'espèces animales, démontrant ainsi un lien remarquable entre développement et biologie de

l'évolution et la possibilité d'appliquer des règles du développement ayant une prévision évolutionniste dans des systèmes naturels.

La biologie systémique, née dans les années 1970, est l'étude systématique des interactions complexes des systèmes biologiques en utilisant une nouvelle perspective, l'intégration au lieu de la réduction. Elle a abouti à proposer, en 1997, le premier modèle quantitatif du métabolisme d'une cellule (hypothétique). Maintenant, la biologie systémique tend à obtenir, intégrer et analyser les données complexes de sources expérimentales multiples en utilisant des techniques interdisciplinaires (transcriptomique, protéomique, métabolomique, interactomique, fluxomique, biomique). Une de ses composantes est la Biologie Systémique Dynamique qui étudie les changements des ensembles biologiques au cours du temps.

Les spécialistes de biologie systémique prévoient de créer, dans les prochaines dizaines d'années, un homme "virtuel. La porte sera, alors, peut-être ouverte pour la re-création de nos ancêtres.

## NOTES

1. « En effet, la plus naturelle des fonctions pour tout être vivant parfait, qui n'est pas incomplet ou dont la génération n'est pas spontanée, c'est de produire un autre vivant semblable à soi : l'animal produit un animal, la plante une plante, pour participer à l'éternel et au divin autant que possible ; tous les êtres en effet y aspirent et c'est à cette fin qu'ils agissent en toute leur activité naturelle (le terme "fin" a deux acceptations : d'une part le but lui-même, de l'autre le sujet pour qui ce but est une fin). Puis donc qu'il est impossible de communier à l'éternel et au divin de manière continue — car aucun être corruptible ne peut persister dans son identité et son unité individuelle —, c'est dans la mesure où chacun peut y avoir part qu'il communie, l'un plus, l'autre moins ; et s'il persiste dans l'être, ce n'est pas en lui-même mais semblable à lui-même, non pas dans son unité individuelle mais dans l'unité de l'espèce » . (Aristote, *De l'âme*, 11, 3, 4 I 5a-b).

2. « On retrouve en tout cas chez les animaux un point commun avec les végétaux : ceux-ci tantôt proviennent d'une semence fournie par d'autres plantes, tantôt naissent spontanément, par la formation d'un principe qui joue le rôle de semence ; et parmi ces derniers les uns reçoivent leur nourriture de la terre, les autres se développent sur d'autres plantes [les parasites, comme le gui], ainsi qu'il est dit dans le traité *Des plantes*. De même aussi, parmi les animaux, les uns naissent d'animaux et présentent avec eux une parenté de forme, les autres ont une génération spontanée et ne viennent pas de parents semblables à eux-mêmes : il y en a qui naissent de terre en putréfaction ou de végétaux, comme c'est le cas pour beaucoup d'insectes, d'autres naissent à l'intérieur même des animaux à partir des déchets qui se forment dans les organes [par exemple, les vers intestinaux] » (Aristote, *Histoire des Animaux*, V, 1, 539a).

« Les êtres qui se forment de cette façon [génération spontanée], aussi bien dans la terre que dans l'eau, naissent tous manifestement au milieu d'une putréfaction avec mélange d'eau de pluie. En effet, alors que la partie douce se sépare et constitue le principe en formation, le résidu prend cette forme particulière [se putréfie]. Rien ne naît d'une putréfaction, mais d'une coction. La putréfaction et les matières pourries sont le résidu de ce qui a subi une coction. Les animaux et les végétaux naissent dans la terre et dans l'eau, parce que dans la terre existe de l'eau, dans l'eau du souffle, et que celui-ci est tout entier pénétré de chaleur psychique, si bien que tout est, en quelque sorte, plein d'âme. Aussi des êtres ne tardent pas à prendre forme dès que cette chaleur est enclose en un point. Elle se trouve enclose quand s'échauffent les liquides renfermant des éléments solides, et il se forme alors une espèce de bulle d'écume. Quant au degré de noblesse qui caractérise le genre en gestation, il dépend de l'enveloppe qui enferme le principe psychique. Et dans ce domaine, un rôle est joué à la fois par le milieu et par la substance qui est enclose » (Aristote, *De la génération des animaux*, III, 11), 762a.

3. « Comme principes de la génération on pourrait poser à juste titre le mâle et la femelle, le mâle comme possédant le principe moteur et générateur, la femelle le principe matériel. Par mâle nous entendons l'être qui engendre dans un autre, et par femelle l'être qui engendre en soi. Voilà pourquoi, quand on parle de l'univers, on attribue à la terre une nature féminine et le nom de mère, et au ciel, au soleil et aux autres corps du même genre, le nom de générateurs et de pères » (Aristote, *De la génération des animaux*, 1, 2, 716a).

4. « Lorsque la sécrétion de la femelle, contenue dans l'utérus, se coagule sous l'influence de la semence du mâle, l'action de cette dernière est voisine de celle qu'exerce la présure sur le lait. Ainsi, quand les parties solides se rassemblent, le liquide s'en va et, les éléments terreux se desséchant, des membranes se forment à l'entour sous l'effet de la nécessité et aussi par une certaine finalité. En effet, c'est une nécessité que la surface des

objets se dessèche quand ils s'échauffent ou se refroidissent, et il faut que le vivant [l'embryon] ne baigne pas dans un liquide mais s'en trouve séparé, (Aristote, De la génération des animaux, II, 4, 7396) ».

5. « Dans l'embryon, où d'une certaine manière tous les organes se trouvent en puissance, c'est le principe qui manifeste sa présence en tout premier lieu. Voilà pourquoi le cœur est la première partie qui se différencie et existe en acte. Ce fait est confirmé non seulement par l'observation (qui le constate effectivement) mais aussi par le raisonnement. En effet une fois l'embryon distinct de ses deux parents, il doit vivre d'une vie propre, comme un fils qui s'établit hors de la maison paternelle. Il faut donc qu'il ait un principe, d'où dérive aussi dans la suite pour les animaux l'organisation de leur corps. C'est pourquoi le cœur est manifestement le premier organe à avoir une existence distincte chez tous les sanguins. Car c'est lui le principe des parties homéomères et anhoméomères. Il mérite de passer pour le principe de l'animal et de son organisme, dès le moment où celui-ci a besoin de nourriture. Car ce qui existe se développe. Or la nourriture de l'animal, sous sa forme ultime, est le sang ou son analogue. Et ces liquides ont pour récipient les vaisseaux. Aussi le cœur est-il également le principe des vaisseaux. (Aristote, De la génération des animaux, II, 4, 739b-740a)... Donc l'être est bien engendré par un être identique à lui-même, par exemple l'homme par l'homme, mais il se développe tout seul. Il existe par conséquent quelque chose qui le fait croître. Et si ce quelque chose est un et premier, il doit nécessairement naître d'abord » (Aristote, De la génération des animaux, II, 1, 735a).

6. « L'écoulement futur du temps, qui durera l'éternité, mettra en mouvement la totalité de l'Espace au sein duquel Dieu est présent, et l'arrangera graduellement selon cet ordre régulier qui convient à l'excellence de son Plan. La Création n'est jamais finie, ni achevée. Elle eut effectivement un commencement, mais ne cessera jamais » (Kant - Histoire universelle de la nature et théorie du ciel, 1755).

7. « Quoique beaucoup de substances aient déjà atteint une grande perfection, il n'empêche que considérant l'infinie divisibilité du continu, il reste toujours, dans le tréfonds des choses, des parties dormantes qui attendent d'être réveillées, de croître en taille et en valeur, en un mot, d'avancer- vers un-état de plus grande perfection. Il y a un progrès perpétuel et libre de tout l'univers vers l'accomplissement de la beauté universelle et la perfection qui est celle des oeuvres de Dieu, de sorte qu'il va toujours vers un plus grand développement » (Leibniz, 1693).

8. « L'unité substantielle demande un être accompli, indivisible et naturellement indestructible, puisque sa notion enveloppe tout ce qui lui doit arriver, ce qu'on ne saurait trouver ni dans la figure ni dans le mouvement... mais bien dans une âme ou forme substantielle, à l'exemple de ce que l'on appelle moi » (Leibniz, 1693).

9. « Le hasard, pourrait-on dire, engendre un vaste nombre d'individus; une petite partie de ceux-ci se sont retrouvés organisés de telle sorte que leurs organes pouvaient satisfaire à leurs besoins. Le plus grand nombre n'avait ni adaptation, ni organisation; ces derniers ont tous péri. Ainsi, les espèces que nous voyons aujourd'hui ne sont rien d'autre qu'une petite partie de toutes celles que le destin aveugle a produit. » (Maupertuis - Essai de cosmologie, 1750).

10. « On pourrait envisager que, non seulement l'âne et le cheval, mais aussi l'homme, les singes, les quadrupèdes et tous les animaux constituent une même famille. Si l'on admettait que l'âne est de la famille du cheval, et qu'il en diffère seulement parce qu'il a varié par rapport à la forme originelle, on pourrait également dire que le singe est de la famille de l'homme, qu'il est un homme dégénéré, et que l'homme et le singe ont une origine commune; qu'en fait, toutes les familles, chez les plantes comme chez les animaux, proviennent d'une

seule souche, et que tous les animaux sont issus d'un seul animal, lequel aurait donné au cours du temps, soit dans le sens d'un progrès, soit dans celui d'une dégénérescence, toutes les autres races d'animaux. Car si l'on arrivait à montrer qu'il est justifié d'établir ces familles, si l'on établissait que parmi les animaux et les plantes, il en est, je ne dis pas plusieurs espèces, mais au moins une, qui ait été produite par descendance directe d'une autre espèce, si, par exemple, il était vrai que l'âne n'est rien d'autre qu'une forme dégénérée du cheval, alors, il n'y aurait plus de raison de supposer des limites au pouvoir de la nature, et nous n'aurions pas tort de penser qu'avec suffisamment de temps, elle aurait pu donner, à partir d'un seul être vivant, toutes les autres formes d'organismes. Mais cela n'est aucunement une représentation correcte de ce qu'est véritablement la nature. Nous sommes assurés par l'autorité de la révélation que tous les animaux ont été également produits par la grâce d'une Création directe, et que la première paire de chaque espèce est sortie complètement formée des mains du Créateur» (Buffon, 1766).

**11.** « Si la cause qui tend sans cesse à composer l'organisation était la seule qui eut de l'influence sur la forme et les organes des animaux, la composition croissante de l'organisation serait en progression très régulière. Mais il n'en est point ainsi ; la nature se trouve forcée de soumettre ses opérations aux influences des circonstances qui agissent sur elles, et de toutes parts ces circonstances en font varier les produits. Voilà la cause particulière qui occasionne çà et là, dans le cours de la dégradation que nous allons constater, les déviations bizarres qu'elle nous offre dans sa progression » (Lamarck, Philosophie zoologique, I, 132-133).

« La progression dans la composition de l'organisation subit, çà et là, dans la série générale des animaux, des anomalies opérées par l'influence des circonstances d'habitation, et par celle des habitudes contractées » (Lamarck, Philosophie zoologique, I, 134-135).

**12.** « Je vais faire voir que la nature, en donnant, à l'aide de beaucoup de temps, l'existence à tous les animaux et à tous les végétaux, a réellement formé dans chacun de ces règnes une véritable échelle, relativement à la composition croissante de l'organisation de ces êtres vivants ; mais que cette échelle, qu'il s'agit de reconnaître en rapprochant les objets d'après leurs rapports naturels, n'offre des degrés saisissables que dans les masses principales de la série générale, et non dans les espèces, ni même dans les genres : la raison de cette particularité vient de ce que l'extrême diversité des circonstances dans lesquelles se trouvent les différentes races d'animaux et de végétaux n'est point en rapport avec la composition croissante de l'organisation parmi eux, ce que je ferai voir ; et qu'elle fait naître, dans les formes et les caractères extérieurs, des anomalies ou des espèces d'écarts que la composition croissante de l'organisation n'aurait pu seule assurer » (Lamarck, Philosophie zoologique, I, 107).

**13.** « Ainsi, chaque masse distincte a son système particulier d'organes essentiels, et ce sont ces systèmes particuliers qui vont en se dégradant, depuis celui qui présente la plus grande complication jusqu'à celui qui est le plus simple. Mais chaque organe considéré isolément ne suit pas une marche aussi régulière dans ses dégradations : il la suit même d'autant moins qu'il a lui-même moins d'importance, et qu'il est plus susceptible d'être modifié par les circonstances.

En effet, les organes de peu d'importance ou non essentiels à la vie, ne sont pas toujours en rapport les uns avec les autres dans leur perfectionnement ou leur dégradation; en sorte que si l'on suit toutes les espèces d'une classe, on verra que tel organe, dans telle espèce, jouit de son plus haut degré de perfectionnement ; tandis que tel autre organe, qui dans cette même espèce est fort appauvri ou fort imparfait, se trouve très perfectionné dans telle autre espèce.

Ces variations irrégulières dans le perfectionnement et dans la dégradation des organes non essentiels tiennent à ce que ces organes sont plus soumis que les autres aux influences des

circonstances extérieures ; elles en entraînent de semblables dans la forme et dans l'état des parties les plus externes, et donnent lieu à une diversité si considérable et si singulièrement ordonnée des espèces qu'au lieu de les pouvoir ranger, comme les masses, en une série unique, simple et linéaire, sous la forme d'une échelle régulièrement graduée, ces mêmes espèces forment souvent, autour des masses dont elles font partie, des ramifications latérales dont les extrémités offrent des points véritablement isolés » (Lamarck, Philosophie zoologique, 1,108-109).

**14.** « Il faut, pour modifier chaque système intérieur d'organisation, un concours de circonstances plus influentes et de bien plus longue durée que pour altérer et changer les organes extérieurs.

J'observe néanmoins que, lorsque les circonstances l'exigent, la nature passe d'un système à l'autre, sans faire de saut, pourvu qu'ils soient voisins ; c'est, en effet, par cette faculté qu'elle est parvenue à les former tous successivement, en procédant du plus simple au plus composé » (Lamarck, Philosophie zoologique, 1, 109-110).

**15.** « Ici il devient nécessaire de m'expliquer sur le sens que j'attache à ces expressions : Les circonstances influent sur la forme et l'organisation des animaux c'est-à-dire qu'en devenant très différentes elle changent, avec le temps, et cette forme et l'organisation elle-même, par des modifications proportionnées.

Assurément, si on prenait ces expressions à la lettre, on m'attribuerait une erreur ; car quelles que puissent être les circonstances, elles n'opèrent directement sur la forme et sur l'organisation des animaux aucune modification quelconque.

Mais de grands changements dans les circonstances amènent, pour les animaux, de grands changements dans leurs besoins, et de pareils changements dans les besoins en amènent nécessairement dans les actions. Or, si les nouveaux besoins deviennent constants ou très durables, les animaux prennent alors de nouvelles habitudes, qui sont aussi durables que les besoins qui les ont fait naître. Voilà ce qu'il est facile de démontrer, et même ce qui n'exige aucune explication pour être senti.

Or, si de nouvelles circonstances devenues permanentes pour une race d'animaux, ont donné à ces animaux de nouvelles habitudes, c'est-à-dire les ont portés à de nouvelles actions qui sont devenues habituelles, il en sera résulté l'emploi de telle partie par préférence à celui de telle autre, et, dans certains cas, le défaut total d'emploi de telle partie qui est devenue inutile » (Lamarck, Philosophie zoologique, 1809, I, 21-223).

**16.** « Les naturalistes ayant remarqué que les formes des parties des animaux, comparées aux usages de ces parties, sont toujours parfaitement en rapport, ont pensé que les formes et l'état des parties en avaient amené l'emploi : or, c'est là l'erreur ; car il est facile de démontrer, par l'observation, que ce sont, au contraire, les besoins et les usages des parties qui ont développé ces mêmes parties, qui les ont même fait naître lorsqu'elles n'existaient pas, et qui, conséquemment, ont donné lieu à l'état où nous les observons dans chaque animal » (Lamarck Philosophie zoologique, 1809, I, 235-236) .

« L'oiseau, que le besoin attire sur l'eau pour y trouver la proie qui le fait vivre, écarte les doigts de ses pieds lorsqu'il veut frapper l'eau et se mouvoir à la surface. La peau qui unit ces doigts à leur base, contracte, par ces écartements des doigts sans cesse répétés, l'habitude de s'étendre ; ainsi, avec le temps, les larges membranes qui unissent les doigts des canards, des oies, etc., se sont formées telles que nous les voyons » (Lamarck, Philosophie zoologique, 1809, I, 249) .

Il entrerait dans le plan d'organisation des reptiles, comme des autres animaux vertébrés, d'avoir quatre pattes dépendantes de leur squelette. Cependant les serpents ayant pris l'habitude de ramper sur la terre, et de se cacher sous les herbes, leur corps, par suite d'efforts toujours répétés pour s'allonger, afin de passer dans des espaces étroits, a acquis une longueur considérable et nullement proportionnée à sa grosseur. Or, des pattes eussent été très inutiles à ces animaux, et conséquemment sans emploi : car des pattes allongées eussent été nuisibles à leur besoin de ramper, et des pattes très courtes, ne pouvant être qu'au nombre de quatre, eussent été incapables de mouvoir leur corps. Ainsi le défaut d'emploi de ces parties ayant été constant dans les races de ces animaux, a fait disparaître totalement ces mêmes parties, quoiqu'elles fussent réellement dans le plan d'organisation des animaux de leur classe » (Lamarck, Philosophie zoologique, I, 245-246).

**17.** « Tout ce que la nature a fait acquérir ou perdre aux individus par l'influence des circonstances où leur race se trouve depuis longtemps exposée, et, par conséquent, par l'influence de l'emploi prédominant de tel organe, ou par celle d'un défaut constant d'usage de telle partie ; elle le conserve par la génération aux nouveaux individus qui en proviennent, pourvu que les changements acquis soient communs aux deux sexes, ou à ceux qui ont produit ces nouveaux individus » (Lamarck, Philosophie zoologique, 1809,1, 235).

**18.** « Si l'homme n'était distingué des animaux que relativement à son organisation, il serait aisé de montrer que les caractères d'organisation dont on se sert pour en former, avec ses variétés, une famille à part, sont tous le produit d'anciens changements dans ses actions, et des habitudes qu'il a prises et qui sont devenues particulières aux individus de son espèce.

Effectivement, si une race quelconque de quadrumanes, surtout la plus perfectionnée d'entre elles, perdait, par la nécessité des circonstances ou par quelque autre cause, l'habitude de grimper sur les arbres et d'empoigner les branches avec les pieds comme avec les mains, pour s'y accrocher ; et si les individus de cette race, pendant une suite de générations, étaient forcés de ne se servir de leurs pieds que pour marcher, et cessaient d'employer leurs mains comme des pieds ; il n'est pas douteux, d'après les observations exposées dans le chapitre précédent, que ces quadrumanes ne fussent à la fin transformés en bimanés, et que les pouces de leurs pieds ne cessassent d'être écartés des doigts, ces pieds ne leur servant plus qu'à marcher....

En outre, si les individus dont je parle, mus par le besoin de dominer et de voir à la fois au loin et au large, s'efforçaient de se tenir debout, et en prenaient constamment l'habitude de génération en génération ; il n'est pas douteux encore que leurs pieds ne prissent insensiblement une conformation propre à les tenir dans une attitude redressée, que leurs jambes n'acquissent des mollets, et que ces animaux ne pussent alors marcher que péniblement sur les pieds et les mains à la fois.

Enfin, si ces mêmes individus cessaient d'employer leurs mâchoires comme des armes pour mordre, déchirer ou saisir, ou comme des tenailles pour couper l'herbe et s'en nourrir, et qu'ils ne les fissent servir qu'à la mastication ; il n'est pas douteux encore que leur angle facial ne devînt plus ouvert, que leur museau ne se raccourcît de plus en plus, et qu'à la fin étant entièrement effacé, ils n'eussent leurs dents incisives verticales.... » (Lamarck, 1809).

**19.** « Les individus de la race dominante, déjà mentionnée, ayant eu besoin de multiplier les signes pour communiquer rapidement leurs idées devenues de plus en plus nombreuses, et ne pouvant plus se contenter, ni de signes pantomimiques, ni des inflexions possibles de leur voix, pour représenter cette multitude de signes devenus nécessaires, seront parvenus, par différents efforts, à former des sons articulés : d'abord ils n'en auront employé qu'un petit nombre, conjointement avec des inflexions de leur voix ; par la suite, ils les auront multipliés, variés et perfectionnés, selon l'accroissement de leurs besoins, et selon qu'ils se

seront plus exercés à les produire. En effet, l'exercice habituel de leur gosier, de leur langue et de leurs lèvres pour articuler des sons, aura éminemment développé en eux cette faculté.

De là, pour cette race particulière, l'origine de l'admirable faculté de parler ; et comme l'éloignement des lieux où les individus qui la composent se seront répandus favorise la corruption des signes convenus pour rendre chaque idée, de là l'origine des langues, qui se seront diversifiées partout.

Ainsi, à cet égard, les besoins seuls auront tout fait : ils auront fait naître les efforts ; et les organes propres aux articulations des sons se seront développés par leur emploi habituel.

Telles seraient les réflexions que l'on pourrait faire si l'homme, considéré ici comme la race prééminente en question, n'était distingué des animaux que par les caractères de son organisation et si son origine n'était pas différente de la leur » (Lamarck, Philosophie zoologique, 1809, I; 349-357).

**20.** «A l'égard des corps qui jouissent de la vie, la nature a tout fait peu à peu et successivement; il n'est plus possible d'en douter » ; Dans une discussion sur des animaux originellement aquatiques, il écrit : «La nature les a conduits petit à petit à l'habitude de vivre à l'air, d'abord au bord de l'eau, etc...» (p. 70)

«Ces changements ne prennent place qu'avec une extrême lenteur, ce qui les rend toujours imperceptibles». (p. 30) «On doit sentir qu'insensiblement tout corps vivant doit varier surtout dans ses formes ou ses caractères extérieurs, quoique cette variation ne devienne sensible qu'après un temps considérable. » (p. 45) « Il a fallu, sans doute, un temps énorme et une variation considérable dans les circonstances qui se sont succédé, pour que la nature ait pu amener l'organisation des animaux au degré de complication et de développement où nous la voyons dans ceux qui sont les plus parfaits. » (p. 50) Ce n'est pas un problème pour la nature parce que pour elle « le temps n'a pas de limite, et elle peut y faire appel dans toute proportion que ce soit » (Lamarck, Philosophie zoologique, 1809, I : 114).

**21.** «C'est seulement chez les infusoires que la nature paraît réaliser des générations spontanées ou directes, lesquelles sont renouvelées sans cesse dès lors que les conditions sont favorables; et nous devons nous efforcer de montrer que c'est par ce moyen qu'elle a été en mesure, au cours d'immenses intervalles de temps, de produire indirectement toutes les autres races d'animaux que nous connaissons». Une fois que ces organismes inférieurs étaient apparus, les processus connus de l'évolution permettaient des développements ultérieurs conduisant à des perfectionnements toujours plus grands. «La nature a commencé, et recommence encore tous les jours, par former les corps organisés les plus simples, et elle ne forme directement que ceux-là, c'est-à-dire ces premières ébauches d'organisation qu'on a désignées par l'expression de générations spontanées». (1809: 40) Cependant, Lamarck acceptait aussi la génération spontanée des vers intestinaux, et les imaginait à la base de l'évolution de nombreux organismes supérieurs. Le passage d'un type d'organisme à un autre, plus complexe, se faisait par l'acquisition de nouvelles facultés, lesquelles, à leur tour, étaient dues à l'acquisition de nouvelles structures ou organes » (Lamarck, Philosophie zoologique, 1809).

**22.** «La nature, en produisant successivement toutes les espèces d'animaux, et commençant par les plus imparfaites ou les plus simples, pour terminer son ouvrage par les plus parfaites, a compliqué graduellement leur organisation». La cause de cette tendance vers toujours plus de complexité provient « des moyens qu'elle a reçus de l'Auteur suprême de toute chose » (Lamarck, Philosophie Zoologique, 1809: 60, 130). «Ne se pourrait-il pas que son infini pouvoir ait créé un ordre de choses qui a donné naissance successivement à tout ce que nous pouvons voir aussi bien qu'à tout ce qui existe mais que nous ne voyons pas ? » Ou,

comme il le dit en 1815, la nature «donne à la vie animale le pouvoir d'acquérir progressivement une organisation plus complexe».

**23.** « Si la tendance intrinsèque à la perfection, disait Lamarck, était la seule cause de l'évolution, on ne devrait trouver qu'une seule séquence linéaire montant vers plus de perfection sans jamais dévier. Cependant, au lieu d'une telle séquence, on rencontre dans la nature toutes sortes d'adaptations spéciales chez les espèces et les genres. Cela, disait Lamarck, était dû au fait que les animaux doivent toujours être en parfaite harmonie avec leur environnement, et c'est le comportement des animaux qui rétablit cette harmonie lorsqu'elle est perturbée. La nécessité de répondre à des circonstances particulières de l'environnement donne la série suivante :

1) tout changement considérable et permanent dans l'environnement d'une espèce animale entraîne un changement réel dans ses besoins;

2) tout changement dans les besoins des animaux nécessite un ajustement de leur comportement pour les satisfaire, et donc de nouvelles habitudes;

3) tout nouveau besoin, nécessitant de nouvelles activités pour le satisfaire, requière des animaux soit qu'ils utilisent certains organes plus fréquemment qu'ils ne le faisaient jusqu'ici, les développant et les élargissant, soit qu'ils utilisent de nouveaux organes que leurs besoins ont imperceptiblement développés en eux «par l'effort de sentiments intérieurs».

L'idée qu'un organe peut se développer par l'usage et régresser par le non-usage n'était pas nouvelle, mais Lamarck lui donna une interprétation physiologique plus rigoureuse. Il considéra cette idée comme l'un des piliers de la théorie et l'appela la "Première Loi". : « Chez tout animal qui n'a point dépassé le terme de son développement, l'emploi le plus fréquent et le plus soutenu d'un organe quelconque fortifie peu à peu cet organe, le développe, l'agrandit, et lui donne une puissance proportionnée à la durée de cet emploi. Tandis que le défaut constant d'usage de cet organe l'affaiblit insensiblement, le détériore, diminue progressivement ses facultés et finit par le faire disparaître » (Lamarck Philosophie zoologique, 1809).

**24.** « Ses premiers travaux avaient fait de lui un des maîtres de l'Anatomie comparée, mais la conjoncture scientifique lui offrait un champ nouveau, et apparemment plein de promesses, où sa connaissance de la science allemande — plus avancée que la nôtre sur ce point — lui offrait une position avantageuse en France : c'était l'étude des fossiles. Beaucoup restait encore à faire, surtout dans notre pays, pour en faire connaître l'histoire, et Cuvier se lança dans ce travail avec un enthousiasme qu'il entreprit de communiquer aux autres savants.

Il voulait élever le débat au-dessus de la simple étude de vieux ossements, aussi passionnante fût-elle. C'est toute une vision du passé de la Terre et de la Vie qu'il entendait proposer, et cette vision comportait comme élément principal l'affirmation du Catastrophisme. Mais il ne se satisfait pas de n'importe lequel. «*La question principale* », proclame-t-il, «est de savoir jusqu'à quel point est allée la catastrophe qui a précédé la formation de nos continents actuels». Le problème à traiter ainsi nettement posé, il indique les documents scientifiques qui permettront de le résoudre : «Il s'agit surtout de rechercher si les espèces qui existoient alors ont été *entièrement détruites*, ou seulement si elles ont été modifiées dans leur forme, ou si elles ont simplement été transportées d'un climat dans un autre. » Parmi les trois solutions présentées, dont on reconnaît la seconde pour être celle de Lamarck et la troisième, celle de Faujas et de bien d'autres, Cuvier a choisi la sienne : celle, non pas seulement de la disparition des espèces anciennes, mais de leur *destruction*. Ainsi Cuvier, dès les premiers pas de sa carrière scientifique, a résolu de prendre comme base de ses recherches paléontologiques le postulat du catastrophisme absolu. Toute sa «philosophie» s'unifie autour de cette double

affirmation fondamentale de destruction totale de la Vie et de catastrophe universelle de la Terre.

Ses intentions étaient donc clairement annoncées. «Antiquaire d'une espèce nouvelle», comme il se désignait lui-même, c'est en faisant revivre le passé — un passé entièrement coupé du présent — qu'il entendait s'affirmer non seulement comme le Maître de la Paléontologie, mais même comme le Maître d'une vision du monde. Avant lui, les fossiles avaient déjà été considérés comme des variétés ou des races perdues des espèces actuelles, ou même comme des espèces disparues. Mais c'est lui qui, l'un des premiers et le plus nettement, s'est appliqué, malgré la résistance de certains de ses collègues, à distinguer soigneusement les espèces fossiles d'avec les espèces existantes, pour introduire l'idée de mondes disparus, totalement étrangers au monde actuel.

Qu'il fût partisan de la destruction totale des êtres anciens ne faisait plus de doute pour ses auditeurs : à plusieurs reprises, il avait pris une position sans équivoque sur ce sujet. Il avait établi la distinction entre le Mammouth et les éléphants actuels, et entre les rhinocéros fossiles et ceux qui vivaient encore. L'étude « des prétendus ours fossiles d'Anspach, du crocodile fossile de Maëstricht, de l'espèce de cerf du même lieu, de l'animal de douze pieds de long sans dents incisives, à doigts armés de griffes, dont on vient de découvrir le squelette au Paraguay », imposait la même solution : « aucun n'a d'analogue vivant ». Il en était encore ainsi pour le paresseux, un animal du genre chien, et les bœufs fossiles".

Des recherches qu'il a entreprises depuis quelques années, Cuvier tirait en effet la conclusion qu'il avait vécu « dans toutes sortes de pays des animaux qui n'y vivent plus aujourd'hui, et qui ne se retrouvent même nulle part dans les pays connus». -Bien qu'il y mette parfois une réserve, dans le cas des ruminants, par exemple, à cause de la difficulté qu'il rencontre à distinguer les espèces fossiles d'après la seule forme de leurs dents, il assure qu'«aucun des quadrupèdes véritablement fossiles qu'il m'a été possible de comparer exactement, ne s'est trouvé semblable à aucun de ceux aujourd'hui vivants». Ayant montré qu'un fossile du Tertiaire (il s'agit de Foraminifères, un des rares exemples qu'il ait pris dans les Invertébrés), n'avait plus d'analogue dans la faune actuelle, il remarque : «Au reste, il en est de ce fossile comme de tous ceux qui l'égalent en antiquité : heureux quand on retrouve le genre dans la nature actuelle, l'espèce ne se retrouve jamais ». Les vingt-trois espèces qu'il se flatte d'avoir rétablies sont «toutes bien certainement inconnues aujourd'hui» et « paroissent toutes avoir été détruites ».

C'est bien cela à quoi il veut en venir, et qu'il veut prouver : « tous ces faits analogues entre eux, et auxquels on n'en peut opposer aucune de constaté, me paroissent prouver l'existence d'un monde antérieur au nôtre, détruit par une catastrophe quelconque ». Tout ce qui est connu du passé conduit au même résultat : chaque nouveau fossile étudié « ajoute aux faits nombreux qui nous annoncent que les animaux de l'ancien monde différoient tous de ceux que nous voyons aujourd'hui sur la terre. Même dans les cas où les ressemblances sont nombreuses entre les faunes anciennes et les faunes actuelles, comme « dans la population qui remplit nos couches meubles et superficielles », cependant "cependant " aucune espèce n'y était absolument la même".

Discutant du cas des chevaux fossiles, par exemple, Cuvier écrit : « On peut donc assurer qu'une espèce du genre du cheval servoit de compagnon fidèle aux éléphants et aux autres animaux de la même époque dont les débris remplissent nos grands couches meubles ; que cette espèce ne différoit pas beaucoup pour la taille de nos chevaux domestiques de grandeur moyenne ; que ses os des membres n'offroient point de différences sensibles ; mais on doit remarquer en même temps que ces rapports ne suffisent point pour faire affirmer que

cette espèce fût l'une de celles qui vivent aujourd'hui plutôt qu'un des animaux dont la race a été détruite par les révolutions du globe ».

C'est en effet dans cette intention bien précise, que Cuvier insistait sur la disparité qui existe, à ses yeux, entre les espèces fossiles et les espèces actuelles. Ayant soutenu devant les membres de l'Institut, que « les rhinocéros fossiles de Sibérie et d'Allemagne différaient essentiellement des quatre espèces qui vivent aujourd'hui », il s'empresse de leur affirmer que cette constatation a des conséquences directes sur les théories géologiques. C'est même en s'appuyant sur la disparition des espèces, insiste-t-il, que l'on fera faire les plus grands progrès à la théorie de la terre. Pour ne pas laisser de doute sur le sens qu'il entend donner à cette affirmation, il précise : « qu'on se demande pourquoi on trouve tant de dépouilles d'animaux inconnus, tandis qu'on n'en trouve presque aucune dont on puisse dire qu'elle appartienne aux espèces que nous connaissons, et l'on verra combien il est probable qu'elles ont appartenu à des êtres d'un monde antérieur au nôtre, à des êtres détruits par quelques révolutions de ce globe ; êtres dont ceux qui existent aujourd'hui ont rempli la place, pour se voir peut-être un jour également détruits et remplacés par d'autres... ».

C'est du reste en connaissance de cause que Cuvier choisit la thèse du Catastrophisme. Il a étudié, en effet, les résultats des causes actuelles, dont il affirme d'ailleurs qu'elles sont, au point de départ de toute recherche sur les phénomènes du passé. Il reconnaît, à la suite de Saussure, de Pallas et de Dolomieu, que « le premier pas à faire pour deviner le passé, c'étoit de bien constater le présent ». Mais c'est pour conclure que les causes actuelles sont impuissantes à en rendre compte. Aussi, quand pour expliquer un phénomène géologique donné, il est impossible de suivre « l'hypothèse qui paraît la plus simple et la plus naturelle », parce qu'elle est « sujette à des objections jusqu'à présent insolubles », il faut avoir recours à des causes d'une autre nature. « Vraies ou non, peu importe », les causes actuelles n'expliquent rien, « puisque aucune cause lente ne peut avoir produit des effets subits ». Et c'est bien pour cette raison que l'on se trouve devant la « nécessité » de chercher « des causes différentes de celles que nous voyons agir aujourd'hui ».

L'idée de mondes habités, successivement détruits par des catastrophes, et successivement reconstruits est ainsi, pour Cuvier, une idée révolutionnaire, qu'il convient de répandre, bien qu'on se trouve là devant d'immenses problèmes, dont le second volet est encore peut-être plus impressionnant que le premier. Après s'être demandé d'abord comment les êtres antiques ont pu être détruits il se demande ensuite : « comment ceux qui leur ont succédé furent-ils formés ? » Et devant les problèmes soulevés il avoue : « La métaphysique même n'est-elle pas plus embarrassée encore par ces faits que la simple physique ; et cette nouvelle production d'êtres organisés n'est-elle pas peut-être plus inconcevable que toutes les autres parties du phénomène ? » C'est leur immensité même et leur mystère qui semblent faire leur principal attrait et l'auteur, on le voit, ne manque pas de souligner cet aspect. L'enjeu pour le grand naturaliste est de taille, et il en a conscience. Aussi lui faut-il des arguments solides, et il les choisit soigneusement. C'est dans l'embranchement des Vertébrés, et, plus particulièrement, dans la classe des Mammifères qu'il les trouvera.

On a vu par les énumérations d'espèces fossiles qu'il a étudiées que ce sont des exemples de "quadrupèdes" qu'il donne le plus volontiers, et c'est un choix délibéré qu'il a fait dans ses études, parce qu'ils procuraient un élément facile de vérification à la thèse de leur disparition. Comme il est difficile sinon impossible, de le démontrer pour les espèces des autres classes, il choisit un champ où cette démonstration est possible, et même relativement facile. « Les ossements de quadrupèdes peuvent conduire, par plusieurs raisons, à des résultats plus rigoureux qu'aucune autre dépouille de corps organisés ». La question encore discutée des

espèces perdues, qui est à la base de son raisonnement, ne peut, à son avis, être résolue que par l'étude de ces animaux. S'il peut y avoir des doutes en ce qui concerne « les coquilles et les poissons », et même les petites espèces de quadrupèdes, «ici, au contraire, tout est précis... Le nombre des quadrupèdes étant borné, la plupart de leurs espèces, au moins les grandes, étant connues, on a plus de moyens de s'assurer si des os fossiles appartiennent à l'une d'elles, ou s'ils viennent d'une espèce perdue ». Il est, par conséquent «plus facile d'obtenir un résultat décisif de l'examen des ossements de quadrupèdes, que de tous animaux ». Avec eux, Cuvier croit tenir en mains l'instrument de démonstration idéal et irréfutable.

De cette rupture entre les espèces, plus facile à constater entre les grandes que les petites, Cuvier passait à leur destruction, et, ensuite, d'un même élan, à l'affirmation des catastrophes. Il n'était pas besoin de passer en revue tous les fossiles pour aboutir à cette conclusion : il suffisait de raisonner sur cette seule classe si aisément repérable des Vertébrés. Si « aucune des grandes espèces de aujourd'hui enfouies dans des couches pierreuses régulières, ne s'est trouvée semblable aux espèces vivantes que l'on connaît», ce ne peut être, assurait Cuvier, «l'effet d'un simple hasard». L'on doit au contraire «regarder ce phénomène comme tenant à des causes générales». Ces causes générales, ce sont les cataclysmes universels, auxquels il n'y a pas de raison que les petites espèces puissent échapper plus facilement que les grandes.

Ainsi Cuvier nie la continuité biologique entre les espèces d'époques différentes, même si elles sont semblables. Sans doute cette réserve correspondait-elle à ce qu'il avait écrit au sujet de la difficulté qu'il avait à définir l'espèce, que ce soit à partir de la ressemblance, ou que ce soit à partir de la descendance. Mais ce ne pouvait être une raison suffisante pour rejeter péremptoirement toute relation de descendance entre les espèces fossiles et les espèces actuelles semblables, pour un naturaliste qui, précisément, réclamait de tels caractères de proximité pour conclure à la parenté. Ce qui sollicitait Cuvier impérieusement à mettre des coupures dans le déroulement de la vie ne pouvait donc être que les « révolutions » géologiques, et, de fait, il lie constamment les deux notions de disparition des espèces et de catastrophisme géologique.

En 1923, Ami Boué présenta à Cuvier un squelette humain, exhumé près de Lahr, aux bords du Rhin, d'un limon ancien, ou loess, renfermant aussi des restes d'animaux disparus. Cuvier rejeta cette découverte : «Tout porte à croire, dit-il, que l'espèce humaine n'existait point dans les pays où se découvrirent les ossements fossiles, à l'époque des révolutions qui ont enfoui ces os ». (discours sur les révolutions de la surface du globe in Recherche sur les ossements fossiles 4<sup>e</sup> ed. t. I, p.21). Après cet épisode vint une période stérile. Toute trouvaille d'ossements humains était alors suspecte à priori.

La raison principale du rejet de la continuité chez Cuvier est bien, par conséquent, le Catastrophisme — et son nom est resté à juste titre attaché à cette théorie. Si deux espèces semblables appartenant à deux époques successives, ne peuvent être réunies génétiquement, c'est qu'il existe une impossibilité radicale de descendance directe, due à une coupure absolue entre les deux périodes envisagées, à une « catastrophe » anéantissant toute vie sur la surface du globe : «le fil des opérations est rompu ; la marche de la nature est changée». C'est là une de ces formules frappantes faciles à retenir — que Cuvier emploie quand il s'avise d'être dogmatique— et qui ont fait de lui le maître de file des partisans des catastrophes universelles, nombreuses et répétées» (Laurent, 1984, 14-20).

**25.** «J'étois dans le cas d'un homme à qui l'on auroit donné pêle-mêle les débris mutilés et incomplets de quelques centaines de squelettes appartenant à vingt sortes d'animaux ; il falloir que chaque os allât retrouver celui auquel il devoit tenir ; c'étoit presque une résurrection en petit, et je n'avois pas à ma disposition la trompette toute puissante ; mais les

lois immuables prescrites aux êtres vivans y suppléèrent, et, à la voix de l'anatomie comparée, chaque os, chaque portion d'os reprit sa place (Cuvier, 1835) ».

**26.** « Et cependant, à tout essai de relier les formes actuelles aux formes du passé, non plus simplement par un lien de *ressemblance*, mais par un lien de *descendance*, Cuvier oppose le refus le plus net et le plus obstiné. Il est sans doute légitime de nier certaines filiations ; mais nier tout rapport de génération entre les espèces fossiles et les espèces actuelles, même les plus ressemblantes, relève d'un esprit systématique de refus, que l'on s'étonne de trouver chez un auteur qui répudiait les systèmes... chez les autres.

Quand il s'agit pour Cuvier de combattre le Transformisme, il semble que non seulement il renonce à suivre les faits - démarche qu'il recommandait cependant si fortement - mais même qu'il renonce à se montrer cohérent avec ses propres principes. On ne voit pas, en effet, pour quelle raison il refuse la parenté des espèces à l'intérieur de l'embranchement, alors que la définition qu'il donne de ce groupe semble postuler l'existence d'une infinité de formes étroitement liées.

Les embranchements, avait-il écrit dans *Le Règne animal*, sont des «plans généraux...dont les modifications ultérieures... ne sont que des modifications assez légères, fondées sur le développement ou l'addition de quelques parties». Mais, dès qu'il s'agit de passages réels entre les formes, Cuvier en nie toute possibilité. «Rien n'a été allongé, raccourci, modifié, ni par les causes extérieures ni par la volonté intérieure ; ce qui a changé subitement». Cette affirmation nette pourrait n'être que l'expression d'une constatation fournie par les documents de la Paléontologie. Les coupures qu'on y rencontre auraient pu être l'argument majeur de Cuvier contre la continuité de la vie, s'il avait maintenu un catastrophisme universel et brutal à chaque révolution. Nous avons vu qu'il n'en est rien : beaucoup de révolutions ont été locales, et plusieurs ont été lentes, ce qui, aux concessions mêmes de Cuvier aurait pu permettre aux espèces de changer.

Il y avait d'autres raisons, moins massives sans doute que le Catastrophisme, mais plus valables scientifiquement, de nier le Transformisme: Cuvier a été, en effet, le premier à opposer à cette théorie l'objection paléontologique, qui demeure valable même en dehors d'une vision catastrophiste des événements : celle du manque effectif de formes de passage entre les êtres du passé, et les êtres plus récents ou actuels. Si les êtres les plus anciens sont les ancêtres de ceux qui ont suivi, on doit pouvoir trouver les restes de tous les intermédiaires généalogiques. Or, objecte Cuvier, on n'en trouve pas !

« Pourquoi les races actuelles, me dira-t-on, ne seraient-elles pas des modifications de ces races anciennes que l'on trouve parmi les fossiles, modifications qui auroient été produites par les circonstances locales et le changement de climat, et portées à cette extrême différence par la longue succession des années ? » Comme on le voit, Cuvier a bien compris la position évolutionniste. Il y fait une double réponse : d'abord celle des faits : «On peut leur répondre, dans leur propre système, que si les espèces ont changé par degrés, on devrait trouver des traces de ces modifications graduelles ; qu'entre le paleotherium et les espèces d'aujourd'hui l'on devrait découvrir quelques formes intermédiaires; et que jusqu'à présent cela n'est point arrivé ». Cette objection est tout à fait scientifique, et faite avec les réserves qu'impose l'état de la science («jusqu'à présent cela n'est point arrivé»). Cependant Cuvier savait combien un argument négatif peut être délicat à manier ; il admettait, en effet, que certains fossiles avaient pu exister et avoir disparu. Il savait d'autre part aussi que ces documents sont imparfaits, et il avait écrit que «nous avons tout à attendre du temps» pour les compléter.

La conclusion normale de Cuvier eût dû être qu'il fallait attendre, pour se prononcer d'une manière définitive dans cette question. Mais il ne se satisfait pas de cette seule réponse

des faits, et il tranche le nœud du problème, en faisant appel au «dogme» de la constance des espèces, alors que c'est précisément ce qui est en question. «Pourquoi les entrailles de la terre n'ont-elles point conservé les monuments d'une généalogie si curieuse, si ce n'est parce que les espèces d'autrefois étoient aussi constantes que les nôtres », tout en laissant cependant de nouveau ici la voie ouverte à la recherche : « ou, du moins, parce que la catastrophe qui les a détruites ne leur a pas laissé le temps de se livrer à leurs variations ? » Ce procédé de discussion qui consiste à amalgamer les arguments de doctrine avec les arguments de faits, étonne encore chez un auteur que l'on présente souvent comme un modèle de clarté et de rigueur. Sans doute n'était-il pas aussi sûr de sa pensée sur ce point qu'il en donnait l'apparence... comme nous avons déjà eu l'occasion de le souligner pour d'autres questions.

Ainsi, ce que Cuvier veut nier, c'est la possibilité de passer d'une forme à une autre, de quelque catégorie qu'elle soit (Laurent, 1984) ».

**27.** Ainsi, la portion de jambe, appelée la main dans l'homme... est la quatrième partie du rameau dont se compose le membre antérieur ; la portion terminale de cette tige, la plus éloignée du centre de l'individu et la plus susceptible de variations ; la partie la plus spécialement affectée aux communications de l'être avec tout ce qui l'entoure ; le tronçon enfin, qui vient à la suite de l'avant-bras». La nature, assure-t-il encore, «tend à faire reparoître les mêmes organes en même nombre et dans les mêmes organes en même nombre et dans les mêmes relations, et elle en varie seulement la forme à l'infini » : c'est une sorte de jeu de combinaison d'éléments liés entre eux. Dans les Oiseaux, c'est toujours « la répétition, un grand nombre de fois multipliée » des mêmes arrangements : celui «du type oiseau ; c'est-à-dire... la tête, le cou, le tronc, la queue, les ailes, les pieds. Dans les Mammifères, il en est de même, et aussi dans les Reptiles. Par exemple, pour celui qui correspond à la main : «Une barrière est posée par cette donnée fixe : où finit le troisième tronçon, c'est-à-dire l'avant-bras, commence le quatrième, ou la partie terminale du membre de devant» : à la géométrie s'ajoute l'arithmétique, dans le sens d'une abstraction de plus en plus envahissante. Il devient possible de représenter les organes, ou les tronçons d'organes, par des «lettres de l'alphabet », comme « des perles sur une seule série » (Geoffroy Saint-Hilaire , 1828).

**28.** C'est dans cette relation entre les «tronçons» que réside l'analogie, et non dans les ressemblances morphologiques ; c'est par son moyen que chaque pièce ou chaque organe peut être ramené à ce que Geoffroy Saint-Hilaire appelle «l'identité philosophique ». C'est par elle que l'organe est atteint dans ce qu'il a de «radical», « dans ce qui pourrait en être regardé comme la notion fondamentale ».

C'est au niveau "philosophique" en effet que notre savant se place pour cette identification anatomique. S'il ne s'agissait que d'un but pratique, d'un travail "chirurgical" sur l'homme, le point de vue des ressemblances serait suffisant : « En anatomie humaine, quand le point de vue est uniquement chirurgical, on ne connoît, et l'on fait convenablement de ne connoître que les formes ». Mais s'il s'agit d'étude désintéressée, de connaissance approfondie des êtres vivants, le point de vue mécanique doit être le seul guide de l'investigation : «Dans les considérations comparatives et philosophiques des êtres», où tant de «variations» se présentent dans les «parties organiques», celles-ci «ne conservent de fixe, d'espèce à espèce, que la mutualité de leur engrenage». Le «rapport de position » est en effet un «rapport persévérant» (Laurent, 1984).

**29.** Dès les premières années de sa carrière de zoologiste, le jeune savant ne craint pas de généraliser au plus haut niveau : « Il semble que la nature n'ait formé tous les êtres vivants que sur un plan unique... ». « Fondamentalement », il n'y a « qu'une seule organisation, et, pour ainsi dire, un seul animal, plus ou moins modifié dans toutes ses parties » . En 1829, il reproduit cette affirmation dans le Cours de l'Histoire Naturelle des Mammifères, manifestant

ainsi qu'il n'a pas renoncé à une visée qu'en plus de trente années de travaux anatomiques il n'a pas réussi à étayer sur des faits positifs, et en 1830 il écrit encore : « C'est en définitive un fait bien acquis de philosophie naturelle que les animaux sont décidément le produit d'un même système de composition, l'assemblage de parties organiques qui se répètent uniformément ».

Bien qu'il proclame que le principe est universel, les exemples qu'il donne de cette unité sont, nous l'avons vu, presque toujours pris à l'intérieur des Vertébrés, et même d'une classe particulière de Vertébrés - ceux pour lesquels la démonstration est la plus simple : « si nous considérons particulièrement une classe d'animaux, c'est là surtout que son plan nous paroîtra évident » (Laurent, 1984).

**30.** C'est pour la même raison qu'il propose de descendre les Mollusques, « de plusieurs degrés » dans « l'échelle des êtres », d'après « l'infériorité de leur système nerveux ».

Dans cette "série", les formes intermédiaires reprennent toute leur importance. Alors que, dans sa première "philosophie", dominée par le principe des connexions, ces intermédiaires étaient négligeables, parce qu'ils n'y jouaient aucun rôle, désormais Etienne Geoffroy Saint-Hilaire note soigneusement les échelons des êtres, non seulement dans une même classe, mais entre les embranchements, surtout entre les Vertébrés et les Invertébrés, entre les Poissons, « dernier rameau de la série des vertébrés, et les Crustacés, premier rameau de la série entomologique ».

De ce que Geoffroy Saint-Hilaire ait conçu le monde animé comme un vaste ensemble dont tous les êtres sont "enchaînés" les uns aux autres, complétant ainsi la "série zoologique" par des "chaînon intermédiaires", on ne peut conclure encore qu'il ait corrélativement une conception phylogénétique de cette série. Mais cette idée de l'unité du monde vivant facilitait certainement le passage à cette conception. De l'unité du monde animal comme unité idéale, le passage est relativement facile, même s'il n'est pas nécessaire, à celle d'une parenté réelle, et, finalement, à celle d'une descendance, à condition d'opérer les redressements et les corrections qui s'imposent, et qui ne sont pas aussi absolus qu'on veut bien le dire. En tout cas, Etienne Geoffroy Saint-Hilaire a fait ce passage, sans avoir à remettre en question toute sa vision précédente. De la lecture horizontale, il n'est pas impossible de passer à la lecture verticale, et par conséquent à une lecture de descendance : c'est de cette manière que Lamarck était passé au Transformisme (Laurent, 1984) «.

**31.** Comme l'a rapporté Laurent (1984) : « Les conditions différentes de la vie expliquent les différences des formes, car, précisément, dans le passé, les conditions de la vie étaient différentes de celles d'aujourd'hui ; aussi, il n'y a pas d'impossibilité à établir un lien direct de descendance entre « les Crocodiles de l'époque actuelle » et les « espèces antédiluviennes, retrouvées aujourd'hui à l'état fossile sur notre territoire ». Il y a sans doute une différence de genre entre les Téléosaures et les Crocodiles, mais elle peut s'expliquer par « un plus grand degré dans l'action modificatrice intervenante ». La notion de temps s'intercalant entre les deux représentations modifiées d'un même type, la parenté devient une explication naturelle de la ressemblance : il suffit de supposer que les causes de modification n'ont pas été assez fortes pour « rompre l'action vitale ». Face aux espèces nouvelles de Vertébrés que la Paléontologie commençait à fournir avec abondance, depuis l'essor donné par Cuvier à cette discipline, Etienne Geoffroy Saint-Hilaire aura en effet la même attitude que face aux « Monstres ». L'explication, qui valait pour rendre raison des variations que l'on constate d'un animal à l'autre dans un groupe actuel, rend compte des différences que l'on constate entre les animaux successifs d'un genre qui se perpétue en se modifiant : dans les deux cas, en effet, « les organes ne sont point invariables, étant placés sous l'influence de milieux modifiés ».

Le cheminement d'Etienne Geoffroy Saint-Hilaire de la parenté idéale à la parenté réelle, qui avait passé par le rapprochement du développement embryonnaire avec les degrés de la classification zoologique, et qui avait introduit l'idée d'une échelle progressive qu'il se refusait tout d'abord à admettre, se manifeste maintenant clairement. Désormais l'«échelle des êtres», avec des «degrés supérieurs et inférieurs», marque les étapes de la progression de la vie par une plus grande complication de l'organisation. Cette série progressive doit donc se retrouver dans l'apparition des différentes formes du monde animal. Bien qu'il ait conscience que la séquence qu'il propose est bien imparfaite, cependant il veut déjà en tirer une loi de succession des êtres : «une sorte de chronologie pourroit être essayée... : certains degrés d'organisation fixeroient des âges au monde antédiluvien ». La place de la Paléontologie est bien fixée : grâce à elle le Transformisme de Geoffroy Saint-Hilaire pourra devenir un véritable Transformisme ».

Il a ainsi une conception originale du Transformisme : « Depuis les origines lointaines de la Vie sur la Terre — origine qu'il n'essaie pas de décrire, ni d'expliquer, à l'inverse de Lamarck- le monde vivant a continué à se développer insensiblement, par modifications successives et progressives. Il n'y a pas eu d'interruption dans le déroulement du processus vital, pas de catastrophe anéantissant la Vie sur la Terre : « la série des générations animales » dans la suite des temps « ne fut jamais interrompue».

Dans un monde vivant, continu dans le temps, Etienne Geoffroy Saint-Hilaire rencontre le problème du passage des espèces les unes aux autres. C'est un vieux problème que lui-même et Cuvier avaient déjà abordé dans leurs premiers travaux, qui avaient été communs. Dès 1795, Geoffroy Saint-Hilaire avait envisagé la possibilité de variations assez étendues de l'espèce, pouvant donner naissance à de nouvelles formes. Traitant des Singes dans son *Mémoire sur les Orangs-Outans*, il se demande si «ce que nous appelons des espèces » ne sont « que les diverses générations d'une même espèce », ou encore si «beaucoup d'entre elles » ne sont pas «nées de l'accouplement d'espèces voisines ». Si Cuvier ne devait pas aller plus loin dans ce sens, Etienne Geoffroy Saint-Hilaire, par contre, devait persister dans la même voie, et continuer à affirmer la variabilité des espèces. Chez les Singes du Nouveau Monde, par exemple, les différentes espèces, assure-t-il, « semblent dériver les unes des autres », et de même le Galago représente « dans la nature vivante un degré véritablement intermédiaire, conduisant par une nuance insensible des makis sur les tarsiers ». L'espèce n'est donc pas fixe, et sur ce point Etienne Geoffroy Saint-Hilaire s'oppose rapidement à Cuvier qui «tenait trop à son principe de l'immutabilité des espèces ; principe sur lequel reposait sa foi de classificateur, contre lequel j'ai toute ma vie réclamé et qui est présentement, je crois, rejeté de la pensée de tous les vrais et savants zoologistes (Geoffroy Saint-Hilaire, 1830)». Voyant les chevaux changer de pelage au fond des mines, par le fait de leur séjour prolongé dans ces conditions souterraines, Etienne Geoffroy Saint-Hilaire y trouve une confirmation, peut-être contestable, de la variabilité des espèces. En tout cas, il ne fait pas de doute pour lui que l'immutabilité spécifique est «une vue de l'esprit qui est venue s'anéantir dans une impasse» qui marque «la clôture du siècle de Cuvier». Ce n'est que par des «préjugés fâcheux» que les naturalistes s'en sont longtemps tenus à croire « que la nature a pris un soin extrême à empêcher l'altération des espèces, à maintenir fixes les formes des êtres organisés » (Geoffroy Saint-Hilaire, 1830).

**32.** « Charles Darwin naquit le 12 février 1809 à Shrewsbury, dans le Shropshire, en Angleterre. Il était le second fils et le cinquième des six enfants du docteur Robert Darwin, brillant médecin et fils d'Erasmus Darwin, l'auteur de *Zoonomia*. Sa mère, fille de Josiah Wedgwood, célèbre potier, mourut alors que Charles avait huit ans, et ses sœurs plus âgées essayèrent de la remplacer. Il est difficile de se faire une idée précise de la jeunesse et de la maturation de Darwin, car la seule source de renseignements que nous ayons à ce sujet est son

*Autobiography* (1958), recueil de souvenirs que Darwin écrit à l'âge de soixante-sept ans, pour l'éducation de ses enfants et petits-enfants. Ce document n'est pas toujours fiable, parce que la mémoire lui fait parfois défaut, mais surtout parce qu'il y fait preuve d'une modestie victorienne exagérée, dépréciant ses succès et son éducation. Les biographes prennent trop facilement ses déclarations au pied de la lettre, notamment celles où il dénigre ses capacités, et ils se demandent comment ce cancre a bien pu devenir l'auteur de ce qui peut être considéré comme la plus grande révolution intellectuelle de tous les temps.

On ne peut pas vraiment comprendre Darwin si l'on ne mesure pas la vérité de cette remarque qu'il fit à son sujet : "Je suis né naturaliste". Tous les aspects de la nature l'intéressaient. Il aimait collectionner, chasser et pêcher, lire des ouvrages sur la nature, par exemple le *Natural History of Selborne* de Gilbert White. Comme de nombreux jeunes naturalistes, l'école lui était un fardeau, et dans une large mesure, l'Université. L'histoire naturelle n'était pas enseignée (ni d'ailleurs aucune discipline scientifique) dans les universités anglaises à cette époque (elle ne le sera qu'à partir de 1850), et son père l'envoya à l'université d'Edimbourg, alors qu'il n'avait que seize ans et huit mois, pour étudier la médecine, comme son frère aîné Erasme un an plus tôt. La médecine l'ennuya et le consterna, comme la géologie, enseignée par le célèbre Robert Jameson. Darwin fut néanmoins assez consciencieux pour réussir honorablement ses examens ».

La question de savoir quand Darwin est devenu naturaliste a été débattue. Pour Mayr (1989) :

« On répète partout à satiété que Darwin serait devenu naturaliste à l'occasion de son voyage sur le *Beagle*. C'est un mythe. Lorsqu'il monta sur le pont du *Beagle*, en 1831, Darwin était déjà un naturaliste expérimenté. Nul doute qu'il aurait surpassé n'importe quel biologiste thésard de son temps. Non seulement il connaissait à fond les insectes, son groupe de prédilection, mais aussi les mammifères, les oiseaux, les reptiles, les amphibiens, les invertébrés marins, les mammifères fossiles et les plantes. C'est évident dans les lettres qu'il écrivit avant son voyage sur le *Beagle*, et dans sa correspondance avec J.S. Henslow, au cours des premiers mois de son périple. L'aisance avec laquelle il aligne les noms de genres et de familles des organismes qu'il recueille est proprement stupéfiante. Bien sûr, il lui arrivait de faire quelques erreurs d'identification, tout à fait excusables étant donné les connaissances limitées de l'époque et l'absence de bibliothèques et de collections de référence sur le *Beagle*.

Où donc Darwin avait-il acquis une si remarquable culture ? Il a dû comprendre l'importance de tenir un journal de ses observations et de prendre des notes sur ses collections dès le lycée de Shrewsbury, ou plus tard à Edimbourg, grâce à Grant; ou à Cambridge, grâce à Henslow et Sedgwick. La lecture passionnée d'ouvrages d'histoire naturelle, ses contacts à l'université avec des géologues, des botanistes, des entomologistes..., le préparèrent à sa future carrière beaucoup mieux qu'un apprentissage exhaustif de l'anatomie et autres sujets médicaux, éducation que reçut T.H. Huxley par exemple. Lorsqu'il était à Edimbourg, Darwin participa aux activités d'une société locale d'histoire naturelle (la "Plinian Society"); il y présenta quelques idées et découvertes : il collectionnait et étudiait les organismes marins de la zone des marées sous la houlette du zoologiste Robert Grant, il visitait le Muséum local et y rencontrait son conservateur, il apprenait à empailler les oiseaux. Bref, il fit sérieusement de l'histoire naturelle. Il y avait peu de professions convenables pour un jeune homme issu de la moyenne bourgeoisie aisée, et sa famille fut bien embarrassée de voir que Darwin n'avait aucun goût pour la médecine.

C'était l'époque de la théologie naturelle de Paley, où les professeurs de botanique et de géologie, à Oxford et Cambridge, étaient des théologiens. Par conséquent, sa famille décida

qu'il devrait faire des études menant à la prêtrise. Charles accepta, avec la réserve cependant qu'il serait pasteur de campagne, à l'image sans doute du vicaire de Selborne.

Darwin arriva à Cambridge en janvier 1828 et obtint son diplôme de licence (B.A.) en avril 1831. Il suivait des cours d'éducation classique, de mathématiques et de théologie, qui durent lui sembler intolérablement ennuyeux. Ses études lui laissèrent suffisamment de temps pour se livrer à ses passe-temps favoris, le cheval, la chasse, les collections d'histoire naturelle, les soirées animées avec des amis, de sorte qu'il se rappela toujours avec plaisir les années passées à Cambridge : « Mais à Cambridge, nulle occupation ne me passionna plus ou ne me donna plus de plaisir que la collection des coléoptères. » (1958: 62) Ce "dada", amorcé déjà à Shrewsbury, devint une passion dévorante, qui l'amena à se lier d'amitié avec W. Darwin Fox, un cousin, inscrit à Christ College aussi. Fox l'initia à l'entomologie, et devint par la suite l'un de ses correspondants favoris.

Autre fait important de son séjour à Cambridge, son amitié pour son professeur de botanique, le Révérend John Stevens Henslow. Celui-ci, profondément religieux et orthodoxe, n'en était pas moins ardent naturaliste. Il tenait maison ouverte le vendredi soir pour les étudiants intéressés par l'histoire naturelle : « Durant la dernière partie de mon séjour, je fis très souvent de longues randonnées avec lui, de sorte que certains professeurs me désignaient comme "l'homme qui se promène avec Henslow". » Darwin apprit de lui quantité de choses en botanique, en entomologie, en chimie, en minéralogie et en géologie. Chez Henslow, il rencontra William Whewell, Léonard Jenyns et d'autres, avec lesquels il correspondra plus tard.

Darwin rapporte plusieurs anecdotes prouvant qu'il avait l'excellente mémoire visuelle du bon naturaliste et du taxinomiste. Il comptait surtout sur la vision pour retenir et apprendre, et ne tira jamais beaucoup de profit des leçons magistrales. « Il n'y a aucun avantage et beaucoup de désavantages à apprendre par les conférences plutôt que par les lectures. » (p. 47) Il affirmera fort justement plus tard qu'il s'était "auto-éduqué". Il est donc aussi important de considérer les livres qui l'impressionnèrent durant sa jeunesse, que ses professeurs à Edimbourg et Cambridge. Après avoir lu l'ouvrage de White, *Natural History of Selborne*, Darwin prit « beaucoup de plaisir à observer les habitudes des oiseaux et même à prendre des notes à ce sujet. En toute simplicité, je pensais alors que tout homme cultivé devrait être ornithologue » (Auto. p. 45). A Cambridge, il fut frappé par la logique et la clarté des écrits de Paley sur la théologie chrétienne, mais il lut aussi sa *Natural Theology*, une excellente introduction à l'histoire naturelle et à l'étude de l'adaptation. Deux livres l'influencèrent beaucoup durant sa dernière année à Cambridge, l'ouvrage de Humboldt, *Personal Narrative*, et celui de Herschel, *Introduction to the Study of Natural Philosophy*. Il les lut avec avidité, et « aucun livre ne [l'] influença sans doute plus que ces deux ouvrages » (Auto. p. 68). Il apprit beaucoup de Herschel sur la méthodologie de la science et ces deux livres lui « insufflèrent l'envie brûlante d'ajouter ne serait-ce qu'une modeste contribution au noble édifice des sciences naturelles » (Auto. p. 68). La lecture de Humboldt lui insuffla l'ambition de devenir explorateur, de préférence en Amérique du Sud, ambition que, de manière inattendue, il allait bientôt pouvoir satisfaire ».

Mais, comme le souligne Mayr (1989), « Darwin apprit aussi la géologie, en particulier lorsqu'il était à Cambridge, mais aussi par la lecture des ouvrages de Lyell. Darwin n'étant rentré à Cambridge qu'après Noël, il devait encore faire deux trimestres après sa licence, et Henslow le persuada de les consacrer à l'étude de la géologie. Il fit en sorte que Darwin puisse accompagner Adam Sedgwick, professeur de géologie, en excursion dans le Pays de Galles, excursion durant laquelle il apprit beaucoup en matière de cartes géologiques. Lorsqu'il rentra chez lui, il trouva une invitation pour participer à un voyage sur le *Beagle* en tant que

naturaliste. Les objections du père de Charles furent vaincues par les arguments de son oncle, selon lequel « la recherche en histoire naturelle, quoique n'étant pas une profession, est très convenable pour un prêtre. »

**33.** Il me paraît loin d'être vrai que, parce que les singes saisissent les objets gauchement,... « un organe de préhension moins spécialisé leur aurait rendu autant de services que leurs mains actuelles. Au contraire, je ne vois aucune raison pour mettre en doute qu'une main plus parfaitement conformée ne leur eût été avantageuse, à la condition, importante à noter, qu'elle n'en fût pas pour cela moins propre à leur permettre de grimper aux arbres. Nous pouvons supposer qu'une main aussi parfaite que celle de l'homme aurait été moins avantageuse pour grimper, car les singes qui se tiennent le plus dans les arbres, l'Ateles en Amérique, le Colobus en Afrique, et l'Hylobates en Asie, ont le pouce très réduit en grosseur, souvent même rudimentaire, et les doigts partiellement adhérents de sorte que leur main est ainsi convertie en simple crochet »... « Or, s'il est avantageux pour l'homme d'avoir les mains et les bras libres, et de pouvoir se tenir solidement sur les pieds, et son succès dans la lutte pour l'existence ne permet pas d'en douter, je ne vois aucune raison pour laquelle il n'aurait pas été également avantageux à ses ancêtres de se redresser toujours davantage, et de devenir bipèdes. Ce nouvel état leur permettrait de mieux se défendre avec des pierres ou des massues, d'attaquer plus facilement leur proie, ou de se procurer autrement leurs aliments. Les individus les mieux construits ont dû, à la longue, le mieux réussir, et survivre en plus grand nombre. Si le gorille et quelques espèces voisines s'étaient éteintes, on aurait pu opposer l'argument assez fort et assez vrai en apparence, qu'un animal ne peut passer graduellement de l'état de quadrupède à celui de bipède ; car tous les individus se trouvant dans l'état intermédiaire auraient été très mal appropriés à tout genre de locomotion. Mais nous savons (et cela mérite réflexion) que les anthropomorphes se trouvent actuellement dans cette condition intermédiaire, sans qu'on puisse contester que, dans l'ensemble, ils soient bien adaptés à leur mode d'existence. Ainsi le gorille court avec une allure oblique et lourde, mais plus habituellement il marche en s'appuyant sur ses doigts fléchis. Les singes à longs bras s'en servent quelquefois comme béquilles, et, en se balançant sur eux, se projettent en avant; quelques Hylobates peuvent, sans qu'on le leur ait appris, marcher ou courir debout avec une assez grande rapidité; toutefois leurs mouvements sont gauches et n'ont pas la sûreté de ceux de l'homme. Nous trouvons donc, en somme, diverses gradations chez les singes actuels, entre le mode de locomotion qui est strictement celui du quadrupède, et celui du bipède ou de l'homme ; or, comme le fait remarquer un juge compétent, qui n'est animé par aucun esprit de parti, la conformation des singes anthropomorphes se rapproche plus du type bipède que du type quadrupède» (Darwin, 1871).

**34.** « On a souvent objecté aux théories que nous venons d'exposer, que l'homme est une des créatures le plus hors d'état de pourvoir à ses besoins, le moins apte à se défendre, qu'il y ait dans le monde; et que cette incapacité de subvenir à ses besoins devait être plus grande encore pendant la période primitive, alors qu'il était moins bien développé. Le duc d'Argyll, par exemple, insiste sur ce point que « la conformation humaine s'est éloignée de celle de la brute, dans le sens d'un plus grand affaiblissement physique et d'une plus grande impuissance. C'est-à-dire qu'il s'est produit une divergence que, moins que toute autre, on peut attribuer à la simple sélection naturelle. » Il invoque l'état nu du corps, l'absence de grandes dents ou de griffes propres à la défense, le peu de force qu'a l'homme, sa faible rapidité à la course, l'insuffisance de son odorat, insuffisance telle qu'il ne peut se servir de ce sens, ni pour trouver ses aliments ni pour éviter le danger. On pourrait encore ajouter à ces imperfections son inaptitude à grimper rapidement sur les arbres pour échapper à ses ennemis. Quand on voit les Fuégiens résister sans vêtements à leur affreux climat, on comprend que la perte des poils n'ait pas été très nuisible à l'homme primitif, surtout s'il habitait un pays chaud. Lorsque

nous comparons l'homme sans défense aux singes qui, pour la plupart, possèdent de formidables canines, nous devons nous rappeler que ces dents n'atteignent leur développement complet que chez les mâles seuls, et leur servent principalement pour lutter avec leurs rivaux, les femelles qui en sont privées n'en subsistent pas moins (Darwin, 1871).

**35.** « Quant à la force et à la taille, nous ne savons si l'homme descend de quelque petite espèce, comme le chimpanzé, ou d'une espèce aussi puissante que le gorille; nous ne saurions donc dire si l'homme est devenu plus grand et plus fort, ou plus petit et plus faible que ne l'étaient ses ancêtres. Toutefois nous devons songer qu'il est peu probable qu'un animal de grande taille, fort et féroce, et pouvant, comme le gorille, se défendre contre tous ses ennemis, puisse devenir un animal sociable ; or ce défaut de sociabilité aurait certainement entravé chez l'homme le développement de ses qualités mentales d'ordre élevé, telle que la sympathie et l'affection pour ses semblables. Il y aurait donc eu, sous ce rapport, un immense avantage pour l'homme à devoir son origine à un être comparativement plus faible » (Darwin, 1871).

**36.** « Les traités systématiques négligent souvent de prendre en considération certains points peu importants de ressemblance entre l'homme et les singes supérieurs ; cependant ces points de ressemblance révèlent clairement, lorsqu'ils sont nombreux, nos rapports de parenté, je tiens donc à en signaler quelques uns. La position relative des traits de la face est évidemment la même chez l'homme et chez les quadrumanes ; les diverses émotions se traduisent par des mouvements presque identiques des muscles et de la peau, surtout au-dessus des sourcils et autour de la bouche. Il y a même quelques expressions qui sont presque analogues, telles que les sanglots de certaines espèces de singes et le bruit imitant le rire que font entendre d'autres espèces, actes pendant lesquels les coins de la bouche se retirent en arrière et les paupières inférieures se plissent. L'extérieur des oreilles est singulièrement semblable. L'homme a un nez beaucoup plus proéminent que la plupart des singes; mais nous pouvons déjà apercevoir un commencement de courbure aquilienne sur le nez du Gibbon Hoolock; cette courbure du même organe est ridiculement exagérée chez le *Semnopithecus nasica*.

Beaucoup de singes ont le visage orné de barbe, de favoris ou de moustaches. Les cheveux atteignent une grande longueur chez quelques espèces de Semnopithèques ; chez le Bonnet chinois (*ilacaeus radiatus*), ils rayonnent d'un point du vertex avec une raie au milieu, absolument comme chez l'homme. On admet généralement que l'homme doit au front son aspect noble et intelligent; mais les poils touffus de la tête du Bonnet chinois se terminent brusquement au sommet du front, lequel est recouvert d'un poil court et si fin, un véritable duvet, que, à une petite distance, à l'exception des sourcils, il paraît être entièrement nu. On a affirmé par erreur qu'aucun singe n'a de sourcils. Chez l'espèce dont nous venons de parler, le degré de dénudation du front varie selon les individus ; Eschricht constate, d'ailleurs, que, chez nos enfants, la limite entre le cuir chevelu et le front dénudé est parfois mal définie; ce qui semble constituer un cas insignifiant de retour vers un ancêtre dont le front n'était pas encore complètement dénudé » (Darwin, 1871).

**37.** « Si, comme nous venons de le voir, l'homme n'a pas droit à former un ordre distinct, il pourrait peut-être réclamer un sous-ordre ou une famille distincte. Dans son dernier ouvrage, le professeur Huxley divise les Primates en trois sous-ordres, qui sont : les Anthropidés, comprenant l'homme seul ; les Simiadés, comprenant les singes de toute espèce, et les Lémuridés, comprenant les divers genres de lémures. Si l'on se place au point de vue des différences portant sur certains points importants de conformation, l'homme peut, sans aucun doute, prétendre avec raison au rang de sous-ordre; rang encore trop inférieur, si nous considérons principalement ses facultés mentales. Ce rang serait, toutefois, trop élevé au point de vue généalogique, d'après lequel l'homme ne devrait représenter qu'une famille, ou même

seulement une sous-famille. Si nous nous figurons trois lignes de descendance procédant d'une source commune, il est parfaitement concevable que, après un laps de temps très prolongé, d'eux d'entre elles se soient assez peu modifiées pour se comporter comme espèces d'un même genre ; tandis que la troisième peut s'être assez profondément modifiée pour constituer une sous-famille, une famille, ou même un ordre distinct. Mais, même dans ce cas, il est presque certain que cette troisième ligne conserverait encore, par hérédité, de nombreux traits de ressemblance avec les deux autres. Ici se présente donc la difficulté, actuellement insoluble, de savoir quelle portée nous devons attribuer dans nos classifications aux différences très marquées qui peuvent exister sur quelques points, — c'est-à-dire à la somme des modifications éprouvées ; et quelle part il convient d'attribuer à une exacte ressemblance sur une foule de points insignifiants, comme indication des lignes de descendance ou de généalogie. La première alternative est la plus évidente, et peut-être la plus sûre, bien que la dernière paraisse être celle qui indique le plus correctement la véritable classification naturelle.

Pour asseoir notre jugement sur ce point, relativement à l'homme, jetons un coup d'œil sur la classification des Simiadés. Presque tous les naturalistes s'accordent à diviser cette famille en deux groupes : les catarrhiniens, ou singes de l'ancien monde, qui tous, comme l'indique leur nom, sont caractérisés par la structure particulière de leurs narines, et la présence de quatre prémolaires à chaque mâchoire ; les platyrrhiniens, ou singes du nouveau monde, comprenant deux sous-groupes très distincts, tous caractérisés par des narines d'une conformation très différente, et la présence de six prémolaires à chaque mâchoire. On pourrait encore ajouter quelques autres légères différences. Or il est incontestable que, par sa dentition, par la conformation de ses narines, et sous quelques autres rapports, l'homme appartient à la division de l'ancien monde ou groupe catarrhinien ; et que, par aucun caractère, il ne ressemble de plus près aux platyrrhiniens qu'aux catarrhiniens, sauf sur quelques points peu importants et qui paraissent résulter d'adaptations. Il serait, par conséquent, contraire à toute probabilité de supposer que quelque ancienne espèce du nouveau monde ait, en variant, produit un être à l'aspect humain, qui aurait revêtu tous les caractères distinctifs de la division de l'ancien monde en perdant en même temps les siens propres. Il y a donc tout lieu de croire que l'homme est une branche de la souche simienne de l'ancien monde et que, au point de vue généalogique, on doit le classer dans le groupe catarrhinien » (Darwin, 1871).

**38.** « La plupart des naturalistes classent dans un sous-groupe distinct, dont ils excluent les autres singes de l'ancien monde, les singes anthropomorphes, à savoir le gorille, le chimpanzé, l'orang et l'hylobate. Je sais que Gratiolet, se basant sur la conformation du cerveau, n'admet pas l'existence de ce sous-groupe, qui est certainement un groupe accidenté. En effet, comme le fait remarquer M. Saint-George-Mivart, « l'orang est une des formes les plus particulières et les plus déviées qu'on trouve dans cet ordre ». Quelques naturalistes divisent encore les singes non anthropomorphes de l'ancien continent, en deux ou trois sous-groupes plus petits, dont le genre *semnopithèque*, avec son estomac tout boursouflé constitue un des types. Les magnifiques découvertes de M. Gaudry dans l'Attique semblent prouver l'existence, pendant la période miocène, d'une forme reliant les *Semnopithèques* aux *Macaques* ; fait qui, si on le généralise, explique comment autrefois d'autres groupes plus élevés se confondaient les uns avec les autres.

L'homme ressemble aux singes anthropomorphes, non seulement par tous les caractères qu'il possède en commun avec le groupe catarrhinien pris dans son ensemble, mais encore par d'autres traits particuliers, tels que l'absence de callosités et de queue, et l'aspect général ; en conséquence, si l'on admet que ces singes forment un sous-groupe naturel, nous pouvons conclure que l'homme doit son origine à quelque ancien membre de ce sous-groupe. Il n'est guère probable, en effet, qu'un membre d'un des autres sous-groupes inférieurs ait, en vertu de

la loi de la variation analogue, engendré un être à l'aspect humain, ressemblant sous tant de rapports aux singes anthropomorphes supérieurs. Il n'est pas douteux que, comparé à la plupart des types qui se rapprochent le plus de lui, l'homme n'ait éprouvé une somme extraordinaire de modifications, portant surtout sur l'énorme développement de son cerveau et résultant de son attitude verticale ; nous ne devons pas, néanmoins, perdre de vue « qu'il n'est qu'une des diverses formes exceptionnelles des Primates » (Darwin, 1871).

**39.** « Quiconque admet le principe de l'évolution doit admettre aussi que les deux principales divisions des Simiadés, les singes catarrhiniens et les singes platyrrhynien avec leurs sous-groupes, descendent tous d'un ancêtre unique, séparé d'eux par de longues périodes. Les premiers descendants de cet ancêtre, avant de s'écarter considérablement les uns des autres, ont dû continuer à former un groupe unique naturel ; toutefois quelques-unes des espèces, ou genres naissants, devaient déjà commencer à indiquer, par leur divergence, les caractères distinctifs futurs des groupes catarrhinien et platyrrhinien. En conséquence, les membres de cet ancien groupe, dont nous supposons l'existence, ne devaient pas présenter dans leur dentition ou dans la structure de leurs narines, l'uniformité qu'offrent actuellement le premier caractère chez les singes catarrhiniens, et le second chez les singes platyrrhynien ; ils devaient, sous ce rapport, ressembler au groupe voisin des Lémures, qui diffèrent beaucoup les uns des autres par la forme de leur museau, et à un degré excessif par leur dentition.

Les singes catarrhiniens et les singes platyrrhyniens possèdent en commun une foule de caractères, comme le prouve le fait qu'ils appartiennent incontestablement à un seul et même ordre. Ces nombreux caractères communs ne peuvent guère avoir été acquis indépendamment par une aussi grande quantité d'espèces distinctes ; il convient donc d'attribuer ces caractères à l'hérédité. En outre, un naturaliste aurait, sans aucun doute, classé au nombre des singes une forme ancienne, qui aurait possédé beaucoup de caractères communs aux singes catarrhiniens et aux singes platyrrhyniens, et à d'autres singes intermédiaires, outre qu'elle aurait possédé quelques autres caractères distincts de ceux qu'on observe actuellement chez chacun de ces groupes. Or, comme, au point de vue généalogique, l'homme appartient au groupe catarrhinien, ou groupe de l'ancien monde, nous devons conclure, quelque atteinte que puisse en ressentir notre orgueil, que nos ancêtres primitifs auraient, à bon droit, porté le nom de singes. Mais il ne faudrait pas supposer que l'ancêtre primitif de tout le groupe simien, y compris l'homme, ait été identique, ou même ressemblât de près, à aucun singe existant » (Darwin, 1871).

**40.** « A quelque époque et en quelque endroit que l'homme ait perdu ses poils, il est probable qu'il habitait alors un pays chaud, condition favorable à un régime frugivore qui, d'après les lois de l'analogie, devait être le sien. Nous sommes loin de savoir combien il s'est écoulé de temps depuis que l'homme a commencé à s'écarter du groupe catarrhinien, mais cela peut remonter à une époque aussi éloignée que la période éocène ; les singes supérieurs, en effet, avaient déjà divergé des singes inférieurs dès la période miocène supérieure, comme le prouve l'existence du Dryopithèque. Nous ignorons également avec quelle rapidité des êtres, placés plus ou moins haut sur l'échelle organique, peuvent se modifier quand les conditions sont favorables ; nous savons, toutefois, que certaines espèces d'animaux ont conservé la même forme pendant un laps de temps considérable. Ce qui se passe sous nos yeux, chez nos animaux domestiques nous enseigne que, pendant une même période, quelques co-descendants d'une même espèce peuvent ne pas changer du tout, que d'autres changent un peu, que d'autres enfin changent beaucoup. Il peut en avoir été ainsi de l'homme qui, comparé aux singes supérieurs, a éprouvé sous certains rapports des modifications importantes » (Darwin, 1871).

41. « On a souvent opposé comme une grave objection à l'hypothèse que l'homme descend d'un type inférieur l'importante lacune qui interrompt la chaîne organique entre l'homme et ses voisins les plus proches, sans qu'aucune espèce éteinte ou vivante vienne la combler. Mais cette objection n'a que bien peu de poids pour quiconque, puisant sa conviction dans des raisons générales, admet le principe de l'évolution. D'un bout à l'autre de la série, nous rencontrons sans cesse des lacunes, dont les unes sont considérables, tranchées et distinctes, tandis que d'autres le sont moins à des degrés divers ; ainsi, entre l'Orang et les espèces voisines, — entre le Tarsius et les autres lémuriers, — entre l'éléphant, et, d'une manière encore bien plus frappante, entre l'Ornithorynque ou l'Échidné et les autres mammifères. Mais toutes ces lacunes ne dépendent que du nombre des formes voisines qui se sont éteintes. Dans un avenir assez prochain, si nous comptons par siècles, les races humaines civilisées auront très certainement exterminé et remplacé les races sauvages dans le monde entier. Il est à peu près hors de doute que, à la même époque, ainsi que le fait remarquer le professeur Schaaffhausen, les singes anthropomorphes auront aussi disparu. La lacune sera donc beaucoup plus considérable encore, car il n'y aura plus de chaînons intermédiaires entre la race humaine, qui, nous pouvons l'espérer, aura alors surpassé en civilisation la race caucasienne et quelques espèces de singes inférieurs tel que le Babouin, au lieu que, actuellement, la lacune n'existe qu'entre le nègre ou l'australien et le gorille.

Quant à l'absence de restes fossiles pouvant relier à ses ancêtres pseudo-simiens... la découverte des fossiles dans toutes les classes de vertébrés a été lente et fortuite... les régions les plus propres à fournir des restes n'ont pas été fouillées jusqu'à présent par les géologues » (Darwin, 1871).

42. Wallace sous-titra la note qu'il envoya à Darwin en 1858 : l'instabilité des variétés supposée prouver la distinction permanente des espèces, une allusion à la fois à Lamarck et à Lyell. Dans son introduction, il dit « qu'il existe un principe général dans la nature qui va conduire beaucoup d'espèces à survivre aux espèces parentales, et à donner naissance à des variations successives se détachant de plus en plus du type originel et qui produit également, chez les animaux domestiques, la tendance des variétés à retourner à la forme parentale ». Il englobe deux thèmes majeurs : la divergence à partir d'un ancêtre commun, ou "antitype" la dénomination inhabituelle qu'il donne au progéniteur ; et la survie du plus apte, aboutissant à la formation de nouvelles espèces. Son but est de combattre les fondements de la notion de fixité des espèces. Il a déjà introduit son principe de divergence et de descendance avec modification dans « Sur la loi qui a régulé l'introduction de nouvelles espèces » et dans « Essai d'un arrangement naturel des oiseaux » dans lequel il applique son principe. Sa révélation fut le mécanisme.

Comme dans son essai de 1855, Wallace construisit son argumentation de manière inductive, élaborant à partir de faits communs connus. La vie des animaux sauvages est une lutte pour la survie, rappelle-t-il, et dans cette lutte, les animaux sont concernés par deux choses ; leur propre préservation et la survie de leurs petits. La survie, non seulement des individus, mais de toute l'espèce dépend de l'obtention, avec succès, de nourriture pendant les périodes difficiles et l'échappement aux ennemis ; sinon, un grand nombre des animaux va mourir et l'espèce va s'acheminer vers l'extinction. La « lutte pour la survie » n'est pas une phrase nouvelle : Malthus, Lyell et de Candolle l'avaient utilisée. Malthus applique le terme aux populations humaines, Lyell aux populations animales et de Candolle aux plantes. Wallace la poussa plus avant. La lutte pour la survie explique ce qui avant était inexplicable : pourquoi certaines espèces sont abondantes et d'autres proches, sont rares. La "loi des populations" et non la fertilité, dit Wallace, détermine la relative abondance ou rareté des espèces. Tout animal, de grande ou de petite taille, va augmenter dans un rapport géométrique si on le lui permet. Par le moyen d'un calcul simple, on peut montrer qu'une paire d'oiseaux

va générer 10 millions de petits en 15 ans. Malthus a démontré cela dans les populations humaines, mais les populations dans le monde animal sont généralement stables. Alors qu'il chassait les oiseaux de paradis, par exemple, Wallace avait noté la surabondance des mâles immatures et la présence de relativement peu d'adultes : « il est évident, par conséquent, que chaque année un nombre immense d'oiseaux doivent mourir – autant en fait qu'il en est né. Il apparaîtrait par conséquent, qu'aussi loin que la continuité de l'espèce et le maintien d'un nombre moyen d'individus est concerné, les couvées nombreuses sont superflues ».

Qu'est-ce qui contrôle la taille des populations ? La disponibilité de la nourriture, mais aussi la prédation, la maladie et la diminution de la fertilité. Si la fourniture de la nourriture augmente arithmétiquement, alors que les populations animales croissent géométriquement, les animaux vont rapidement dépasser leur fourniture d'aliment. Aussi longtemps que l'environnement demeure physiquement inchangé, le nombre de ses populations animales ne peut pas matériellement augmenter. Les nombres d'individus mourant annuellement sont immenses, et ceux qui meurent sont habituellement les plus faibles- les très jeunes, les très vieux, ceux qui sont malades – alors que ceux qui survivent sont les plus sains et les plus vigoureux. Dans la lutte pour l'existence, les plus faibles et les plus défectueux doivent mourir.

A ce moment, Wallace introduit le concept d' « utilité » des variations. Toute variation, même faible, affectera la population de manière ou bien positive, ou bien négative. Toutes les variétés se répartissent en deux classes : celles qui demeurent minoritaires dans des conditions stables et celles qui vont acquérir une supériorité numérique par rapport à la population parentale. Une sécheresse, un nuage de sauterelles, un nouveau prédateur – en résumé tout changement qui rend les conditions difficiles pour l'espèce – va imposer sa plus grande force pour éviter l'extermination. Clairement, la variété la moins nombreuse et la variété la plus "faiblement organisée" souffrira la première et ira vers l'extinction si la pression est assez forte. Si l'espèce parentale est la moins apte d'une manière ou d'une autre, la variété la plus solide la surpassera en nombre.

Une fois qu'une variété a remplacé une espèce, elle ne peut jamais retourner à sa forme "originelle". Cette nouvelle "race" améliorée et nombreuse, donnera avec le temps, naissance à de nouvelles variétés qui auront « plusieurs modifications divergentes de forme », chacune d'elles si elle augmente l'aptitude, pourra devenir dominante dans les conditions correctes. Ici, Wallace écrit : « alors, ici, nous avons une progression et une divergence continue déduite des lois générales qui règlent l'existence des animaux à l'état naturel ». Mais il évoque une inévitable progression en avant. Si les conditions changent à nouveau, la forme parentale et les autres variétés ratées – à supposer qu'elles aient même existé – vont soudain fleurir aux dépens de la variété précédente la plus apte, qui n'est alors plus supérieure et maintenant en danger d'extinction.

Les espèces domestiques sont généralement inférieures, soutenues et propagées artificiellement ; à l'état de nature, la plupart de ces animaux mourraient. S'ils survivent dans un monde sauvage, leurs descendants auraient tendance à retourner vers la forme sauvage la plus apte et la mieux adaptée (Wallace, 1858).

Par conséquent, dans cet essai que Wallace adressa à Darwin en 1858, on a tout de ce que l'on va retrouver dans l'Origine des espèces, publiée plus tard par Darwin. On peut encore aller plus loin en écoutant Wallace raconter comment l'idée de la sélection naturelle lui est venue. Wallace n'a pas limité ses pensées aux espèces animales. Il s'est aussi intéressé aux plantes et il était aussi très au courant de la diversité humaine. Il n'avait pas exclu les humains de sa loi naturelle. Alors que, souffrant d'une crise de paludisme, dans une petite île près de Tenate, dans les Indes néerlandaises, il pense aux contrôles positifs décrits par

Thomas Malthus qu'il a lu. Malthus dit que les contrôles sur la croissance des populations humaines – les guerres, les famines, les maladies, la stérilité – s'appliquent également aux populations animales. En deux heures, Wallace imagine toute la théorie de la sélection naturelle. On va retrouver ce récit chez Darwin.

Après avoir élaboré sa théorie de la sélection naturelle, Wallace va se mettre à écrire la note qu'il va envoyer à partir de l'île voisine de Tenate, à Darwin. Note qui va être lue devant la Société Linnéenne de Londres le 1<sup>er</sup> juillet 1858 comme nous l'avons vu plus haut. Toutefois, il faut ajouter qu'un concours de circonstances amena cette Société (la Société scientifique de Londres la plus célèbre avec les Sociétés Zoologiques et d'Entomologie) à se réunir le 1<sup>er</sup> juillet. En effet, habituellement, cette Société ne se réunissait pas pendant les congés d'été et ne reprenait ses réunions qu'en octobre ou en novembre. Or le décès du célèbre botaniste anglais, Robert Brown, un membre éminent de cette Société, survint le 10 juin de cette année 1858. Par respect pour la mémoire de Brown, la réunion de juin fut annulée. Par contre, comme Brown faisait partie du bureau de la Société, il fallait d'après les statuts, pourvoir à son remplacement dans les trois mois d'où la décision qui fut prise de réunir la Société le 1<sup>er</sup> juillet. Une trentaine de personnes seulement, moins de 10 % du nombre total des membres de la Société, assistèrent à cette séance du 1<sup>er</sup> juillet. Hooker et Lyell firent mettre en hâte les interventions de Darwin et de Wallace à l'ordre du jour au grand dam de certains autres membres de la Société comme le botaniste George Benthom qui éprouva peine et déception d'avoir été devancé par Darwin et Wallace.

Ni Wallace qui était loin de Londres, dans les Indes néerlandaises, ni Darwin dont le fils Charles venait de mourir de la scarlatine, n'assistèrent à la séance de la Société.

Le secrétaire de la Société, J.J. Bennett lut une lettre d'introduction de Hooker et Lyell expliquant la conjonction Darwin-Wallace, lettre commençant par ces mots : « Ces messieurs ayant indépendamment sans mutuellement le savoir, conçu la même théorie très ingénieuse pour expliquer l'apparition et le maintien de variétés de formes spécifiques sur notre planète, doivent tous deux réclamer loyalement le mérite d'être des penseurs originaux dans cette importante ligne de recherche ; mais ni l'un ni l'autre n'ayant publié leurs idées, bien que nous ayons demandé depuis de nombreuses années de manière répétée à M. Darwin de le faire...nous pensons, pour promouvoir au mieux l'intérêt de la science, qu'une sélection de leurs idées soit présentée devant la Société Linnéenne » (Slotten 2004 p. 156). Les articles de Darwin et de Wallace furent lus par George Busk, le secrétaire-adjoint de la Société dans l'ordre de la date de leur composition, c'est à dire les deux notes de Darwin puis celle de Wallace « sur la tendance des variétés de s'écarter indéfiniment de leur type originel ».

Il faut ajouter ici que Wallace n'avait pas été informé que sa note adressée à Darwin allait être lue devant la Société Linnéenne de Londres le 1<sup>er</sup> juillet 1858 et, bien entendu, la permission de lire cette note ne lui avait pas été demandée.

Les affirmations de Wallace et de Darwin sur la séquence des événements ayant conduit à ce 1<sup>er</sup> juillet 1858, ont provoqué une controverse à propos de détails précis. Malheureusement, le manuscrit de Wallace ne fut pas retrouvé et la note ne fut jamais publiée dans un journal scientifique. Il en est de même de la lettre qu'il envoya à Darwin avec son manuscrit. La seule version connue de ce texte crucial est celle qui a été publiée en août 1858 dans le *Journal of the Proceedings of the Linnean Society* (Vol 3 pp 45.62.).

La date de la lettre adressée par Darwin à Lyell est également controversée. Certains points sur les étapes précises ayant amené la publication commune tout comme la nature de la dette de Darwin à Wallace et/ou Wallace à Darwin concernant l'articulation finale de la théorie de la sélection naturelle restent insolubles.

Cependant, la documentation qui existe sous forme de notes, journaux et lettres, en plus des articles et livres de Wallace et de Darwin, a néanmoins permis d'établir très rigoureusement la reconstitution historique des relations Wallace-Darwin à la fois avant et après 1858. Ainsi, il est clair que Wallace, bien qu'au courant que Darwin était en train de préparer, pour le publier, son travail sur les espèces et les variétés, ne savait pas que Darwin avait découvert la sélection naturelle mais n'avait rien publié là-dessus.

Au contraire, Darwin avait probablement discerné les progrès de Wallace sur la question des espèces d'après ses lettres et aussi ses articles antérieurs à 1858. Lyell et Blyth qui avaient alerté Darwin sur l'existence et la signification du texte de Wallace de 1855 avaient dû, certainement, secouer ou pour le moins éveiller l'attention de Darwin (Fichman 2004 p. 99).

Comme Lyell et Hooker avaient accordé la priorité à Darwin et que Darwin publia « L'origine des Espèces » un an après, c'est le nom de Darwin qui est habituellement connu comme ayant proposé la théorie de l'évolution par sélection naturelle.

**43.** « Les objections faites maintenant à la théorie de Darwin s'appliquent seulement aux causes particulières par lesquelles le changement d'espèce a été obtenu, non au fait qu'il y ait changement. Les objecteurs cherchent à minimiser l'importance de la sélection naturelle et de la subordonner à des lois de variation, de l'usage et du non-usage de l'intelligence et de l'hérédité

Bien que je maintienne et même renforce mes différences avec certaines vues de Darwin, tout mon travail tend avec force à illustrer l'importance fondamentale de la Sélection Naturelle sur tous les autres agents dans la production de nouvelles espèces (p. VII-VIII).

**44.** « La théorie de Darwin, en soi, est très simple : premièrement, les énormes pouvoirs de tous les organismes d'augmenter de nombre à la manière d'une progression géométrique, et l'inévitable lutte pour l'existence parmi eux et, en second lieu, la survenue de beaucoup de variation individuelle combinée à la transmission héréditaire de telles variations. De ces deux grandes classes de faits, qui sont universels et incontestables, il découle, comme l'a dit Darwin, la "préservation des races favorisées dans la lutte pour la vie", cette action continue sous les conditions toujours changeantes à la fois de l'univers organique et inorganique, mène nécessairement à la formation ou au développement de nouvelles espèces... Nous devons toujours garder à l'esprit que ce qui se passe dans le cas de l'individu ou du groupe familial que nous observons ou auquel nous pensons, se passe également parmi les millions et les millions d'individus que compte chaque espèce ; et devons être débarrassés de l'idée que la chance détermine qui doit vivre et qui doit mourir. Car, bien que dans beaucoup de cas individuels la mort peut être due à la chance plutôt qu'à toute infériorité de ceux qui meurent en premier, pourtant nous ne pouvons pas croire que cela peut être le cas de la grande échelle sur laquelle la nature travaille.... Le plus organisé ou le plus sain, ou le plus actif, ou le mieux protégé, ou le plus intelligents gagnera, inévitablement, à longue échéance un avantage sur ceux qui sont inférieurs pour ces qualités, ce qui signifie que le plus apte survivra, les plus aptes étant ceux qui, dans chaque cas particulier, sont supérieurs pour les qualités spéciales dont dépend la sécurité » (Wallace, 1889).

**45.** Il a été généralement répandu de parler de la variation comme quelque chose d'exceptionnel et de comparativement rare, - comme une déviation anormale de l'uniformité et de la stabilité des caractères d'une espèce - et ainsi peu de personnes, parmi les naturalistes, n'ont jamais comparé, correctement, des nombres considérables d'individus. La conception de la variabilité comme un caractère général de toute espèce dominante et largement répandue, importante dans sa quantité et intéressant, non pas quelques uns mais des masses considérables d'individus qui font les espèces, sera pour beaucoup complètement nouvelle. Egalement important est le fait que la variabilité s'étend à tout organe et à toute

structure, externe ou interne ; alors que peut être le plus important de tout est la variabilité indépendante de ces nombreuses parties, chacune variant sans aucune dépendance constante ou même habituelle avec les autres parties ou en corrélation avec elles. Il n'y a pas de doute qu'il y a quelque corrélation dans les différences qui existent entre les espèces... mais ceci et généralement une adaptation utile qui a été amenée par la sélection naturelle et ne s'applique pas à la variabilité individuelle qui survient à l'intérieur des espèces... Beaucoup de naturalistes, pourtant prétendent que même plus de preuves sont requises... et si nous nous souvenons que tous ces changements physiques sont graduels, nous devrions voir que la quantité de variation que nous savons survenue dans chaque nouvelle génération sera bien suffisante pour permettre à la modification et à l'adaptation de continuer à la même vitesse... Ceci est survenu souvent, soit à des immigrants dans une nouvelle terre, ou à des résidents d'une contrée qui a été coupée d'une région plus grande et plus variée. Si les conditions ne changent pas, les espèces demeurent inchangées pour de longues périodes et produisent cette apparence de stabilité des espèces qui est souvent donnée comme argument contre l'évolution par la sélection naturelle mais qui est réellement en harmonie avec elle » (Wallace, 1889).

**46.** « Ma tâche ne peut pas être de vous exposer encore une fois la théorie de la descendance. Il y a 70 ans Charles Darwin a commencé, ici à Cambridge, ses études académiques, en théologie alors qu'en 1828 en Allemagne Carl Ernst von Baer publiait son classique "Entwicklungsgeschichte der Thiere". Darwin ne savait rien de cela.

Les dernières 40 années du 19<sup>ème</sup> siècle sont le temps de Darwin "Zeitalter Darwin's". Si l'on regarde plus près, cependant, nous devons distinguer trois périodes : 1) la réforme complète de la théorie de la descendance, le "lamarckisme" ; 2) l'élaboration de la théorie de la sélection, le vrai darwinisme et 3) le développement de l'anthropogénie qui explique tous les autres problèmes du développement. Ce n'est qu'à propos de ce 3<sup>ème</sup> mérite de Darwin, à propos de l'origine de l'homme, de son développement et de son esprit, que je vais faire un bref exposé aujourd'hui (Haeckel, 1898).

**47.** C'est Thomas Huxley, le plus grand zoologiste anglais de ce siècle qui a dit, en 1863, que ceci constitue la question de toutes les questions pour l'humanité : quelle est la place de l'homme dans la nature, à la lumière de l'enseignement de Darwin, en trois parties : la première concerne l'histoire naturelle des singes pré-humains, la seconde les relations de l'homme avec les animaux inférieurs suivants, la troisième les fossiles humains.

Moi-même, j'en ai parlé dans ma *Generellen Morphologie* « l'histoire du développement des organismes dans leur signification pour l'anthropologie » dans la logique des relations de l'anthropogénie avec le transformisme. La phrase que l'homme s'est développé à partir des vertébrés inférieurs et ensuite à partir des vrais singes est une déduction particulière de la théorie de la descendance. J'ai développé cette idée dans mes travaux ultérieurs en 1868, 1898 « *Natürlichen Schöpfungsgeschichte* » et en 1874 et 1891 « *Anthropogénie* » et dans la troisième partie de ma « *Systematischen Phylogenie*, 1895 ».

Lamarck, au début de ce siècle, reprenant les six classes d'animaux vertébrés que Linné avait distingué en 4 classes, avait placé l'homme au sommet. Linné, lui-même, avait déjà, en 1735 dans sa « *Systema Naturae* », placé l'homme au sommet des mammifères et l'avait classé avec les grands singes et les singes inférieurs ensemble dans l'ordre des « *Anthropomorpha* » et plus tard, il les appellera animaux nobles ou "Primates". Cuvier suivra en 1817 en plaçant l'homme dans l'ordre des bimanés par opposition aux grands singes et singes inférieurs classés en quadrimanes. Cette distinction a été conservée pendant 50 ans jusqu'à ce qu'Huxley, en 1863, démontre que cette distinction reposait sur une erreur anatomique en réalité ; les singes sont bimanés comme l'homme, d'où on était revenu à l'ordre des primates comme dans l'esprit de Linné » (Haeckel, 1874).

48. « Cuvier a prétendu jusqu'à sa mort (1832) qu'il n'existe pas de fossiles de singe. Le seul fossile d'un singe inférieur dont il a décrit le crâne (Adapis) était pour lui un ongulé.

C'est seulement en 1836 qu'on a trouvé les premiers restes de singe en Inde, en 1838 *Mesopithecus penthelicus* près d'Athènes, puis en 1862 d'autres restes de fossiles de singes inférieurs. Puis ces dernières décennies, de nombreux fossiles ont été découverts par Gaudry, Filhol, Schlosser, les paléontologues américains Marsh, Cope, Leidy, Osborn, Ameghino ». Haeckel a pu voir un fossile d'un singe inférieur au Museum d'Histoire Naturelle de South Kensington, de la taille d'un homme ramené par Forsyth Major de Madagascar (*Megaladapis madagascariensis*).

Il dit ensuite :

« La différence marquée entre les groupes principaux de singes est encore valable aujourd'hui comme du temps de Cuvier, elle caractérise les mâchoires. L'homme a 32 dents, de forme caractéristique comme les singes de l'est. Les singes de l'ouest ont 36 dents avec une dent prémolaire de plus pour chaque demie-mâchoire.

La comparaison amène à l'hypothèse phylogénétique que ce nombre provient d'un nombre supérieur de dents, 44 (dans chaque demie-mâchoire, 3 incisives, une canine, 4 prémolaires et 3 molaires) des mammifères anciens de l'Eocène que nous considérons comme les précurseurs du groupe des animaux à placenta : Lemuravida, Condylarthros, Esthonychida et Ictopsida (Haeckel, 1874).

49. Il est très vraisemblable que tous les Zottenthiere ou Placentalen (les mammifères placentaires) – des plus évolués – Prochoriaten jusqu'à l'homme – sont issus d'une même branche inconnue de la période jurassique. Nous disposons maintenant de nombreux fossiles de singes inférieurs découverts ces dernières décennies qui sont le chaînon manquant phylogénétique de la construction de la mâchoire. Les plus anciens prosimiens du tertiaire, les vieux éocène, Pachylémuriens (ou Hypsodinen) ont les 44 dents du groupe placentaire. Suivent les éocènes Nécolémuriens ou Adapiden avec 40 dents qui ont perdu une incisive dans chaque demie-mâchoire. S'en approchent les plus jeunes Autolémuriens (ou Stenopiden) avec 36 dents (une prémolaire de moins) avec la même forme des dents que les Platyrrhiniens, les singes américains. La mâchoire des Catarrhiniens en est issue par la perte d'une seconde prémolaire. Ces relations sont si évidentes et elles vont main dans la main avec la structure du crâne tout entier et l'aspect de formes typiques des primates, que nous pouvons dire : l'arbre généalogique des primates va des plus anciens singes inférieurs de l'Eocène jusqu'à l'homme. Il n'y a pas de chaînon manquant. Cet arbre qui va des lémuriens les plus anciens jusqu'à l'homme est une évidence historique ».

« Par ailleurs, l'anatomie comparée et l'ontogénie nous fait admettre que les animaux placentaires du Crétacé sont issus des marsupiaux du Trias monotremes. C'est seulement chez les mammifères que la peau est recouverte de véritables poils d'où le nom que Oken leur a donné : animaux à poils. Ce n'est que dans cette classe que l'on trouve les soins, l'alimentation du nouveau-né par le lait maternel. C'est là que se trouve la plus haute forme d'amour maternel, la culture et la vie de l'âme. Dans la partie la plus ancienne, notre arbre généalogique, le paléolithique, au permien, il n'y avait pas de mammifères, alors que des reptiles respirants, animaux amniotiques existaient. Ils font partie de Tocosauriens, les plus anciens et les plus bas des reptiles faisant partie des Theromeres qui par beaucoup de caractères se rapprochent des mammifères.

Il suffit de comparer le squelette des quatre membres de nos salamandres et de nos grenouilles avec le squelette de nos propres membres pour se rendre compte que ces amphibiens ont les mêmes caractéristiques que nous qu'ils ont hérité des Sauropsides et des

mammaliens : ceintures scapulaire et pelvienne, humérus et fémur, os de l'avant-bras et de la jambe, poignet et tarse, doigts, orteils » (Haeckel, 1874).

**50.** « Concernant la phylogénie de l'âme humaine, les mêmes mécanismes existent chez l'homme que ceux qui sont présents chez les autres vertébrés. Les organes de ces fonctions psychiques sont les mêmes : le cerveau et la moelle épinière comme organes centraux, les nerfs périphériques et les organes des sens. Comme ces organes de l'âme se sont développés lentement et par étapes chez l'homme à partir de leurs ancêtres vertébrés les plus primitifs, cela compte aussi pour leurs fonctions, pour l'âme elle-même » (Haeckel, 1874).

**51.** « L'histoire vraiment scientifique de l'évolution humaine ne commence guère avant 1759. En cette année, un des plus grands naturalistes allemands, Caspar Friedrich Wolff, publia sa *Theoria generationis*. Ce fut le premier fondement d'une vraie embryologie zoologique (p. 17).

Ce fut seulement 50 ans plus tard, en 1809, que Jean Lamarck publia sa Philosophie Zoologique, c'est à dire le premier essai d'une histoire de l'évolution des espèces ou d'une phylogénie. Enfin, un demi-siècle après, en l'année 1859, parut le livre de Darwin, qu'il faut considérer comme le premier essai de traité vraiment scientifique sur cette matière (p17). Aristote, 2000 ans avant, avait une idée confuse des phases embryologiques de cette théorie du développement que nous nommons maintenant épigénèse et que Wolff a démontré être la véritable embryologie zoologique.

Karl Ernst Baer fit de l'embryologie comparée et distingua quatre types zoologiques différents de vertébrés articulés, les mollusques, les radiés, c'est à dire les animaux inférieurs. La loi de Baer stipule que le développement d'un individu de chaque classe zoologique s'opère de la même manière : 1) il y a perfectionnement continu du corps ; 2) la forme générale se modifie en une forme plus spéciale. Darwin en fera apprécier toute la portée ; le type du développement est le résultat mécanique de l'hérédité, tandis que le degré de perfectionnement est le résultat mécanique de l'adaptation : hérédité et adaptation c'est la théorie de la descendance qui a formulé les lois de l'hérédité et de l'adaptation » (Haeckel, 1874).

**52.** - La phylogénie dans le passé, c'est à dire avant Darwin (p. 47) : « Les causes déterminantes du développement des espèces organiques sont aussi celles du développement de l'individu » ou « La phylogénèse est la cause mécanique de l'ontogénèse ».

- Kant et la conception dualistique : d'une part il y a le domaine inorganique, le monde sans vie qui obéit à des lois mécaniques nécessaires sans but conscient, de l'autre côté, il y a le monde vivant, organique avec l'hypothèse de desseins prédéterminés, de causes finales.

- Nouvelle histoire de la généalogie organique par Charles Darwin. Il compare l'origine de nombreuses races végétales et animales que l'homme sait créer, la sélection pratiquée par le jardinier et l'éleveur, avec les conditions d'où résultent les espèces sauvages à l'état de nature. Les conditions en horticulture et en zootechnie sont exactement celles qui agissent librement dans la nature.

- L'anatomie comparée qui est cette partie de la morphologie qui compare entre elles les formes vivantes développées et cherche à retrouver, sous la diversité bigarrée de leurs contours, l'unité d'organisation, ce qu'on appelait autrefois le plan commun de structure. Cuvier a fondé cette science.

- La cellule ovulaire et les amibes : Karl Ernst Baer découvre expérimentalement l'œuf de l'homme et des mammifères en 1827. En 1738, Schleiden proposa la théorie cellulaire pour les plantes et Schwann l'étendit au règne animal (p.82). Il est des organismes élémentaires

plus simples que la cellule, les cytodes constituées par une parcelle de plasma, un grumeau homogène de substance albuminoïde non encore différencié en noyau et nucléole. Les curieuses monères sont des spécimens de ces cytodes. Il faut distinguer deux degrés dans l'organisme élémentaire l'un le plus inférieur est la cytode, l'autre est la cellule déjà différenciée en noyau et protoplasme. Nous donnerons à ces deux formations élémentaires une commune dénomination, celle de plastides. Mais chez les organismes animaux et végétaux d'ordre supérieur, il n'existe pas habituellement de cytodes, mais bien de vraies cellules pourvues de noyaux. Nous reviendrons plus loin sur les monères (Haeckel, 1874).

**53.** « Comment l'organisme multicellulaire complexe a-t-il pu être formé à partir de l'organisme monocellulaire si simple ? Pour répondre, il faut regarder l'organisme multicellulaire comme étant construit et composé sur le modèle d'un Etat civilisé.

Essayons d'abord cette voie indirecte. Comment devrait s'effectuer l'évolution si notre comparaison était juste ? Si notre loi biogénétique fondamentale est vraie, comment a dû se comporter au début de la vie organique, sur la terre, au moment de la création, comme on dit, le premier organisme monocellulaire, celui qui, en fondant la première notion des cellules, est devenu l'ancêtre commun de tous les organismes multicellulaires supérieurs ? La réponse est des plus simples. Il a dû agir comme le ferait un homme, un fondateur d'Etat ou de colonie, ayant conscience de son but. Comparaison : "un insulaire est allé à la pêche, dans une barque avec sa femme. Une tempête survient, la barque est entraînée au loin et finit par aborder à une île jusqu'alors inhabitée. Ce premier couple humain, confiné dans l'île, y joue le rôle d'Adam et Eve, engendre une postérité nombreuse. Des siècles durant, ils n'auront d'autre but dans la vie que celui des animaux inférieurs et des plantes. Peu à peu, il se formera des groupes de familles. Certains sauvages pêchent, chassent, d'autres labourent, d'autres s'occupent de la religion et de la médecine, etc... Bref, la division du travail va grandissant, c'est à dire, un Etat plus ou moins ordonné (p.101)

Ce qui précède, nous conduit à passer en revue les fonctions physiologiques, les activités vitales qui entrent en jeu dans l'évolution individuelle et dans l'évolution phylogénétique. Ces fonctions organiques fort simples sont : 1) la nutrition ; 2) l'adaptation ; 3) l'accroissement ; 4) la génération ; 5) l'hérédité ; 6) la division ou différenciation du travail ; 7) la régression ; 8) la conjugaison.

De ces 8 fonctions, trois sont de beaucoup les plus importantes : 5, 2 et 3. 3 et 1 vont ensemble, 3 est capitale en ontogenèse. C'est à 2 qu'il faut rapporter les métamorphoses des organismes sous l'influence des agents du dehors, c'est l'adaptation qui est la véritable cause de toute variation morphologique.

Dans la phylogenèse il faut attribuer cette différenciation au progrès de la division du travail, tel qu'il s'effectue dans une société humaine. Mais dans l'ontogenèse, ce n'est plus qu'un effet de l'hérédité, conformément à la loi biogénétique fondamentale. 7) dans la régression graisseuse, on voit disparaître certains cartilages, muscles qui ont un rôle physiologique important chez les poissons, nos antiques ancêtres. Les organes "rudimentaires" sont des parties ainsi dégénérées, des ruines organiques. 8) est la fusion cellulaire ou de 2 ou plus individus séparés à l'origine comme par exemple la génération sexuelle mais aussi le tissu musculaire, le tissu nerveux, la fécondation.

Puisque l'ontogenèse n'est qu'une récapitulation de la phylogenèse, la récapitulation est déterminée par l'hérédité et modifiée par l'adaptation, il s'ensuit que dans l'un et l'autre cas, aucune lacune ne peut exister entre deux phases successives du développement » (Haeckel, 1874).

**54.** « Le développement individuel progressif, ou l'ontogenèse de chaque organisme individuel, à partir de l'oeuf jusqu'à la forme parfaite, consiste simplement en un mouvement de croissance, de différenciation et de progrès. Cela est vrai aussi bien des animaux que des plantes et des protistes. Suivez l'ontogénie, soit d'un mammifère, de l'homme, du singe, d'un marsupial, soit d'un vertébré quelconque appartenant à une autre classe, partout vous trouverez des phénomènes essentiellement les mêmes. Chacun de ces animaux a pour point de départ originel une simple cellule, un ovule. Cette cellule ovulaire se multiplie par division et forme un groupe de cellules; ce groupe de cellules s'accroît, les cellules primitivement semblables se développent inégalement, la division du travail et le perfectionnement s'opèrent ; de tout cela résulte l'organisme parfait, dont nous admirons la structure » (Haeckel, 1874).

**55.** « Les faits d'expérience, qui constituent le fond de l'ontogénie ou embryologie individuelle des vertébrés, sont nombreux et intéressants ; mais je me bornerai à vous en citer quelques-uns, ceux qui intéressent particulièrement la théorie de la descendance en général et qui en même temps s'appliquent spécialement à l'homme. Au début de son existence individuelle, l'homme est, au même titre que tout autre organisme animal, un ovule, une simple petite cellule produite par la génération sexuée. L'ovule humain est essentiellement semblable à ceux des autres mammifères et ne saurait se distinguer absolument en rien de l'ovule des mammifères supérieurs. L'œuf représenté dans la figure 5 pourrait provenir indifféremment d'un être humain ou d'un singe, d'un chien, d'un cheval ou de tout autre mammifère supérieur. Non seulement la forme et la structure de l'ovule, mais encore son diamètre, sont les mêmes chez la plupart des mammifères et chez l'homme. Le diamètre est d'environ 1/10<sup>e</sup> de millimètre ou 1/120<sup>e</sup> de pouce, de telle sorte que, dans des conditions favorables, on peut apercevoir l'ovule à l'œil nu; il a l'apparence d'un point. La différence qui existe réellement entre l'ovule des mammifères et l'ovule humain ne réside pas dans la conformation extérieure, mais bien dans la composition chimique, dans la constitution moléculaire des substances carbonées albuminoïdes, qui constituent essentiellement l'ovule. Sans doute ces délicates différences individuelles des ovules, qui dépendent de l'adaptation indirecte ou potentielle et probablement surtout de l'adaptation individuelle, ces différences, dis-je, échappent à nos grossiers moyens d'investigation et ne peuvent tomber directement sous nos sens. On est néanmoins en droit de conclure indirectement qu'elles sont les causes déterminantes des différences individuelles.

Pour vous montrer la parité originelle, puis la différenciation lente et graduelle de l'embryon chez les divers vertébrés, j'ai pris pour exemple le cerveau, parce que cet organe de l'activité intellectuelle offre un intérêt tout particulier; mais j'aurais pu prendre tout aussi bien le cœur, le foie, les membres, en un mot, une partie quelconque du corps ; car chaque organe passe par les mêmes phases d'évolution. En tout, au début, les divers vertébrés sont semblables, puis peu à peu les particularités apparaissent, et les divers groupes, classes, ordres, familles, genres, se distinguent et se hiérarchisent. Dans mes leçons sur l'anthropogénie, j'ai démontré ce fait pour chaque organe en particulier » (Haeckel, 1874).

**56.** « Certes, peu de parties du corps diffèrent autant entre elles que les extrémités des divers vertébrés. Or veuillez comparer les extrémités antérieures des divers embryons, et vous aurez bien de la peine à trouver une différence quelque peu importante entre le bras de l'homme, l'aile de l'oiseau, la patte antérieure du chien et le moignon difforme de la tortue. Vous ne réussirez pas mieux si, en comparant les extrémités postérieures dans ces figures, vous cherchez à trouver les différences entre la jambe de l'homme, la patte de l'oiseau, la patte postérieure du chien et celle de la tortue. Dans ce stade initial, les extrémités antérieures et postérieures sont des palettes larges et courtes, sur le bord libre desquelles les rudiments des cinq doigts sont simplement cachés sous une membrane natatoire. A un stade plus précoce encore, les cinq doigts même ne sont pas encore indiqués, et il est absolument impossible de

distinguer les membres antérieurs des extrémités postérieures. Les uns et les autres sont seulement des prolongements très simples, arrondis, qui ont poussé de chaque côté du tronc. Enfin, dans le stade plus antérieur encore..., les membres font entièrement défaut, et l'embryon tout entier est un simple tronc sans trace de membres.

Dans la conformation des embryons de quatre semaines .....où l'on ne trouve pas encore le moindre caractère de l'animal adulte, je vous signalerai des organes extrêmement importants, communs à tous les vertébrés à ce moment de leur évolution, mais qui plus tard subissent les transformations les plus diverses. Tous, sans aucun doute, vous connaissez les arcs branchiaux des poissons, ces arcs osseux échelonnés au nombre de trois ou quatre, de chaque côté du cou, et supportant les organes respiratoires des poissons, c'est-à-dire cette double série de lames rouges, vulgairement appelées "les ouïes". Or ces arcs branchiaux existent dans le principe chez l'homme, chez le chien, chez la poule et la tortue ainsi que chez tous les autres vertébrés..... mais, ils persistent et deviennent des organes respiratoires chez les poissons. Chez les autres vertébrés, ils entrent dans la constitution de la face et de l'appareil maxillaire en particulier ou bien dans celle des organes de l'ouïe.

N'est-il pas extrêmement remarquable que tous les vertébrés des classes les plus diverses, poissons, amphibiens, reptiles, oiseaux et mammifères, ne se puissent distinguer les uns des autres, justement au début de leur évolution embryonnaire, et que beaucoup plus tard, quand déjà les reptiles et les oiseaux se différencient nettement des mammifères, le chien et l'homme soient encore presque identiques? En vérité, si l'on compare entre elles ces deux séries évolutives et si l'on se demande laquelle des deux est la plus merveilleuse, l'on conviendra qu'il y a plus de mystère dans l'ontogénie, c'est-à-dire dans le développement court et rapide de l'individu, que dans la phylogénie, c'est-à-dire dans la lente et graduelle évolution généalogique. Il s'agit, en définitive, d'une métamorphose identiquement la même; mais cette métamorphose s'opère dans le second cas à travers des milliers d'années ; dans le premier, en quelques mois. Évidemment cette métamorphose si surprenante, si rapide, de l'individu dans l'ontogénèse, cette métamorphose, que nous pouvons à chaque instant constater par l'observation directe, est bien plus incompréhensible, bien plus étonnante, que la métamorphose analogue, mais lente et graduelle, subie dans la phylogénèse par la longue série ancestrale de l'individu » (Haeckel, 1874).

**57.** « Les deux séries de développement organique, l'ontogénèse de l'individu et la phylogénèse du groupe auquel il appartient, sont étiologiquement liées de la façon la plus intime. J'ai tâché d'exposer en détail cette théorie, selon moi d'une extrême importance, dans le deuxième volume de ma Morphologie générale et dans mon "anthropogénie" j'en ai fait l'application à l'homme. Comme je l'ai dit alors, l'ontogénèse, ou l'évolution individuelle, est une courte et rapide récapitulation de la phylogénèse, ou du développement du groupe correspondant, c'est-à-dire de la chaîne ancestrale de l'individu, et cette ontogénèse s'effectue conformément aux lois de l'hérédité et de l'adaptation. (Gen. Morph., II, p. 110-147, 371.) Cette proposition fondamentale est la loi générale la plus capitale de l'évolution organique ; c'est la loi biogénétique fondamentale.

Cette connexité intime de l'ontogénie et de la phylogénie est une des preuves les plus capitales et les plus irréfutables de la théorie de la descendance. C'est seulement en invoquant les lois de l'hérédité et de l'adaptation qu'il est possible d'expliquer ces faits. Il faut surtout recourir aux lois, que nous avons appelées lois de l'hérédité abrégée, simultanée et avec identité de siège. Quand un organisme élevé et compliqué, comme l'organisme humain ou celui de tout autre mammifère, d'abord simple amas cellulaire, s'élève, progresse, en se différenciant et se perfectionnant de plus en plus, il parcourt la même série de métamorphoses que, durant un laps de temps incommensurable, ses ancêtres ont parcourue avant lui. J'ai déjà

dit précédemment quelques mots de ce parallélisme si important entre les deux évolutions individuelle et collective. Certaines phases primordiales du développement humain correspondent absolument à certaines conformations, qui persistent toute la vie chez les poissons inférieurs. Puis l'organisation, d'abord pisciforme, devient amphibie. C'est beaucoup plus tardivement qu'apparaissent les caractères particuliers aux mammifères : l'on peut ainsi reconnaître, dans cette série de phases évolutives successives, les différents degrés d'un développement progressif, qui correspondent évidemment aux particularités distinctives des divers ordres et familles de mammifères. De même aussi nous voyons les ancêtres de l'homme et des mammifères supérieurs se succéder dans le même ordre géologiquement : les poissons apparaissent les premiers, puis viennent les amphibiens, plus tard les mammifères inférieurs et enfin les mammifères supérieurs. Ici encore il y a parallélisme parfait entre l'évolution embryologique de l'individu et l'évolution paléontologique du groupe entier auquel il appartient; et ce fait si intéressant, si capital, ne saurait s'expliquer que par l'action combinée des lois de l'hérédité, et de l'adaptation (Haeckel, 1874).

**58.** « Dans la nature actuelle, Bonobos et Chimpanzés sont incontestablement les animaux qui nous sont les plus proches ; dès lors, il est certain que nous partageons avec eux des ancêtres communs.

Comme tous les primates sont tropicaux, et que Bonobos et Chimpanzés sont africains, il y a toutes les chances pour que ces ancêtres communs aient été tropicaux et africains.

La proximité morphologique, génétique, moléculaire, éthologique - autrement dit la distance - entre ces cousins et nous permet, en outre, de situer aux environs de dix millions d'années le grand embranchement.

Cette tranche de dix millions d'années va voir se succéder, du côté hominines (le nôtre), deux grands épisodes, que l'on appellera de manière simple, préhumains et humains, de dix millions à un million d'années pour le premier, de trois millions d'années à nos jours pour le second, les derniers des premiers ayant été contemporains des premiers des seconds, je veux dire les derniers préhumains ayant été contemporains des premiers humains.

Nous ne nous occuperons ici que du premier épisode, celui des préhumains ».

Pour ce premier épisode, Coppens recense au moins 14 pré-humains provenant d'Afrique centrale, orientale et australe, du Tchad, d'Éthiopie, du Kenya, de Tanzanie, du Malawi, d'Afrique du Sud.

Ils sont présentés sur le tableau 11 :

**Tableau 11** Préhumains d'Afrique centrale, orientale et australe, du Tchad, d'Éthiopie, du Kenya, de Tanzanie, du Malawi et d'Afrique du Sud  
Prehumans from central, eastern and western Africa, from Chad, Ethiopia, Kenya, Tanzania, Malawi, South Africa.

<i>Paranthropus robustus</i>	Afrique du Sud, 1,8-1,5 Ma
<i>Zinjanthropus boisei</i>	Éthiopie, Kenya, Tanzanie, Malawi, 2,3-1,4 Ma
<i>Australopithecus garhi</i>	Éthiopie, 2,5 Ma
<i>Zinjanthropus aethiopicus</i>	Éthiopie, Kenya, 2,8-2,3 Ma
<i>Australopithecus africanus</i>	Afrique du Sud, 3-2 Ma
<i>Australopithecus bahrelghazali, Abel</i>	Tchad, 3,5-3 Ma
<i>Kenyanthropus platyops</i>	Kenya, 3,5 Ma
<i>Australopithecus sp.</i> , « Little foot »	Afrique du Sud, 4-3,5 Ma
<i>Australopithecus anamensis</i>	Éthiopie, Kenya, 4-3,2 Ma
<i>Australopithecus afarensis, Lucy</i>	Éthiopie, 3,9-3,2 Ma
<i>Ardipithecus ramidus et Ardipithecus kadabba</i>	Éthiopie, 4,4-5,8 Ma
<i>Orrorin tugenensis</i>	Kenya, 6 Ma
<i>Sahelanthropus tchadensis</i>	Toumai, Tchad, 7 Ma
<i>Samburupithecus kiptalami</i>	Kenya, 9,5 Ma

Pour Coppens, cette diversité est la norme, la sous-famille des hominines se diversifie en bouquet, comme le firent les familles ou sous-familles des proboscidiens, celle des suidés,

celle des équidés, celle des bovidés.

Coppens essaie, ensuite, de rechercher, parmi leurs traits, les tendances évolutives partagées, pour mettre en évidence les radiations possibles, et plus particulièrement celles pouvant être retenues dans la filiation du genre *Homo*. Il retient ici sept points :

- 1) Tous les préhumains sont tropicaux et africains.
- 2) Ils sont tous debout, avec le port lisible sur le crâne, le raccourcissement du basicrâne, la position du foramen magnum et sur le squelette appendiculaire, la morphologie du bassin en pression, la morphologie du fémur et son orientation, les cambrures de la colonne vertébrale.
- 3) La locomotion des plus anciens est double : bipède et arboricole. C'est l'étude de Lucy, *Australopithecus afarensis*, qui a, la première, révélé cette double locomotion avec l'articulation du genou, l'articulation de la cheville qui montre une certaine instabilité, à la différence de la nôtre. De plus, l'articulation de l'épaule, l'articulation du coude, l'articulation du poignet révèlent une certaine stabilité, à la différence de la nôtre, le tout allant avec un pied plat à abduction de *l'hallux* et une main aux phalanges courbes. Les mêmes observations valent pour *Australopithecus afarensis* d'Éthiopie, du Kenya, de Tanzanie, pour *Ardipithecus ramidus* et *Ardipithecus kadabba*, d'Éthiopie (de 4,4 à 5,8 Ma) et pour *Orrorin tugenensis*, du Kenya (6 Ma).
- 4) La tendance chez ces préhumains est d'abandonner la double locomotion bipède et arboricole, au profit de la locomotion bipède exclusive. Les Australopithèques robustes, le *Zinjanthropus* d'Afrique de l'Est (1,4 à 2,8 Ma) et le *Paranthropus* d'Afrique du Sud (1,5 à 1,8 Ma), plus lourds que leurs prédécesseurs, montrent les mêmes tendances. *Australopithecus africanus* d'Afrique du Sud (2 à 3 Ma) aussi, dans une certaine mesure, car ses membres supérieurs demeurent arboricoles, contrairement à ses membres inférieurs. Mais chez *Australopithecus anamensis*, surtout au Kenya et peut-être en Éthiopie (4 à 3 Ma), le coude apparaît instable, très moderne, bien différent de celui de Lucy et typique de quelqu'un qui ne s'en sert plus pour grimper. Par contre, le genou apparaît très stable, bien différent de celui de Lucy et typique de quelqu'un qui n'a plus que la bipédie comme mode de locomotion.
- 5) En ce qui concerne le crâne, le cerveau grandit en volume, du plus ancien au moins ancien sans exception. *Sahelanthropus tchadensis*, ou Toumaï, (Tchad, 7 Ma/300 cm<sup>3</sup>), *Australopithecus afarensis* (Éthiopie, Kenya, Tanzanie, 3 à 4 Ma/350 à 400 cm<sup>3</sup>), *Australopithecus africanus* (Afrique du Sud, 2 à 3 Ma/440 à 500 cm<sup>3</sup>), *Zinjanthropus boisei* (Éthiopie, Kenya, Tanzanie, Malawi, 1,4 à 2,3 Ma/530 à 550 cm<sup>3</sup>). Il se complique aussi en dessins des circonvolutions qui augmentent leurs surfaces et dessins des vaisseaux de la circulation méningée (duremérienne).
- 6) La face tend, chez certains, à réduire son prognathisme, à passer d'un profil prognathe à un profil orthognathe plus humain. *Australopithecus afarensis* et *Australopithecus africanus* ont tendance à réduire leur prognathisme, encore fort, en devenant *Zinjanthropus aethiopicus* et *Zinjanthropus boisei* d'Éthiopie, du Kenya, de Tanzanie, de Malawi, et *Paranthropus robustus* d'Afrique du Sud. Mais certains préhumains ont réduit cette projection plus tôt et de manière tout de suite efficace : comme *Australopithecus bahrelghazali*, (Abel) du Tchad, 3 à 3,5 Ma, dont la mandibule est raccourcie, avec verticalité de la symphyse et molarisation des prémolaires. Il en est de même de *Kenyanthropus platyops* (Kenya, 3,5 Ma), à la face moyenne, sous les os du nez, particulièrement plate.

- 7) Pour les dents, Coppens décrit deux tendances, prenant en compte la taille des dents jugales et l'épaisseur de l'émail dentaire. En ce qui concerne la taille, deux tendances se lisent : la tendance à la réduction des dents de la joue et la tendance inverse (à l'augmentation de la taille de ces dents). Les dents de *Sahelanthropus tchadensis* (du Tchad, 7 Ma), ne sont pas grandes pour leur âge. Celles d'*Ardipithecus* (Éthiopie, 4,4 à 5,8 Ma) ne sont pas fortes non plus. Les dents post-canines d'*Orrorin tugenensis* (Kenya, 6 Ma) sont, quant à elles, notoirement petites. Celles de *Kenyanthropus platyops* (Kenya, 3,5 Ma) aussi. La taille des prémolaires et molaires (20 dents) d'*Australopithecus afarensis*, de *Zinjanthropus aethiopicus* et de *Zinjanthropus boisei* (4 à 1,4 Ma), au contraire, est fortement augmentée. *Australopithecus africanus* et *Paranthropus robustus* illustrent une augmentation à peu près comparable, bien qu'un peu plus réduite. Mais *Samburupithecus kiptalami* (Kenya, 9,5 Ma). *Australopithecus Little Foot* (Afrique du Sud, 4 Ma), *Australopithecus anamensis*, *Australopithecus bahrelghazali*, , *Australopithecus garhi* (Éthiopie, 2,5 Ma) ont aussi de fortes dents jugales.

L'épaisseur du ruban d'émail est fort chez tous ces préhumains, depuis *Samburupithecus kiptalami* jusqu'à *Zinjanthropus boisei*. Mais il ne l'est pas chez *Ardipithecus ramidus* et *Ardipithecus kadabba* (Éthiopie, 4,4 à 5,8 Ma) (Coppens, 2006).

**59.** Selon Picq (2005) vivant dans les savanes arborées, proches de l'eau et très fréquentées, les *Homo habilis* ont su s'inventer une niche écologique bien particulière. Durant les saisons humides, ils se nourrissent pour plus des deux tiers des végétaux qui abondent: bourgeons, jeunes feuilles, fruits, baies, légumes. Durant les saisons sèches, ils recherchent les noix ou les rhizomes, bulbes, tubercules et oignons qui sont protégés de la dessiccation par la terre. Grâce à leur intelligence, à leur bâton à fouir ou à un autre outil rudimentaire, ils savent récupérer les parties souterraines des plantes, ils peuvent briser des noix ou écraser des tubercules.

Mais c'est par leur consommation accrue de viande que les *Homo habilis* se distinguent le plus de leurs contemporains homininés. Comme certains chimpanzés actuels, ils chassent à l'occasion de petites proies : jeunes cochons, petits singes ou antilopes, etc. Et, fait nouveau, ils exploitent les carcasses de grands herbivores très abondantes dans les savanes arborées lors des saisons sèches, comme en témoignent les outils frustes retrouvés aux côtés de restes de grands animaux (rhinocéros, éléphants, antilopes, etc.).

Par conséquent, les premiers hommes auraient été omnivores et auraient utilisé des outils permettant d'accéder à des ressources. Ces outils sont les "*choppers*" et les "*chopping tools*" d'Olduvai, qui donnent leur nom à la culture oldowayenne. Ce sont des silex grossièrement taillés, les uns ayant une simple face taillée par l'enlèvement d'un éclat, les autres étant épointés grâce à l'enlèvement de plusieurs éclats. Malgré leur simplicité, ces outils sont une innovation considérable : ils sont taillés.

Selon Picq (2005), la reconstitution des systèmes sociaux de tous ces homininés reste encore mal établie. Comme les chimpanzés, les bonobos et les hommes actuels, et comme leurs ancêtres australopithèques, les premiers hommes et les paranthropes vivent certainement dans des communautés de plusieurs dizaines d'individus comprenant des mâles et des femelles adultes et leur progéniture.

Chez les paranthropes, les mâles sont deux fois plus corpulents que les femelles, ce qui peut traduire une compétition sexuelle intense. Cette différence de taille corporelle d'un sexe à l'autre est tout aussi marquée que chez leurs ancêtres *Australopithecus afarensis*. Par contre, le dimorphisme sexuel a disparu au niveau des canines : les mâles n'ont pas de canines plus

développées que les femelles, à la différence de ce qui se présente couramment chez les singes.

Toujours selon Picq (2005), la vie des paranthropes, est plus courte que chez les autres hominés (on le voit en étudiant la formation de leurs dents et leur mode d'éruption, ainsi que la croissance de leur face). En d'autres termes, le développement de leur grand cerveau et de leur formidable appareil masticateur se fait particulièrement vite. La gestation, le sevrage, l'enfance, la maturité sexuelle et le vieillissement sont plus rapides ou précoces que chez les australopithèques ou les chimpanzés actuels.

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abecassis GR, Noguchi E, Heinzmann A. et al. Extent and distribution of linkage disequilibrium in three genomic regions. *Am J Hum Genet* 2001 ; 68 : 191-197.
- Abel O. Das Verwandtschaftsverhältnis zwischen dem Menschen und höheren fossilen Primaten. *Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie*, 1934 ; 34 : 1-14.
- Abel W. Über *Australopithecus* und seine Stellung zu den Anthropoiden und Hominiden. *Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien*. 1931a ; 80 : 92-99.
- Abel W. Kritische Untersuchungen über *Australopithecus africanus* Dart. *Gentenbaurs Morphologisches Jahrbuch*, 1931b ; 65 : 539-640.
- Abouheif E, Akam M, Dickinson WJ, et al. Homology and developmental genes. *Trends Genet* 1997, 13 : 432-433.
- Adkins R.M., Gelke E.L., Rowe D., Honeycutt R.L. Molecular Phylogeny and Divergence Time Estimates for Major Rodent Groups: Evidence from Multiple Genes. *Mol Biol Evol* 2001 ;18 : 777-791.
- Adloff P. Das Gebiss des Menschen und der Anthropomorphen. Vergleichend-anatomische Untersuchungen. Zugleich ein Beitrag zur menschlichen Stammesgeschichte. Berlin, Julius Springer, 1908.
- Adloff P. Das Gebiss von *Australopithecus africanus* Dart. *Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte*, 1932 ; 87 : 145-156.
- Agassiz L. Sa vie et sa correspondance, trad. de l'anglais par A.Mayor, Neufchef, A.G.Berthoud, 1887, XII- 617p.
- Ager DV. The Nature of the stratigraphic record. New York, John Wiley, 1973.
- Aguinaldo AMA, Turberville JM, Linford LS et al. Evidence for a clade of nematodes, arthropods and other moulting animals. *Nature* 1997 ; 387 : 489-493.
- Aguirre E. Les rapports phylétiques de *Ramapithecus* et de *Kenyapithecus* et l'origine de l'homme. *L'Anthropologie* 1972 ; 76 : 501-523.
- Ahlberg P. Coelacanth fins and evolution. *Nature* 1992 ; 358 : 459.
- Ahlberg PE. How to keep a head in order. *Nature* 1997 ; 385 : 489-490.
- Aiello L, Dean C. An introduction to human evolutionary anatomy. Academic Press, London, 1990, 596 p.
- Aiello L. The fossil evidence for modern human origins in Africa : a revisited view. *American Anthropologist* 1993 ; 95 : 73-96.

Aiello LC, Andrews P. The Australopithecines in Review. *Human Evolution*, 2000 ; 15 : 17-38.

Aiello LC, Collard M. Our newest oldest ancestor. *Nature* 2001 ; 40 : 526-527.

Aiello LC and Wells JCK. Energetics and the evolution of the genus *Homo*. *Annu Rev Anthropol* 2002 ; 31 : 323-338.

Aiello LC, Wheeler P. In : Neanderthals and moderne humans. In the european landscape during the last glaciation. Van Andel, T.H. & Davies W, Eds, 2003 ;147-166 (Mc Donald Inst. Cambridge UK).

Aimeri S et Devore I. *Les Primates*. Collection Time Life, 1969 ; 199 p.

Akam M, Averoff M, Castello-Gair J, Falciani F et Perrier D. The evolving role of Hox Genes in arthropods. *Dev Suppl* 1994 ; 209-215.

Akam M. Hox genes, homeosis and the evolution of segment identity : no need for hopeless monsters. *Int J Dev Bio* 1998 : 42 ; 445-451.

Alberch P, Gould SJ Oster G, Wake DB. Size et shape in ontogeny and phylogeny. *Paleobiology*, 1979 ; 5 : 196-317.

[Alberch P. Size and shape in development. \*Am Zool\* 1980 ; 20 : 656.](#)

Alberch P. in *Evolution and Development*, J.T.Bonner. Berlin, Springer Verlag, 1982 : pp.312-332.

Alberch P, Alberch J. Heterochronic mechanism of morphological diversification and evolutionary change in the neotropical Salamenter *Bolitoglossa occidentalis* (Amphibia : Plethodontidae). *J Morphol* 1981 ; 167 : 249-64.

Alberch P. L'ingénieur, l'artiste et les monstres. *La Recherche* 1998 ; 305 : 112-117.

Alemseged Z, Spoor F, Kimbel WH, Geraads D, Reed D, and Wynn JG. A juvenile early hominin skeleton from Dirika, Ethiopia. *Nature* 2006 ; 443 : 296-301.

Alimen H. Pyrénées centrales françaises. Préhistoire et données paléoclimatiques. In *Miscelanea*. Abate Henri Breuil, Barcelona 1964, 103-109.

Allin EF, Hopson JA. In the *Evolutionary biology of hearing*, Webster D.B. et al. (Eds), New York, Springer, 1992 pp 587-614.

Alpagut B, Andrews P, and Martin L. New hominoid specimens from the Middle Miocene site at Pasalar, Turkey. *J Hum Evol*, 1990 ; 19 : 397-422.

Alsberg P. The taungs puzzle : a biological essay. *Man*, 1934 ; 34 : 154-159.

Alvarez W. *La fin tragique des dinosaures*. Paris, Hachette, 1997 ; 234 p.

Alvarez LW, Alvarez W, Asaro F, Michel HV. Extraterrestrial cause for the cretaceous-tertiary extinction. *Science*, 1980 ; 208 : 1095-1108.

Ambros V, Horvitz HR. Heterochronic mutants of the nematode *Caenorhabditis elegans*. *Science*, 1984 : 226 : 409-416.

Ameghino F. Los monos fosiles del eoceno de la Republica Argentina. *Revista Argentina de Historia Natural*, 1891 ; 1 : 383-397.

Ameghino F. South America as the Source of the Tertiary Mammalia. *Natural Science*, 1897 ; 11 : 256-264.

Ameghino F. Les formations sédimentaires du Crétacé supérieur et du Tertiaire de Patagonie. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires*, 3rd series, 1906 ; 8 : 1-568.

Ameghino F. Le *Diprothomo platensis* : un précurseur de l'homme du Pliocène inférieur de Buenos Aires. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires*, 3rd series, 1909 ; 1 : 107-209.

Amemiya CT, Gomez-Chiarri M. Comparative genomics in vertebrate evolution and development. *J Exp Zool* 2006 ; 305 A : 672-682.

Amores A, Force A, Yan YL, et al. Zebrafish hox clusters and vertebrate genome evolution. *Science* 1998 ; 282 : 1711-1714.

Anderson M. Sexual selection. New Jersey, Princeton University Press, 1994 : 599 p.

Andrews PJ, van Couvering JAH. Palaeoenvironments in the East African Miocene. In : FJ Szalay Ed. *Approaches to Primate Paleobiology*. Contrib Primat, Bâle, Karger, 1975 ; 5 : 62-103.

Andrews P. *Ramapithecus* wickery mandible from Fort Ternan, Kenya. *Nature* 1971 ; 231 : 192-194.

Andrews P. Species diversity and diet in monkeys and apes during the Miocene. In C.B. Stringer (Ed), *Aspects of human evolution*. Taylor and Francis, 1981 : 26-61.

Andrews P. An alternative interpretation of the characters used to define *Homo erectus*. In, P. Andrews and JL Franzen (Eds), *The early evolution of man with special emphasis on southeast Asia and Africa*. Courier ForschungsInstitut Senckenger, 69, 1984 : 167-175.

Andrews P. Molecular evidence for Catarrhine evolution. In Wood et al. (Eds). *Major topics in primate and human evolution*. Cambridge, Cambridge University Press, 1986: 107-129.

Andrews P. Genetic and fossil evidence for the origin of modern humans. *Science* 1988 ; 239: 1263-68.

Andrews P. Evolution and environment in the Hominoidea. *Nature* 1992 ; 360 : 641-646.

Andrews P, Martin L. Cladistic relationships of extant and fossil hominoids. *J Hum Evol* 1987 ;16 :101-118.

Andrews P, Bernor R. Vicariance biogeography and paleoecology of Eurasian Miocene hominoid primates. In: J. Agustí, L. Rook, P. Andrews (Eds.), *Hominoid evolution and climatic change in Europe*, vol. 1, The evolution of Neogene terrestrial ecosystems in Europe, Cambridge, Cambridge University Press, 1999 : 454-487.

Andrews P, Martin L. The phyletic position of the Ad Dabtiyah hominoid. *Bulletin of British Museum (Natural History), Geology* 1987 ; 41 : 383-393.

Andrews PJ. An alternative interpretation of the characters used to define *Homo erectus*. *Courier Forschungst Senckenb* 1984 ; 69 : 167-175.

Anonyme. Systems biologists hatch plan for virtual human. *Nature* 2008 ; 451 : 879.

Antón SC. Developmental age and taxonomic affinity of the Mojokerto child, Java, Indonesia. *Am J Phys Anthropol* 1997 ; 102 : 497-514.

Antón SC. Natural history of *Homo erectus*. *Am J Phys Anthropol* 2003 ; 122 : 126-170.

Anway MD, Cupp AS, Uzumcu M, Skinner MK. Epigenetic transgenerational actions of endocrine disruptor and male infertility. *Science*, 2005 ; 308 : 1466-1469.

Anxolabéhère D, Nouaud D, Quesneville H, Ronsseray S. Transposons : des gènes anarchistes. *Pour la Science*, 2007 ; 351 : 82-89.

Arambourg C. *La genèse de l'humanité*, Paris, Presses Universitaires de France, 1943a.

Arambourg C. Sur les affinités de quelques anthropoïdes fossiles d'Afrique et leurs relations avec la lignée humaine. *Acad Sci Paris*, 1943b ; 216 : 593-595.

Arambourg C. L'Afrique, centre d'évolution, son rôle dans l'histoire paléontologique des hominiens. *Congrès de l'Association française pour l'Avancement des Sciences*, Paris, 1945 : 37-47.

Arambourg C. L'état actuel de nos connaissances sur les origines de l'homme. *L'Année Biologique*, 1947 ; 23 : 293-304.

Arambourg C. Le rôle de l'Afrique dans l'histoire paléontologique de l'homme. *Revue Scientifique*, 1948a ; 3289 : 77-82.

Arambourg C. La classification des primates et particulièrement des hominiens. *Mammalia*, 1948b ; 12 : 123-135.

Arambourg C. *La genèse de l'humanité*, 2<sup>nd</sup> édition, Paris, Presses Universitaires de France, 1948 c.

Arambourg C. *La genèse de l'humanité*, 3<sup>ème</sup> édition, Paris, Presses Universitaires de France, 1952a.

Arambourg C. Observations sur la phylogénie des primates et l'origine des hominés. In, SLB, Leakey and S. Cole (Eds). Proceedings of the Pan-frican Congress on Prehistory, 1947, Oxford, Basil Blackwell, 1952b : 116-119.

Arambourg C. La genèse de l'humanité, 4ème édition, Paris, Presses Universitaires de France, 1955.

Arambourg C. Considérations sur l'état actuel du problème des origines de l'homme. Colloques Internationaux du Centre National de la Recherche Scientifique., N° 60 : problèmes actuels de paléontologie, Paris, 1956.

Arambourg C. Les données de la paléontologie humaine. In, A. Varagnac (Ed.), L'homme avant l'écriture Paris , Armand Colin, 1959 : 10-59.

Arambourg C. Le *Zinjanthropus* et les données actuelles du problème des origines de l'Homme. La Nature, 1960 ; 88 : 369-372.

Arambourg C. La genèse de l'humanité, 6ème édition, Paris, Presses Universitaires de France, 1961.

Arambourg C. La genèse de l'humanité, 7ème édition, Paris, Presses Universitaires de France, 1965.

Aristote. *Physique*, traduction H. Carteron, Paris, Les Belles Lettres, 1952.

Aristote. *Les parties des animaux*, texte établi et traduit par P. Louis, Paris, Les Belles Lettres, 1956.

Aristote. *De la génération des animaux*, texte établi et traduit par P. Louis, Paris, Les Belles Lettres, 1961.

Aristote. *De la jeunesse et de la vieillesse et de la vie et de la mort et de la respiration*, in Petits traités d'Histoire Naturelle, texte établi et traduit par R. Mugnier, Paris, Les Belles Lettres, 1965.

Aristote. *Du ciel*, texte établi et traduit par P. Moraux, Paris, Les Belles Lettres, 1965.

Aristote. *Ethique à Nicomaque*, traduction J. Voilquin, Paris, Garnier-Flammarion, 1965.

Aristote. *De l'âme*, texte établi par A. Jannone, Traduction E. Barbotin, Paris, Les Belles Lettres, 1966.

Aristote. *De la génération et de la corruption*, texte établi et traduit par Ch. Mugler, Paris, Les Belles Lettres, 1966.

Aristote. *Histoire des animaux*, texte établi et traduit par P. Louis, Paris, Les Belles Lettre, 1969.

Aristote. *Marche des animaux et Mouvement des animaux*, traduction P. Louis, Paris, Les Belles Lettres, 1973.

- Aristote. *Catégories*, traduction J. Tricot, Paris, Vrin, 1977.
- Aristote. *Metaphysique*, traduction J. Tricot, Paris, Vrin, 1981.
- Aristote. *Météorologiques*, Texte établi et traduit par P. Louis, Paris, Les Belles Lettres, 1982.
- Arltd T. Die Stammesgeschichte der Primaten und die Entwicklung der Menschenrassen. Fortschritte der Rassenkunde, 1915 ; 1 : 1-52.
- Arltd T. Zur Stammesgeschichte der Halbaffen und Menschenaffen. Die Naturwissenschaften, 1917 ; 5 : 39-41.
- Arnold K, Zuberbühler K. Language evolution : semantic combination in primate calls. Nature 2006 ; 441 : 303-304.
- Arribas A, Palmqvist P. The first human dispersal to Europe : remarks on the archaeological and palaeoanthropological record from Orce (Guadix-Baza Basin, Southern Spain); Hum Evol, 2002 ; 17 : 55-78.
- Arthur W. Mechanisms of morphological evolution. Chichester, Wiley, 1984.
- Arthur W. The origin of animal body plans : a study in evolutionary developmental biology.. Cambridge, Cambridge University Press, 1997.
- Arthur W. The concept of developmental reprogramming and the quest for an inclusive theory of evolutionary mechanisms. Evolution and development, 2000 ; 2 : 49-57.
- Arthur W. The merging conceptual framework of evolutionary developmental biology. Nature 2002 ; 415 : 757-764.
- Arthur W, Farrow M. The pattern of variation in centipede segment number as an example of developmental constraint in evolution. J Theor Biol 1999 ; 200 : 183-191.
- Arsuaga JL, Martinez I, Gracia A, Carratero JM, Carbonell E. Three new human skulls from the sima de los huesos middle Pleistocene site in sierra de Atapuerca, Spain. Nature, 1993 ; 362 : 534-537.
- Arsuaga JL, Martinez I, Lorenzo C, Gracia A. The human cranial remains from Grandolina lower Pleistocene site (Sierra de Atapuerca, Spain). J Hum Evol, 1999 ; 37 : 431-457.
- Asfaw B, Beyene Y, Semaw S, Suwa G, White T, WoldeGabriel G. Fejej: A new paleoanthropological research area in Ethiopia. J Hum Evol, 1991 ; 21 : 131-143.
- Asfaw B, White TN Lovejoy O, Latimer B, Simpson S, Surva G. *Australopithecus garhi* : a new species of early hominid from Ethiopia. Nature 1999 ; 284 : 629-635.
- Asfaw B, Gilbert NH, Beyener Y, et al. Remains of *Homo erectus* from Bouri, Middle Awash, Ethiopia. Nature 2002 ; 416 : 317-320.

- Ashton EH. Primate locomotion : some problems in analysis and interpretation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 1981 ; B 292 : 77-87.
- Atchley WR and Hall BK. A model for development and evolution of complex morphological structures. *Biol Rev Camb Philos Soc* 1991 ; 66 : 101-157.
- Averof M, Akam M. Hox genes and the diversification of insect and crustacean body plans. *Nature*, 1995 ; 376 : 420-423
- Avery OT, McLeod C, McCarty M. Studies on the chemical nature of the substance inducing transformation of pneumococcal types. *J Exp Med* 1944 ; 79 : 137.
- Ayala FJ, Escalante AA. The evolution of human populations : a molecular perspective. *Mol Phylogenet Evol* 1996 ; 5 : 188-201.
- Ayala FJ. Vagaries of the molecular clock. *Natl Acad Sci (USA)*, 1997 ; 94 : 779-7783.
- Babin C. *Principes de paléontologie*. Paris, Armand Colin, 1991 : 452 p.
- Babin C, Gayet M. Terre et vie : une même histoire. *Pour la Science*, numéro hors-série ; 2000 : 12-19.
- Bacon AM, Baylac M. Landmark analysis of distal femoral epiphysis of modern and fossil primates with particular emphasis on *Australopithecus afarensis* (AL 129-1 and AL 333-4) *CR Acad Sci Paris, série IIa*, 1995 ; 321 : 553-560.
- Baer KE (von). *Ueber Entwicklungsgeschichte der Thiere. Beobachtung und Reflexion*. Königsberg, Bornträger, 1828 ; 2 vol., 315 p.
- Baer KE (von). Über Prof. Nic. Wagner's Entdeckung von Larven die sich fortpflanzen und über die Pädogenese überhaupt. *Bull Acad Imp Sciences St-Petersburg*, 1866 ; 9 : 63-137.
- Baer KE (von). *Studien aus der Geschichte der Naturwissenschaften*. St Petersburg : 1876 : H. Schmitzdorf.
- Bailey WJ, Fitch DHA, Tagle DA, Czelusniak J, Slightom JL, Goodman M. Molecular evolution of the wri-globin gene locus: gibbon phylogeny and the hominoid slowdown. *Mol Biol Evol* 1991; 8 : 155-184.
- Bailey W, Hayasaka K, Skinner CG, Kehoe S, Sieu LC, Slighton JL, Goodman M. Reexamination of the african hominoid trichotomy with additional sequences from the primates B-Globin gene cluster. *Molecular phylogenetics and evolution*, 1992 ; 1 : 97-135.
- Bailey WJ. Hominoid trichotomy : a molecular overview. *Evol Anthropol* 1993 ; 2 : 100-108.
- Bailey JA, Yavor AM, Massa HF, Trask BJ, Eichler EE. Segmental duplications : organisations and impact within the current human genome project assembly. *Genome Res* 2001 ; 11 : 1005-1017.
- Baldwin JM. *Development and evolution*. New-York, Macmillan, 1902.

- Bandi GH. Les origines du peuplement de l'Amérique. *Préhistoire, Spéléologie ariégeoises*, 1968 ; XXIII : 101-19.
- Barale G, Lemoigne Y. L'évolution de la flore. *Pour la Science*, numéro hors-série, 2000 : 36-41.
- Barolo S, Posakony JW. Three habits of highly effective signaling pathways: principles of transcriptional control by developmental cell signaling. *Genes Dev* 2002;16 :1167-1181.
- Barrell J. Probable relations of climatic change to the tertiary ape-man. *Scientific Monthly*, 1917 ; 4 : 16-26.
- Barreiro LB, Laval G, Quach H, Patin E, Quintana-Murci L. Natural selection has driven population differentiation in modern humans. *Nat Genet* 2008 ; 40 : 340-345.
- Bateson W. Materials for the study of variation treated with especial regard to discontinuity in the origin of species. London, Macmillan, 1894.
- Batheri HC and Wagner GP. Evolution of dominance in metabolic pathways. *Genetics* 2004 ; 168 : 1713-1735.
- Battail B. L'origine des mammifères. *Pour la Science*, numéro hors-série ; 2000 : 112-118.
- Bauchau V, Lesselis K. La sélection naturelle, principe nécessaire et suffisant. *La Recherche*, 1997 ; 296 : 112-117.
- Beaumont A, Cassier P. *Biologie animale : les cordés, anatomie comparée des vertébrés*. Paris, Dunod, 1997 : 638 p.
- Beer (de) GR. *Embryos and ancestors*, Oxford, Clarendon Press, 1940. (révisé en 1958, Oxford, Oxford University Press.
- Beer (de) GR. Embriology and the evolution of man. In du Toit A. (Ed). *Robert Broom Commemorative Vomume Sp Pub Roy Soc SH*, 1948, pp 181-190.
- Begun DR. Relations among the great apes and humans : new interpretations based on the fossil great ape *Dryopithecus*. *Yearbook of Physical Anthropology*, 1994 ; 37 : 11-63.
- Begun DR, Ward CV, Rose MD. Events in Hominoid Evolution, in: D.R. Begun, C.V. Ward, M.D. Rose (Eds.), *Function, Phylogeny, and Fossils: Miocene Hominoid Evolution and Adaptations*, New York, Plenum Press, 1997, pp. 389– 416.
- Begun DR. European hominoids. in: W. Hartwig (Ed.), *The Primate Fossil Record*, Cambridge, Cambridge University Press, 2002 : 339-368.
- Begun DR. Planet of the Apes. *Scientific American* 2003 : 65-73.
- Begun DR and Walker A. The endocast. In, Walker A. and Leakey REF (Eds). *The nariokotome Homo erectus Skeleton*, Cambridge, MA Harvard University Press, 1993 : 326-358.

Begun DR, Ward CV, Rose MD. Events in Hominoid Evolution. In : Begun DR, Ward CV, Rose MD (Eds.), *Function, Phylogeny, and Fossils: Miocene Hominoid Evolution and Adaptations*, New York, Plenum Press, 1997 : 389-416.

Begun D.R., Ward C.V., Rose M.D. (Eds.), *Function, Phylogeny, and Fossils: Miocene Hominoid Evolution and Adaptations*, New York, Plenum Press, 1997, pp. 389-416.

Begun DR, Güleç E. Restoration of the Type and Palate of *Ankarapithecus meteai*: Taxonomy and Phylogenetic Implications. *Am J Phys Anthropol* 1998 ; 105 : 279-314.

Belmaker M., Tchernov E, Condemi S, Bar-Yosef O. New evidence for hominid presence in the Lower Pleistocene of the Southern Levant. *J Hum Evol* 2002 ; 43 : 43-56.

Benefit BR, and McCrossin ML. New primate fossils from the middle Miocene of Maboko Island, Kenya. *J Hum Evol*, 1989 ; 18 : 493-497.

Benton MJ. The red queen put to the test. *Nature*, 1985 ; 313 : 734-735.

Benton MJ. Models for the diversification of life. *Trends Ecol Evol* 1997 ; 12 : 490-495.

Benveniste RE and Todaro GJ. Evolution of the type C viral genes : evidence for an asian origin of man. *Nature* 1976 ; 261 : 101-108.

Berge C. Quelle est la signification fonctionnelle du pelvis très large de *Australopithecus afarensis* (AL 288-1) ? In Coppens Y. and Senut B. (Eds), *Origine(s) de la bipédie chez les hominidés*, Paris, CNRS, 1991: 113-119.

Berger A. *Le climat de la terre. Un passé pour quel avenir ?* Bruxelles, De Broeck Université, 1992, 479 p.

[Bergmann A, Siegal ML.](#) Evolutionary capacitance as a general feature of complex gene networks. [Nature](#) 2003 ; 424 : 549-52.

Bergson H. *L'évolution créatrice*. Paris, F. Alcan et Guillaumin, 1907.

Bérillon G. *Le pied des hominoïdes miocènes et des hominidés fossiles : architecture, locomotion, évolution*. Paris, CNRS, 2000.

Bérillon G, Marchal F. Les bipédies multiples des hominidés. *Pour la Science* 2007, N° 57 : 84-91.

Bermudez de Castro JM, Arsuaga JL, Carbonell E, Rosas A, Martinez I, Mosquera M. A hominid from the lower Pleistocene of Atapuerca, Spain : possible ancestor to neandertals and modern humans. *Science* 1997 ; 276 : 1392-1395.

Berthelet A, Chavaillon J, Picq P. Des hominidés et des outils, les débuts de la préhistoire. In *Aux origines de l'humanité*, Coppens Y, Picq P, (Eds) Paris, Fayard, 2004 : 303-347.

Biberson P. Les gisements acheuléens de Torralba et Ambrona. *L'Anthropologie*, 1968 ; 72 : 241-78.

- Bickerton D. Language and human behaviour. University of Washington Press, 1995.
- Biegert J. The evaluation of characters of the skull, hands and feet for primate taxonomy, in LS Washburn (Ed), Classification and human evolution, Chicago USA, Aldine, 1963 pp 116-145.
- Biémont C, Vieira C. Junk DNA as an evolutionary force. Nature. 2006 ; 443 : 521-524.
- Bignot G. Micropaléontologie. Paris, Dunod, 1988, 212 p.
- Bilsborough A. Some aspects of mosaic evolution in hominids. In, Chivers DJ and Joysey KA (Eds), Recent Advances in Primatology, London, Academic Press, 1978; 3 : 335-350.
- Bilsborough A. The pattern of evolution within the genus *Homo*. In, Navaratnam V and Harrison RJ (Eds). Progress in Anatomy, Cambridge, Cambridge University Press, 1983 ; 3 : 143-164.
- Bilsborough A. Human evolution London. Blackie Academic and Professional, 1992.
- Bilsborough A. In Structure and Contingency : evolutionary Processes in Life and Human Society. Bintliff J(Ed). London, Leicester University Press, 1999 pp 43-101.
- Bilsborough A, Wood B. The nature origin and fate of *Homo erectus*. In B. Wood, L. Martin and P. Andrews (Eds), Major Topics in Primate and Human Evolution. Cambridge, Cambridge,MA, University Press, 1986, pp 295-316.
- Bishop WW. Miocene Mammalia from the Napak volcanics, Karamoja, Uganda. Nature 1958; 182 : 1480-1482.
- Bishop WW. Uganda's animal ancestors. Wildlife and Sport. 1963 ; 3 : 1-8.
- Bishop WW. More fossils primates and other Miocene mammals from North-East Uganda. Nature 1964 ; 203 : 1327-1331.
- Black D. Asia and the dispersal of primates. Bull Geol Soc of China, 1925 ; 4 : 133-183.
- Black D. On a lower molar hominid tooth from the Chou Kou Tien deposit. Paleontologia Sinica, series D 1927 ; 7 : 1-28.
- Black D. On the discovery, morphology and environment of *Sinanthropus pekinensis*. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, series B 1934 ; 223 : 57-120.
- Blanc M. Gregor Mendel : la légende du génie méconnu. La Recherche, 1984 ; 15 : 46-59.
- Blumenberg B. The evolution of the advanced hominid brain. Current Anthropology 1983 ; 24 : 589-623.
- Bock WJ. Philosophical foundation of classical evolutionary classification. Systematic Zoology 1974 ; 22 : 375-392.

- Bock WJ. Foundations and methods of evolutionary classification. In Hecht MK, Goody PC and Hecht BM (Eds), Major Patterns in Vertebrate Evolution, New York, Plenum Press : 1977 pp 851-895.
- Bock WJ. Functional-adaptative analysis in evolutionary classification. American Zoologist, 1981 ; 21 : 5-20.
- Bolk L. Über Lagerung, Verschiebung und Neigung des Foramen magnum am Schädel der Primaten. Z Morphol Anthropol 1915 ; 7 : 611-692.
- Bolk L. Die Entstehung des Menschenkinnes, ein Beitrag zur entwicklung Geschichte des Unterkiefers. Verhandelingen der Koninklijke Akademie van Wetenschappen te Amsterdam. 1924 : XXII n° 5, 106 p.
- Bolk L. La récapitulation ontogénique comme phénomène hormonique. Arch Hist Embryol 1926a ; 5 : 85-98.
- Bolk L. On the problem of anthropogenesis. Proceedings of the Section of Sciences, Kon Akad Wetens Amsterdam, 1926b ; 29 : 465-475.
- Bolk L. Das Problem der Menschwerdung. Jena, Gustav Fischer, 1926c.
- Bond J, Robetts E, Mochida GH, et al. ASPM is a major determinant of cerebral cortical size. Nat Genet 2002 ; 32 : 316-320.
- Boné EL. Les chances primatologiques de l'Est africain. Folia Primatologica 1964 ; 2 : 1-21.
- Bonifay F. Un gisement à faune épi-villafranchienne à St Estève Janson (Bouches du Rhône) C.R. Acad. Sc. Paris, Série D, 1963; 256 : 1136-8.
- Bonis L. (de) .Réflexions sur la phylogénie et la classification des Hominoïdes. Géobios, 1982 ; mém. Sp. 6 : 305-319.
- Bonis L. (de)(1985). Les Primates de l'Ancien Monde du Paléocène au Miocène. In Bonis L (de), Caron F, Coppens Y (Eds). L'évolution dans sa réalité et ses diverses modalités. Colloque international de la Fondation Singer-Polignac, Paris, Masson 1988, pp 93-130.
- Bonis L (de), Bourvain G, Geraads D, Koufos GD. New hominid skull material from the late Miocene of Macedonia in northern Greece. Nature, 1990 ; 345 : 712-714.
- Bonis L. (de), Melentis J. Un nouveau genre de Primate hominoïde dans le Vallésien de Macédoine. CR Acad Sc Paris, Série D 1977 ; 284 : 1393-1396.
- Bonnefille R, Chavaillon J, Coppens Y. Résultats de la nouvelle mission de l'Omo (3è campagne 1969). CR Acad Sc, Paris, Série D 1970, 270 : 924-927.
- Bonnet C. La Palingénésie philosophique. Geneva, C. Philipert et B. Chirol. 1769 : 2 vol. de 427 et 448 p.

Bookstein FL. Morphometric Tools for Landmarks Data. Geometry and Biology. Cambridge, MA, Cambridge University Press, 1992 : 435 p.

Bordes F. Le Paléolithique dans le monde. Paris, Hachette 1968, 256 p.

Boschetto HB, Brown FH, McDougall I. Stratigraphy of the Lothidok Range, northern Kenya and K/Ar ages of its Miocene Primates. *J Hum Evol* 1992 ; 22 : 47-51.

Boulard M. Apparence et mimétisme chez les cigales (HOM. Cicadoidea). *Bull Soc Entomologique de France* 1985 ; 90 : 1016-1051.

Boule M. L'homme fossile de La Chapelle-aux-Saints (Corrèze). *L'Anthropologie* 1908 ; 19 : 519-525.

Boule M. L'homme fossile de La Chapelle-aux-Saints. *Annales de Paléontologie* 1911-1913, VI-VIII , 277 p.

Boule M. La paléontologie humaine en Angleterre. *L'Anthropologie* 1915 ; 26 : 1-67.

Boule M. Les hommes fossiles : éléments de paléontologie humaine. Paris, Masson, 1921.

Boule M. Le Sinanthrope. *L'Anthropologie* 1937 ; 47 : 1-22.

Boule M. et Vallois H. Les hommes fossiles. *Eléments de paléontologie humaine*. Masson, Paris, 4ème ed. 1952.

Bouligand Y. La petite fronde anti-Darwin des années récentes. In *Pour Darwin*, Preses Universitaires de France, 1997 : 751-783.

Bourdier F. *Préhistoire de France*. Paris, Flammarion, 1967 : 413 p.

Bourdier F. La lutte de Geoffroy Saint-Hilaire contre Cuvier en faveur de l'évolution paléontologique. In *Toward an History of Geology*, Schneer CJ(Eds) Cambridge, MA, MIT Press 1969 pp 31-61.

Bourdier F. La lutte de Geoffroy Saint-Hilaire face au problème de l'évolution biologique. *Revue d'Histoire des Sciences et de leurs Applications* 1972 ; 25 : 311-325.

Bourque G, Pevzner PA, Tesler G. Reconstructing the genomic architecture of ancestral mammals: lessons from human mouse and rat genomes. *Genome Res* 2004 ; 14 : 507-514.

Bourque G, Zdobnov EM, Bork P, et al. Comparative architectures of mammalian and chicken genomes reveal highly variable rates of genomic rearrangements across different lineages. *Genome Res* 2005 ; 15 : 98-110.

Bowcock AM, Ruiz-Linares A, Tomfohrde J, Minch E, Kidd JR, Cavalli-Sforza LL. High resolution of human evolutionary trees with polymorphic microsatellites. *Nature* 1994 ; 368 : 455-457.

Bowers EJ. A new model for the origin of bipedality. *Hum Evol* 2006 ; 21 : 241-250.

- Bowler PJ. The changing meaning of " evolution". J Hist Ideas 1975 ; 36 : 95-114.
- Brace CL. The fate of the "classic" Neanderthals : a consideration of hominid catastrophism. Current Anthropology 1964 ; 5 : 3-43.
- Brace CL. The stages of human evolution. New Jersey, Prentice Hall, 1967.
- Brace CL. The stages of human evolution. 2<sup>nd</sup> edition New Jersey, Prentice Hall, 1979.
- Brace CL. The stages of human evolution. 4<sup>th</sup> edition, New Jersey, Prentice Hall, 1991.
- Brace CL Modern Human Origins : narrow focus or broad spectrum ? Indiana University : department of anthropology, 1992.
- Brace CL. Biocultural interaction and the mechanism of mosaic evolution in the emergence of "Modern" morphology. American Anthropologist 1995 ; 97 : 711-721.
- Braga L. Définition de certains caractères discrets crâniens chez Pongo, Gorilla et Pan: perspectives taxonomiques et phylogénétiques. Thèse de Doctora, University Bordeaux-1, 1995.
- Brakefield PM, Gates J, Keys D, et al. Development plasticity and evolution of butterfly eyespot patterns. Nature 1996, 384 : 236-242.
- Bramble DM, Lieberman DE. Endurance running and the evolution of Homo. Nature 2004 ; 432 : 345-342.
- Bräuer G. A cranial approach to the origin of anatomically modern *Homo sapiens* in Africa and implications for the appearance of modern Europeans. In Smith EH and Spencer F. (Eds) The origins of modern humans : a world survey of the fossil evidence, New York, Alan R. Liss, 1984a pp 327-410.
- Bräuer G. The afro-european sapiens hypothesis, ad hominid evolution in east Asia during the late middle and upper Pleistocene. In Andrews P.and Franzen JL (Eds). The early evolution of man with special emphasis on southeast Asia and Africa, Courier Forschungs-Institut Senckenger, 69, 1984b : 145-165.
- Bräuer G. The evolution of modern humans : a comparison of the African and non-african evidence. In Mellars and Stringer C. (Eds) The Human Revolution, New Jersey, Princeton University Press, 1989 : 123-154.
- Bräuer G. The occurrence of some controversial *Homo erectus* cranial features in the Zhoukoudian and east African hominids. Acta Anthropological Sinica, 1990 ; 9 : 350-358.
- Bräuer G. Africa place in the evolution of *Homo sapiens*. In Bräuer G. and Smith FH (Eds) Continuity or replacement : controversies in *Homo sapiens* evolution, Rotterdam, AA Balkema, 1992 pp 83-98.
- Bräuer G. How different are Asian and African Homo erectus ? Courier Forschunginst Senckenb 1994 ; 171 : 301-318.

Breitinger E. Zur phyletischen evolution von *Homo sapiens*. Anthropologischer Anzeiger, 1957 ; 21 : 62-83.

Breitinger E. Zur frühesten phase den hominiden-evolution. In Breitinger E., Haeckel J. and Pittioni R. (Eds) Breigräger Österreichs sur Erforschung der Vergangenheit und kulturegeschichte der Menschheit, Wenner-Gren Foundation for Anthropological Research, 1959 : 205-235.

Breitinger E. On the earliest phase of hominid evolution. In Howells WW (Ed) Ideas on human evolution : selected essays 1949-1961 (Cambridge, MA, Harvard University Press, 1962 pp 172-202.

Briggs DE, Erwin DH, Collier FJ. The fossils of the Burgess Shale. Washington, Smithsonian institution press, 1994, 238 p.

Britten R. Rates of DNA sequence evolution differ between taxonomic groups, Science 1986 ; 231 : 1393-1398.

Broca P. Sur les crânes et les ossements des Eyzies. Bull SocAnthropol Paris 1868 ; 3 : 350-392.

Broca P. L'ordre des primates. Parallèle anatomique de l'homme et des singes. Bull Soc Anthropol Paris, 2<sup>ème</sup> Série, 1869 ; 4 : 228-401.

Broca P. Le transformisme. Bulletin de la société d'Anthropologie de Paris, 2<sup>ème</sup> série, 1870 ; 5 : 168-239.

Brockes JP. Amphibian limb regeneration : rebuilding a complex structure. Science. 1997 ; 276 : 81-87.

Broom R. The evidence afforded by the boskop skull of a new species of primitive man (*Homo capensis*). Anthropological papers of the American Museum of Natural History, 1918; 23 : 67-79.

Broom R. Some notes on the Taungs skull. Nature, 1925a ; 115 : 569-71.

Broom R. On the newly discovered South African Man-Ape. Natural History, 1925b ; 25 : 409-418.

Broom R. Note on the milk dentition of *Australopithecus*. Proceeding of the Zoological Society of London, 1929 : 85-88.

Broom R. The coming of man : was it accident or design ? London, HF &G Witherby, 1933.

Broom R. Les Origines de l'Homme. Paris, Payot, 1934, 292 p.

Broom R. A New fossil anthropoid skull from South Africa. Nature, 1936 ; 138 : 486-88.

Broom R. The Pleistocene anthropoids apes of South Africa. Nature, 1938 ; 142 : 377-79.

- Broom R. Man's place among the primates. *South African Medical Journal*, 1942 ; 16 : 267-268.
- Broom R. The south african fossil ape-men : the Australopithecinae, Part. I. The occurrence and general structure of the South African Ape-Men Pretoria, Transvaal Museum Memoir n° 2, 1946 : 1-153.
- Broom R. Another new type of fossil ape-man. *Nature*, 1949 ; 163 : 57.
- Broom R. Finding the missing link. London, Watts & Co, 1950.
- Broom R. The fossil ape-men of South Africa. In Leakey LSB and Cole S. (Eds), *Proceeding of the Pan-African Congress on Prehistory*. 1947, New York, Philosophical Librairy, 1952 : 107-111.
- Brown B, Hill A, Ward S. New Miocene large hominoids from the Tugen Hills, Baringo District, Kenya. *Am J Phys Anthropol*, 1991, Suppl. ; 12 : 55.
- Brown F, Harris J, Leakey R, Walker A. Early *Homo erectus* skeleton from west lake Turkana, Kenya. *Nature* 1985 ; 316 : 788-792.
- Brown WM, Prager EM, Wang A, Wilson AC. Mitochondrial DNA sequences of primates : tempo and mode in evolution. *J Mol Evo* 1982 ; 18 : 225-239.
- Brun B, Cezilly F. Complexité et évolution biologique : critique des résistances à l'interprétation néo-darwinienne. In *Le tout de la partie*, Gervet J et Tête A, (Eds). Aix-Marseille, Université de Provence 1988 : 21-39.
- Brunet M, Beauvilain A., Coppens Y, et al. The first australopithecine 2,500 kilometres west of the Rift Valley (Chad). *Nature* 1995 ; 378 : 273-275.
- Brunet M, Beauvilain A, Coppens Y, et al. *Austropithecus bahrelghazali*, une nouvelle espèce d'hominidé ancien de la région de Koro Toro (Tchad). *CR Acad Sci, Paris*, 1996 ; 322 : 907-913.
- Brunet M, Guy F, Pilbeam D, et al. A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa. *Nature* 2002 ; 418 : 145-51.
- Buchon N, Vaury C. RNAi : a defensive RNA-silencing against viruses and transposable elements. *Heredity* 2006 ; 96 : 195-202.
- Buettner-Janush J. *Evolutionary and genetic biology of Primates*. New York, London, Academic Press, 1963-1964, 330 p.
- Buffon GL, Leclerc (de). *Histoire naturelle, générale et particulière*. Paris, Imprimerie Royale, 1779-1804 : 44 vols.
- Buffon GL. *Oeuvres philosophiques*, J. Piveteau (Ed), Paris, Presses Universitaires de France, 1954.

- Burkhardt RW Jr. *The Spirit of System : Lamarck and Evolutionary Biology*. Cambridge, MA, Cambridge University Press, 1977.
- Burletto B. The fractal geometry of evolution. *J Theor Biol* 1993 ; 163 : 161-172.
- Buttel-Reepen (Von) H. *Man and his forerunners*. London, Longmans, Green and Co, 1913.
- Buttler P, Mills JRE. A contribution to odontology of *Oreopithecus*. *Bull Brit Mus Nat Hist* 1959 ; 4, 26 p.
- Buttler PM. Problems of dental evolution in the higher primates. In Wood et al. (Eds) *Major topics in primate and human evolution*. Cambridge, MA, Cambridge University Press, 1986 : 89-106.
- Buxhoeveden DP, Switale AE, Roy E, Litaker M, Casanova MF. Morphological differences between minicolumns in human and non human primate cortex. *Am J Phys Anthropol* 2001 ; 115 : 361-371.
- Caccone A, , Powell JR. DNA Divergence among Hominoids. *Evolution* 1989 ; 43 : 925-942.
- Caceres M, Lachuer J, Zapala MA, et al. Elevated gene expression levels distinguish human from non-human primate brains. *Proc Natl Acad Sci (USA)* 2003 ; 100 : 13030-13035.
- Caceres M, Suwyn C, Maddox M; Thomas JW, Preuss TM. Increased cortical expression of two synaptogenic thrombospondins in human brain evolution. *Cerebral Cortex* 2006 ; 17 : 2312-2321.
- Caldwell MW, Lee MS. A snake with legs from the marine cretaceous of the Middle East. *Nature* 1997 ; 386 : 705-709.
- Cameron DW. A revised systematic scheme for the Eurasian Miocene fossil Hominidae. *J Hum Evol* 1997 ; 33 : 449-477.
- Campbell BG. Quantitative taxonomy and human evolution. In *Classification and human Evol* 1963 ; 50-74.
- Campbell BG, Bernor RI. The origin of the hominidae : Africa or Asia ?. *J Hum Evol*. 1976 ; 5 : 441-454.
- Campbell G, Tomlinson A. Initiation of the proximodistal axis in insect leg. *Development* 1995 ; 121 : 619-628.
- Campbell J and Perkins P. Transgenerational effects of drugs and hormone treatment in mammals : a review of observations and ideas. *Progress in Brain Res* 1988 ; 73 : 535.
- Cann RL, Stoneking M, Wilson AC. Mitochondrial DNA and human evolution. *Nature* 1987 ; 325 : 31-36.

- Cant J.G.H., Youlatos D., Rose M.D. Locomotor behavior of *Lagothrix lagothrica* and *Ateles belzebuth* in Yasunf National Park, Ecuador: general patterns and nonsuspensory modes. *J Hum Evol* 2001 ; 41 : 141-166.
- Carbonell E, Bermúdez de Castro JM, Parès JM, et al. The first hominin of Europe. *Nature* 2008 ; 452 : 465-468.
- Carroll SB. Homeotic genes and the evolution of arthropods and chordates. *Nature* 1995 ; 376 : 479-485.
- Carroll SB. Genetics and the making of *Homo sapiens*. *Nature* 2003 ; 422 : 849-857.
- Carroll RL. Patterns and processes of vertebrate evolution. Cambridge, MA, Cambridge University Press, Paleobiology series 1997 : 448 p.
- Cartmill M. Assessing tarsier affinities: Is anatomical description phylogenetically neutral ? *Geobios* 1982 ;6 : 279-287.
- Cartmill M, Climbing. In Hildebrand M., Bramble D., Lient K., Wake D. (Eds), *Functional Vertebrate Morphology*, Cambridge, MA, Belknap Press, 1985, pp. 73-88.
- Cartmill M, Pilbeam D, Isaac G. One hundred years of paleoanthropology. *American Scientist*, 1986 ; 74 : 410-420.
- Cartmill M. a Critique of Homology as a Morphological Concept. *Am J Phys Anthropol* 1994 ;94 : 115-123.
- Cartmill M. b Anatomy, antinomies, and the problem of anthropoid origins. In Fleagle JG, Kay RF, (Eds), *Anthropoid Origins*, New York, Plenum Press, 1994, pp. 549-566.
- Casici T. Robust arguments about canalisation. *Nat Rev Genet* 2005 ; 6 : 89.
- Cavalli-Sforza LL, Edwards AWF. Analysis of human evolution. In Geertz SJ (Ed) *Genetics Today*, vol. 2 New-York, Pergamon Press, 1963 pp932-952.
- Cavalli-Sforza LL. Phylogenetic analysis : models and estimation procedure. *Am J Hum Genet* 1967 ; 19 : 233-257.
- Cela-Conde CJ, Ayala FJ. General of the human lineage. *Proc Natl Acad Sci (USA)*, 2003 . 100 : 7684-7689.
- Chaline J. (Eds). *Modalité, rythmes et mécanismes de l'évolution biologique : gradualisme phylétique ou équilibres ponctués ?* Paris, CNRS, 1983 : 330 p.
- Chaline J. *L'histoire des climats et de l'homme au Quaternaire*. Paris, Doin, 1985 : 366 p.
- Chaline J. Arvicolid data and evolutionary concepts. *Evol Biol*, 1987 ; 21 : 237-310.
- Chaline J. *Paléontologie des vertébrés*. Paris, Dunod, 1987 : 177 p.
- Chaline J. *Une famille peu ordinaire. Du singe à l'homme*. Paris, Seuil 1994.

Chaline J. Vers une nouvelle théorie globale de l'évolution. Paris, Ethique. La Vie en question. Editions Universitaires 1995 ; 18 : 9-18.

Chaline J, Durand A, Marchand D, Dambricourt-Malassé A, Deshayes MJ. Chromosomes and the origins of apes and australopithecines. *Hum Evol* 1996 ; 11 : 43-60.

Chaline J. Les caractéristiques de la nouvelle théorie globale de l'évolution. In JM Exbrayat, J. Flatin (Eds) *L'évolution biologique. Science, histoire ou philosophie ?* 1997 pp 343-346.

Chaline J. Vers une approche globale de l'évolution des hominidés. Le point sur... *CR Acad Sci, Paris* 1998 ; série IIa ; 326 : 307-318.

Chaline J. Les horloges du vivant. Un nouveau stade de la théorie de l'évolution ? Paris, Hachette Littérature, 1999, 236 p.

Chaline J. Un million de générations. Aux sources de l'humanité. Paris, Le Seuil, 2000 : 316 p.

Chaline J, Marchand D. Les merveilles de l'évolution. Dijon, Editions Universitaires, 2002 : 628 p.

Chaline J, David B, Magniez-Jeannin F, Dambricourt-Malassé A, Marchand D, Courant F, Millet JJ. Quantification de l'évolution morphologique du crâne des hominidés et hétérochronies. *CR Acad Sci, Paris* 1998 ; série IIa ; 326 : 291-298.

Chaline J, Laurin B. Le rôle du climat dans l'évolution graduelle de la lignée *Miomys lineage* (Arvicolidae, Rodentia). *Paleobiology* 1986 ; 12 : 203-216.

Chaline J., Laurin B, Brunet-Lecomte P, Viriot L. Morphological trends et rates of evolution in arvicolids (Arvicolidae, Rodentia) at species level : toward a punctuated equilibria/disequilibria model. *Quaternary International* 1993 : 19 : 27-39.

Chaline J, Sevilla P. Phyletic gradualism et developemntal heterochronies in a European Plio-Pleistocène *Miomys lineage* (Arvicolidae, Rodentia), In *Evolution, phylogeny, Biostratigraphy of Arvicolids*, Fejfar O., Heinrich WD (Eds), Praha IGCP 216 Bio-Events. Geological Survey, 1990 ; 85-98.

Chambers R. *Vestiges of the Natural History of Creation*. London, John Churchill (published anonymously) 1844.

Chandebois R. *Pour en finir avec le darwinisme. Une nouvelle logique du vivant*. Montpellier, Editions Espaces 34, 1993, 271 p.

Chatterjee S. *The rise of birds*. Baltimore and London, The Johns Hopkins University Press, 1997, 272 p.

Chauvin R. *Le darwinisme ou la fin d'un mythe*. Paris, Rocher, 1997, 366 p.

Chavaillon J. Evidence for the technical practices of early Pleistocene hominids, shungura formation, lower Omo valley, Ethiopia. In Coppens Y, Howell F, Clark, Isaac GLI et Leakey REF (Eds). Earliest man and environments in the Lake Rudolf Basin. Chicago, The University of Chicago Press, 1976 pp 565-573.

Chavaillon J, Chavaillon N, Coppens Y, et Senut B. Présence d'hominidé dans le site oldowayen de Gomboré à Melka Kunturé (Ethiopie). CR Acad Sc Paris, Série D 1977 ; 285 pp 961-963.

Chavaillon J, Coppens Y. Premiers résultats de la nouvelle mission de l'Omo. CRAcad Sci Paris, Série D 1967 ; 265 : 1891-1896.

Chavaillon J, Hoffstetter R. Le Gisement de Ternifine. A.I.P.H. 32, 1963, 192 p.

Chavaillon J, Hours F, Coppens Y. Découverte de restes humains fossiles associés à un outillage acheuléen final à Melka Kunturé (Ethiopie). CR Acad Sci Paris, 1996, 304, Série II : 539-542.

Chen F, Li W. Genomic divergences between humans and other hominoids and the effective population size of the common ancestor of humans and chimpanzees. Am J Hum Genet 2001; 68 : 444-456.

Cheng Z, Ventura M, She X, et al. A genome-wide comparison of recent chimpanzee and human segmental duplications. Nature 2005, 437 : 88-93.

Cheung J, Estivill S, Khaja R, MacDonald JR, Lau K, et al. Genome-wide detection of segmental duplications and potential assembly errors in the human genome sequence. Genome Biol 2003 ; 4 : R25.

Chevalier F. L'émergence du langage. La Recherche 1997 ; 296 : 110.

Chipman AD. Developmental exaptation and evolutionary change. Evolution & Development 2001 ; 3:5 : 299-301.

Chomsky N. Language and mind, 2<sup>nd</sup> edition, New York Harcourt, Brace and Jovanovich, 1972.

Chomsky N. Discussion of Putnam's comments. In Piattelli-Palmarini M. (Ed), Language and Learning Cambridge, MA, Harvard University Press, 1980 pp 310-324.

Chomsky N. The generative enterprise Dordrecht, Foris Publications, 1982.

Chomsky N. Language and problems of knowledge Cambridge, MA, MIT Press 1988.

Chomsky N. Language and Mind. In Mellor DH (Ed), Ways of communicating, Cambridge, MA, Cambridge University Press 1990 pp 56-80.

Chowdhary BP, Raudsepp T, Fröncke L, Scherthan H. Emerging patterns of comparative genome organization in some mammalian species as revealed by Zoo-FISH. Genome Res 1998 ; 8 : 577-589.

- Christen B, Slack JMW. All limbs are not the same. *Nature* 1998 ; 395 : 230-231.
- Clark AG, Glanowski S, Nielsen R, et al. Inferring nonneutral evolution from human-chimp-mouse orthologous gene trios. *Science* 2003 ; 302 : 1960-1963.
- Clark JD, Beyenne Y, Woldegabriel G, et al. Stratigraphic, chronological and behavioural contexts of Pleistocene *Homo Sapiens* from Middle Awash, Ethiopia. *Nature*, 2003 ; 423 : 747-749.
- Clark RB. *Dynamics in Metazoan Evolution : the origin of the coelom and segments*. Oxford, Clarendon, 1964.
- Clarke B, Murray J. Ecological genetics and speciation in land snails of the genus *Partula*. *Biol J Linn Soc* 1969 ; 1 : 31-42
- Clarke RJ, Tobias PV. Sterkfontein member 2 foot bones of the oldest south African hominid. *Science*, 1995 ; 269 : 521-524.
- Clarke RJ. Out of Africa and back again. *Int J Anthropol* 2000 ; 15 : 185-189.
- Climbing D. Brachiation and Terrestrial Quadrupedalism: Historical Precursors of Hominid Bipedalism. *Am J Phys Anthropol* 1996 ;101 : 55-92.
- Cohen D. Les gènes de l'espoir. Découverte du génome humain. Paris, R. Laffont 1993, 301 p.
- Cohen J. DNA duplications and deletion help determine hearth. *Science* 2007 ; 317 : 1315.
- Cohen J. Venter's genome sheds new light on human variation. *Science* 2007 ; 317 : 1311.
- Collard MC, Wood B. How reliable are human phylogenetic hypothesis ? *Proc Natl Acad Sci (USA)*, 2000 ; 97 : 5003-5006
- Colp R. *To Be an Invalid*. Chicago, University of Chicago Press,1877.
- Conaco C, Otto S, Han JJ, Mandel G. Reciprocal actions of REST and a microRNA promote neuronal identity. *Proc Natl Acad Sci (USA)* 2006 ; 103 : 2422-2427.
- Conroy GC. Paleanthropology today. *Evol Anthropol* 1998 : 155-156.
- Conroy GC, Pickford M, Senut B, Va Couvering J, and Mein P. *Otaviipithecus namibiensis*, first Miocene hominoid from southern Africa. *Nature* 1992 ; 356 : 144-147.
- Conroy GC, Senut B, Gommery D, Pickford M, Mein P. New primate remains from the Miocene of Namibia, Southern Africa. *Am J Phys Anthropol*, 1996 ; 99 : 487-492.
- Conroy GC, Vannier MW, Tobias PV. Endocranial features of *Australopithecus africanus* revealed by 2 and 3 D computed tomography. *Science*, 1990 ; 247 : 838-841.

- Conroy GC, Weber GW, Seidler H, Tobias PV, Kane A, Brundsen B. Endocranial capacity in an early hominid cranium from Sterkfontein, South Africa. *Science*, 1998 ; 280 : 1730-1731.
- Coon CS. Review of WW Howells manking in the making. *Science*, 1959 ; 130 : 1399-1400.
- Coon CS. The origin of races. NewYork, Alfred A. Kopf, 1962a.
- Coon CS. The story of man. NewYork, Alfred A. Kopf, 1962b.
- Coon CS. The living races of man. NewYork, Alfred A. Kopf, 1965.
- Coope GR. Late cenozoic fossil coleopteran. *Ann Rev Ecol Syst* 1979 ; 10 : 247-267.
- Cooper AF, Yu KR, Brueckner M, Brailey LL, Johnson L, Mc Grath JM, Bale AE. Cardiac and CNS defect in a mouse with targeted disruption of suppressor of fused. *Development* 2005 ; 132 : 4407-4417.
- Cooper GM, Brudno M, Stone EA, Dubchak I, Batzoglou S, Sidow A. Characterization of Evolutionary Rates and Constraints in Three Mammalian Genomes. *Genome Res* 2004 ; 14 : 539-548.
- Cope ED. The origin of the fittest. New-York, Appleton, 1886.
- Cope ED. The genealogy of man. *American Naturalist* 1893 ; 27 : 321-335.
- Coppens Y. Le cerveau des hommes fossiles. *CR Acad Sci Paris, Série B* 1951; 292 (supplément à la vie académique) : 3-24.
- Coppens R. La radioactivité des roches. Paris, P.U.F., Que sais-je, 1957, 127 p.
- Coppens Y. Découverte d'un Australopithéciné dans le Villafranchien du Tchad. *CR Acad Sci Paris*, 1961 ; 252 : 3851-3852.
- Coppens Y. Le cerveau des hommes fossiles. *CR Acad Sci. Paris*, 1981 ; 292 : 3-17.
- Coppens Y. L'origine du genre Homo. Les processus de l'Hominisation, colloques internationaux du CNRS 1981a ; 599 : 55-60.
- Coppens Y. Le singe, l'Afrique et l'homme. Paris, Fayard, 1983.
- Coppens Y. Systématique, phylogénie, environnement et culture des Australopithèques, hypothèses et synthèse. *Bull Mém Soc Anthropol Paris*, 1983 ; 10 (série XIII) : 273-284.
- Coppens Y. Les plus anciens fossiles d'Hominidés. *Recent Advances in the evolution of Primates. Pontificiae academiae scientiarum scripta varia*. 1983 ; 50: 1-9.
- Coppens Y. Hominoïdés , Hominidés et Hommes. *La Vie des Sciences CR Acad. Sc. Série générale*, 1984 ; 1 : 459-486.

- Coppens Y. Evolution de l'homme. La Vie des Sciences CR Acad Sci Série générale, 1986 ; 3 : 227-243
- Coppens Y. East Side Story : the origin of humankind. Scientific American, 1994 ; 270 : 62-69.
- Coppens Y. Paléanthropologie et préhistoire. Annuaire du Collège de France 1994-1996. 1995 : 595-602.
- Coppens Y. Préambules : les premiers pas de l'homme. Paris, Odile Jacob, 2<sup>ème</sup> éd. 2001 : 247p.
- Coppens Y. Le bouquet des ancêtres. CR Palevol 2006 ; 5 : 85-88.
- Coqueuniot H, Hublin JJ, Veillon F, Houët F, Jacob T. Early brain growth in *Homo erectus* and implications for cognitive abilities. Nature 2004 ; 431 : 299-302.
- Cordaux R., Udit S., Batzer M.A., Feschotte C. Birth of a chimeric primate gene by capture of the transposase gene from a mobile element. Proc Natl Acad Sci (USA) 2006 ; 103 : 8101-8106.
- Corruccini RS. Comparative osteometrics of the hominoid wrist joint, with special reference to knuckle-walking. J Hum Evol, 1978 ; 7 : 307-321.
- Corruccini RS, Mc Henry HM. Cladometric analysis of Pliocene Hominids, J Hum Evol 1980; 9 : 209-221.
- Corruccini RS, Mc Henry HM. Knuckle-walking hominid ancestors. J Hum Evol, 2001 ; 21 : 21-36.
- Corsi P, Weindling PJ. Darwinism in Germany, France and Italy. London, Brooks, 1969, 1972, pp 368 ; pp 683-729 ; pp 698-701.
- Cotillon P. Stratigraphie. Paris, Dunod, Géosciences, 1988, 185 p.
- Courant F, David B, Laurin B, Chaline J. Exploration of the cranial morphological field in arvicolidae (Rodentia, Mammalia) : estimate of ecological and historical parts. Bull Lin Soc London 1998 ; 62 : 505-517.
- Cournot A. Traité sur l'enchaînement des idées fondamentales dans les sciences et dans l'Histoire. Paris, Hachette, 1922.
- Courtillot V, Besse J, Vetamme D, Montigny R, Jaeger JJ, Capetta H. Deccan flood basalts and the Cretaceous/tertiary boundary. Earth Plan Sc Letters 1986 ; 80 : 361-374.
- Cracraft J. The use of functional and adaptive criteria in phylogenetic systematics. American Zoologist, 1981 ; 21 : 21-36.
- Cronin JE, Boaz NT, Stringer CB, Rak Y. Tempo and mode in hominid evolution. Nature 1981 ; 292 : 113-122.

- Crookshank EG. Mongols. *Universal Medical Record*, 1913 ; 3 : 12-29.
- Crookshank EG. *The Mongol in our midst*, 3rd edition, London, Kegan Pau, Trench, Trubner & Co, 1931.
- Crow JF, Kimura M. *An introduction to population genetics theory*. New York, Harper and Raw, 1970.
- Crow JF. The dilemma of nearly neutral mutations : how important are they for evolution and human welfare. *J Hered* 1972 ; 63 : 306-316.
- Crubézy E, Braga J. *Homo sapiens* prend de l'âge. *La Recherche*, 2003 ; 368 : 30-35.
- Cuvier G, Saint-Hilaire G. Mémoire sur une nouvelle division des mammifères et sur les principes qui doivent servir de base dans cette sorte de travail. *Magasin encyclopédique* 1795; 2 : 164-190.
- Cuvier G. *Recherches sur les ossements fossiles des quadrupèdes*. Paris, Déterville, 1812, 4 vol.
- Cuvier G. *Le règne animal distribué d'après son organisation*, Paris, Déterveill, 4 vol, 1817.
- Cuvier G. *Discours sur les revolutions de la surface du globe* (1825), Paris, Bourgeois, 1985.
- Cuvier G. *Recherches sur les ossements fossils de quadrupeds*, Paris, Garnier-Flammarion, 1992.
- CuvierG, de Saint-Agy M. *Histoire des Sciences Naturelles depuis leur origine jusqu'à nos jours, chez tous les peuples* (5 vol), Paris, Fortin-Masson 1841-1845 ; réédition en fac simile, Bruxelles, Culture et Civilisation, 1969.
- Czelusniak J, Goodman M. Where DNA sequence place *Homo sapiens* in a phylogenetic classification of primates. Volume de résumés du Dual Congress 1998. Johannesburg. Organising Committee of Dual Congress, 1998.
- Dambricourt-Malassé A. Ontogenèses, paléontogenèses et phylogenèse du corps mandibulaire catarrhinien. Nouvelle interprétation de la mécanique humanisante (théorie de la foetalisation, Bolk, 1926). Thèse de Doctorat; Museum National Histoire Naturelle, Paris, 1987.
- Dambricourt-Malassé A. Evolution du chondrocrâne et de la face des grands anthropoides miocènes jusqu'à *Homo Sapiens*, continuités et discontinuités. *CR Palevol* 2006 ; 5 : 109-117.
- Darden L. William Bateson and the promise of Mendelism. *J. Hist. Biol.* 1977 ; 10 : 87-106.
- Darlu P. De l'homme au singe, ce qu'en dit la génétique. *La Science* 2007 ; 57 : 34-39.
- Dart RA. Boskop remains from the South-east African coast. *Nature* 1923 ; 112 : 623-625.
- Dart RA. *Australopithecus africanus* : the Man-Ape of South Africa *Nature* 1925a ; 115 : 195-199.

- Dart RA. The taungs skull. *Nature* 1925b ; 115 : 462.
- Dart RA. Taungs and its significance. *Natural History* 1926 ; 26 : 315-326.
- Dart RA. A note on the taungs skull. *South African Journal of Science* 1929 ; 26 : 648-658.
- Dart RA. The dentition of *Australopithecus africanus*. *Folia Anatomica Japonica* 1934 ; 22 : 207-221.
- Dart RA. The status of *Australopithecus*. *Am J Phys Anthropol* 1940 ; 26 : 167-186.
- Darwin CR. On the origin of species by means of natural selection, or The preservation of favoured races in the struggle for life. London, John Murray, 1859, 477 p..
- Darwin CR. The variation of animals and plants under domestication. London, John Murray, 1868, 2 vol.
- Darwin CR. The descent of man and selection in relation to sex. London, John Murray, Vol. 1, 1871.
- Darwin CR. La descendance de l'homme et la sélection sexuelle. Traduit par Edmond Barbier 3<sup>ème</sup> édition française. Paris, C. Reinwald, 1881, 721 p.
- David B. Jeu en mosaïque des hétérochronies : variation et diversité chez les Pourtalesiidae (Echinides abyssaux) In : Ontogenèse et évolution. B. David, JL Dommergues, J. Chaline, B. Laurin (Eds) *Geobios*, 1986 ; 12 pp 115-131.
- David B, Laurin B. An interactive program for shape analyses using landmarks. Dijon, Paléontologie analytique Publish, 1992, version 2.0.
- David B, Mooi R. Embryology supports a new theory of skeletal homologies for the phylum Echinodermata. *CR Acad Sci Paris* 1996 ; 319 : 577-584.
- David B, et Mooi R. Major events in the evolution of echinoderms viewed by the light of embryology. In R. Mooi & M. Telford (Eds). *Echinoderms* San Francisco, Rotterdam, Balkema, 1998, 923 p.
- David B, Mooi R. Comprendre les échinodermes : la contribution du modèle extraxial-axial. *Bull Soc Géol France* 1999 ; 1 : 91-101.
- David L. L'histoire de la Terre. Paris, Sethers, 1988, 202 p.
- Davidson EH. Genomic regulatory systems ; development and evolution. San Diego Academic Press, 2005.
- Davidson EH, Erwin DH. Gene regulatory networks and the evolution of animal body plans. *Science* 2006 ; 311 : 796-800.

- Davis AP, Capecchi MR. Axial homeosis and appendicular skeleton defects in mice with a targeted disruption of *hoxd-11*. *Development* 1994; 120 : 2187-2198.
- Davis AP, Witte DP, Hsieh-Li, HM, Potter SS, Capecchi MR. Absence of radius and ulna in mice lacking *hoxa-11* and *hoxd-11*. *Nature* 1995 ; 375 : 791-795.
- Dawkins R. *The Selfish Gene*. New York, Oxford University Press, 1976.
- Dawkins R. *L'horloger aveugle*. Paris, R. Laffont, 1989, 381 p.
- Dawkins R. *L'oeil en un clin d'oeil*. *Nature*, 1994 ; 368 : 690-691.
- Day MH, Wickens EH. Laetoli pliocene hominid footprints and bipedalism. *Nature* 1980 ; 286 : 385-387.
- Dean MC, Wood BA. Metrical analysis of the basicranium of extant hominoids and *Australopithecus*. *Am J Phys Anthropol* 1981 ; 54 : 53-71.
- Decaestecker E, Gaba S, Raeymaekers JAM, Stoks R, Van Kerckhoven L, Ebert D, De Meester L. Host-parasite “Red Queen” dynamic archived in pond sediment. *Nature*, 2007 ; 450 : 870-872.
- Delisle RG. Dobzhansky, Theodosius (1900-1975). In F. Spencer (Ed), *History of Physical Anthropology*, New York, Garland, 1997 vol. 2, pp 349-351.
- Delisle RG. Construire l'arbre phylétique de l'Homme : fossiles, théories et cadres interprétatifs. *L'anthropologie*, 2000 ; 104 : 489-522.
- Delisle RG. Adaptationism versus cladism in human evolution studies. In, R. Corbey and W. Roebroeks (Eds) *Studying human origin : disciplinary history and epistemology*. Amsterdam, Amsterdam University Press, 2001 pp 107-121.
- Delisle RG. Debating humankind's place in nature 1860-2000 The nature of paleoanthropology. In “Advances in human evolution series”, Upper Saddle River, New Jersey, Pearson Prentice Hall, 2007, 447 pp.
- Deloison Y. Le pied des premiers hominidés. *La Recherche*, 1995 ; 281 : 52-55.
- Delson E. Models of early hominid phylogeny. In Jolly CJ (Ed), *Early hominids in Africa*. New York, Duckworth, 1978 pp 517-541.
- Delson E. Paleoanthropology : Pliocene and Pleistocene human evolution. *Paleobiology*, 1981; 7 : 298-305.
- Delson E. Paleobiology and age of African *Homo erectus*. *Nature*, 1985 ; 316 : 762-763.
- Delson E. Human phylogeny revised again. *Nature*, 1986 ; 322 : 496-497.
- Delson E. Evolution and palaeobiology of robust *Australopithecus*. *Nature*, 1987 ; 327 : 654-655.

Delson E, Baab K. In : McGraw-Hill Encyclopedia of Science and Technology, 2006 ;Vol. 7, pp 464-478.

Delson E, Eldredge N, Tattersall I. Reconstruction of hominid phylogeny : testable framework based on cladistic analysis. *J Hum Evol*, 1977 ; 6 : 263-278.

Delson E, Harvati K. Return of the last Neanderthal. *Nature* 2006 ; 443 : 762-763.

Demuth JP, De Bie T, Stajich JE, Cristianini N, Hahn MW. The evolution of mammalian gene families. *PLoS ONE* 2006 ; 20 : 1 :e85.

Dennell R. Dispersal and colonisation ; long and short chronologies : how continuous is the early Pleistocene record for hominids outside East Africa. *J Hum Evol*, 2003 ; 45 : 421-440.

Dennell R and Roebroeks N. An Asian perspective on early human dispersal from Africa. *Nature* 2005 ; 438 : 1099-1104.

Denton M. *Evolution, une théorie en crise*. Paris, Londeyrs, 1988, 385 p.

Denton M. *L'évolution a-t-elle un sens ?* Paris, Fayard. 1997, 540 p.

Deperet C. *Les transformations du monde animal*. Paris, Flammarion, 1922, 360p.

Derham W. *Physico-Theology, or Demonstration of the Being and Attributes of God from His Works of Creation*. London 1713.

De Robertis EM. The ancestry of segmentation. *Nature*, 1997 ; 387 : 25-26.

De Robertis EM, Sasai Y. A common plan for dorsoventral patterning in bilateria. *Nature*, 1996 ; 380 : 37-40.

Derti A, Roth FP, Church GM, Wu C-Ting. Mammalian ultraconserved elements are strongly depleted among segmental duplications and copy number variants. *Nature Genet* 2006 ; 38 : 1216-1220.

Despriée J, Gageonnet R, Voinchet P, et al. Une occupation humaine au Pléistocène inférieur sur la bordure nord du Massif Central. *CR Palevol* 2006 ; 5 : 821-828.

Deutsch J. Les genes Hox et le rêve de Darwin. *Médecine/Sciences* 2000 ; 16 : 205-211.

Devillers C, Chaline J. *La théorie de l'évolution. Etat de la question à la lumière des connaissances scientifiques actuelles*. Paris, Dunod, 1989, 310 p.

De Vries H. *Espèces et variétés, leur naissance par mutations* (recueil de conférences faites en 1904 à l'Université de Californie Berkeley), traduit de l'anglais par L. Blaringhem, Paris, Alca, 1909.

De Vries H. *The mutation theory : experiments and observations on the origin of species in the vegetable kingdom*. Translated by Farmer J.B. and Darbyshire A.D. London, Kegan Paul, Trench, Trübner & Co ; 2 vol. Vol. II published in 1911.

De Vries H. Sur les unités des caractères spécifiques, et leur application à l'étude des hybrides (Revue Générale de Botanique, 12, 1900, pp. 259-271). In Lenay C (Ed) La découverte des lois de l'hérédité, une anthologie, Paris, Presses Pocket, 1990.

De Vries H. Intracellulaire Pangenesis (Jean 1889), partiellement traduit en français. In Lenay C., La découverte des lois de l'hérédité, une anthologie, Paris, Presses Pocket, 1990.

Di Bernardo D, Thompson MJ, Gardner TS, et al. Chemogenomic profiling on a genome-wide scale using reverse-engineered gene networks. Nature Biotechnol, 2005 ; 23: 377-383.

Dijksterhuis EJ. The Mechanization of the World Picture. Trans. C. Dikshoorn, Oxford, Clarendon Press, 1961.

Disotell TR. Evo. Human evolution : origins of modern human still look recent. Anthropol 1996 ; 5 : 18-24.

Dixon AB. The racial history of man. London, Charles Scribner's Sons, 1923.

Dobzhansky T. Genetics and the origin of species. New York, Columbia University Press 1937, 364 p.

Dobzhansky T. On species and races of living and fossil man. Am J Phys Anthropol, 1944 ; 2 : 251-265.

Dobzhansky T. Human diversity and adaptation. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, 1950 ; 15 : 385-400.

Dobzhansky TB. Genetics and the origin of species. New York, Columbia University Press, 1951 3è Edition.

Dobzhansky T. Evolution, genetics and Man. New York, Wiley 1955.

Dobzhansky T. Genetics of the evolutionary process. New York Columbia University Press, 1970.

Dobzhansky TB. A review of some fundamental concepts and problems of population genetics. Cold spring Harbor Symp. Quantitative Biology. 1955 ; 20 : 1-15.

Dohle W. Phylogenetic pathways in the Chilopoda. Bijdragen tot de Dierkunde, 1985 ; 55 : 55-66

Dollé P. Les mutations des gènes Hox chez les mammifères. Pour la Science, Hors Série, 1997 ; 7614 : 133.

Dollé P, Dierich A, Lemeur M, Schimmang T, Schubaur B, Chambon P, Duboule D. Disruption of the *Hoxd-13* gene induces localized heterochrony leading to mice with neotenic limbs. Cell, 1993 ; 75 : 434-441.

- Dommergues JL. L'évolution des ammonitina au Lias moyen (Carixien, Domérien basal) en Europe occidentale. Thèse de Doctorat. Université C. Bernard, Lyon, Documents des laboratoires de Géologie, 1987 ; 98 : 1-272.
- Dommergues JL, Cariou E, Contini D, Hantzpergue P, Marchand D, Meister C, Thierry J. Homéomorphies et canalisations évolutives : le rôle de l'ontogenèse. Quelques exemples pris chez les ammonites du Jurassique. *Géobios*, 1989 ; 22 : 5-48.
- Dommergues JL, David B, Marchand D. Les relations ontogenèse-phylogenèse : applications paléontologiques. *Géobios*, 1986 ; 19 : 335-382.
- Donoghue MJ and Ree RH. Homoplasy and developmental constraint : a model and an example from plants. *Am Zool* 2000 ; 40 : 759-769.
- Doolittle WF, Sapienza C. Selfish genes, the phenotype paradigm and genome evolution. *Nature* 1980 ; 284 : 601-603.
- Dorus S, Vallender EJ, Evans PD, et al. Accelerated evolution of nervous system genes in the origin of *Homo sapiens*. *Cell* 2004 ; 119 : 1027-1040.
- Doolo L. Les lois d'évolution. *Bull Soc Belge Géol* 1893 ; 7 : 164-166.
- Dracon TW. The symbolic species : the co-evolution of language and brain. New York, WW Norton, 1997.
- Dreyer TF. The florisbad skull in the light of the Steinheim discovery. *Zeitschrift für Rassekunde*, 1936 ; 4 : 320-322.
- Dubois E. *Pithecanthropus erectus*, eine menschenähnliche Uebergangsform aus Java. Batavia, 1894.
- Dubois E. On *Pithecanthropus erectus* : a transitional form between man and the apes. *Scientific Transaction of the Royal Dublin Society*, 1896a ; 6 : 1-18.
- Dubois E. Le *Pithecanthropus erectus* et l'origine de l'homme. *Bull Soc Anthropol, Paris*, 4è série, 1896b ; 7 : 460-467.
- Dubois E. The proto-australian fossil man of Wadjak, Java. *Proceedings of the section of sciences of the Koninklijke akademie van Wetenschappen* 1921 ; 23 : 1013-1051.
- Dubois J. La dynamique non linéaire en physique du globe. Paris, Masson, 1995, 262 p.
- Dubois J, Chaline J, Brunet-Lecomte P. Spéciation, extinction et attracteurs étranges. *CR Acad sci, Paris, série II*, 1992 ; 315 : 1827-1833.
- Duboule D. Temporal colinearity and the phylotypic progression : a basis for the stability of a vertebrate bauplan and the evolution of morphologies through heterochrony. *Dev Suppl* 1994 : 135-142.

- Duméril A. Métamorphoses des batraciens urodèles à branchies extérieures du Mexique dits axolotls, observés à la ménagerie des reptiles du muséum d'histoire naturelle. *Ann Sci Nat Zool* 1867 ; 7 : 229-254.
- Dunn LC. *A Short History of Genetics*. New-York, Mcgraw-Hill, 1965.
- Dunsworth H, Walker A. Early genus *Homo*. In Arwig WC (Ed), *the Primate Fossil Record*, Cambridge, MA, Cambridge University Press, 2002 : 419-435.
- Durand D and Hoberman R. Diagnosing duplications – can it be done ? *Trends Genet* 2006 ; 22 : 156-164.
- Dutrillaux B. *Sur la nature et l'origine des chromosomes humains*. Paris, L'Expansion Scientifique, 1975, 104 p.
- Dutrillaux B. Comment évoluent les chromosomes des mammifères. *La Recherche* 1997 ; 296 : 70-75.
- Dutrillaux B, Couturier J. Principes de l'analyse chromosomique appliqué à la phylogénie : l'exemple des Pongidae et des Hominidae. *Mammalia*, 1986 ; 50 : 2-37.
- Eales NB. The skull of the foetal Narwhal, *Monodon monoceros*. *L Philos Trans* 1950 ; 235 B : 1-33.
- Eccles JC. *Evolution of the brain : creation of the self*. London, Routledge, 1989.
- Eckardt RB. Population genetics and human origins. *Scientific American*, 1972 ; 226 : 94-103.
- Eckardt RB. Hominid origins : problem of Lothagam. *Current Anthropology* 1977 ; 18 : 356.
- Edelstein SJ. An alternative paradigm for hominoid evolution. *Human Evolution*, 1987 ; 2 : 169-174.
- Eichler EE, Masquerading repeats : Paralogous Pitfalls of the Human Genome. *Genome Res* 1998 ; 8 : 758-762.
- Eichler EE Segmental duplications: What's missing, misassigned, and misassembled -And should we care? *Genome Res* 2001 ; 11 : 653–656.
- Eichler EE, Sankoff D Structural dynamics of eukaryotic chromosome evolution. *Science* 2003 ; 301 : 793–797.
- Eichler E.E. Widening the spectrum of human genetic variation. *Nat Genet*, 2006; 38 :9-11.
- Eickstedt E. (Von). *Rassenkunde und Rassen geschichte der Menschheit*. Stuttgart, F. Enke, 1934.
- Einstein A. *La théorie de la relativité restreinte et générale. La relativité et le problème de l'espace*. Paris, Gauthiers-Villars, 14<sup>ème</sup> réédition de 1954 - 1916, 179 p.

Eldredge N. The allopatric model and phylogeny in paleozoic invertebrates. *Evolution* 1971 ; 25 : 156-167.

Eldredge N. Alternative approaches to evolutionary theory. In Schwartz JH and Rollins HB (Eds) *Models and Methodologies in evolutionary theory*, Bulletin of Carnegie Museum of Natural History, 1979 ; 13, pp 7-19.

Eldredge N, Cracraft J. *Phylogenetic patterns and the evolution process : method and theory in comparative biology*, New York, Columbia University Press, 1980.

Eldredge N, Gould SJ. Punctuated equilibria : an alternative to phyletic gradualism. In, *Model in paleobiology*, Schopf TE (Ed.) San Francisco, Freeman, Cooper, 1972, pp. 82-115.

Eldredge N et Gould SJ. Evolutionary models and biostratigraphic strategies. In Kauffman EG and Hazel JE, (Ed.). *Concepts and Methods of Biostratigraphy*. Stroudsburg, PA : Dowden, Hutchinson and Ross, 1977, pp. 25-40.

Enard W, Khaitovich P, Klose J, et al. Intra-and interspecific variation in primate gene expression patterns. *Science* 2002 ; 296 : 340-343.

Enard W, Przeworski M, Fisher SE, Lai CSL, Wiebe V, Kitano T, Monaco AP, Pääbo S. Molecular evolution of FOX P2, a gene involved in speech and language. *Nature* 2002 ; 418 : 869-872.

ENCODE Project Consortium. Identification and analysis of functional elements in 1 % of the human genome by the ENCODE pilot project. *Nature*, 2007 ; 447 : 799-813.

Erikson G.E. Brachiation in New World Monkeys and in Anthropoid Apes. *Symp Zool Soc London*, 1963 ;10 : 135-164.

Eriksson M, Brown WT, Gordon LB, Glynn MW, Singer J, et al. Recurrent de novo point mutations in lamin A cause Hutchinson–Gilford progeria syndrome. *Nature* 2003 ; 423: 293-298

Erren TC, Cullen P, Erren M. Comparing Neanderthal and Human Genomes. *Science* 2007 ; 315 : 1664.

Evans PD, Anderson JR, Vallender EJ, Gilbert SL et al. Adaptive evolution of ASPM a major determinant of cerebral cortical size in humans. *Hum Mol Genet* 2004 ; 13 : 489-494.

Erwin DG, Valentine JW, Seproski JJ. A comparative study of diversification events : the early paleozoic versus the mesozoic. *Evolution*, 1987 ; 41 : 1177-1186.

Evans PD, Mekel-Bobrov N, Vallender EJ, Hudson RR, Lahn BT. Evidence that the adaptative allele of the brain size gene microcephalin introgressed into *Homo sapiens* from an archaic *Homo* lineage. *Proc Natl Acad Sci (USA)*, 2006 ; 103 : 18178-18183.

Evernden JF, Curtis GH. The Potassium-Argon dating of late cenozoic rocks in East Africa and Italy. *C.A.*1965 ; 6 : 343-64 et 379-81.

- Excoffier I, Roessli D. Origine et evolution de l'AND mitochondrial humain : le paradigme perdu. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris, new series*, 1990 ; 2 : 25-42.
- Excoffier I, Zang Z. Substitution rate variation among sites in mitochondrial hypervariable region I of humans and chimpanzees. *Mol Biol Evol* 1999 ; 16 : 1357-1368.
- Eyre-Walker A, Keightley P D. High genomic deleterious mutation rates in hominids. *Nature* 1999 ; 397 : 344–347.
- Fagundes NJR, Ray N, Beaumont M. et al. Statistical evaluation of alternative models of human evolution. *Proc Natl Acad Sci (USA)* 2007 ; 104 :17614-17619.
- Falconer DS McKay T.F.C. *Introduction to quantitative genetics*. London, Longman, 1996 : 5<sup>th</sup> Ed.
- Falk D. Comparative anatomy of the larynx in man and the chimpanzee : implications for language in Neanderthal. *Am J Phys Anthropol* 1975 ; 43 : 123-132.
- Falk D. Cerebral cortices of East African early hominids. *Science* 1983 ; 221 : 1072-1074.
- Falk D. A reconsideration of the Endocast of *Proconsul africanus*. Implications for Primate Brain Evolution. In Ciochon R, Corruccini R (Eds) *New interpretations on ape and human ancestry*, New York, Plenum press, 1983 pp 353-367.
- Falk D. Hadar AL 162-28 endocast as evidence that brain enlargement preceded cortical organization in hominid evolution. *Nature*, 1985 ; 313 : 45-47.
- Falk D. Endocast morphology of Hadar hominid AL 162-28. *Nature*, 1986, 321 : 536-537.
- Falk D. Hominid paleoneurology. *Annu Rev Anthropol*, 1987 ; 16 : 13-30.
- Falk D. Ape-like endocast of Ape-man Taung. *Am J Phys Anthropol*, 1989 ; 80 : 335-339.
- Fan W, Waymire KG, Narula N, Li P, Rocher C, Coskun PE, Vannan MA, Narula J, Macgregor GR, Wallace DC. A mouse model of mitochondrial disease reveals germline selection against severe mtDNA mutations. *Science* 2008 ; 319 : 958-962.
- Farley J. *The Spontaneous generation Controversy from Descartes to Oparin*. Baltimore and London, John Hopkins University Press, 1977.
- Fay J C, Wyckoff G J, Wu CI. Positive and negative selection on the human genome. *Genetics*; 2001; 158: 1227–1234.
- Feduccia A. *The origin and evolution of birds*. New Haven, Yale University Press, 1996, 405p.
- Feldelsman M. Morphometric analysis of the distal humerus of some Cenozoic catarrhines : the late divergence hypothesis revisited. *Am J Phys Anthropol* 1982 ; 59 : 73-95.

Felsenstein JJ. PHYLIP (Phylogeny Inference Package). Version 3.3. University of Washington, 1990.

Ferembach D. Proposition de phylogénèse et de taxonomie du genre *Homo*. *Anthropos* 1986 ; 23 : 127-138.

Ferenci T. The spread of a beneficial mutation in experimental bacterial populations : the influence of the environment and genotype on the fixation *rpoS* mutations. *Heredity* 2008 ; 100 : 446-452.

Ferguson-Smith MA. Comparative genomics : the economies of evolution. *Heredity* 2006 ; 96: 109.

Ferguson-Smith MA, Yang F, Rens W, O'Brien PCM. The impact of chromosome sorting and painting on the comparative analysis of primate genomes. *Cytogenet Genome Res* 2005 ; 108 : 112-121.

Ferguson WW. An alternative interpretation of *Australopithecus afarensis* fossil material. *Primates*, 1983 ; 24 : 397-409.

Ferguson WW. Revision of fossil hominid jaws from the Plio/Pleistocene of Hadar, in Ethiopia including a new species of the genus *Homo* (Hominoidea : homininae). *Primates* 1984 ; 25 : 519-529.

Ferguson WW. The taxonomic status of *Praeanthropus africanus* (Primates : pongidae) from the late Pliocene of eastern Africa. *Primates* 1986 ; 27 : 485-492.

Ferguson WW. Revision of the subspecies of *Australopithecus africanus* (Primates : hominidae), including a new subspecies from the late Pliocene of Ethiopia. *Primates* 1987 ; 28 : 258-265.

Ferguson WW. Taxonomic status of the hominid mandible KNM-ER 13150 from the middle Pliocene of Tabarin in Kenya. *Primates* 1989 ; 30 : 383-387.

Ferris SD, Wilson AC, Brown WM. Evolutionary tree for apes and human based on cleavage maps of mitochondrial DNA. *Proc Natl Acad Sci (USA)* 1981 ; 78 : 2432-2436.

Feuk L, Mac Donald JR, Tang T., et al. Discovery of human inversion polymorphisms by comparative analysis of human and chimpanzee DNA sequence assemblies. *PloS Genetics* 2005 ; 1 : 489-498.

Fichman M. An elusive Victorian : the evolution of Alfred Russel Wallace. Chicago, The University of Chicago Press, 2004 ; 416 p.

Finlayson C. Neanderthals and moderns humans. Cambridge, Cambridge University Press, 2004

Finlayson C, Pacheco FG, Rodríguez-Vidal J, et al. Late survival of Neanderthals at the southernmost extreme of Europe. *Nature*. 2006 ;443:850-853.

- Fish JL, Kasodo Y, Enard W, Pääbo S, Hutter WB. ASPM specifically maintains symmetric proliferative divisions of neuroepithelial cells. *Proc Natl Acad Sci (USA)* 2006 ; 103 : 10438-10443.
- Fisher S. On speech and language disorders. European Human Genetic 2006 Conference, May 6-9, Amsterdam, The Netherlands, S 37.
- Fisher SE, DeFries JC Developmental dyslexia: Genetic dissection of a complex cognitive trait. *Nat Rev Neurosci* 2002 ; 3 : 767–780
- Fisher R.A. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford University Press, Clarendon Press, 1930.
- Fisher R.A. *The Genetical Theory of Natural Selection* New York, Dover, Ed.2, 1958, 50 p.
- Fleagle JG, Rasmussen T, Yirga S, Bown TM, Grine FE. New hominid fossils from Fejej, southern Ethiopia. *J Hum Evol*, 1991 ; 21 : 145-152.
- Fleagle JG, Stern JT, Jungers WL, Susman RI. Climbing : a biomechanical link with brachiation and with bipedalism. *Symposia of the Zoological Society of London*, 1981 ; 48 : 359-375.
- Flint J. The genetic basis of cognition. *Brain* 1999 ; 122 : 2015–2032.
- Flohn H. *Le temps et le climat. L'univers des connaissances*. Paris, Hachette, 1968, 249 p.
- Flynn LJ, Tedford RH, Zhanxiang Q. Enrichment and stability in the Pliocene mammalian fauna of North China. *Paleobiology* 1991 ; 17 : 246-265.
- Flynt AS, Li N, Thatcher EJ, Solnica-Krezel I, Patton JG. Zebrafish miR -214 modulates hedgehog signaling to specify muscle cell fate. *Nat Genet* 2007 ; 39 : 259-263.
- Foley RA and Elton S. Time and energy : the ecological context for the evolution of bipedalism. In Strasser E., Fleagle J., Rosenberger A., McHenry H. (Eds) *Primate Locomotion : recent advances*. New York, Plenum Press, 1998, pp 419-433.
- Foley R, Lahr M. Human evolution writ small. *Nature* 2004 ; 431 : 1043-1044.
- Ford E.B. *Ecological genetics*. London, Chapman & Hall, 3rd Ed, 1971.
- Forey P. L'origine des tétrapodes. *La Recherche* 1984 ; 15 : 476-487.
- Fortey RA. Gradualism and punctuated equilibrium as competing and complementary theories. *Special Papers in Palaeontology*, 1985 ; 33 : 17-28.
- Fortna A, Kim Y, MacLaren E, Marshall K, Hahn G, et al. Lineage-specific gene duplication and loss in human and great ape evolution. *PLoS Biol* 2, 2004 : 937–954.
- Franzen JL, Asian Australopithecines ? In Tobias PV (Ed) *Hominid evolution : past, present and future*. New York, Alan R. Liss 1985, pp 255-263.

- Frassetto F. New Views on the Dawn Man of Piltdown (Sussex). *Man* 1927 ; 27 : 121-124.
- Frazer DW, Wolpoff, MH, Thorne AG, Smith EH, Pope GC. Theories of modern human origins : the paleontological test. *Am Anthropol* 1993 ; 95 : 14-50.
- Frazer KA, Chen X, Hinds DA, Pant PVK, Patil N, Cox DR. Genomic DNA insertions and deletions occur frequently between humans and non-human primates. *Genome Res* 2003 ; 13 : 341-346.
- Freemann G, Lundelius J.W. The developmental genetics of dextrality and sinistrality in the gastropod, *Lymnaea peregra*. *Wilhelm Roux's Archives*, 1982 ; 191 : 69-83.
- Freudenberg J, Fu Yh, Ptacek LJ. Enrichment of HapMap recombination hotspot predictions around human nervous system genes. *Eur J Hum Genet* 2007 ; 15 : 1071-1078.
- Freudenberg J, Fu Yh, Ptacek LJ. Bioinformatic analysis of human CNS expressed ion channels as candidates for episodic nervous system disorders. *Neurogenetics*, 2007 ; 8 ; 159-168.
- Froenicke L. Origins of primate chromosomes as delineated by Zoo-FISH and alignments of human and mouse draft sequences. *Cytogenet Genome Res* 2005 ; 108 : 122-138.
- Fromental-Ramain C , Warot X, Messadecq N, Lemeur M, Dolle P. *Hoxa-13* et *Hoxd-13* play a crucial role in the Patterning of the limb autopod. *Development* 1996 ; 122 : 2297-3011.
- Futuyama DJ. *Evolutionary biology*. Sunderland, Sinauer Ass. Inc. Pub. 1986, 600 p.
- Gabunia L et al. Earliest Pleistocene hominid cranial remains from Dmanisi, Republic of Georgia : taxonomy, geological setting, and age. *Scien* 2000 ; 288 : 1019-1025.
- Gabunia L, Anton SC, Lordkipanidze D, Vekua A, Justus A, Swisher CC. Dmanisi and dispersal. *Evolutionary Anthropology*, 2001 ; 10 : 158-170.
- Gabunia L, de Lumley M-A, Vekua A, Lordkipanidze D, de Lumley H. Découverte d'un nouvel hominidé à Dmanisi (Transcaucasie, Georgie) *CR Palévol* 2002 ; 1 : 243-253.
- Gaffney DJ, Keightley P. Genomic Selective Constraints in Murid Non Coding DNA. *PloS Genetics* 2006 ; 2 : e204.
- Gagneux PV, Varki A. Genetic differences between humans and great apes. *Mol Phylogenet Evol* 2002 ; 18 : 2-13.
- Gaissinovitch AE. Problems of variation and heredity in Russian biology in the late nineteenth century. *J Hist Biol* 1973 ; 6 : 97-123.
- Galloway A. The characteristics of the skull of the boskop physical type. *Am J Phys Anthropol*. 1937-38 ; 23 : 31-47.
- Gambier D, Bruzek J, Schmitt A. Révision du sexe et de l'âge au décès des fossiles de Cro-Magnon (Dordogne, France), à partir de l'os coxal. *CR Palevol*. 2006 ; 5 : 735-741.

- Gardner TS, Di Bernardo D, Lorenz D, Collins JJ. Inferring genetic networks and identifying compound of action via expression profiling. *Science* 2003 ; 301: 102-105.
- Garstang W. The theory of recapitulation : a critical restatement of the biogenetic law. *J Linn Soc Zool* 1922 ; 35 : 81-108.
- Gasser T, Keinp A, Ziegler , Largi R, Molinari L, Prader A. The dynamics of growth of width in distance, velocity and acceleration. *Ann Human Biol* 1991 ; 18 : 449-461.
- Gaudry A. Les enchaînements du monde animal dans les temps géologiques. Mammifères tertiaires, Paris, Hachette, 1878.
- Gebo D. Plantigrady and foot adaptation in African apes : implications for hominid origins. *Am J Phys Anthropol.* 1992 ; 89 : 29-58.
- Gebo D. Climbing, Brachiation and terrestrial Quadrupedalism : Historical Precursors of Hominid Bipedalism. *Am J Phys Anthropol* 1996 ; 101 : 55-92.
- Gebo D, MacLatchy L, Kityo R, Deino A, Kingston J, Pilbeam D. A hominoid genus from the Early Miocene of Uganda. *Science* 1997 ; 276 : 401-404.
- Gegenbaur C. Grundzüge der vergleichenden Anatomie. Leipzig, Wilhelm Engelmann, 1874, 660 p.
- Gehling JG. Earliest known echinoderm - a new ediacaran fossil from the pound subgroup of south Australia. *Alcheringa* 1987 ; 11 : 337-345.
- Gehring WJ. The homobox : a key to the understanding of development ? *Cell* 1985 ; 40 : 3.
- Gehring WJ. *La drosophile aux yeux rouges*. Paris, O. Jacob, 1999, 304 p.
- Gelvin B. Morphometric affinities of *Gigantopithecus*. *Am J Phys Anthropol.* 1980 ; 53 : 541-568.
- Genet-Varcin E. *Les singes actuels et fossiles*. Paris, Boubée, 1963.
- Genet-Varcin E. De quelques problèmes posés par les australopithèques. In *Problèmes actuels de paléontologie (Evolution des Vertébrés)*, Colloques internationaux du Centre National de la Recherche Scientifique, Paris, CNRS, 1967 ; 163, pp 649-653.
- Genet-Varcin E. *A la recherche du primate ancêtre de l'homme*. Paris, Boubée, 1969, 333 p.
- Genet-Varcin E. Structure et comportement des australopithèques d'après certains os post-crâniens. *Ann Paléontol (Vertébrés)*, 1969 ; 55 : 139-148.
- Genet-Varcin E. Platyrrhine contribution to the phylogeny of the primates. *J Hum Evol*, 1974; 3 : 259-263.
- Genet-Varcin E. Réflexion sur l'origine des hominidés. In, *Les origines humaines et les époques de l'intelligence*. Paris, Masson, 1978 pp 13-36.

- Genet-Varcin E. *Eléments de primatologie : les hommes fossiles*. Paris, Boubée, 1979.
- Geoffroy Saint-Hilaire E. *Des organes respiratoires sous le rapport de la détermination et de l'identité de leurs pièces osseuses*. Philosophie anatomique, Pairs, Méquignon-Marvis, 1818, 517 p.
- Geoffroy Saint-Hilaire E. *Mémoire où l'on se propose de rechercher dans quels rapports de structure organique et de parenté sont entre eux les animaux des âges historiques et vivant actuellement, et les espèces antédiluviennes et perdues*. *Mém Mus Hist Nat* 1828 ; 17 : 209-229.
- Geoffroy Saint-Hilaire E. *Considérations générales sur la vertèbre*. *Mem Mus Hist Nat* 1822, 9 : 89-119.
- Geoffroy Saint-Hilaire E. *Principes de philosophie zoologique discutés en Mars 1830 au sein de l'Académie Royale des Sciences*. Paris, Pichon et Didier, 1830, 226 p.
- Gervais P. *Sur un singe fossile, d'une espèce non encore décrite, qui a été découvert au monte Bamboli*. *CR Acad Sc Paris*. 1872 ; 74 : 1217.
- Gewin V *A golden age of brain exploration*. *PLoS Biol* 2005 ; 3: e24.
- Ghiselin M. *A radical solution to the species problem*. *Syst Zool* 1974 ; 23 : 536.
- Gibbs S., Collard M., Wood B. *Soft-tissue characters in higher primate phylogenetics*. *Proc. Natl Acad. Sci. (USA)*. 2000 ; 97 : 11130-11132.
- Gibbs S., Collard M., Wood B. *Soft tissue anatomy of the extant hominoids : a review and phylogenetic analysis*. *J Anat* 2002 ; 200 :3-49.
- Gilbert SF. *Biologie du développement*. Paris, Bruxelles, De Boeck Université, 1996, 892 p.
- Gillepsie NC. *Charles Darwin and the Problem of Creation*. Chicago and London, University of Chicago Press, 1979.
- Gilson E. *The Christian Philosophy of St Augustine*. New-York, Random House,1960.
- Gingerich PD, Russel DE. *Pakicetus inachus*, a new archaeocete (mammalia, cetacea) from the early-middle eocene kuldana formation of Kohat (Pakistan). *The université of Michigan. Contributions from the museum of paleontology*, 1981 ; 25: 235-246.
- Gingerich PD, Haq M. ul, Zalmout IS, Khan IH, Malkani MS. *Origin of whales from early artiodactyls : hand and feet of Eocene protocetidae from Pakistan*. *Science*, 2001 ; 293 : 2239-2242.
- Ginsburg L. *Théories scientifiques et extinction des dinosaures*. *CR Ac. Sc., Paris, série II*, 1984 ; 298 : 317-320.

Giraldez AJ, Mishima Y, Rihel J, Grocock RJ, Van Dongen S, Inoue K, Enright AJ, Schier AF. Zebrafish MiR-430, promotes deadenylation and clearance of maternal mRNAs. *Science* 2006 ; 312 : 75-79.

Giribet G., Carranza S., Riutort M., Baguna J, Ribera C. Internal phylogeny of the Chilopoda (Myriapoda, Arthropoda) using complete 18SrDNA and partial 28SrDNA sequences. *Phil Trans Roy Soc* 1999, B354 : 215-222.

Glas R, Marshall Graves JA, Toder R, et al. Cross-species chromosomes painting between human and marsupial directly demonstrates the ancient region of the mammalian X. *Mamm. Genome* 1999 ; 10 : 1115-1116.

Glazko G.V., Nei M. Estimation of divergence times for major lineages of primate species. *Mol Biol Evol* 2003 ; 20 : 424-434.

Gleick J. *La théorie du chaos*. Paris, Flammarion, Champs, 1991, 431 p.

Goidts V, Armangol L, Schempp W, al. Identification of large scale human-specific copy number differences by inter-species array comparative genomic hybridisation. *Hum Genet* 2006; 119 : 185-198

Gojobori T, Yokoyama S. Rates of evolution of the retroviral oncogene of Moloney murine sarcoma virus and of its cellular homologues. *Proc Natl Acad Sci (USA)*, 1985 ; 82 : 4198-4201.

Goldschmidt R. *The material basis of evolution*. New Haven, CN Yale University Press, 1940 436 p

Goldschmidt R. *The material basis of evolution*. New Haven, CN Yale University Press, C 1982, 436 p.

Goldschmidt R. Homeotic mutants and evolution. *Acta Biotheoretica*, 1952 ; 10 : 87-104.

Goldstein DB, Linares AR, Cavalli-Sforza LL, Feldman MW. Genetic absolute dating based on microsatellites and the origin of modern humans. *Proc Natl Acad Sci (USA)*, 1995 ; 92 : 6723-6727.

Gommery D. *Le rachis cervical des primates actuels et fossiles, aspects fonctionnel et évolutif*, Thèse de Doctorat, Université Paris 7 – Denis-Diderot, 1995, Tome I, 251 p. et Tome II, 237 p.

Gommery D. *Les atlas et les axes des Hominidés du Plio-Pleistocène : morphométrie et phylogénèse*. *CR Acad Sci, Paris, série II*, 1997 ; 325 : 639-642.

Gonzales IL, Sylvester JE, Smith TF, Stambolian D, Schimickel RD. Ribosomal RNA gene sequences and hominoid phylogeny. *Mol Biol Evol* 1990 ; 7 : 203-219.

Goodfriend GA, Gould SJ. Paleontology and chronology of two evolutionary transitions by hybridization in the Bahamian land snail *Cerion*. *Science* ; 1996 ; 274 : 1894-1897.

- Goodman M. Evolution of the immunologic species specificity of human serum proteins. *Hum Biol* 1962 ; 34 : 104-150.
- Goodman M. Immunochemistry of the primates and primate evolution. *Ann N Y Acad Sci* 1962 ; 102 : 219-34.
- Goodman M. A personal account of the origins of a new paradigm. *Mol Phylogenet Evol* 1996 ; 5 : 269-282.
- Goodman M. Man's place in the phylogeny of the primates as reflected in serum proteins. In Washburn SL (Ed) *Classification and Human Evolution*. Chicago, Aldine, 1963, pp 204-234.
- Goodman M. The genomic record of humankind's evolutionary roots. *Am J Hum Genet* 1999; 64: 31-39.
- Goodman M, Bailey WJ, Hayasaka K, Stanhope MJ, Slightom J and Czelusniak J. Molecular evidence on primate phylogeny from DNA sequences. *Am J Phys Anthropol*, 1994 ; 94 : 3-24.
- Goodman M. Protein sequence and immunological specificity : their role in phylogenetic studies of primates. In, Lockett WP and Szalay ES (Eds), *Phylogeny of the Primates : a multidisciplinary approach*, New-York, Plenum Press 1975 ; 5 pp 269-285.
- Goodman M, Tashian RE, (Eds) *Molecular Anthropology*. New York, Plenum, 1976.
- Goodman M, Morre GM. Immunodiffusion systematics of the primates I : the Catarrhini. *Syst Zool*, 1971 ; 20 : 19-62.
- Goodman M, Porter CA, Czelusniak J, et al. Toward a phylogenetic classification of Primates based on DNA evidence complemented by fossil evidence. *Mol Phylog Evol* 1998 ; 9 : 585-598.
- Goodman M, Romero-Herrera AE, Dene H, Czelusniak J et Tashan RE. Macromolecular sequences in systematic and evolutionary biology. Goodman M (Ed.), New York, Plenum Press, 1982 ; pp 115-191.
- Goodwin BC, Holder N, Wylie CC. (Eds). *Development and evolution*. Cambridge, Cambridge University Press, 1983.
- Goodwin B. *How the leopard changed its spots : the evolution of complexity*. London, Weidenfeld and Nicolson, 1994.
- Gould SJ. An evolutionary microcosm : pleistocene and recent history of the land snail (*Poecilozonites*) in Bermuda. *Bull Mus Com Zool* 1969 ; 138 : 407-532.
- Gould SJ. The origin and function of "bizarre" structures : antler size and skull size in the "Irish Elk" *Megaloceros giganteus*. *Evolution* 1974 ; 28 : 191-220.
- Gould SJ. *Ontogeny and phylogeny*. Cambridge, MA, Belknap Press of Harvard University Press. 1977, 501 p.

Gould SJ, Eldredge N. Punctuated equilibria : the tempo and mode of evolution reconsidered. *Paleobiology*, 1977 ; 3 : 115-151.

Gould SJ. Wallace's Fatal Flow. *Natural History* 1980 : 26-39.

Gould SJ. Is a new and general theory of evolution Emerging ? *Paleobiology* 1980 ; 6 : 119.

Gould SJ, and Vrba ES. Exaptation – a missing term in the science of form. *Paleobiology* 1982a ; 8 : 4-15.

Gould SJ. Darwinism and the expansion of evolutionary theory, *Science* 1982b ; 216 : 380-387.

Gould SJ. Dix-huit points au sujet des équilibres ponctués. In : *Modalité et rythmes de l'évolution biologique*. Chaline, J. (Ed.), Paris, CNRS, 1983 ; 330 pp 39-41.

Gould SJ. *La vie est belle*. Paris, Seuil, 1991, 296 p.

Gould SJ. Punctuated equilibrium in fact and theory. In Somit A and Peterson SA (Eds) *The Dynamics of evolution : the punctuated equilibrium debate in the natural and social sciences* Ithaca, Cornell University Press, 1992 pp 54-84.

Gould SJ. *L'éventail du vivant. Le Mythe du progrès*. Paris, Seuil, 1997.

Gould SJ. *The structure of evolutionary theory*. Cambridge, MA, Belknap Press of Harvard, University Press, 2002, pp 1433.

Gould SJ et Eldredge N. Punctuated equilibrium comes of age. *Nature* 1993 ; 366 : 223-227.

Grabmuller D. Neandertal : quand la terre portait plusieurs humanités. *Science et Vie*, 2006 ; hors série : 66-71.

Graham JA, Heizer RF. Man's antiquity in North-America. *Quaternaria* 1967 ; IX : 225-235.

Graham RW. Response of mammalian communities to environmental changes during the late quaternary. In *Community Ecology*, Diamond J and Case TJ, (Eds) New York, Harper et Row, 1985, pp 300-313.

Grahn RA, Pinehart TA, Cantrell MA, Wichman HA. Extinction of LINE-1 activity coincident with a major mammalian radiation in rodents. *Genome Res.* 2005 ; 110 : 407-415.

Grant B. Evolution, over easy. *The Scientist* 2008 ; 22 : 19-20.

Grasse PP. *L'évolution du vivant*. Paris, Albin Michel, 1973, 477 p.

Grasse PP. *Biologie moléculaire, mutagenèse et volution*. Paris, Masson, 1978, 117 p.

Gray J. The differences and affinities of palaeolithic man and the anthropoid apes. *Man*, 1911 ; 11 : 117-120.

Green RE, Krause J, Ptak SE, et al. Analysis of one million base pairs of Neanderthal DNA. *Nature* 2006 ; 444: 330-336.

Gregory WK. Studies on the evolution of the primates. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 1916 ; 35 : 239-355.

Gregory WK. Man's place among the anthropoids : three lectures on the evolution of man from the lower vertebrates. Oxford, Clarendon Press, 1934.

Gregory WK. Man's place among the primates. *Palaeobiology* 1938 ; 6 : 208-213.

Gregory WK. Evolution emerging : a survey of changing patterns from primate life to man. New York, Macmillan, 1951 ; vol. 1.

Grimoult C. Histoire de l'évolutionnisme contemporain en France, 1945-1995. Genève, Librairie Droz, 2000.

Grine FE. Evolutionary history of the robust australopithecines. New York, Aldine de Gruyter, 1988.

Grine FE. Australopithecine taxonomy and phylogeny : historical background and recent interpretation. In Ciochon RI and Fleagle JG (Eds) *The human evolution source book*. New Jersey, Prentice Hall, 1993 pp 198-210.

Gros F. Biosynthesis of protein in intact bacterial cells. In *The nucleic acids*, Chargaff E et J. Davidson (Eds) New York, Academic Press, 1960 ; III, 409 p.

Gros F. *Les secrets du gène*. Paris, O. Jacob, 1986, 414 p.

Groves C.P. *Gorilla*. London, Arthur Baker, 1970, 96 p.

Groves CP. *A theory of human and primate evolution*. Oxford, Clarendon Press, 1989.

Groves C.P. Systematics of the Great Apes In Swindler D, Erwin S (Eds), *Comparative Primate Biology*, vol. 1, Systematics, Evolution, and Anatomy. New York, Alan R. Liss, 1986, pp. 187-217.

Groves CP, Paterson J.D. Testing hominoid phylogeny with the PHYLIP programs. *J Hum Evol* 1991 ; 20 : 167-183

Gruber HE. *Darwin on Man*. New-York, Dutton, 1974..

Gulick JT. Divergent evolution through cumulative segregations. *J Linn Soc* 1888 ; 20 : 189-274, 312-380.

Guyénot E. *Les sciences de la vie aux XVIII<sup>e</sup> et XVIII<sup>e</sup> siècles. L'idée d'évolution*. Paris, Albin Michel, 1941.

Hackett TA, Preuss TM, Kaas JH. Arcitectonic identification of the core region in auditory cortex of Macaques, Chimpanzees and Humans. *J Comparative Neurol* 2001 ; 441 : 197-222.

Haeckel E. Generelle Morphologie der Organismen : Allgemeine Grundzüge der oorganischen Formen-Wissenschaft mechanisch beründer durch die von Charles Darwin reformirte Descendenz-Theorie. Berlin, G. Reimer 1866 ; 2 vol. 574 p. et 462 p.

Haeckel E. Natürliche Schöpfungsgeschichte. Berlin, G. Reimer 1868, 568 p.

Haeckel E. Anthropogenie : Keimes- und Stammes - Geschichte des menschen. Leipzig, Engelmann, 1874, 732 p.

Haeckel E. The history of creation : or the development of the earth and its inhabitants by the action of natural causes. London, HS King, 1876 ;. 2 vol.

Haeckel E. The evolution of man : a popular exposition of the principal points of human ontogeny and phylogeny. New York, Appleton, 1896 ;. 2 vol.

Haeckel E. Ueber unsere gegenwärtige Kenntnis vom Ursprung des Menschen, Bonn, Emil Strauss, 1899, 53 p.

Hahn MW, Han MV, Han SG. Gene family evolution across 12 *Drosophila* genomes. PLoS Genet 2007 ; 3 : 2135-2145.

Haile-Selassie Y. Late Miocene hominids from the Middle Awash, Ethiopia. Nature, 2001 ; 412 : 178-181.

Hairston NG, Lampert W, Càceres CE, et al. Lake ecosystems : Rapid evolution revealed by dormant eggs. Nature, 1999 ; 401 : 446-448.

Haldane JBS. The causes of evolution. London, Longman, Green, 1932.

Hall BK. Evolutionary developmental biology. London, Chapman and Hall, 1992, 275 p.

Hall BK. Evolutionary developmental biology. Dordrecht, Kluwer, 2<sup>nd</sup> ed. 1999.

Hall BK. Descent with modification : the unity underlying homology and homoplasy as seen through an analysis of development and evolution. Biol Rev 2003, 78 : 409-433.

Hallam A. Les fossiles témoins de la dérive des continents. In La dérive des continents. La tectonique des plaques. Pour la Science, 1982 : 201-210.

Hallam A. End cretaceous mass extinction event : argument of terrestrial causation. Science 1987 ; 238 : 1237-1242.

Hallam A. Catastrophism in geology. In Catastrophe and evolution, Clube, SVM, (Eds) Cambridge, MA, Cambridge University Press, 1989, pp 25-55.

Hammer MF. A recent common ancestry for human Y chromosomes. Nature 1995 ; 378 : 376-378.

- Hammer MF, Karafet TM, Redd AJ, Jarjanazi H, Santachiara-Benerecetti S, Soodyall H, Zegura SL. Hierarchical patterns of global human Y-chromosome diversity. *Mol Biol Evol* 2001 ; 18 : 1189-1203.
- Hammond M. The shadow man paradigm in paleoanthropology, 1911-1945. In, Stocking GW (Ed), *Bones, Bodies, Behaviour : essays on biological anthropology*. Madison, University of Wisconsin Press 1988, pp 117-137.
- Han K, Lee J, Meyer TJ, Wang J, Sen SK, Srikanta D, Liang P, Batzer MA. *Alu* recombination-mediated structural deletions in the chimpanzee genome. *PLoS Genetics* 2007 ; 3 : 1939-1949.
- Harcourt WE, Aiello L. Fossils, feet and the evolution of human bipedal locomotion. *J Anat*, 2004 ; 204 : 403-416.
- Harding RM, Fulerton SM, Griffiths RC, et al. Archaic African and asian lineages in the genetic ancestry of modern humans. *Am J Hum Genet* 1977 ; 60 : 772-789.
- Hardy GH. Mendelian populations in a mixed population. *Science* 1908 ; 28 : 49-50.
- Harpending H, Sherry ST, Rogers A, Stoneking M. Genetic structure of ancient human population. *Curr Anthropol* 1993 ; 34 : 483-96.
- Harpending H and Rogers A. Genetic perspectives on human origins and differentiation. *Annu Rev Genomics Hum Genet* 2000 ; 1 : 361-385.
- Harrisson GWH. Melanism in the lipidoptera. *Entomol Rec J Var* 1956 ; 68 : 172.
- Harrison T. African Oreopithecids and the origin of the family. *Am J. Phys Anthropol*, 1985 ; 6 : 180.
- Harrison T. A Reassessment of the Phylogenetic Relationships of *Oreopithecus bambolii* Gervais. *J Hum Evol* 1986 ; 15 : 541-583.
- Harrison T, Rook L. Enigmatic anthropoid or misunderstood ape? The phylogenetic status of *Oreopithecus bambolii* reconsidered In Begun DR, Ward CV, Rose MD (Eds), *Function, Phylogeny, and Fossils: Miocene Hominoid Evolution and Adaptations*. New York, Plenum Press, 1997, pp. 327-363.
- Hartmann R. *Anthropoid apes*. London, Kegan Paul, Trench & Co, 1885.
- Hartwig-Scherer S. Allometry in Hominoids: A Comparative Study of Skeletal Growth Trends. PhD thesis, University of Zürich, Switzerland, 1993, 163 p.
- Harvati K, Harrisson T. *Neanderthals revisited: new approaches and perspectives*. Dordrecht, Springer, 2006, 332 p.
- Hasegawa M, Yano TA, Kishino H. A new molecular clock of mitochondrial DNA and the evolution of hominoids. *Proceeding of the Japan Academy* 1984 ; series B, 60 : 95-98.

Hasegawa M, Kishino H, Yano TA. Man's place in hominoidea as inferred from molecular clocks of DNA. *J Mol Evol* 1987 ; 26 : 132-147.

Hauser D. *The evolution of communication*, MIT Press, 1996.

Hawks JD, Wolpoff MH. The four faces of Eve : hypothesis compatibility and human origins. *Quaternary International* 200 ; 75 : 41-50.

Hawks J, Cochran G, Harpending HC, Lahn BT. A genetic legacy from archaic Homo. *Trends Genet* 2008 ; 24 : 19-23.

Hayakawa T, Angata T, Lewis AL, Mikkelsen TJ, Varki NM, Varki A. A human-specific gene in microglia. *Science* 2005 ; 309 : 1693.

Hayashida H, Toh H, Kikuno R, Miyata T. Evolution of influenza virus genes. *Mol Biol Evol* 1985 ; 2 : 289-303.

Heberer G. Das präapien-problem. In Grüneberg H, and Ulrich W (Eds) *Moderne Biologie*, Berlin, EW Peters, 1950, pp 131-162.

Heberer G. Die subhumane Abstammungsgechichte des Menschen. In Heberer G (Ed) *Die Evolution der Organismen*, Stuttgart, G. FischerVerlag (translated in English in 1962), 2<sup>nd</sup> edition, 1959, pp1110-1142.

Heberer G. The descent of man an the present fossil record. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 1959 ; 24 : 235-244.

Hedges B, Kumar S, *Trends Genet* 2003 ; 19 : 200-206.

Hennig W. *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Berlin, Deutscher Zentralverlag, 1950.

Hennig W. *Phylogenetic systematic*. Urbana, University Illinois Press, 1966.

Hérault T, Duboule D. Comment se construisent les doigts ? *La Recherche*, 1998 ; 305 : 340.

Herbert S. The place of man in the development of Darwin' Theoriy of Transmutations, *J Hist Biol* 1977 ; 10 : 246-273.

Herbst AL, Ulfelder H, Poskanzer DC. Adenocarcinoma of the vagina : association of maternal stilbestrol therapy with tumor appearance in young women. *New Engl J Med* 1971 ; 284 : 878-881.

Hermisson J, Wagner GP. The population genetic theory of hidden variation and genetic robustness. *Genetics* 2004 ; 168 : 2271-2284.

Herring CD, Raghunathan A, Honisch C, et al. Comparative genome sequencing of *Escherichia coli* allows observation of bacterial evolution on a laboratory timescale. *Nature Genet* 2006 ; 38 : 1406-1412.

Herrmann E, Call J, Hernandez-Lloreda MV, Hare B, Tomasello M. Humans have evolved specialized skills of social cognition : the cultural intelligence hypothesis. *Science* 2007, 317: 1360-1366.

Hershey AD, Chase M. Independent function of viral protein and nucleic acid in growth of bacteriophage. *Jour Gen Physiol* 1952 ; 36 :39.

Hervé G. L'homme descend-t-il d'un animal grimpeur ? *L'homme* 1886 ; 3 : 513-523.

Hill A. Early hominid from Baringo, Kenya. *Nature* 1985 ; 315 : 222-224.

Hill A. Very early plausible hominids from the Tugen Hills, Kenya. Volume de résumés du Dual Congress 1998 (p. 20) Johannesburg, Organising Committee of Dual Congress, 1998.

Hill A, Ward S. Origin of the hominidae : The record of African large hominoid evolution between 14 My and 4 My. *Yearbook of Physical Anthropology*, 1988 ; 31 : 49-83.

Hill A, Ward S, and Brown B. Anatomy and age of the Lothagam mandible. *J Hum Evol* 1992; 22 : 439-451.

Hill-Tout C. The phylogeny of man from a new angle. *Transactions of the Royal Society of Canada*, 1921 ; 15 : 47-82.

Hillis DM, Mortiz C, Mable BK (Eds°). *Molecular systematics*. Sunderland, MA, Sinauer, 2<sup>nd</sup> ed. 1996.

Hinton MAC. Report on the Swanscombe skull. *J Roy Anthropol Inst* 1938 ; 68 : 17-98.

Hittinger CT, Carroll SB. Gene duplication and the adaptive evolution of a classic genetic switch. *Nature* 2007 ; 449 : 677-681.

Hochedlinger K, Jaenisch R. Nuclear reprogramming and pluripotency. *Nature* 2006 ; 44 : 1061-1065.

Hodge MJS. Lamarck's science of living bodies. *Brit J Hist Sci* 1971a ; 5 : 323-352.

Hodge MJS. *Origins and species*. New York, Garland, 1991, 759 p.

Hodge MJS. The structure and strategy of Darwin's "long argument". *Brit J Hist Sci* 1977 ; 10 : 237-246.

Hoffstetter R. Le gisement de Ternifine. *AIPH* 1963 ; 32 : 192 p.

Hofsten N. Linnaeus's conception of nature. *Kungl Vetensk-Soc Arsbok* (1957) . 1958, pp 65-105.

- Holland IZ, Kene M, Williams NA, Holland ND. Sequence and embryonic expression of the *Amphiocys engrailed* gene (*AmphiEn*) : the metameric pattern of transcription resembles that of its segment-polarity homolog in *Drosophila*. *Development* 1997 ; 124 : 1723-1732.
- Holland PWH, Garci-Fernandez J, Williams NA, Sidow A. Gene duplications and the origine of vertebrate development. *Development* 1994 ; Suppl : 125-133.
- Holley SA, Jackson PD, Sasai Y. A conserved system for dorsolventral patterning in insects and vertebrates involving *sox* and *chordin*. *Nature* 1995 ; 376 : 249-253.
- Holliday R, Pugh JE. DNA modifications, mechanisms and gene activity during development. *Science* 1975 ; 87 : 226-232.
- Holloway RL. New endocranial values for the australopithecines. *Nature* 1970 ; 227 : 199-200.
- Holloway RL. New australopithecine endocast, SK 1585, from Swartkrans, South Africa. *Am J Phys Anthropol* 1972 ; 37 : 173-186.
- Holloway RL. New endocranial values for the East African early hominids, *Nature* 1973 ; 243: 97-99.
- Holloway RL. The casts of fossil hominid brains. *Scientific American* 1974 ; 231 : 106-115.
- Holloway RL. Early Hominid endocasts : volumes, morphology and significance for hominid evolution in Tuttle (Ed). *Primate Functional Morphology and Evolution*. La Haye, Mouton, 1975 pp 393-416.
- Holloway RL. Some problems of Hominid Brain Endocast Reconstruction, Allometry and Neural Reorganization in Tobias PV et Coppens Y (Ed) *Les plus anciens hominids, colloque VI du IX<sup>e</sup> Congrès de l'Union internationale des Sciences Préhistoriques et protohistoriques, C.N.R.S.* 1976 : 69-119.
- Holloway RL. Volumetric and asymmetry determinations on recent hominid endocasts : Spy I an II, Djebel Irhoud I, and the Sale *Homo erectus* specimens, with some notes on Neandertal brain size. *Am J Phys Anthropol* 1981 ; 55 : 385-393.
- Holloway RL. The Indonesian *Homo erectus* brain endocasts revisited. *Am J Phys Anthropol* 1981 ; 55 : 503- 521.
- Holloway RL. Revisiting the South African taung australopithecine endocast : the position of the lunate sulcus as determined by the stereoplotting technique. *Am J Phys Anthropol* 1981; 55 : 522-529.
- Holloway RL. Cerebral brain endocast pattern of *Australopithecus afarensis* hominid. *Nature* 1983 ; 303 : 420-422.
- Holloway RL. The taung endocast and the lunate sulcus : a rejection of the hypothesis of its anterior position. *Am J Phys Anthropol* 1984 ; 64 : 285-287.

Holloway RL. The past, present and future significance of the lunate sulcus in early hominid evolution. In Tobias PV (Ed) Hominid evolution : past, present and future. New York, Alan R. Liss, 1985, pp 47-62.

Holloway RL. Robust australopithecine brain endocasts : some preliminary observations. In Grine EE (Ed) Evolutionary history of the Robust Australopithecine. New York, Aldine de Gruyere, 1988, pp 97-105.

Holloway RL, De la Coste-Larey-Mondie MC. Brain endocast asymmetry in pongids and hominids : some preliminary findings on the paleontology of cerebral dominance. *Am J Phys Anthropol* 1982 ; 58 : 101-110.

Holloway RL, Kimbl WH. Endocast morphology of Hadar hominid AL 162-28. *Nature* 1986 ; 321 : 536-537.

Hombert JM. Towards a theory of tonogenesis : an empirical, physiologically and perceptually-bases account of the development of tonal contrasts in language. University of California Berkeley Ph.D. dissertation, 1975.

Hombert JM. Perception of bisyllabic nouns in Yoruba. In Hyman LM, Jacobson LC and Schuh RG (Eds), *Papers in African Linguistics in Honor of WE Welmers*. Studies in African Linguistics 1976 ; 6 : 109-122.

Hombert JM. Difficulty of producing different Fo in speech. *J Acoustical Soc Am*. 1977 ; 60, 1 : 544.

Hombert JM, Maddieson I. A linguistic approach to automatic language recognition. *Actes du Congrès International des Linguistes, Paris 1997*.

Hooton EA. *Up from the ape*. New York, Macmillan, 1931.

Hooton EA. *Apes, Men and Morons*. New York, GP Putnam's sons, 1937.

Hooton EA. *Up from the ape*. New York, Macmillan, 2<sup>nd</sup> edition, 1946

Hopwood A.T. Miocene primates from British East Africa. *Ann Mag Nat Hist* 1933 ; sér. 10 ; 11 : 96-98.

Hopwood A.T. Miocene primates from Kenya. *Linnean Soc of London*, 1933 ; 38 : 437-464.

Horai S., Hayasaka K., Kondo R., Tsugane K., Takahata N. Recent African origin of modern humans revealed by complete sequences of hominoid mitochondrial DNAs. *Proc Natl Acad Sci (USA)* 1995 ; 92: 532-536.

Hornstein E, Shomron N. Canalization of development by microRNAs. *Nat Genet* 2006 ; 38 : 520-524.

Horst M. *Die natürlichen Grundstämme der Menschheit*. Hildburghausen, Thüringische Verlag-Anstalt, 1913.

- Hotchkiss F.H.C. A "ray-as-appendages" model for the origin of pentamerism in echinoderms. *Paleobiology* 1998 ; 24 :200-214.
- Hovelacque A. Notre ancêtre : recherches d'anatomie et d'ethnologie sur le précurseur de l'homme. *Revue d'Anthropologie* 1877 ; 6 : 62-99.
- Howell FC. *Hundert Jahre Neanderthaler*. Köln, Graz, Böllau Verlag, 1958, 185 p.
- Howell EC. Hominidae. In, Maglio VJ and Cooke HBS (Eds), *Evolution of African Mammals*. Cambridge, MA, Harvard University Press, 1978 : 154-248.
- Howells WW. Fossil man and the origin of races. *Am Anthropolog* 1942 ; 44 : 182-193.
- Howells WW. *Mankind so far*. New York, Doubleday, 1944.
- Howells WW. Origin of the human stock. *Cold Spring Harbor symposia on Quantitative Biology*, 1950 ; 15 : 79-86.
- Howells WW. *Mankind in the making : the story of human evolution*. New York, Doubleday, 1959.
- Howells WW. *Homo erectus*. *Scientific American* 1966 ; 215 : 46-53.
- Howells WW. *Mankind in the making : the story of human evolution*. New York, Doubleday, 2nd edition, 1967.
- Howells WW. *Homo erectus - who, when and where : a survey*. *Yearbook of Physical Anthropology*, 1980 ; 23 : 1-23.
- Hrdlicka A. The most ancien skeletal remains of man. *Annual Report, Smithsonian Institution of 1913, 1914* : 491-552.
- Hrdlicka A. The peopling of Asia. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 1921 ; 60 : 535-545.
- Hrdlicka A. The Neanderthal phase of man. *Journal of the Royal Anthropological Institute*, 1927 ; 57 : 249-274.
- Hublin JJ. In *Human Roots : Africa and Asia in the Middle Pleistocene*, Barham L, Robson Brown K, (Eds.) Bristol, Western Academic & Specialist Press, 2001 pp 99-121.
- Hublin JJ. Origin et evolution des Néandertaliens. In Coppens Y, et Picq P, *Aux origins de l'humanité*, Paris, Fayard, 2004, pp 378-415.
- Hublin JJ. Neandertal. *Scences et Vie*. HS, N° 2351, 2006 : 66-71.
- Hubrecht AAW. *The descent of the primates*. New York, Charles Scribner & Sons, 1897.
- Huffman F, Shipman P, Hertler C, de Vos J, Aziz F. Historical evidence of the 1936 Mojokerto skull discovery, East Java. *J Hum Evol* 2005 ; 48 : 321-363.

- Hughes AL. Mining the crucial 1 %. *Heredity* 2004 ; 93 : 5.
- Hull DL. Are species really individuals ? *Syst Zool*, 1976 ; 25 : 174-191.
- Hull DL. *Ann Rev Ecol Syst* 1980 ; 11 : 311.
- Humphrey RR. Albino axolotl from an albino tiger salameter through hybridization. *J Heredity* 1967 ; 58 : 95-101.
- Hunt KD. The evolution of human bipedality : ecology and functional morphology. *J Hum Evol* 1994 ; 26 : 183-202.
- Hürzeler J. Neubeschreibung von *Oreopithecus bambolii* Gervais. *Schweiz Pall Abh* 1949 ; 66 : 20.
- Hürzeler J. Contribution à l'étude de la dentition de lait d'*Oreopithecus*. *Eclog Geol Helv* 1951; 44 : 404-411.
- Hürzeler J. Zür systematischen Stellung von *Oreopithecus*. *Vehr Naturf Ges in Basel*, 1954 ; 65 : 88-95.
- Hürzeler J. Contribution à l'odontologie et à la phylogenèse du Genre *Pliopithecus* Gervais. *Ann Paléontol* 1954 ; 40 : 5-63.
- Hürzeler J. *Oreopithecus*, un point de repère pour l'histoire de l'humanité à l'ère tertiaire. In *Problèmes actuels de paléontologie*, N° 60, Paris : Colloques internationaux du CNRS, 1956 : 115-121.
- Hürzeler J. *Oreopithecus Bambolii* Gervais : a preliminary report. *Vehr Naturf Ges Basel*, 1958 ; 69 : 1-48 .
- Hürzeler J. Signification de l'Oréopithèque dans la phylogénie humaine. *Triangle* 1960 ; 4 : 164-174.
- Hürzeler J. Quelques réflexions sur l'histoire des Anthropomorphes. *Problèmes actuels de Paléontologie*. Coll Intern CNRS, 1962, Paris, 1962 ; 104 : 441-450.
- Hürzeler J. Questions et réflexions sur l'histoire des anthropomorphes. *Ann Paléontol (Vertébrés)* 1968, 54 : 195-233.
- Hürzeler J. Les racines paléontologiques de l'humanité : le mouvement primate vers l'homme. In *Les origines humaines et les époques de l'intelligence*. Paris, Masson, 1978 pp 5-12.
- Huxley TH. Evidence as to man's place in nature (1863), reprinted in *Collected Essays* (1896-1894), London, McMillan.1894 ; vol.7.
- Huxley JS. *Problems of relative growth*. London, Methuen et Cie, 1932.
- Huxley JS. *The new systematics*. Oxford, Clarendon Press, 1940.
- Huxley J.S. *Evolution, the modern synthesis*. London, Allen and Unwin, 1942.

Huxley T.H. Evidence as to Man's Place in Nature. London, Edinburgh, Williams & Norgate, 1863.

Ingmann M., Kaessmann H., Pääbo S., Gyllensten U. Mitochondrial genome variation and the origin of modern humans. *Nature* 2000 ; 408 : 708-713.

International Human Genome Sequencing Consortium. Initial sequencing and analysis of the human genome. *Nature*, 2001; 409: 860–920.

International Human Genome Sequencing Consortium. Finishing the euchromatic sequence of the human genome. *Nature*, 2004; 431: 931–945.

International Rat Genome Consortium : Genome sequence of the Brown Norway rat yields insights into mammalian evolution. *Nature* 2004 ; 428 : 493-521.

International HapMap Consortium. A haplotype map of the human genome. *Nature* 2005 ; 437 : 1299-1320.

Isbell LA, Young TP. The evolution of bipedalism in hominids and reduced group size in chimpanzees : alternative responses to decreasing resource availability. *J Hum Evol* 1996 ; 30: 389-397.

Ishida H, Pickford M. A new late Miocene hominoid from Kenya : *Samburupithecus kiptalami* gen et sp. nov. *CR Acad Sci Paris* 1998 ; IIa, 325 : 823-829.

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

Jablonski NG, Chaplin G. Origin of habitual terrestrial bipedalism in the ancestor of the hominidae. *J Hum Evol* 1993 ; 24 : 259-280.

Jacob F. Evolution and tinkering. *Science*, 1977 ; 196 : 1161-1166.

Jacob F. *La souris, la mouche et l'homme*. Paris, O. Jacob, 1997, 238 p.

Jacob F, Monod J. Genetic regulatory mechanisms in the synthesis of proteins. *J Mol Biol* 1961 ; 3 : 318.

Jacob T. A New hominid skull cap from Pleistocene San Giran. *Anthropologica* 1964 ; 6 : 97-104.

Jacob T. The Sixth skull cap of "*Pithecanthropus erectus*". *A.J.P.A.*, 1966 ; 25 : 243-53.

Jacob T. Fossil finds. Recent *Pithecanthropus* finds in Indonesia. *C.A.* 1967 ; 8 : 501-4.

Jacob T. Palaeoanthropological discoveries in Indonesia with special reference to the finds of the last two decades. *J Hum Evol* 1973 ; 2 : 473-485.

Jacob T. Morphology and Paleocology of early man in Java. In, Tuttle RH (Ed), *Paleoanthropology : morphology and paleocology*. The Hague, Mouton, 1975, pp 311-325.

Jacob T. Solo man and Peling man. In Sigmon BA and Cybulski JS (Eds), *Homo erectus* : papers in honor of Davidson Black. Toronto, Toronto University of Toronto Press, 1981, pp 87-104.

Jacquard A. Eloge de la différence. Paris, Le Seuil, 1978, 194 p.

Jaillon O, Aury JM, Brunet F, et al. Genome duplication in the teleost fish *Tetraodon nigroviridis* reveals the early vertebrate proto-karyotype. *Nature* 2004 ; 431 : 946-957.

Jelinek J. *Homo erectus* or *Homo sapiens* ? In Chivers DJ and Joysey KA (Eds), Recent advances in Primatology. London, Academic Press, 1978 ; 3, pp 419-429.

Jelinek J. European *Homo erectus* and the origin of *Homo sapiens*. In Königsson LK (Ed) Current Argument on early Man. Oxford, Pergamon Press, 1980, pp 137-144.

Jelinek J. Was *Homo erectus* already *Homo sapiens* ? In Ferembach D (Ed) Les processus de l'hominisation, Paris CNRS, 1981, pp 85-89.

Jelinek J. The european near east and north african finds after *Australopithecus* and the principal consequences for the picture of human evolution. In Tobias PV (Ed), Hominid Evolution : past, present and future. New York, Alan R. Liss, 1985, pp 341-354.

Jirtle RL, Skinner MK. Environnemental epigenomics and disease susceptibility. *Nature Rev Genet* 2007 ; 8 : 253-262.

Jirtle RL, Weidmann J. L'empreinte parentale. *Pour la Science* 2007 ; 362 : 58-64.

Johanson DC. The current status of *Australopithecus*. In Giacobini G, (Ed) Hominidae : proceeding of the 2<sup>nd</sup> international congress of human paleontology. Milan, editoriale Jaca Book, 1989 pp 77-96.

Johanson DC. Face to face with Lucy's family. *National Geographic* 1996 ; 189 : 96-117.

Johanson DC. The strategy of paleoanthropology : early African hominids annual luncheon address. *Yearbook of Physical Anthropology* 1996 ; 39 : 1-10.

Johanson DC, Coppens Y. A preliminary anatomical diagnosis of the first Plio/Pliocene hominid discoveries in the central Afar, Ethiopia. *Am J Phys Anthropol* 1976 ; 45 : 217-234.

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

Johanson DC, and White TD. A systematic assessment of early African hominids. *Science* 1979 ; 203 : 321-330.

Johanson DC, Taieb M, Coppens Y. Pliocene hominids from Hadar, Ethiopia. *Am J Phys Anthropol* 1982 ; 57 : 373-719.

Johanson DC, Maso ET, Eck GG, et al. New partial skeleton of *Homo habilis* from Olduvai Gorge, Tanzania. *Nature* 1987 ; 327 : 205-209.

- Johanson DC. Face-to-face with Lucy's family. National Geographic 1996a ; 189(3) : 96-117.
- Johanson DC. The strategy of paleoanthropologie : early African hominids annual luncheon address. Yearb Phys Anthropol 1996b ; 39 : 1-10.
- Johanson PE. Le darwinisme en question. Science ou métaphysique ? Paris, Pierre d'Angle, 1996, 285 p.
- Johnson D, Edgar B. From Lucy to Language, Simon & Schuster, 1996.
- Johnson JG. Allopatric speciation in fossil brachiopods. J Paleontol 1975 ; 49 : 646-661.
- Johnson MJ, Wallace DC, Ferris SD et al. Radiation of human mitochondrial DNA types analysed by restriction endonuclease cleavage patterns. J Mol Evol 1983 ; 19 : 255-271.
- Jolly CJ. The seed-eaters : a new model of hominid differentiation based on a baboon analogy. Man, 1970 ; 5 : 5-26.
- Jullien R. Les Hommes fossiles de la pierre taillée. Paris, Boubée, 1965, 366 p.
- Kaessmann H, Heissig F, von Haeseler A, Pääbo S. DNA sequence variation in a non-coding region of low recombination on the human X chromosome. Nat Genet 1999 ; 22 : 78-81.
- Kandel ER. The molecular biology of memory storage: A dialogue between genes and synapses. Science 2001 ; 294 : 1030-1038.
- Kant E. Critique de la faculté de juger. Traduction Philonenko A. Paris, Vrin, 1968.
- Kavanagh KD, Evans AR, Jernvall J. Predicting evolutionary patterns of mammalian teeth from development. Nature 2007 ; 449 : 427-430.
- Kay RF, Cartmill M, Balow M. The hypoglossal canal and the origin of human vocal behavior. Proc Natl Acad Sci (USA) 1998 ; 95 : 5417-5419.
- Keith A. Pithecanthropus erectus - a brief review of human fossil remains. Science Progress 1895 ; 3 : 348-369.
- Keith A. The relationship of Neanderthal Man and *Pithecanthropus* to modern man. Nature 1912 ; 89 : 155-156.
- Keith A. The antiquity of man. London, William and Norgate, 1915.
- Keith A. Man's posture: its evolution and disorders. Brit. Med. J. 1923 ; 451-454, 499-502, 545-548, 587-590, 624-626, 669-672.
- Keith A. The antiquity of man. London, William and Norgate, 1925a.
- Keith A. The new missing link. BMJ. 1925b : 325-326.
- Keith A. The fossil anthropoid ape from Taungs. Nature 1925 ; 115 : 234-235.

- Keith A. The taungs skull. *Nature*, 1925d ; 116 : 11.
- Keith A. The taungs skull. *Nature* 1925e ; 116 : 462-463.
- Keith A. New discoveries relating to the antiquity of man. London, Williams and Norgate, 1931.
- Keith A. The florisbad skull and its place in the sequence of south African human fossil remains. *J Anat*, 1937-38 ; 72 : 620-621.
- Keith A. A resurvey of the anatomical features of the Piltdown skull with some observations on the recently discovered Swanscombe skull. *J Anat*, 1938-39 ; 73 : 155-185, 234-254.
- Keith A. A new theory of human evolution. New York, Philosophical Library, 1949.
- Kellogg VL. Darwinism today. London, G. Bel & Sons, 1907.
- Kerfoot WC, Weider LJ. Experimental paleoecology (resurrection ecology) : chasing Can Valen's Red Queen hypothesis. *Limnol Oceanogr* 2004 ; 49 : 1300-1316.
- Kettle C, Arthur W, Jowett T, Minelli A. Homeotic transformation in a centipede. *TIG*. 1999 ; 15 : 393.
- Kettlewelle HBD. The evolution of melanism. Oxford, Clarendon Press, 1973.
- Khaitovich P, Muetzel B, She X, Lachmann M, Hellmann I, et al. Regional patterns of gene expression in human and chimpanzee brains. *Genome Res* 2004 ; 14 : 1462-1473.
- Khaitovich P, Hellmann I, Enard W, Nowick K, Leinweber M, et al. Parallel patterns of evolution in the genomes and transcriptomes of humans and chimpanzees. *Science* 2005 ; 309: 1850-1854.
- Khaitovich P, Kelso J, Franz H, et al. Functionality of Intergenic Transcription : an Evolutionary Comparison. *PloS Genet* 2006 ; 2 : e171.
- Kholodenko BN, Bruggeman FJ, Sauro HM; Alberghina L, Westerhoff HV (Eds). "Mechanistic and modular approaches to modeling and inference of cellular regulatory networks". *Systems Biology: Definitions and Perspectives*. Springer-Verlag, 2005, p143.
- Kiel K (Von), Hameister H, Somssich IE, Adolph S. Early replication banding reveals a strongly conserved functional pattern in mammalian chromosomes. *Chromosoma* 1985 ; 93 : 69-76.
- Kim HS, Takenaka O. A comparison of TSPY genes from Y-chromosomal DNS of the great apes and humans : sequence, evolution and phylogeny. *Am J Phys Anthropol*, 1996 ; 100 : 301-309.
- Kim J, Inoue K, Ishii J, et al. A microRNA feedback circuit in midbrain dopanine neurons. *Science* 2007 ; 317 : 1220-1224.

Kimbel WH. The calvarial remains of *Australopithecus afarensis* : a comparative phylogenetic study, Ph D. Dissertation, Kent State University, Kent, Ohio, 1986.

Kimbel WH. Species, species concepts and hominid evolution. *J Hum Evol*, 1991 ; 20 : 355-371.

Kimbel WH, Johanson DC, Rak Y. The first skull and other new discoveries of *Australopithecus afarensis* at Hadar, Ethiopia. *Nature* 1994 ; 368 : 449-451.

Kimbel WH, Johanson DC, Coppens Y. Pliocene hominid cranial remains from the Hadar Formation, Ethiopia. *Am J Phys Anthropol* 1982 ; 7 : 453-499.

Kimbel WH, Johanson DC, Rak Y. Systematic assessment of a maxilla of *Homo* from Hadar, Ethiopia. *Am J Phys Anthropol* 1997 ; 103 : 235-262.

Kimbel WH, White TD, Johanson DC. Cranial morphology of *Australopithecus afarensis* : a comparative study based on a composite reconstruction of the adult skull. *Am J Phys Anthropol*, 1984 ; 64 : 337-388.

Kimbel WH, White TD, Johanson DC. Implications of KNM-WT 17000 for the evolution of robust *Australopithecus*. In, Grine FE (Ed), *Evolutionary History of the Robust Australopithecines*. New York, Aldine de Gruyter, 1988 pp. 259-268.

Kimura M. Diffusion models in population genetics. *J Appl Probab* 1964 ; 1 : 177-232.

Kimura M. Evolutionary rate at the molecular level. *Nature* 1968 ; 217 : 624-626.

Kimura M. The rate of molecular evolution considered from the standpoint of population genetics. *Proc Natl Acad Sci (USA)* 1969 ; 63 : 1181-1188.

Kimura M. and Ohta T. Protein polymorphism as a phase of molecular evolution. *Nature* 1971; 229 : 467-469.

Kimura M. The Neutral Theory of Molecular Evolution. *Scientific American* 1979 ; 241 : 98-126.

Kimura M. Possibility of extensive neutral evolution under stabilizing selection with special reference to non-random usage of synonymous codons. *Proc Natl Acad Sci (USA)* 1981 ; 78 : 5773-5777.

Kimura M. *The Neutral Theory of Molecular Evolution*. 1983. Cambridge, MA, Cambridge University Press, 367 p.

Kimura M. *The Neutral Theory of Molecular Evolution*. *New Scientist* 1985 : 41-46.

Kimura M. [Natural selection and neutral evolution, with special reference to evolution and variation at the molecular level. Colloque de la Fondation Singer-Polignac, Paris, Masson, 1988, pp 269-284.](#)

Kimura M. *Théorie neutraliste de l'évolution*. Paris, Flammarion, 1990, 472 p.

- Kimura M. The neutral theory of molecular evolution : a review of recent evidence. *Jap J Genet* 1991 ; 66 : 367-386.
- Kimura M. Recent development of the neutral theory viewed from the Writhtian tradition of theoretical population genetics. *Proc Natl Acad Sci (USA)* 1991b ; 88 : 5969-5973.
- Kimura M, Ota T. Mutation and evolution at the molecular level. *Genetic*, suppl 1973 ; 73 : 19-35.
- Kimura M, Ota T. On some principles governing molecular evolution. *Proc Natl Acad Sci (USA)* 1974 ; 71 : 2848-2852.
- King W. The reputed fossil man of the Neanderthal. *Quart J Sci*, 1864 : 88-97.
- King JL, Jukes TH. Non -darwinian evolution. *Science* 1969 ; 164 : 788-798.
- King M.C., Wilson AC. Evolution at two levels in humans and chimpanzees. *Science* 1975, 188 : 107-116.
- Kirschner M. and Gerhart J. Evolvability. *Proc Natl Acad Sci (USA)* 1998 ; 95 : 8420-8427.
- Klaatsch H. Le genre humain : ses origines et son evolution. In Kraemer H, (Ed), *L'univers et l'Humanité : Histoire des différents systèmes appliqués à l'étude de la Nature. Utilisation des forces naturelles au service des peuples*. Paris, Bong & Co, 1905, vol. 2, pp 1-370.
- Klaatsch H. Menschenrassen und Menschenaffen. *Korrespondenz blatt der Deutschen Gesellschaft für Anthropologie, Ethnologie und Urgeschichte*, 1910 ; 41 : 91-101.
- Klaatsch H. Die Aurignac-Rasse und ihre Stellung im Stammbaum der Menschheit. *Zeitschrift für Ethnologie* 1910b ; 42 : 513-577.
- Klaatsch H. *The evolution and progress of mankind*. London, T. Fisher Unwin, 1923.
- Klinger HP, Hamerton JL, Mutton D, Lang EM. The chromosomes of the hominoidea. In Weshburn SL (Ed) *Classification and Human Evolution*, Chicago, Aldine, 1963 pp 235-242.
- Kluge A.G. Cladistics and the Classification of the Great Apes. In Ciochon R, Corruccini R. (Eds.), *New Interpretations of Ape and Human Ancestry*. New York, Plenum Press, 1983, pp. 151-177.
- Knight C, Bowers C, Watts I. The human symbolic revolution : a Darwinian account. *Cambridge Archaeol J* 1995 ; 5(1) : 75-114.
- Koenigswald (von) GHR. Ein fossiler Hominide aus dem Altpleitocän Östjawas. *De Ingenieur in Nederland* 1936 ; 8, : 9 p.
- Koenigswald (von) GHR. A review of the stratigraphy of Java and ist relations to early man. In MacCurdy GG. (Ed) *Early Man*. New York, Freeport, 1937 pp 23-32.
- Koenigswald (von) GHR. Neue *Pithecanthropus*-Funde, 1936-1938 : ein Beitrag sur Kenntnis der Praehominiden. *Wetenschappelijke Mededeelingen*, 1940 ; 28 : 1-234.

Koenigswald (von) GHR. *Gigantopithecus blacki* von Koenigswald, a giant fossil hominoid from the Pleistocene of Southern China. Anthropological Papers of the American Museum of Natural History, 1952 ; 43 : 293-325.

Koenigswald (von) GHR. *Pithecanthropus*, *Meganthropus* and the Australopithecinae. Nature 1954 ; 173 : 795-797.

Koenigswald (von) GHR. Meeting Prehistoric Man. New York, Harper and Brothers, 1956.

Koenigswald (von) GHR. Die Geschichte des Menschen. Berlin, Springer-Verlag, 1960.

Koenigswald (von) GHR. Zur Systematic der Hominiden. Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie, 1963 ; 53 : 124-138.

Koenigswald (von) GHR. Early Man : facts and fantasy. Journal of the Royal Anthropological Institute, 1964 ; 94 : 67-79.

Koenigswald (von) GHR. Die phylogenetische Stellung der Australpithecinen. Anthropologischer Anzeiger 1964 ; 27 : 273-277.

Koenigswald (von) GHR. Die Geschichte des Menschen, Berlin, Springer-Verlag, 2nd edition, 1968.

Koenigswald (von) GHR. Das absolute Alter des *Pithecanthropus erectus*... In : Evolution and Hominisation, 1968 pp 195-203.

Koenigswald (von) GHR. *Australopithecus*, *Meganthropus* and *Ramapithecus*. J Hum Evol, 1973 ; 2 : 487-491.

Koenigswald (von) GHR. Early man in Java : catalogue and problems. In, Tuttle RH (Ed), Paleoanthropology : Morphology and Palaeoecology. The Hague, Mouton, 1975 pp 303-309.

Koenigswald (von) GHR. The evolution of man. Ann Arbor, University of Michigan Press, 2nd edition, 1976.

Koenigswald (von) GHR, Weidenreich F. The relationship between *Pithecanthropus* and *Sinantropus*. Nature, 1939 ; 144 : 926-929.

Kohn M, Högel J, Vogel W, Minich P, Kehrer-Sawatzki H, Graves JAM, Hameister H. Reconstruction of 450-My-old ancestral vertebrate protokaryotype. Trends Genet 2006 ; 22 : 203-210.

Köhler M, Moya-Sola S. Ape-like or hominid-like ? The positional behaviour of *Oreopithecus bamboli* reconsidered. Proc Natl Acad Sci (USA) 1997 ; 94 : 11747-11750.

Kohn D, Kottler MJ. The Darwinian heritage. Princeton, Nj, Princeton University Press, 1985, 1138 p.

- Kohn M, Högel J, Vogel W, Minich P, Kehrer-Sawatzki H, Graves JAM, Hameister H. Reconstruction of 450-My-old ancestral vertebrate protokaryotype. *Trends Genet* 2006 ; 22 : 203-210.
- Knoll AH. A new molecular window on early life. *Science* 1999 ; 285 : 1025-1026.
- Knoll AH, and Carroll SB. Early animal evolution : emerging views from comparative biology and geology. *Science* 1999 ; 284 : 2129-2136.
- Kollman J. Das Überwintern von Euopäischen Frosch- und Triton-larven und die Umwertung des mexikanischen Axolotl. *Verh Naturf Ges Basel* 1885 ; 7 : 387-398.
- Kong A, Gudbjartsson DF, Sainz J et al. A high-resolution recombination map of the human genome. *Nat Genet* 2002 ; 31 : 241-247.
- Kontges G, Lumsden A. Rhombocephalic neural crest segmentation is preserved throughout craniofacial ontogeny. *Development* 1996 ; 122 : 3229-3242.
- Kouprina N, Pavlicek A, Mochida GH, Solomon G, Gersch W, et al. Accelerated evolution of the ASPM gene controlling brain size begins prior to human brain expansion. *PLoS Biol* 2, 2004 : e126.
- Kramer A. Human taxonomic diversity in the Pleistocene : does *Homo erectus* represent multiple hominid species ? *Am J Phys Anthropol* 1993 ; 91 : 161-171.
- Krantz GS. The subspecies of *Homo erectus*. *Hum Evol* 1993 ; 8 : 275-279.
- Kretzoi M, Vertes L. Upper Biharian (intermindel) pebble-industry occupation site in Western Hungary. *C.A.* 1965 ; 6 : 74-87.
- Krings M, Stone A, Schmitz RW, Krainitzki H, Stoneking M, Pääbo S. Neandertal DNA sequences and the origin of modern humans. *Cell* 1997 ; 90 : 19-30.
- Kumar S, Hedges B. A molecular timescale for vertebrate evolution. *Nature* 1998 ; 392 : 917-920.
- Kumar S, Filipowski A, Qvarnå V, Walker A, Hedges SB. Placing confidence limits on the molecular age of the human-chimpanzee divergence. *Proc Natl Acad Sci (USA)* 2005 ; 102 : 18842-18847.
- Kunimatsu Y, Nakatsukasa M, Sawada Y, Sakai T, Hyodo M, Hyodo H et al. A new late Miocene great ape from Kenya and its implications for the origins of African great apes and humans (*Nakalipithecus nakayamai*). *Proc Natl Acad Sci (USA)* 2007, 104 : 19220-19225.
- Kurtén B. Not from the apes. New York, Pantheon Books, 1972.
- Lague MR, Jungers WL. Morphometric variation in Plio-Pleistocene hominid distal humeri. *Am J Phys Anthropol* 1996 ; 101 : 401-427.

Lahr MM. The evolution of modern human diversity. Cambridge, MA, Cambridge University Press, 1996.

Lahr M, Foley R. Towards a theory of modern human origins : geography, demography and diversity in recent human evolution. Year Book of. Physical Anthropology. 1998 ; 41 :137-176.

Lai CS, Fisher SE, Hurst JA, Vargha-Khadem F, Monaco AP. A forkhead-domain gene is mutated in a severe speech and language disorder. Nature 2001 ; 413: 519–523.

Lalueza-Fox C, Römpler H, Caramelli D, et al. A melanocortin 1 receptor allele suggests varying pigmentation among Neanderthals. Science 2007 ; 318 : 1453-1455.

Lalueza-Fox C, Orlando I, Enard W, et al. The derived FoxP2 variant of modern humans was shared with Neanderthals. Curr Biol 2007 ; 17 : 1-5.

Laitman JT. The anatomy of human speech. Natural History 1983 ; August 20-27.

Laitman JT, Heimbuch RC. The basicranium of Plio-Pleistocene hominids as an indicator of their upper respiratory systems. Am J Phys Anthropol 1982 ; 59 : 323-343.

Lamarck JB. Recherches sur l'organisation des corps vivants. Paris 1986, réédition Fayard, 1802.

Lamarck JB. La Philosophie zoologique. Paris, Dentu, 1809 : 2 vol.

Lamarck JB. Philosophie zoologique. Ch. Martins, Paris 1873 ; 2 vol.

Lamarck JB. Philosophie zoologique. Flammarion, Paris, 1994, Fac similé : pp 718.

Lamarck JB. Histoire naturelle des animaux sans vertèbres (6 vol.), Paris, Verdière, 1815-1822.

Lamarck JB. Système analytique des connaissances positives de l'homme. Paris, Belin, 1820. Réédition en fac similé. Paris, P.U.F. 1988).

Lamarck JB. Manuscrits inédits. Présentés par Vachon M., Rousseau G. et Laissus Y. Paris, Masson, 1972.

Lamarck JB. Recherches sur les causes des principaux faits physiques (2 vol.). Paris, Maradan, An II, 1794,.

Lamarck JB. Réfutation de la théorie pneumatique ou de la nouvelle doctrine des chimistes modernes. Paris, Agasse, An IV 1796.

Lamarck JB. Articles d'histoire naturelle du dictionnaire de Déterville, réédités en un volume présenté par Roger J. et Laurent G. Belin, Paris, 1991.

La Mettrie JO (de) L'homme-machine. Paris, Denoël-Gonthier, 1981.

- Lander ES, Linton LM, Birren B, Nusbaum C, Zody MC, et al. Initial sequencing and analysis of the human genome. *Nature* 2001 ; 409 : 860-921
- Langaney A. Ce que l'on ne sait pas de l'évolution. *La Recherche* 1997 ; 296 : 118-124.
- Langaney A, Hubert van Blyenburgh N, Nadot R. L'histoire génétique des mille derniers siècles et ses mécanismes : une revue. *Bull Mém Soc Anthropol Paris* 1990 ; 2 : 43-56.
- Langdon JH. Fossils and the origin of bipedalism. *J Hum Evol*, 1985 ; 14 : 615-635.
- Langston W. Les Ptérosaures, reptiles volants. *Pour la Science* 2000 ; N° hors série :6-83.
- Larick R, Ciochon RI. The african emergence and early asian dispersals of the genus *Homo*. *American Scientist* 1996 ; 84 : 538-551.
- Larick R et al. Early Pleistocene 40 Ar/39Ar ages for Bapang Formation hominins Central Jawa, Indonesia. *Proc Natl Acad Sci (USA)* 2001 ; 98 : 1866-4871.
- Larson JL. Reason and experiences : the representations of natural order in the work of Carl von Linné. Berkeley and Los Angeles, University of California Press,1971.
- Larson S, Parallel evolution in the hominoid trunk and forelimb, *Evol Anthropol* 1998 ; 6 : 87-99.
- Lartet. Note sur un grand singe fossile qui se rattache au groupe des singes supérieurs. *CR Acad Sc Paris*, 1856 ; 43 : 219-223.
- Latimer B. Locomotor adaptations in *Austropithecus afarensis* : the issue of arboreality. In Y. Coppens and B. Senut (eds), *Origine(s) de la bipédie chez les hominidés*. Paris CNRS, 1991 pp 169-176.
- Latimer B, Lovejoy CO. The calcaneus of *Australopithecus afarensis* and its implications for the evolution of bipedality. *Am J Phys Anthropol* 1989 ; 78 : 369-386.
- Latimer B, Ohman JC, Lovejoy CO. Talocrural joint in african hominoids : implications for *Australopithecus afarensis*. *Am J Phys Anthropol* 1987 ; 74 : 155-175.
- Laurent G. Paléontologie et évolution en France, 1800-1860 de Cuvier-Lamarck à Darwin. Thèse de Doctorat d'Etat, Paris1, 1984, 2 volumes, 738 p.
- Lawrence PA. *The Making of a fly*. London, Blackwell, 1992.
- Lazar P. La naissance prématurée, un lien entre la station debout et le volume crânien. *L'Anthropologie* 1986 ; 90 : 439-445.
- Leakey LSB. *Adam's ancestors : an up-to-date outline of known about the origin of man*, London, Methuen, 2<sup>nd</sup> edition, 1934.
- Leakey LSB. A new fossil skull from Eyassi, East Africa. *Nature* 1936 ; 138 : 1082-1084.

- Leakey LSB. The stone Age races of Kenya. Oxford. Oxford University Press.1935.
- Leakey LSB. A Miocene anthropoid mandible from Rusinga, Kenya. *Nature* 1943; 152 : 319-320.
- Leakey LSB. Fossil and sub-fossil hominoidea in east Africa; In Du Toit AL (Ed), Robert Broom Commemorative Volume. Cape Town, Royal Society of South Africa, 1948 pp 165-170.
- Leakey LSB. Adam's ancestors : an up-to-date outline of the old stone age (Palaeolithic) and what is known about man's origin and evolution, London, Methuen, 4th edition, 1953.
- Leakey LSB. A new fossil skull from Olduvai. *Nature*, 1959 ; 184 : 491-493.
- Leakey LSB. Recent discoveries at Olduvai Gorge. *Nature*, 1960 ; 188 : 1050-1052.
- Leakey LSB. The origin of the genus *Homo*. In Tax S, (Ed) *Evolution after Darwin*, vol II Chicago, University of Chicago Press, 1960, pp 17-32.
- Leakey LSB. Comments on the affinities of the new Olduvai australopithecine by JT Robison. *Nature* 1960 ; 186 : 458.
- Leakey LSB. The progress and evolution of man in Africa. London, Oxford University Press, 1961.
- Leakey LSB. Africa's contribution to the evolution of man. *South African Archaeological Bulletin* 1961 ; 16 : 3-7.
- Leakey LSB. A new lower Pliocene fossil primate from Kenya. *Annals and Magazine of Natural History* 1961/1962 ; 13 : 689-696.
- Leakey LSB. The juvenile mandible from Olduvai. *Nature* 1961 ; 191 : 417-418.
- Leakey LSB. New finds at Olduvai Gorge. *Nature* 1961 ; 189 : 649-650.
- Leakey LSB. East African fossil hominoidea and the classification within this super-family. In Washbrun SL (Ed), *Classification and Human Evolution*. Chicago, Aldine, 1963, pp 32-49.
- Leakey LSB, and Leakey MD. Recent discoveries of fossil hominids in Tanganyika : at Olduvai and near lake Natron. *Nature* 1964 ; 202 : 5-7.
- Leakey LSB, Tobias PV. Napier JR. A new species of the genus *Homo* from Olduvai Gorge. *Nature*, 1964 ; 202 : 7-9.
- Leakey LSB. Olduvai Gorge. 1951-1961. Vol. I. A preliminary report on the geology and fauna.... Cambridge, MA, Cambridge University Press, 1965 , 118 p.
- Leakey LSB. *Homo habilis*, *Homo erectus* and the Australopithecines. *Nature*, 1966 ; 209 : 1279-1281.

- Leakey LSB. An early Miocene member of Hominidae. *Nature* 1967 ; 213 : 155-163.
- Leakey LSB. Upper Miocene primates from Kenya. *Nature*, 1968 ; 218 : 527-528.
- Leakey MG, Hay RL. Pliocene footprints in the Laetoli beds at Laetoli, Northern Tanzania. *Nature* 1979 ; 278 : 317-323.
- Leakey MG, Feibel CS, McDougall I and Walker A. New four million year old hominid species from Kanapoi and Allia Bay, Kenya. *Nature* 1995 ; 376 : 565-571.
- Leakey MG, Walker AC. Early hominid fossils from Africa. *Scientific American* 1997 ; 276 : 74-79.
- Leakey MG, Feibel CS, McDougall I and Walker A. New specimens and confirmation of an early age for *Australopithecus anamensis*. *Nature* 1998 ; 393 : 62-66.
- Leakey MG, Spoor F, Brown FH, Gathogo RN, Kiarie G, Leakey LN, Mc Dougall I. New hominin genus from eastern Africa shows diverse middle Pliocene lineage. *Nature* 2001 ; 410 : 433-440.
- Leakey REF. Ed. Earliest Man and Environments in the Lake Rudolf Basin. The Chicago University of Chicago Press, 1976 : 574-584.
- Leakey REF. How many species of hominids at Lake Turkana. In Current arguments on early man, Koningson LK (Ed), Oxford, Pergamon Press, 1981 pp 29-31.
- Leakey REF. The making of manking. New York, EP Dutton, 1981.
- Leakey REF. Recent fossil finds from east Africa. In Durant JR (Ed), Human Origins, Oxford, Clarendon Press, 1989 pp 53-62.
- Leakey REF, Leakey MG. A new Miocene hominoid from Kenya. *Nature* 1986 ; 324 : 143-146.
- Leakey REF, Walker A. New higher primates from the early Miocene of Buluk, Kenya. *Nature* 1985 ; 318 : 173-175.
- Leakey REF, Leakey MG, Walker AC. Morphology of *Afropithecus turkanensis* from Kenya. *Am J Phys Anthropol*, 1988 ; 76 : 289-307.
- Leakey REF, Lewin R. Origins reconsidered : In search of what makes us human. New York, double-day, 1992.
- Leakey MG, Feibel CS, Mc Dougall I, Walker A. New four-million-year-old hominid species from Kanapoi and Allia bay, Kenya. *Nature* 1995 ; 376 : 565-571.
- Leder P, Nirenberg M. RNA codewords and protein synthesis II-nucleotide sequence of a valine RNA codewords. *Proc Nat Acad Sci (USA)* 1964. 52 : 420.

Le Gros Clark WE. Early forerunners of man : a morphological study of the evolutionary origin of the primates. Baltimore, William Wood, 1934.

Le Gros Clark WE. Man's place among the primates. *Man* 1935 ; 35 : 1-6.

Le Gros Clark WE. Evolutionary parallelism and human phylogeny. *Man* 1936 ; 36 : 4-8.

Le Gros Clark WE. Palaeontological evidence bearing on human evolution. *Biological Review* 1940 ; 15 : 202-230.

Le Gros Clark WE. *Pithecanthropus* in Peking. *Antiquity* 1945 ; 19 :1-5.

Le Gros Clark WE. Immediate problems of human palaeontology. *Man* 1946 ; 46 : 80-84.

Le Gros Clark WE. Significance of the Australopithecine. *Nature* 1946 ; 157 : 863-865.

Le Gros Clark WE. The importance of the fossil Australopithecinae in the study of human evolution. *Science Progress* 1947 ; 35 : 377-395.

Le Gros Clark WE. Observations on the anatomy of the fossil austropithecinae. *J Anat* 1947 ; 81 : 300-333.

Le Gros Clark WE. New palaeontological evidence bearing on the evolution of the hominoidea. *Quarterly Journal of the Geological Society of London* 1950 ; 105 : 22-264.

Le Gros Clark WE. Hominid characters of the Australopithecine dentition. *Journal of the Royal Anthropological Institute*, 1950 ; 80 : 37-54.

Le Gros Clark WE. The antiquity of *Homo sapiens* in particular and of the hominidae in general. *Science Progress* 1954 ; 42 : 377-395.

Le Gros Clark WE. The fossil evidence for human evolution. 1955. Chicago, University of Chicago Press. 181 p.

Le Gros Clark WE, Leakey LSB. Diagnoses of East Africa Miocene Hominoidea. *Quarterly Journal of the Geological Society*, London, 1950 ; 105 : 260-262.

Le Gros Clark WE. Man-apes or Ape-Men ? the story of discoveries in Africa (New York : Holt, Rinehart and Winston), 1967.

Le Gros Clark WE. The antecedents of man : an introduction to the evolution of the primates, Chicago, Quadrangle Books, 3<sup>rd</sup> edition, 1971.

Leibniz G.W. Opuscles philosophiques choisis, traduit par P. Schrecker, Vrin, Paris, 1978.

Le Pichon X. Sea-floor spreading and continental drift. *Journal of Geophysical Research*. 1968; 73 : 3661-3697.

Lerner IM. Genetic homeostasis. Edinburgh, Olivier et Boyd. 1954.

- Levy S, Sutton G, Ng PC, Feuk L, Halpern AL, Walenz BP, Axelrod N et al. The Diploid Genome Sequence of an Individual Human. *PloS Biol* 2007 ; 5 : 2113-2144.
- Lewin R. Bones of contention : controversies in the search for human origins. New York, Simon & Schuster. 1987.
- Lewin R, et Foley RA. Principles of human evolution. Oxford, Blackwell, 2004, : 334 p.
- Lewin B. Gènes. Paris, Flammarion, 1988, 762 p.
- Lewis EB. A gene complex controlling segmentation in *Drosophila*. *Nature* 1978 ; 276 : 565-570.
- Lewis OJ. Functional morphology of the evolving hand and foot. Oxford, Clarendon Press, 1989.
- Lewontin RC and Hubby JL. A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. II. Amount of variation and degree of heterozygosity in natural populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* 1964 ; 54 : 595-609.
- Lewontin R. La diversité des hommes. L'inné, l'acquis et la génétique. Paris, Belin, 1984 : 184 p.
- Lewontin RC. *Annu Rev Ecol Syst* 1970 ; 1 : 1.
- Li G, Shi P, Wang Y. Evolutionary dynamics of the ABCA chromosome 17q24 cluster genes in vertebrates. *Genomics* 2007 ; 89 : 385-391.
- Li WH, and Tanimura M. The molecular clock runs more slowly in man than in apes and monkeys. *Nature* 1987 ; 326 : 93-96.
- Li X, Liang J, Yu H, Su B, Xiao C, Shang Y, Wang W. Functional consequences of new exon acquisition in mammalian chromodomain Y-like (CDYL) genes. *Trends Genet* 2007 ; 23 : 427-431.
- Liebermann DE. Another face in our family tree. *Nature* 2001 ; 410 : 419-420.
- Lieberman DE. Honing in early *Homo*. *Nature* 2007 ; 449 : 291-292.
- Lieberman DE, Pilbeam DR, Wood BA. A probabilistic approach to the problem of sexual dimorphism in *Homo habilis* : a comparison of KNM-ER 1470 and KNM6er 1813; *J Hum Evol* 1988 ; 17 : 503-511.
- Lieberman DE, Pilbeam DR, Wood BA. Homoplasy and early *Homo* : an analysis of the evolutionary relationships of *H. habilis* sensu stricto and *H. rudolfensis*. *J Hum Evol* 1988 ; 30 : 97-120.
- Lieberman L, and Jackson ELC. Race and three models of human origin. *Am Anthropolt*, 1995 ; 97 : 231-242.

- Lieberman P. *The biology and evolution of language*. Cambridge, MA, Harvard University Press, 1984.
- Lieberman P. On the evolution of human syntactic ability : its pre-adaptive bases - motor control and speech. *J Hum Evol*, 1985 ; 14 : 657-668.
- Lieberman P. *Uniquely human : the evolution of speech, thought, and selfless behaviour*. Cambridge, MA, Harvard University Press, 1991.
- Lieberman P. Manual versus speech motor control and the evolution of language. *Behavioral and Brain Sciences*, 1995 ; 18 : 197-198.
- Lieberman P. *Eve spoke : human language and human evolution*. New-York, WW Norton, 1998.
- Lieberman P, and Crelin ES. On the speech of Neanderthal Man. *Linguistic Inquiry* 1971 ; 2 : 203-222.
- Lieberman P, Crelin ES, Klatt DH. Phonetic ability and related anatomy of the newborn and adult human, Neanderthal Man, and the chimpanzee. *Am J Phys Anthropol* 1972 ; 74 : 87-307.
- Lim LP et al. Microarray analysis shows that some microRNAs downregulate large numbers of target mRNAs. *Nature* 2005 ; 433 : 769-773.
- Linardopoulou EV, Williams EM, Fan Y, Friedman C, Young JM, et al. Human subtelomeres are hot spots of interchromosomal recombination and segmental duplication. *Nature* 2005 ; 437: 94–100.
- Lindsay EH, Opkyke ND, Johnson NM. Pliocene dispersal of the horse equus and late Cenozoic mammalian dispersal events. *Nature* 1980 ; 287 : 135-138.
- Linne C. *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. 2 vol. Re. animale 1758-59 ; 1 : 1-284.
- Linne C. *L'équilibre de la nature*, texts traduits par B. Jasmin, Vrin, Paris, 1972.
- Linné C. *Philosophie botanica*. Berlin, Berolini, 3ème ed. 1790 : 364 p.
- Lisman J, Schulman H, Cline H. The molecular basis of CaMKII function in synaptic and behavioural memory. *Nat Rev Neurosci* 2002 ; 3: 175–190.
- Lock RH. *Recent Progress in the Study of Variation, Heredity, and Evolution*. London, Murray, 1906.
- Locke DP, Segraves R, Carbone L, Archidiacono N, Albertson DG, Pinkel D, Eichler E.E. Large-scale variation among human and great ape genomes determined by array comparative genomic hybridization. *Genome Res* 2003; 13 : 347-357.

- Long M, Bertrand E, Thornton K, Wang W. The origin of new genes : glimpses from the young and old. *Nat Rev Genet* 2003 ; 4 : 865-875.
- Long JC, Chakravarti A, Boehm S et al. Phylogeny of human B-globin haplotypes and its implications for recent human evolution. *Am J Phys Anthropol* 1990 ; 81 : 113-10.
- Lordkipanidze D. Etonnants primates de Dmanisi. *La Recherche* 2008 ; 419 : 29-32.
- Lordkipanidze D, Vekua A, Ferring R, et al. The earliest toothless hominin skull. *Nature* 2005; 434 :717-718.
- Lordkipanidze D, Jashashvili T, Vekua A, Ponce de Leon MS, Zollikofer CPE. et al. Postcranial evidence from early *Homo* from Dmanisi, Georgia. *Nature* 2007 ; 449 : 305-309.
- Louis P. Russel DE, Savage DE. Primates of the French early Eocene. Univ. California, Publ. In geol. Sc. 1967 ; 73 : 46 p.
- Losch FO, Bredenbeck A, Hollstein VM, Walden P and Wrede P. Evidence for a large double-cruciform DNA structure on the X chromosome of human and chimpanzee. *Hum Genet* 2007 ; 122 : 337-343.
- Lovejoy CO. *The Great Chain of Being*. Cambridge, MA, Harvard University Press, 1936.
- Lovejoy CO. Biomechanical perspectives on the lower limb of early hominids. In Tuttle RH (Ed). *Primate functional Morphology and Evolution*. The Hague, Mouton, 1975, pp 291-326.
- Lovejoy CO. The origin of man. *Science* 1981 ; 211 : 341-350.
- Lovejoy CO. Evolution of human walking. *Scientific American* 1988 ; 259 : 118-125.
- Lovejoy CO, Heiple KG, and Burstein AH. The Gait of *Australopithecus*. *Am J Phys Anthropol* 1973 ; 38 : 757-780.
- Lovtrup S. *Epigenetics*. London, Wiley, 1974, 548 p.
- Lu Q, and Xu Q. Preliminary research on the cranium of *Sivapithecus Yunnanensis*. *Vertebrata Palasiatica*, 1981 ; 19 : 101-106.
- Lull RS. *Organic evolution*. New York, Macmillan, 1917.
- Lumley (de) H, Gagnière S, Barral L, Pascal R. La grotte du Vallonnet, Roquebrune-Cap Martin (A.M.). *B. Mus. Anthr. Préh. Monaco*, 1963 ; 10 : 5-20.
- Lumley (de) H. Il y a 400 000 ans : la domestication du feu, un formidable moteur d'hominisation. *CR Palevol* 2006 ; 5 : 149-154.
- Lumley (de) H. Il y a 2,5 millions d'années...un seuil majeur de l'hominisation. L'émergence de la pensée conceptuelle et des stratégies maîtrisées du débitage de la pierre. *CR Palevol* 2006 ; 5 : 149-154.

Lumley (de) H et Lumley (de) MA. Place des anténéandertaliens parmi les *Homo erectus*. In L'évolution dans sa réalité et ses diverses modalités. Colloque de la Fondation Singer-Polignac, 1988. Paris, Masson, 1988, pp 213-220.

Lunter G. et al. Genome-wide identification of human functional DNA using a neutral indel model. *PloS Comput Biol* 2006 ; 2 : e5

Luo ZX, Crompton AW, and Sun AL. A new mammaliaform from the early jurassic and evolution of mammalian characteristic. *Science* 2001 ; 292 : 1535-1540.

Luo ZX, Chen P, Li G, Chen M. A new eutriconodont animal and evolutionary development in early mammals. *Nature* 2007 ; 446 : 288-293.

Lydekker R. Further notices of Siwalik mammalian. *Records of the Geological Survey of India*, 1879 ; 11 : 33-57.

Lyell Ch. Principles of geology, being an Attempt to Explain the Former Changes of the Earth' surface, by Reference to Causes Now in Operation. London, 1830-1833 ; 3 v. (facsimile ed. 1970, Germany : J. Cramer).

Lyell C. Principles of geology. London, John Murray, 1832 : 2 vol.

Macchiarelli R. Quelle porte de sortie ont-ils trouvée ? *La Recherche* 208 ; 419 : 38-42.

MacLatchy LM. Postcranial adaptations in Miocene hominoids. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Abstracts, 1995 ; 15 : 41A.

McBrearty S. and Brooks A. The revolution that wasn't : a new interpretation of the origin of modern human behavior. *J Hum Evol* 2000 ; 39 : 453-463.

McBrearty S, Jablonski NG. First fossil chimpanzee. *Nature* 2005 ; 137 : 105-108.

McClintock B. Chromosome organization and genic expression. *Cold Spring Harbor Symposium, Quantitative Biology*. 1951 ; 16 : 13.

McCollum MA. The robust australopithecine face : a morphogenetic perspective. *Science* 1999 ; 284 : 301-305.

Mc Cown TD, and Keith A. The stone age of Mount Carmel. The fossil human remains from the Levallois-Mousterian, Oxford, Clarendon Press. 1939 ; vol. II.

McCrossin ML and Beefit BR. Recently recovered *Kenyapithecus* mandible and its implications for great ape and human origins. *Proc Natl Acad Sci (USA)* 1993 ; 90 : 1962-1966.

McCrossin ML and Beefit BR. On the relationships and adaptations of *Kenyapithecus*, a large-bodied hominoid from the Middle Miocene of Eastern Africa. In Begun DR, Ward CV and Rose MD (Eds). *Function, phylogeny and fossils*. New York, Plenum Press, 1997, pp 241-265.

McFadden BJ. Fossil horses. Systematics, paleobiology and evolution of the family equidae. Cambridge, MA, Cambridge University Press, 1992, 369 p.

McGinnis W, Garber RL, Wirz J, Kuroiwa A and Gehring WJ. A homologous protein-coding sequence in *Drosophila* homeotic genes and its conservation in other metazoans. *Cell* 1984 ; 37 : 403-408.

McGinnis W, and Kuziora M. Les genes du développement. *Pour la Science* 1997 ; Hors Série 7614 : 126-132.

McHenry HM. Relative cheek-tooth size in *Australopithecus*. *Am J Phys Anthropol* 1984 ; 64 : 297-306.

McHenry HM. Robust Australopithecines, our family tree, and homoplasy. In Ember CR, Ember M, and Peregrine PN (Eds). *Research frontiers in anthropology*, vol. 3, *Physical Anthropology*. New Jersey, Prentice Hall, 1997 : 233-252.

Mc Henry HM, Berger LR. Body proportions in *Australopithecus afarensis* and *A. africanus* and the origin of the genus *Homo*. *J Hum Evol* 1998 ; 35 : 1-22.

McHenry HM, Corruccini RS. Distal humerus in hominoid evolution. *Folia Primatol* 1975 ; 23 : 227-244.

McHenry HM, and Corruccini RS. On the status of *Australopithecus afarensis*. *Science* 1980 ; 207 : 1103-1104.

McHenry HM, and Corruccini RS. The wrist of *Proconsul africanus* and the origin of hominoid post cranial adaptation. In Ciochon R, et Corruccini R. *New interpretations on ape and human ancestry*. New York, Plenum press, 1983 pp 353-367.

McHenry HM, and Skelton RR. Is *Australopithecus africanus* ancestral to *Homo* ? In Tobias PV (Ed), *Hominid Evolution : past, present and future*. New York, Alan R. Liss, 1985 pp 221-226.

McHenry HM, and Temerin A. The evolution of hominid bipedalism : evidence from the fossil record. *Yearbook of Physical Anthropology*, 1979 ; 22 : 105-131.

Mc Henry HM, and Koffing K. *Australopithecus to Homo* : transformation in body and mind. *Ann Rev Anthropol* 2000 ; 29 : 125-146.

McKinney ML, Schoch RM. Titanotheres allometry, heterochrony and biomechanics : revising an evolutionary classic. *Evolution* 1985 ; 39 : 1352-1363.

McKinney ML and McNamara KJ. *Heterochrony : the evolution of ontogeny*. New York, Plenum Press, 1991.

McKinney ML. *Evolution of life*. Englewood Cliffs, New Jersey, Prentice Hall, 1993, 415 p.

McLarnon AM, Hewitt GP. The evolution of human speech : the role of enhanced breathing control. *Am J Phys Anthropol* 1999 ; 109 : 341-363.

- McNamara KJ. A guide to the nomenclature of heterochrony. *J Paleontol* 1988; 60 : 4-13.
- Mahoudeau PG. Indication des principales étapes de la phylogénie des hominins. *Revue de l'Ecole d'Anthropologie de Paris*, 1904 ; 14 : 1-20.
- Mahoudeau PG. Le Pithécantrope de Java. *Rev Anthropol* 1912 ; 22 : 453-472.
- Mahoudeau PG. La recherche du début de l'Ere humaine. *Rev Anthropol* 1914 ; 24 : 323-341.
- Malthus TR. *Essai sur le principe de population*. 1798. Traduction E. Vilquin sur la 1ère édition. *Presses Universitaires de France*, Paris, 1980.
- Mandelbrot B. *Les objets fractals*. Flammarion, Paris, 1975, 212 p.
- Marchand D. Restructuration crânienne chez les mammifères retournés à la vie marine. *Revue Paléobiol. Genève*, 1999 ; 18 : 1 : 197-220.
- Margulis L, Sagan D. *L'univers bactérien*. Albin Michel, Paris, 1989 : 339 p.
- Marks J. Learning to live with a trichotomy. *Am J Phys Anthropol* 1995 ; 98 : 211-213.
- Marks J, Schmids CW, Sarich VM. DNA hybridization as a guide to phylogeny: relations of the hominoidea. *J Hum Evol* 1988 ; 17 : 769-786.
- Marston AT. The Swanscombe skull. *Journal of the Royal Anthropological Institute* 1937 ; 67 : 339-406.
- Martin L. The relationships of the later Miocene Hominidea. PhD, Thesis, University College London 1983.
- Martin RD. Human Brain Evolution in an ecological context. Fifty second James Arthur Lecture on the evolution of The Human Brain. *American Museum of Natural History*, New-York, 1983, 58 p.
- Marzke MW. Origin of the human hand. *Am J Phys Anthropol* 1971 ; 34 : 61-84.
- Marzke MW. Precision grips, and morphology and tools. *Am J Phys Anthropol* 1997 ; 102 : 91-110.
- Maupertuis. *Système de la Nature* (1754), Paris, 1984 (fac similé).
- Maynard-Smith J, Burian R, Kauffman SA, Alberch P, Campbell J, Goodwin BC and al. Developmental constraints and evolution. *Quar Rev Bio* 1985 ; 60 : 265-287.
- Maynard-Smith J. Personnel communication to Gould, in Gould 2002.
- Mayr E. *Systematics et the origin of species*. New York, Columbia University Press, 1942.
- Mayr E. Taxonomic categories in fossil hominids. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 1950 ; 15 : 109-18.

- Mayr E. Animal species and evolution. Cambridge, MA, Harvard University Press, 1963.
- Mayr E. The taxonomic evaluation of fossil Hominids. In Classification and Human Evolution. 1963 : 332-346.
- Mayr E. The nature of the Darwinian revolution. Science 1972 ; 176 : 981-989.
- Mayr E. The study of evolution, historically viewed, in Goulden CE (Ed.), The Changing Scenes in Natural Sciences, 1977 : 1776-1976. Philadelphia, Academy of Natural Sciences, Special Pub. N° 12 pp. 39-58.
- Mayr E. The growth of biological thought. Cambridge, Massachusetts, The Bellknap Press of Harvard University Press, 1982.
- Mayr E. Histoire de la Biologie. Diversité, évolution et hérédité. 1989. Paris, Fayard, 894 p.
- Mayr E. and Ashlock PD. Principles of systematic zoology, New York, McGraw-Hill, 2<sup>nd</sup> edition, 1991.
- Mayr E. et Provine W. The Evolutionary Synthesis. Cambridge, MA, Harvard University Press, 1980.
- Meckel JP. System der vergleichenden Anatomie. Halle, Rengersche Buchhandlung, 1821. 7 vols.
- Mefford HC, Trask BJ. The complex structure and dynamic evolution of human subtelomeres. Nat Rev Genet 2002 ; 3: 91-102.
- Mellars P. A new radiocarbon revolution and the dispersal of modern humans in Eurasia. Nature 2006 ; 439, 931-935.
- Mendel JG. Versuche über Pflanzen-hybriden. Verh NaturVereins Brünn, 1866 ; 4 : 3-57.
- Merrick HV et Merrick JPS. Archeological occurrences of earlier pleistocene age from the Shungura Formation in : Coppens Y, Howell F, Clark, Isaac GLI et Leakey REF. eds. Earliest Man and environments in the lake Rudolf Basin. Chicago, The university of Chicago Press, 1976 : 574-584.
- Meunier JP. Duret L. Recombination drives the evolution of GC-content in the human genome. Mol Biol Evol 2004 ; 21 : 984-990.
- Meyer A. The evolution of body plans : HOM/Hox cluster evolution, model systems, and the importance of phylogeny. In New Uses for New phylogenies (Harvey PH et al. Eds). Oxford, Oxford University Press. 1996 pp 322-340.
- Meyer A. Hox gene variation and evolution. Nature 1998 ; 391 : 225-228.
- Miller DA. Evolution of primate chromosomes. Science 1977 ; 198 : 1116-1124.

- Miller E.R., Faunal correlation of Wadi Moghara, Egypt: implications for the age of *Prohylobates tandyi*. *J Hum Evol*, 1999 ; 36 : 519-533.
- Miller G. Neurons get collected via glia. *Science* 2003 ; 302 : 1323.
- Miller JA. Does brain size variability provide evidence of multiple species in *Homo habilis* ? *Am J Phys Anthropol* 1991 ; 84 : 385-398.
- Miller JA. Craniofacial variation in *Homo habilis* : an analysis of the evidence for multiple species. *Am J Phys Anthropol* 2000 ; 112 : 103-128.
- Millet JJ. Ontogenèse crânienne des chimpanzés et des gorilles. Vers l'étude globale de l'évolution des Hominiés. Mémoire DEA. Paris, 1997, 66 p.
- Mills RE, Luttig CT, Larkins CE, Beauchamp A, Tsui C, Pittard WS, Devine SE. An initial map of insertion and deletion (INDEL) variation in the human genome. *Genome Res* 2006 ; 16 : 1182-1190.
- Milne-Edwards H. Considérations sur quelques principes relatifs à la classification naturelle des animaux. *Ann Sci Nat Zool* 1844 ; 3 : 65-99.
- Mindell DP, Meyer A. Homology evolving. *Trends Ecology & Evolution*. 2001 ; 16 : 434-440.
- Minelli A, Fusco G, Sartori S. Self-similarity in biological classifications. *BioSystems* 1991 ; 26 : 89-97.
- Minelli A. Limbs and tail as evolutionarily diverging duplicates of the main body axis. *Evol Dev* 2000 ; 2 : 157-165
- Minelli A. Holomeric vs. Meromeric segmentation : a tale of centimedes, leeches, and rhombomeres. *Evol Dev* 2000 ; 2 : 35-48.
- Minelli A. The origin and evolution of appendages. *Int J Dev Biol* 2003 ; 47 : 573-581.
- Minelli A. Limbs and tail as evolutionarily diverging duplicates of the main body axis. *Evol Dev* 2000 ; 2 : 3 : 157 – 165.
- Minelli A, Bortoletto S. Myriapod metamerism and arthropod segmentation. *Biol J Linn Soc* 1988 ; 33 : 323-343.
- Minugh-Purvis N. The modern human origins controversy : 1984-1994. *Evol Anthropol* 1995 ; 4 : 140-147.
- Mivart St George. *Man and apes, an exposition of structural resemblances and differences bearing upon questions of affinity and origin*. London, Robert Hardwicke, 1873.
- Miyamoto MM, Slightom JL, Goodman M. Phylogenetic relations of humans and African apes from DNA sequences in the psi-eta- globin region. *Science* 1987 ; 238 : 369-373.

- Molleson TI, Oakley KP. Relative antiquity of Ubeidiya Hominid. *Nature* 1966 ; 209 : 1288.
- Monnier E. Peuplement du globe. Sortie d'Afrique. *Science et Vie, Hors série* 2006 ; n° 235 : 54-61 et 73-77.
- Monod J. *Le hasard et la nécessité*. Paris, Seuil, 1970, 197 p.
- Montagu MFA. Time, morphology and neoteny in the evolution of man. In Montagu MFA (Ed) *Culture and evolution of man*. New York, Oxford University Press, 1962 pp 324-342.
- Morbeck ME. *Dryopithecus africanus* forelimb. *J Hum Evol* 1975 ; 4 : 39-46.
- Morbeck ME. Problem in reconstruction of fossil anatomy and locomotor behavior : the *Dryopithecus* elbow complex. *J Hum Evol* 1976 ; 5 : 223-233.
- Morgan TH, *The scientific basis of evolution*. New York, WW Norton, 1932.
- Morin A. *Monstres et merveilles*. Document du Laboratoire d'anatomie de la Faculté de médecine de Lyon, 1989.
- Morris CA, Mervis CB. Williams syndrome and related disorders. *Annu Rev Genomics Hum Genet* 2000 ; 1: 461-484.
- Morris CA, Mervis CB, Hobart HH, Gregg RG, Bertrand J, et al. GTF2I hemizyosity implicated in mental retardation in Williams syndrome: Genotype-phenotype analysis of five families with deletions in the Williams syndrome region. *Am J Med Genet* 2003 ; 123A: 45-59.
- Mouse Genome Sequencing Consortium, Initial sequencing and comparative analysis of the mouse genome. *Nature* 2002; 420: 520-562.
- Moyà-Solà S, Köhler M. New partial cranium of *Dryopithecus lartet*, 1863 (Hominoidea, Primates) from the Upper Miocene of Can Llobateres, Barcelona, Spain. *J Hum Evol* 1995 ; 29 : 101-139.
- Müller-Beck. Der Ort des *Homo heidelbergensis* in der Hominiden-Stratigraphie. *Frühe Menschheit und Ummelt*, 1967 ; II : 313-320.
- Müller GB and Wagner GP. Novelty in evolution : restructuring the concept. *Ann Rev Ecol Syst* 1991 ; 22 : 229-256.
- Muller HJ. Thomas Hunt Morgan (1866-1945). *Science* 1946 ; 103 : 550-551.
- Muotri A.R, Chu VT, Marchette MC, Deng W, Moran JV, Gage FH. Somatic mosaicism in neurone precursor cells mediated by L1 retrotransposition. *Nature* 2005 ; 435 : 903-910.
- Murphy WJ, Stanyon R, O'Brien SJ. Evolution of mammalian genome organization inferred from comparative gene mapping. *Genome Bio.* 2001, 2 Reviews 0005.

- Murray J.J. The inheritance of some characters in *Cepaea hortensis* and *Cepaea nemoralis* (gastropoda). *Genetics* 1963 ; 48 : 605-615.
- Murray J. and Clarke B. The inheritance of polymorphic shell characters in *Partula* (gastropoda). *Genetics* 1966 ; 54 : 1261-1277.
- Nadeau JH, Taylor B. Lengths of chromosomal segments conserved since divergence of man and mouse. *Proc Natl Acad Sci (USA)* 1984 ; 81 : 814-818.
- Nagy LM. And Grbic M. Cell lineages in larval development and evolution of holometabolous insects. In BK Hall and MH Wake (eds). *The Origin and Evolution of Larval Forms*. Academic Press, San Diego, 1999. pp. 275-300.
- Nakagawa M, Koyanagi M, Tanabe K, Takahashi K, Ichisaka T. et al. Generation of induced pluripotent stem cells without Myc from mouse and human fibroblasts. *Nature Biotechnology* 2007 ; 26 : 101-106.
- Napier J. Fossil hand bones from Olduvai Gorge. *Nature* 1962 ; 196 : 409-411.
- Nathorst AG. Carl von Linné as a geologist. *Ann Report Smiths Inst*, 1908 ; pp. 711-743.
- Nei M, Livshits G. Genetic relationships of Europeans, Asians and Africans and the origin of modern *Homo sapiens*. *Hum Hered* 1989 ; 39 : 276-281.
- Nei M, Roychoudhury AK. Genetic relationship and evolution of human races. *Evolut Biol* 1982 ; 14 : 1.59.
- Neige P, Chaline J, Chone T, Courant F, David B et al. La notion d'espace morphologique, outil d'analyse de la morphodiversité des organismes. *Géobios*, 1997 : 415-422.
- Newell ND. Revolutions in the history of life. *Special Paper Geol Soc America* 1967 ; 89 : 63-91.
- Newman MEJ. Self organized criticality, evolution and the fossil extinction record. *Proc R Soc Lond* 1996 ; 236 : 1605-1610.
- Newmann TL, Tuzun E, Morrison VA, Hauden KE, Ventura M. et al. A genome-wide survey of structural variation between human and chimpanzee. *Genome Res* 2005 ; 15 : 1344-1356.
- Ng M, and Yanofsky MF. Function and evolution of the plants MADS-box gene family. *Nat Rev Genet* 2001 ; 2 : 186-193.
- Nie W, Rens W, Wang J, Yang J. Conserved chromosome segments in hylobacter hoolock revealed by human and *H. leucogenys* paint probes. *Cytogenet Cell Genet* 2001 ; 92 : 248-253.
- Nielsen R. Difference of expression. *Nature* 2006 ; 440 : 161.
- Nielsen R, Bustamante C, Clark AG, Glanowski S, Sacton TB et al. A scan for positively selected genes in the genomes of humans and chimpanzees. *PloS Biol* 2005 ; 3 : 976-985.

- Nijhout HF. Focus on butterfly eyespot development. *Nature* 1996 ; 384 : 209-210.
- Nishihara H, Smit AF, Okada N et al. Functional noncoding sequences derived from SINEs in the mammalian genome. *Genome Res* 2006 ; 16 : 864-874.
- Noonan JP, Coop G, Kudaravalli S et al. Sequencing and analysis of Neanderthal genomic DNA. *Science* 2006 ; 314 : 1113-1118.
- Nordenskiöld E. *The History of Biology*. New York; A.A. Knopf, 1928. (translated from the Swedish edition, 1920-1924).
- Norris DO, Gern WA. Thyroxine-induced activation of hypothalamo-hypophysal axis in Neotenic Salameter Larvae. *Science*, 1976 ; 194 : 525-527.
- Northcutt RG. Ontogeny and phylogeny : a re-evaluation of conceptual relationships and some applications. *Brain Behav Evol* 1990 ; 36 : 116-140.
- Novak VJA. Neoteny as one of the general laws of evolution. In *General questions of evolution*. Novak VJA, Zemek K, (Eds) : Praha, Czechoslovak Acad. of Sciences 1983 pp 329-345.
- Nusslein-Volhard C, Wieschaus E. Mutations affecting segment number and polarity in *Drosophila*. *Nature* 1980 ; 287 : 795-803.
- O'Brien StJ, et Nash WG. Genetic mapping in mammals : Chromosome map of domestic cat. *Science* 1982 : 216 : 257-265.
- Oldham MC, Horvath S, Geschwind DH. Conservation and evolution of gene coexpression networks in human and chimpanzee brains. *Proc Natl Acad Sci (USA)* 2006 ; 103:17973-17978.
- Odin GS et Odin C. Echelle numérique des temps géologiques. *Géochroniques*, 1990 ; 35 : 12-21.
- Ohno S. *Evolution by gene and genome duplication*. New York, Springer-Verlag 1970 : 160 p.
- Olby RC. *The origins of Mendelism*. London, Constable, 1966.
- Olson MV. When less is more: Gene loss as an engine of evolutionary change. *Am J Hum Genet* 1999 ; 64 : 18-23.
- Olson MV, Varki A. Sequencing the chimpanzee genome : insights into human evolution and disease. *Nat Rev Genet* 2003 ; 4 : 20-28.
- Olson TR. Basicranial morphology of the extant hominoids and Pliocene hominids: the new material from the Hadar Formation, Ethiopia, and its significance in early human evolution and taxonomy. In *Aspects of Human Evolution*. Stringer CB (Ed), London, Taylor and Francis, 1981 pp 99-125.

- Olson TR. Cranial morphology and systematics of the Hadar formation hominids and *Australopithecus africanus*. In Delson E (Ed), *Ancestors : the hard evidence*. New York, Alan R. Liss, 1985 pp 102-119.
- Oppenoorth WFF. The place of *Homo soloensis* among fossil men. In MacCurdy GG (Ed), *Early Man*. New York, Freeport, 1937 pp 349-360.
- O'Rahily R. Guide to staging of human embryos. *Anat Anz* 1972 ; 130 : 556-559.
- Orel V et Armogathe JR. Mendel, un inconnu célèbre. Paris, Belin, 1985 : 192 p.
- Orgel LE and Crick FHC. Selfish DNA : the ultimate parasite. *Nature* 1980 ; 284 : 604-607.
- Osborn HF. *From the Greeks to Sarwin* . New York, Macmillan C°, 1894, 259 p.
- Osborn HF. *Men of the old stone age : their environment, life and art*. New York, Charles Scribner's Sons, 1915.
- Osborn HF. *Hesperopithecus*, the anthropoid primate of western Nebraska. *Nature* 1922 ; 110 : 281-283.
- Osborn HF. Why Central Asia ? *Natural History* 1926 ; 26 : 263-269.
- Osborn HF. Recent discoveries relating to the origin and antiquity of man. *Proceeding of the American Philosophical Society*, 1927a ; 66 : 373-389.
- Osborn HF. *Man rises to Parnassus : critical epochs in the prehistory of man*. Princeton, Princeton University Press, 1927.
- Osborn HF. Is the Ape-Man a Myth ? *Hum Biol* 1929 ; 1 : 4-9.
- Osborn HF. The discovery of tertiary man. *Science* 1930 ; 71 : 1-7.
- Osman Hill WC. Man's relation to the Apes. *Man* 1950 ; 50 : 161-162.
- Osman Hill WC. *Man' ancestry : a primer of human phylogeny*. London, W. Heinemann, 1954.
- Otah T. Slightly deleterious mutant substitutions in evolution. *Nature* 1973 ; 246 : 96-98.
- Otah T. Near-neutrality in evolution of genes and gene relutation. *Proc Natl Acad Sci (USA)* 2002 ; 99 : 16134-16137.
- Owen R. On the characters, principles of division, and primary groups of the class mammalian. *Journal of the Proceeding of the Linnean Society of London, Zoology*, 1857 ; 2 : 1-37.
- Owen R. *The gorilla and the negro*. The Athenaeum, 1861 : pp 395-396, 467.

- Owen R. On the anatomy of vertebrates. Mammals London, Longmans, Green, and Co. 1868, vol. 3
- Oxnard CE. Humans, apes and Chinese fossils : new implications for human evolution. Hong Kong University Press, 1985.
- Oxnard CE. Fossils, teeth and sex : new perspectives on human evolution. Seattle University of Washington Press, 1987.
- Paley W. Théologie naturelle, (1802), traduction française CH Pictet (1804). In Drouin JM et Lenay C, Théories de l'évolution, une anthologie, Paris, Presses Pocket, 1990.
- Palmer RW. Note on the lower jaw and ear ossicles of a foetal Premeles. Anatomischer Anzeiger. 1913 ; 43 : 510-515.
- Panchen AL. Etienne Geoffroy St Hilaire : father of “evo-devo” ? Evolution & Développement 2001 ; 3 : 41-48.
- Panganiban G, Irvine SM, Lowe C, et al. The origin and evolution of animal appendages. Proc Natl Acad Sci (USA) 1997 ; 94 : 5162-5166.
- Papayannopoulos V, Tomlinson A, Panin VM, Rauskolb C, Ivryne KD. Dorsal ventral signaling in the Drosophila eye. Science 1998 ; 281 : 2031-2034.
- Panopoulou G, Poustka AJ. Timing and mechanism of ancient vertebrate genome duplications – the adventure of a hypothesis. Trends Genet 2005 ; 21: 559-567.
- Parfitt SA, Barendregt RW, Breda M, Candy I, Collins MJ and al. The earliest record of human activity in northern Europe. Nature 2005 ; 438 : 1008-1012.
- Partridge TC, Schauw J, Heslop D, Clarke RJ. The new hominid skeleton from Sterkfontein, South Africa ; age and preliminary assessment. J Quat Sci 1999 ; 14 : 293-298.
- Patel NH. Developmental evolution : insights from studies of insect segmentation. Science 1994 ; 266 : 581-590.
- Patou-Mathis M. Néandertal. Sciences et Vie, HS, N° 2351, 2006 : 66-71.
- Patterson B. The geologic history of non hominid primates in the old world. Hum Biol 1954 ; 26 : 191-209.
- Patterson B, Howells WW. Hominid humeral fragment from early Pleistocene of Northwestern Kenya. Science 1967 ; 156 : 64-66.
- Patterson B, Behrensmeyer AK, Sill WD. Geology and fauna of a new Pliocene locality in North-Western Kenya. Nature 1970 ; 226 : 918-921.
- Patterson C. Molecules and morphology in evolution : conflict of compromise ? Cambridge, MA, Cambridge University Press, 1987.

- Patterson N, Richter DJ, Gnerre S, Lander ES, Reich D. Genetic evidence for complex speciation of humans and chimpanzees. *Nature* 200 ; 44 : 1103-1108.
- Patterson RT et Smith AB. Evidence of self-organization in planktic foraminiferal evolution : implications for interconnectedness of paleoecosystems. *Geology* 1996 ; 24 : 215-218.
- Paul CRC, Smith AB. The early radiation and phylogeny of echinoderms. *Biol Rev* 1984 ; 59: 443-481.
- Pearson K. Walter Frank Raphael Weldon, 1860-1906. *Biometrika* 1906 ; 5 : 1-52.
- Peaton AE, Evsikov AV, Graber JH, de Vries VN, Holbrook AE, Solter D, Knowles BB. Retrotransposons regulated host genes in mouse oocytes and preimplantation embryos. *Dev Cell* 2004 ; 7 : 597-606.
- Pei WC. Peking man. *Nature* 1936 ; 138 : 1056.
- Pei WC. The fifth skull of Peking man. *Nature* 1937 ; 139 : 109-110.
- Pennisi E et Rough W. Developing a new view of evolution. *Science* 1997 ; 277 : 34-37.
- Pennisi E. Brain evolution on the far side. *Science* 2006, 314 : 244-245.
- Pennisi E. Hidden genetic variation yields caterpillar of a different color. *Science* 2006 ; 311 : 591.
- Pennisi E. The dawn of stone age genomics. *Science* 2006 ; 314 : 1068-1071.
- Pennisi E. Jumping genes hop into the evolutionary limelight. *Science* 2007 ; 317 : 894-895.
- Pereira V. Gene history repeats itself. *Heredity* 2004 ; 93 : 3-4.
- Perlès C. *Préhistoire du feu*, Paris, Masson, 1977, 180 p.
- Perry GH, Tchinda J, Mc Grath SD, Zhang J, Picker SR, and al. Hotspots for copy number in chimpanzees and humans. *Proc Natl Acad Sci (USA)* 2006 ; 103 : 8006-8011.
- Petkov CI, Kayser C, Steudel T, Whittigstall K, Augath M, Logothetis NK. A voice region in the monkey brain. *Nature Neuroscience* 2008 ; 11 : 367-374.
- Pevzner P and Tesler G. Genome rearrangements in mammalian evolution : lessons from human and mouse genomes. *Genome Res* 2003 ; 13 : 37-45.
- Philip J. Une extinction dans les mers tropicales de l'ère secondaire. *Pour la Science* 2000 ; numéro hors série : 86-93.
- Piatelli-Palmarini ML. Evolution, selection and cognition : from learning to parameter setting in biology and the study of language. *Cognition* 1989 ; 31 : 1-44.
- Pichot A. *La naissance de la science*, Paris, Gallimard, Folio-Essais, 1991, 2 vol.

- Pichot A. Histoire de la notion de vie. Paris, Gallimard, 2004, 973 p.
- Pickford M. Late Miocene sediments and fossils from the Northern Kenya Rift Valley. *Nature* 1975 ; 256 : 279-284.
- Pickford M. New higher primate fossils from the Middle Miocene deposits at Majiwa and Kaloma, Western Kenya. *Am J Phys Anthropol* 1982 ; 58 1-19.
- Pickford M. A new look at *Kenyapithecus* based on recent discoveries in Western Kenya. *J Hum Evol* 1985 ; 14 : 113-143.
- Pickford M. Sexual dimorphism in Proconsul. In Pickford M, and Chiarelli B, (Eds). *Sexual dimorphism in primates*. Florence, Il Sedicesimo, 1986 : 133-170.
- Pickford M. Hominoids from the Miocene of East Africa and the phyletic position of *Kenyapithecus*. *Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie*, 1986 ; 76 : 115-130.
- Pickford M. The geochronology of Miocene higher primate faunas of East Africa. In Else JG, and Lee PC, (Eds). *Primate evolution*, Cambridge, MA, Cambridge University Press, 1986 pp 19-33.
- Pickford M. The diversity, zoogeography and geochronology of monkeys. *Hum Evol* 1987 ; 2: 71-89.
- Pickford M. Geology and fauna of the middle Miocene hominoid site at Muruyr, Baringo District, Kenya. *Hum Evol* 1988 ; 3 : 381-390.
- Pickford M. Biostratigraphic correlation of the Middle Miocene mammal locality of Jabal Zaltan, Libya. In Salem MJ (Ed), *The Geology of Libya*, Amsterdam, Elsevier 1991 pp 1483-1490.
- Pickford M. Dater les anthropoïdes néogènes de l'Ancien Monde : une base essentielle pour l'analyse phylogénétique, la biogéographie et la paléoécologie. *Primatologie*, 1998 ; 1 : 27-92.
- Pickford M, Moyà-Solà S, Köhler M. Phylogenetic implications of the first African Middle Miocene hominoid frontal bone from Otavi, Namibia. *CR Acad Sci Paris, Sér IIa*, 1997 ; 325 : 459-466.
- Pickford M, Senut B, Conroy GC and Mein P. Phylogenetic position of *Otavipithecus* : questions of methodology and approach. In Thierry B, Anderson JR, Roeder JJ and Herrenschildt N, (Eds). *Current Primatology* 1994 ; Vol. 1 : 265-272.
- Pickford M, Senut B. The geological and faunal context of Late Miocene hominid remains from Ludeino, Kenya. *CR Acad Sci Paris, Ser IIa*, 2001 ; 332 : 145-152.
- Pickford M, Senut B. Hominoid teeth with chimpanzee-and gorilla- like features from the Miocène of Kenya : implications for the chronology of ape-human divergence and biogeography of Miocene hominids. *Anthropol Sc* 2005 ; 113 : 95-102.

Picq P. L'articulation temporo-mandibulaire d'*Australopithecus afarensis*. CR Acad Sci Paris série II 1985 ; 300 : 469-474.

Picq P. A la recherche des premiers hommes. In Des fossiles, des outils et des incertitudes in Coppens Y, Picq P (Eds) Aux origines de l'humanité, Paris, Fayard, 2004 ; pp 266-299.

Picq P. Les origines de l'homme, Paris, Ed. Taillandier, 2005, 264 p.

Picq P. Faits et causes pour l'évolution. Epistémologie. Pour la Science 2007 ; 357 : 40-49.

Pilbeam DR. Man's earliest ancestors. Science Journal 1967 ; 3 : 47-53.

Pilbeam DR. The earliest hominids. Nature 1968 ; 219 : 1335-1338.

Pilbeam D. Tertiary pongidae of East Africa : evolutionary relationships and taxonomy. Bulletin of the Peabody Museum of Natural History, 1969 ; 31 : 186 p.

Pilbeam DR. Middle Pleistocene hominids. In Burtzer KW, and Isaac GLL (Eds) After the australopithecine : stratigraphy, ecology and culture change in the middle Pleistocene. The Hague, Mouton ; 1975 pp 809-856.

Pilbeam DR. New hominoid skull material from the Miocene of Pakistan. Nature 1982 ; 295 : 232-234.

Pilbeam DR. Hominoid evolution and hominoid origins. Am Anthropol 1986 ; 88 : 295-312.

Pilbeam DR. Genetic and morphological records of the Hominoidea and hominid origins: a synthesis. Mol Phylogenet Evol 1996 ; 5 : 155-168.

Pilbeam DR. Research on Miocene hominoids and hominid origins: the last three decades. In Begun DR, Ward CV, Rose MD, (Eds), Function, Phylogeny, and Fossils: Miocene Hominoid Evolution and Adaptations. New York, Plenum Press, 1997 pp 13-28.

Pilbeam DR. Hominoid systematics: the soft evidence, Proc Natl Acad Sci (USA) 2000 ; 97 : 10684-10686.

Pilbeam DR. Perspectives on the Miocene Hominoidea, In Hartwig W (Ed.), The Primate Fossil Record, Cambridge, MA, Cambridge University Press, Cambridge, 2002, pp. 303-310.

Pilbeam DR and Simons EL. Some problems of hominid classification. American Scientist, 1965 ; 53 : 237-259.

Pilbeam DR and Simons EL. Humerus of *Dryopithecus* from St-Gaudens, France. Nature 1971 ; 229 : 408-409.

Pilbeam D, Young N. Hominoid evolution : synthesizing disparate data. CR Palevol 2004 ; 3 : 305-321.

Pilgrim GE. New Siwalik primates and their bearing on the question of the evolution of man and the anthropoidea. Records of the Geological Survey of India 1915 ; 45 : 1-74.

- Pilgrim GE. A *Sivapithecus* palate and other primate fossils from India. Memoirs of the geological survey of India, Palaeontologia India, 1927 ; 14 :1-74.
- Pinker S. The language instinct. New York, William Morrow and Co, 1994.
- Pinker S, and Bloom P. Natural language and natural selection. Behavioral and Brain Science 1990 ; 13 : 707-784.
- Piveteau J. Les théories sur l'origine de l'homme avant et après Darwin. Ex. Du Bulletin De l'Anthropologie, Paris, , Masson Ed. 1927 ; 37: 356-380.
- Piveteau J. L'évolution humaine. Bulletin de l'Académie internationale de Philosophie des Sciences, 1954 ; série A ; 8 : 49-61.
- Piveteau J. Traité de paléontologie, primates et paléontologie humaine. Paris, Masson, 1957 ; tome VII.
- Piveteau J. La paléontologie de l'hominisation. In, Les processus de l'hominisation. Paris, CNRS, 1958 : 167-178.
- Piveteau J. L'origine de l'Homme. Paris, Hachette, 1962.
- Piveteau J. Des premiers vertébrés à l'homme. Paris, Albin Michel, 1963 pp 212.
- Piveteau J. Origine et destinée de l'homme. Paris, Masson, 1973.
- Piveteau J. Origine et destinée de l'homme. Paris, Masson, 2d ed. 1983.
- Plagnol V, Wall JD. Possible ancestral structure in human populations. PloS Genet 2006 ; 2 : 105.
- Plate L. Prinzipien der Systematik mit besonderer Berücksichtigung des Systems der Tiere. Kultur der Gegenwart, 1914 ; 3 : 119-159.
- Platnick NI. Philosophy and the transformation of cladistics. Syst Zool 1979 ; 28 : 537-546.
- Pollack JR, Salama SR, King B et al. Genome-wide analysis of DNA copy-number changes using cDNA microarrays. Nat Genet 1999 Sep ; 23 : 41-6.
- Pollard KS, Salama SR, Lambert N. et al. An RNA gene expressed during cortical development evolved rapidly in humans. Nature 2006 ; 443 : 167-172.
- Pollard KS, Salama SR, King B, Kern AD, et al. Forces shaping the fastest evolving regions in the human genome. PloS Genet 2006 ; 2 : e168.
- Pollard KS, Salama SR, Lambert N et al. An RNA gene expressed during cortical development evolved rapidly in humans. Nature 2006 ; 443 : 167-172.
- Polly PD. Development with a bite. Nature 2007 ; 449 : 413-415.

- Pope GG, and Cronin JE. The asian hominidae. *J Hum Evol* 1984 ; 13 : 377-396.
- Popesco MC, MacLaren EJ, Hopkins J, et al. Human Lineage-specific amplification, selection, and neuronal expression of DUF1220 domains. *Science* 2006 ; 313 pp 1304-1307.
- Popper K. La quête inachevée. Paris, Calmann-Levy, 1981, 335 p.
- Portman A. Die Tragseiten des Primaten und die Dauer des Schwangerschaft beim Menschen: ein problem der vergleichen Biologie. *Rev Suisse Zool* 1941 ; 48 : 511-518.
- Potts R, Behrensmeyer AK, Ditchfield P. Paleolandscape variation and early Pleistocene hominid activities : members 1 and 7, Olorgesailie formation Kenya. *J Hum Evol* 1999; 37 : 747-788.
- Poulton EB. *Essays on Evolution*. Oxford, Clarendon Press, 1908a.
- Poux C., T. van Rheede, O. Madsen, W. de Jong, Sequence gaps join mice and men phylogenetic evidence from deletions in two proteins, *Mol Biol. Evol* 2002 ; 19 : 2035-2037.
- Prabhakar S, Noonan JP, Paabo S, Rubin EM. Accelerated evolution of conserved noncoding sequences in humans. *Science* 2006 ; 314 : 786.
- Prat S. Problème taxinomique des premiers représentants du genre *Homo*. Etudes crâniennes des individus d'Olduvai et de Koobi For a. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*, 1997 ; 9 : 251-266.
- Prat S, Marchal F. Les premiers représentants du genre *Homo* en Afrique. Paris, Artcom, 2001, 199 p.
- Prather JF, Peters S, Nowick S, Mooney R. Precise auditory-vocal mirroring in neurons for learned vocal communication. *Nature* 2008 ; 451 : 305-307.
- Preuss TM. What's human about the human brain? In: Gazzaniga MS, editor. *New cognitive neurosciences*. 2nd edition. Cambridge, MA, MIT Press. 2000 : pp 1219–1234.
- Preuss TM, Caceres M, Oldham MC, Geschwind DH. Human brain evolution: Insights from microarrays. *Nat Rev Genet* 2004 ;5: 850–860.
- Prince VE, Jolly J, Ekker M, Ho RK. Zebrafish Hox genes : genomic organization and modified colinear expression patterns in the trunk. *Development* 1998 ; 125 : 407-420.
- Pritchard JK, Przeworski M. Linkage disequilibrium in humans : models and data. *Am J Hum Genet* 2001 ; 69 : 1-14.
- Prochiantz A. *Les stratégies de l'embryon*. Paris, Presses Universitaires de France, 1988, 165 p.
- Provine WB. *Sewall Whright and Evolutionary Biology*. Chicago, University of Chicago Press, 1986.

- Ptak SE, Hinds DA, Koehler K et al. Fine-scale recombination patterns differ between chimpanzees and humans. *Nat Genet* 2005 ; 37 : 429-434.
- Pycraft WP. On the calvaria found at Boskop, Transvaal, in 913 and its relationship to cromagnard and negroid skulls. *Journal of the Royal Anthropological Institute*, 1925 ; 55 : 179-198.
- Pycraft WP. Rhodesian man. Description of the skull and other human remains from broken hill. In Pycraft WP, et al. (Eds), *Rhodesian man and associated remains*. London British Museum of Natural History, 1928 : 1-51.
- Quatrefages A. de. *Darwin et ses précurseurs français, étude sur le transformisme*. Paris,. F. Alcan, 2e édition, 1892, 295 p.
- Quatrefages A. de. *Les émules de Darwin*. Paris, F. Alcan, 1894, Tome second, 287 p.
- Radinsky L. The fossil evidence of anthropoid brain evolution. *Am J Phys Anthropol* 1974 ; n.s. 41 : 15-27.
- Raff RA. *The Shape of Life*. Chicago, The University of Chicago Press, 1996.
- Raff RA. Evo-devo : the evolution of a new discipline. *Nat Rev Genet* 2000 ; 1 : 74-79.
- Raff RA, Kaufman TC. *Embryos, genes, and evolution. The developmental-genetic basis of evolutionary change*. New York, Macmillan Pub. C°, 1983, 395 p.
- Rage JC et Escuillie F. Un nouveau serpent bipède du Cénomaniens (Crétacé). Implications phylétiques. *CR Acad Sci Paris*, 2000 ; 300 : 513-520.
- Rak Y. *The Australopithecus Face*. New York, Academic Press; 1983, 169 p.
- Rak Y. Australopithecine taxonomy and phylogeny in light of facial morphology. *Am J Phys Anthropol* 1985a ; 66 : 281-287.
- Rak Y. Systematic and functional implications of the facial morphology of *Australopithecus* and *Homo*. In Delson E, (Ed), *Ancestors : the hard evidence*, New York, Alan R. Liss, 1985 b pp 168-170.
- Rak Y, Ginzburg A, Geffren E. Gorilla-like anatomy on *Australopithecus afarensis* mandibles suggests *A. Afarensis* link to robust australopiths. *Proc Natl Acad Sci (USA)* 2007 ; 104 : 6568-6572.
- Ramakers GJ. Rho proteins and the cellular mechanisms of mental retardation. *Am J Med Genet* 2000 ;94 : 367-371.
- Rasmond R. *Les neveux des dinosaures ou les hasards de l'évolution*. Bruxelles, Université de Bruxelles, Ellipses, 1990, 209 p.
- Rasmussen DT. Early catarrhines of the African Eocene and Oligocene. In: Hartwig WC, (Ed), *The Primate Fossil Record*. Cambridge, MA, Cambridge University Press, , 2002, pp. 203-220.

- Rat P. La tectonique des plaques confrontée à la dynamique externe. Bull Soc Géol France, 1984 ; 7 : 377-390.
- Raup DM, Michelson A. Theoretical morphology of the coiled shell. Science 1965 ; 147 : 1294-1295.
- Raup DM. Taxonomic survivorship curves and Van Valen's Law. Paleobiology 1975 ; 1 : 82-96.
- Ray J. Physico Theological Discourses, London, 3<sup>rd</sup> ed., 1713.
- Raynaud A. Developmental mechanisms involved in the embryonic reduction of limbs in reptiles. Int J Dev Biol 1990 ; 34 : 233-243.
- Raynal-Roques A. La botanique redécouverte. Paris, Belin, INRA, 1994, 511 p.
- Read DW. Primate phylogeny, neutral mutations and molecular clocks. Syst Zool, 1975 ; 24 : 209-211.
- Rechenmann F. Retracer l'histoire évolutive. La Recherche 2008 ; 415 : 98-99.
- Reck H. Erste Vorläufige Mitteilung über den Fund eines fossilen Menschenskeletts aus Zentralafrika. Sitz Der Ges Naturf Freunde, 1914 ; n° 3.
- Redon R, Ishikawa S, Fitch KR, Feuk L, Perry GH, and al. Global variation in copy number in the human genome. Nature 2006 ; 444 : 444-454.
- Reich DE, Cargill M, Bolk S et al. Linkage disequilibrium in the human genome. Nature 2001 ; 411 : 199-204.
- Reik W. Stability and flexibility of epigenetic gene regulation in mammalian development. Nature, 2007 ; 447 : 425-432.
- Reilly SM, Wiley EO, Meinhardt DJ. An integrative approach to heterochrony : the distinction between interspecific and intraspecific phenomena. Biol J Linn Soc 1997 ; 60 : 119-43.
- Reims I, Frasch M. The dorsocross T-box genes are key components of the regulatory network controlling early cardiogenesis in Drosophila. Development 2005 ; 132 : 4911-4925.
- Relethford JH, Horpending. Craniometric variation, genetic theory, and modern human origin. J Phys Anthropol 1994, 95 : 249-270.
- Relethford JH. Genetic and modern human origins. Evol Anthropol, 1995 ; 4 : 53-63.
- Relethford JH. Models, predictions and the fossil record. Evol Anthropol 1995 ; 48 : 7-10.
- Relethford JH. Genetics and the search for modern human origins. New York, Wiley-Liss, 2001b.

- Rensch B. Neuere probleme der Abstammungslehre. Stuttgart, F. Enke, 1947.
- Rensch B. Evolution above the Species Level. New York, Colombia University Press, 1960, 419 p .
- Rettenberger G. et al. Visualisation of the conservation of synteny between humans and pigs by heterologous chromosomal painting. *Genomics* 1995 ; 26 : 372-378.
- Rettenberger G, Klett C, Zechner U, et al. Zoo-fish analysis : cat and human karyotypes closely resemble the putative ancestral mammalian karyotype. *Chromosome Res* 1995 ; 3 : 479-486.
- Rice WR, Chippindale AK. Sexual recombination and the power of natural selection. *Science* 2001 ; 294 : 555-559.
- Ricqlès A et le Guyader H. L'origine des innovations dans le monde animal. *Pour la Science* 2000 ; hors série : 20-26.
- Richard F, Lombard M, Dutrillaux B. Reconstruction of the ancestral karyotype of eutherian mammals. *Chromosome Res* 2003 ; 11 : 605-618.
- Richard GD : Genetic, physiologic and ecogeographic factors contributing to variation in *Homo sapiens*: *Homo floresiensis* reconsidered. *J.Evol Biol* 2006 ; 19 : 1744-1767.
- Richardson MK, Hanken J, Gooneratne ML, Pieau C, Raynaud A, Selwood L, Wright GM. There is no highly conserved embryonic stage in the vertebrates : implications for current theories of evolution and development. *Anat Embryol* 1997 ; 196 : 91-106.
- Richardson MK and Chipman AD. Developmental Constraints in a Comparative Framework : a Test Case Using Variations in Phalanx Number During Amniote Evolution. *J Exp Zool* 2003 ; 296B : 8-22.
- Ricqlès A. de. Croissance périodique, ontogenèse et phylogenèse et stratégies démographiques : le cas des reptiles captorhinomorphes. *Société Zoologique De France*, 1980 ; 105 : 363-369.
- Richmond BG, and Strait DS. Evidence that humans evolved from a knuckle-walking ancestor. *Nature*, 2000 ; 404 : 382-385.
- Richmond BG, and Strait DS. Knuckle-walking hominid ancestor : a reply to Corruccinci and McHenry. *J Hum Evol* 2001 ; 40 : 513-520.
- Richmond BG, Aiello LC, Wood BA. Early hominin limb proportions. *J Hum Evol* 2002 ; 43: 529-548.
- Richmond BG, Jungers WL. *Orrorin tugenensis* femoral morphology and the evolution of hominin bipedalism. *Science* 2008 ; 319 : 1662-1665.
- Ricklan DE. Functional anatomy of the hand of *Australopithecus africanus*. *J Hum Evol* 1987; 16 : 643-664.

- Riedl R. Order in living organisms. New-York, John Wiley & Sons, 1978, 313 p.
- Rigaud JP, Texier PJ, Parkington J, Poggenpoel C. Le mobilier stillbay et Howiesons Poort de l'abri Diepkloof. La chronologie du Middle Stone Age sud-africain et ses implications. CR Palevol 2006 ; 5 : 839-849.
- Rightmire GP. The tempo of change in the evolution of mid-Pleistocene Homo. In Delson E, (Ed), Ancestors : The Hand evidence, New York, Alan R. Liss, 1985 pp 255-264.
- Rightmire GP. Species recognition and *Homo erectus*. J Hum Evol 1986 ; 15 : 823-826.
- Rightmire GP. *Homo erectus* and later middle Pleistocene humans. Ann Rev Anthropol 1988 ; 17 : 239-259.
- Rightmire GP. The evolution of *Homo erectus* : comparative Anatomical Studies of an Extinct Human Species. Cambridge, Cambridge University Press. 1990.
- Rightmire GP. Variation among early *Homo* crania from Olduvai Gorge and the Koobi Fora region. Am J Phys Anthropol 1993 ; 90 : 1-33.
- Rightmire GP. The relationship of *Homo erectus* to later Middle Pleistocene hominids. In Franzen JL, (Ed), 100 years of Pithecanthropus : the *Homo erectus* problem. Courier Forschungs-Institut Senckenberg, 171. 1994 pp 319-326.
- Rightmire GP. Human evolution in the middle Pleistocene : the role of *Homo heidelbergensis*. Evol Anthropol 1998 ; 6 : 218-227.
- Rijili F, Mark M, Lakkaraju S, Diederich A, Dollé P, Chambon P. A homeotic transformation is generated in the rostral branchial region of the head by disruption of *Hoxa-2*, which acts as a selector gene. Cell 1993 ; 75 : 1333-1349.
- Rizzolatti G, Fadiga L, Gallese V, Fogassi L. Premotor cortex and the recognition of motor actions. Cognitive Brain Research 1996 ; 3 : 131-141.
- Roberts J. Control mechanisms of Carboniferous brachiopod zones in eastern Australia. Lethaia 1981 ; 14 : 123-134.
- Robertz JS. Interpreting the homeobox : metaphors of gene action and activation in development and evolution. Evol Dev 2001 ; 3 : 287-295.
- Robinet, Jean-Baptiste-René. Parallèle de la condition et des facultés de l'homme avec la condition et les facultés des autres animaux. Bouillon : Aux dépens de la Société Typographique, 1769, 272p.
- Robinson JT. Meganthropus, australopithecines and hominids. Am J Phys Anthropol 1953a ; 11 : 1-38.
- Robinson JT. *Telanthropus* and its phylogenetic significance. Am J Phys Anthropol 1953b ; 11 : 445-501.

- Robinson JT. The general and species of the australopithecinae. *Am J Phys Anthropol* 1954a ; 12 : 181-200.
- Robinson JT. Prehominid dentition and hominid evolution. *Evolution* 1954b ; 8 : 324-334.
- Robinson JT. Further remarks on the relationship between *Meganthropus* and Australopithecines. *Am J Phys Anthropol* 1955 ; 13 : 429-445.
- Robinson JT. The Australopithecines and their bearing on the origin of man and of stone tool-making. *South African Journal of Science* 1961 ; 57 : 3-13.
- Robinson JT. The origin and adaptive radiation of the Australopithecines. In Kurth G, (Ed.), *Evolution and Hominisation*. Stuttgart, G. Fischer Verlag 1962 pp 120-140.
- Robinson JT. Adaptive radiation in the australopithecines and the origin of man. In Howell FC, and Bourlière F. (Eds), *African Ecology and Human Evolution*. Chicago, Aldine, 1963, pp 385-416.
- Robinson JT. Variation and the taxonomy of the early Hominids. *Evol Biol* 1967 : 69-100.
- Robinson JT. The origin and adaptive radiation of the Australopithecines. In *Evolution and Hominisation*, 1968 ; 2ème ed. pp 150-175.
- Robinson JT. *Early hominid posture and locomotion*. Chicago, University of Chicago Press, 1972.
- Robinson RA. Species diversity among agnostoid trilobites. *Fossils and Strata* 1975 ; 4 : 219-226.
- Rocchia R, et Robin E. L'origine extraterrestre de la crise Crétacé-Tertiaire. *Pour la Science*, hors série, 2000 : 100-110.
- Roche H, Tiercelin JJ. Découverte d'une industrie lithique ancienne in situ dans la formation d'Hadjar, Afar central, Ethiopie, *CR Acad Sci Paris, Série D* 284, 1977 : 1871-1874.
- Rockman MV, Hahn MW, Soranzo N, Zimprich F, Goldstein DB, Wary GA. Ancient and recent positive selection transformed opioid cis-regulation in humans. *PloS Biol* 2005 ; 3, e387 : 2208-2219.
- Roebroeks W. Life on the Costa del Cromer. *Nature* 2005 ; 438 : 921-922.
- Roger J. *Les sciences de la vie dans la pensée française du XVIIè et XVIIIè siècles*. Paris, Armand, 1963.
- Rogers J. The phylogenetic relationships among *Homo*, Pan and Gorilla. A population genetics perspective. *J Hum Evol* 1993 ; 25 : 201-215.
- Rohlf FJ, Bookstein FL. *Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop*. Univ. Michigan Mus. Ann. Arbor, 1990.

Romanes GJ. Darwin, and after Darwin : an Exposition of the Darwinian Theory and a Discussion of Post-Darwinian Questions. Chicago, Open Court Publishing Co. 1892-1897 vols. 1-3.

Romanes GJ. An Examination of Weismannism. London, Longmans, Green, 1893.

Ron H, Levi S. When did hominids first leave Africa ? New high-resolution paleomagnetic evidence from the Erk-El-Ahmar formation, Israel. *Geology* 2001 ; 29 : 887-890.

Rose MD. Bipedal behaviour of olive baboons (*Papio anubis*) and its relevance to an understanding of the evolution of human bipedalism. *Am J Phys Anthropol* 1976 ; 44 : 247-262.

Rose MD. Miocene hominoid post-cranial morphology. Monkey-like, ape-like, neither or both ? In Ciochon R, et Corruccini R : New interpretation of ape and human ancestry. New York, Plenum press 1983, pp 405-417.

Roth G, Wake DB. Trends in the functional morphology and sensorimotor control of feeding behavior in salamanders : an example of the role of internal dynamics in evolution. *Acta Biotheoretica*, 1985 ; 34 : 175-192.

Ruhlen M. L'Origine des langues. Belin, 1996.

Rutherford SL and Lindquist S. Hsp90 as a capacitor for morphological evolution. *Nature* 1998 ; 396 : 336-342.

Ruvkun G et Giusto J. The *Caenorhabditis elegans* heterochronic gene *lin-14* encodes a nuclear protein that forms a temporal developmental switch. *Nature* 1989 ; 338 : 313-319.

Ruvolo M. Molecular evolutionary processes and conflicting gene trees : the hominoid case. *Am J Phys Anthropol* 1994 ; 94 : 89-114.

Ruvolo M., Molecular phylogeny of the hominoids: inference from multiple independent DNA sequence data sets. *Mol Biol Evol* 1997 ; 14 : 248-265.

Saban R. Les veines méningées moyennes des australopithèques. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*, 1983 ; 10 : 313-324.

Samonte RV, Eichler EE. Segmental duplications and the evolution of the primate genome. *Nat Rev Genet* 2002 ; 3 : 65-72.

Sanchez-Mazas A. Les origines de l'homme au coeur de ses gènes. *Pour la Science* 2007 ; 57 : 27-33.

Santangelo AM, de Souza FSJ, Franchini LF, Bumashny VF, Low MJ, Rubinstein M. Ancient Exaptation of a CORE-SINE Retroposon into a Highly Conserved Mammalian Neuronal Enhancer of the Propiomelanocortin Gene. *PloS Genet* 2007 ; 3, e166 : 1-14.

Sarich VM. Hominid origins : an immunological view. In Washburn SL, and Jay PC, (Eds), *Perspectives on Human Evolution*. New York, Holt, Rinehart & Winston, 1968 pp 94-121.

Sarich VM. Primate systematics with special reference to old world monkeys. In, Napier JR, and Napier PH, (Eds), Old World Monkeys : Evolution, Systematics, and Behavior. New-York, Academic Press 1970 pp 175-226.

Sarich VM. Mammalian systematics : twenty-five years among their albumins and transferrins. In : Szalay F, Novacek M, McKenna M, (Eds), Mammal Phylogeny ; Placentals, New-York, Springer-Verlag, 1993 pp 103-114.

Sarich VM and Cronin JE. Molecular systematics of the Primates. In Molecular anthropology, Goodman M, and Tashian RE (Eds). New York, Plenum, 1976 pp 141-170.

Sarich and Wilson AC. Immunological time scale for hominid evolution. Science 1967 ; 158 : 1200-1203.

Sartono S. *Homo (Pithecanthropus) erectus*. Le débat sans fin. L'Anthropologie 1991 ; 95 : 123-136.

Sassone-Corsi P. Molecular clocks : mastering time by gene regulation. Nature 1998 ; 392 : 871-874.

Sawyer JR, Hozier JC. High resolution of mouse chromosomes : banding conservation between mouse and man. Science 1986 ; 232 : 1632-1635.

Schaaffhausen H. Zur Kenntniss der ältesten Rassenschädel. Arch für Anat 1858 ; 453-477.

Schaaffhausen H. On the primitive form of the human skull. Anthropol Rev 1868 ; 6 : 412-431.

Schafersman SD. Anatomy of a controversy : Halsead versus the British Museum (Natural History). In Gedfrey LR, (Ed) What Darwin Began : Modern Darwinian and Non-Darwinian Perspectives on Evolution. Boston, Allyn and Bacon, 1985 pp 186-219.

Schepers GWH. The South African Fossil Ape-Men : the australopithecines, Part II, The endocranial casts of the South African Ape-Men. Pretoria, Transvaal Museum Memoir N° 2, 1946 pp 165-275.

Schertan H, Cremer T, Arnason U, et al. Comparative chromosome painting discloses homologous segments in distantly related mammals. Nat Genet 1994 ; 6 : 342-347.

Schlichting C.D., Pigliucci M. Phenotypic evolution : a reaction norm perspective. Sunderland/Mas Sinauer, 1998, 387 p.

Schlosser M. Die Affen, Lemuren, Chiropteren, Insectivoren, Marsupialier, Creodonten und Carnivoren des EuroPäischen Tertiärs. Beiträge zur Paläontologie österreich-Ungarns und des Orients, 1888 ; 6 : 1-224.

Schlosser M. Die Fossilen Säugetiere Chinas. Abh Bayer Ak Wiss Munchen, 1903 ; 22 : 3-220.

Schmidt O. Die Säugethiere in ihrem Verhältniss zur Vorwelt. Leipzig, FA Brockhaus, 1884.

- Schmidt O. The doctrine of descent and Darwinism, London, Kegan Paul, Trench), 7<sup>th</sup> edition 1887.
- Schoen MA. Cranial capacity of *Oreopithecus*. Science 1960 ; 132 : 670-672.
- Schultz AH. Growth studies on Primates bearing upon man's evolution. Am J Phys Anthropol 1924 ; 7 : 149-164.
- Schultz AH. The skeleton of the trunk and limbs of higher primates. Hum Biol 1930 ; 2 : 303-438.
- Schultz AH. Characters common to higher primates and characters specific for man. Quart Rev Biol, 1936 ; 11 : 259-283, 425-455.
- Schultz AH. The specializations of man and his place among the catarrhine primates. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology. 1950 ; 15 : 37-53.
- Schultz AH. The physical distinctions of man. "Proceedings of the American Philosophical Society. 1950 ; 94 : 428-449.
- Schultz AH. Einige Beobachtungen und Masse am Skelett von *Oreopithecus*. S f. Morph Anthr 1960 ; 50 : 136-149.
- Schultz AH, Vertebral column and thorax. Primatologia 1961 ; 4 :1-66.
- Schultz A.H., The Recent Hominoid Primates. In Washburn SL, Jay PC, (Eds), Perspectives on Human Evolution. New York, Holt, Rinehart, and Winston, 1968 pp. 122-195.
- Schultz AH. Les Primates. Lausanne, Rencontre, 1972, 383 p.
- Schratt GM. A brain-specific microRNA regulates dendritic spine development. Nature 2006 ; 439 : 283-289.
- Schwalbe G. Studien über *Pithecanthropus erectus* Dubois. Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie, 1899 ; 1 : 16-240.
- Schwalbe G. Studien zur Vorgeschichte des Menschen. Stuttgart, E. Schweizerbartsche, 1906.
- Schwalbe G. The descent of man. In Seward AC, (Ed), Darwin and Modern Science, Cambridge, MA, Cambridge University Press, 1909 pp 112-136.
- Schwartz E. On the local races of the chimpanzee. Annals and Magazine of Natural History, 1934 ; 13 : 576-583.
- Schwarz E. The Sterkfontein Ape. Nature 1936 ; 138 : 969.
- Schwartz JH. The evolutionary relationships of man and orang-utans. Nature 1984 ; 308 : 501-505.
- Schwartz JH, Tattersall I. Whose teeth ? Nature 1996 ; 381 : 201-202.

Schwartz J.H. *Lufengpithecus* and hominoid phylogeny: problems in delineating and evaluating phylogenetically relevant characters. In: Begun DR, Ward CV, Rose MD (Eds), *Function, Phylogeny, and Fossils : Miocene Hominoid Evolution and Adaptations*, New-York, Plenum Press, 1997 pp 363-388.

Schwenk K. A utilitarian approach to evolutionary constraint. *Zoology* 1994/95 ; 98 : 251-262.

Schwenk K and Wagner G. Function and evolution of phenotypic stability connecting pattern to process. *Amer Zool* 2001 ; 41 : 552-563.

Scott MP and Weiner AJ. Structural relationships among genes that control development : sequence homology between the Antennapedia, Ultrabithorax and fushi tarazu loci of *Drosophila*. *Proc Natl Acad Sci (USA)* 1984 . 81 :4115-4119.

Seilacher A. Divergent patterns in pelacypod shells. *Lethaia* 1972 ; 5 : 325-343.

Semendeferi K. and al. Humans and great apes share a large frontal cortex. *Nat Neurosci* 2002; 5 : 272-276

Sen SK, Han K, Wang J, Lee J, Wang H, et al. Human genomic deletions mediated by recombination between *Alu* elements. *Am J Hum Genet* 2006 ; 79 : 41-53.

Senut B. Contribution à l'étude de l'humérus et de ses articulations chez les Hominidés plio-pléistocène, thèse de 3ème cycle, Université Pierre et Marie Curie, Paris-6, 1978, 154 p.

Senut B. Comparaison des hominidés de Gomboré IB et de Kanapoi : deux pièces du genre *Homo* ? *Bull Mém Soc Anthropol Paris* 1979 ; 6, série XIII : 111-117.

Senut B. L'humérus et ses articulations chez les Hominidés Plio-Pléistocène. *Cahiers de Paléanthropologie*, Paris, CNRS 1981, 141 p.

Senut B. Les Hominidés plio-pléistocènes : essai taxinomique et phylogénétique à partir de certains os longs. *Bull Mém Soc Anthropol Paris*, 1983 ; t.10 série XIII : 325-334.

Senut B. Quelques remarques à propos d'un humérus d'Hominoïde pliocène provenant de Chemeron (Bassin du Lac Baringo, Kenya). *Folia Primatologica* 1983 ; 41 : 267-276.

Senut B, Tardieu C. Functional aspects of Plio-Pleistocene hominid limb bones : implications for taxonomy and phylogeny. In *Ancestors : the hard evidence*, Delson E, (Ed), New-York, Alan R. Riss, 1985 pp 193-201.

Senut B. Distal humeral osseous anatomy and its implication for hominoid phylogeny. In *Fossils man – New facts, new ideas*. Brno *Anthropol*, 1986 ; 23 pp 3-14.

Senut B. Le coude des primates hominoïdes. Anatomie, fonction, taxonomie, évolution. Paris : CNRS. *Cahiers de Paléanthropologie* 1989, 231 p.

Senut B. D'*Australopithecus* à *Praeanthropus* ou du respect de la nomenclature internationale. *Ann Paléontol*, 1995 ; 81 : 281-283.

- Senut B. Pliocene hominid systematics and phylogeny. *S Afr J Sci* 1996 ; 92 : 165-166.
- Senut B. Des hominoïdes aux Hominidés : défis et succès adaptatifs. In Aguirre E, Morales J, Soria D, (Eds). *Registros fósiles e historia de la tierra*, Madrid : editoriale Coplutense, 1997 pp 345-366.
- Senut B. Les grands singes fossiles et l'origine des hominidés : mythes et réalités, *Primatologie* 1998 ; 1 : 93-134.
- Senut B. « The East Side Story » twenty years later. *Transactions of the Royal Society of South Africa*, 200 ; 61 : 103-109.
- Senut B. L'émergence de la famille de l'homme. In Coppens Y, and Pick P, (Eds), *Aux origines de l'humanité*. Paris, Fayard, 2004 (vol. 1) pp 171-205.
- Senut B. Bipédie et climat. *CR Palevol* 2006 ; 5 : 89-98.
- Senut B, et Gommery D. Squelette postcrânien d'*Otavipithecus*. Hominoidea du Miocène moyen de Namibie. *Ann Paléontol (Vertébrés-Invertébrés)*, 1997 ; 83 : 267-284.
- Senut B, Pickford M, Gommery D, Mein P, Cheboi K, and Coppens Y. First hominid from the Miocene (Lukeino Formation, Kenya). *CR Acad Sci Paris, Ser II*, 2001 ; 332 : 137-144.
- Senut B., Pickford M. La dichotomie grands singes-homme revisitée. *CR Palevol* 2004 ; 3 : 265-276.
- Senut B., Pickford M. Comment *Orrorin* a changé nos conceptions sur les origines des hominidés. *Anthropologie* 2005 ; 43/2-3 :111-119.
- Senut B, and Tardieu Ch. Functional aspects of Plio-Pleistocene hominid limb bones : implications for taxonomy and phylogeny. In Delson E, (Ed) *Ancestors : the hard evidence - New-York*, Alan R. Liss, 1985 pp 193-201.
- Senyürek M. A note on the teeth of *Meganthropus africanus* Weinert from Tanganyika Territory. *Bulleten* 1955 ; 19 : 1-57.
- Sera GL. I caratteri della faccia e il polifiletismo dei primati. *Giornale per la Morfologia dell'Uomo e dei Primati*, 1918 ; 2 : 1-296.
- Sergi G. *Europa*. Torino, Fratelli Bocca, 1908, 652 p.
- Sergi G. *L'Uomo secondo le origini, l'antichità, le variazioni e la distribuzione geografica*. Milano, Fratelli Bocca, 1908, 424 p.
- Sharp AJ, Cheng Z, Eichler EE. Structural Variation of the Human Genome. *Annu Rev Genomics Hum Genet* 2006 ; 7 : 407-442.
- Shea BT. An allometric perspective on the morphological and evolutionary relationships between pygmy (*Pan paniscus*) and common (*Pan troglodytes*) chimpanzees. In Susman R, (Ed), *The Pygmy Chimpanzee*, New York, Plenum Press, 1984 pp 89-130.

- Shea BT. Heterochrony in primates, In Heterochrony in Evolution, A multidisciplinary approach. McKinney ML, (Ed.), New-york, 1988 pp 237-266.
- Shoshami J, Groves CP, Simon EL, Gunnell GF Primate phylogenetic morphological vs molecular results. *Mol Phylogenet Evol* 1996 ; 5 : 101-153
- Shubin N, Tabin C, and Carroll S. Fossils, genes and the evolution of animal limbs. *Nature* 1997. 388 : 639-648.
- Sibley CG, Ahlquist JE. The phylogeny of the hominoid primates, as indicated by DNA-DNA hybridization. *J Mol Evol* 1984 ; 20 : 2-15.
- Sibley CG, Ahlquist JE. Hybridization evidence of hominoid phylogeny : results from an expanded data set. . *J Mol Evol* 1987 ; 26 : 99-121.
- Signogneau-Russel D. Les mammifères au temps des dinosaures. Paris, Masson, 1991, 199 p.
- Signogneau-Russel D. Les mammifères dans la nuit des temps mésozoïques. *La vie des Sciences, Comptes-rendus*, 1994 ; 11, 4 : 243-270.
- Sikela J.M. The jewel of our genome : the search for the genomic changes underlying the evolutionarily unique capacities of the human brain. *PloS Genet* 2006, 2 : e 80.
- Simons EL. The phyletic position of *Ramapithecus*. *Postilla*, 1961 ; 57 : 1-9.
- Simons EL. Some fallacies in the study of hominid phylogeny. *Science* 1963 ; 141 : 879-889.
- Simons EL. On the mandible of *Ramapithecus*. *Proc Natl Acad Sci (USA)*, 1964 ; 51 : 528-535.
- Simons EL. The early relatives of man. *Scientific American* 1964 ; 211 : 50-62.
- Simons EL. New fossils apes from Egypt and the initial differentiation of hominoidea. *Nature* 1965 ; 205 : 135-139.
- Simons EL. The earliest Apes. *Scientific American* 1967 ; 217 : 28-35.
- Simons EL. *Ramapithecus*. *Scientific American* 1977 ; 236 : 28-35.
- Simons EL and Pilbeam DR. Preliminary revision of the Dryopithecinae (Pongidae, Anthropeoidea). *Folia Primatologia* 1965 ; 3 : 81-152.
- Simons EL. New monkeys (Prophylobates) and an ape humerus from the Miocene Moghara Formation of Northern Egypt. In Thierry V, Anderson JR, Roeder JJ, Herrenschmidt N, (Eds). *Strasbourg Université Louis Pasteur, Current Primatology* 1994 ; volume I : ecology and evolution pp 247-253.
- Simpson GG. *Tempo and mode in evolution*. New York, Columbia University Press, 1944.

Simpson GG. The Principles of classification and a Classification of Mammals. *B Amer Mus Nat* 1945 ; 85 : 350 p.

Simpson GG. *The Meaning of Evolution*. Yale University Press, Massachusetts, 1949.

Simpson GG. Rates of evolution in animals. In Jepsen GL, Mayr E Simpson GC, (Eds) *Genetics Paleontology and Evolution*, Princeton, NJ, Princeton Univ. Press, 1949 pp205-228.

Simpson GG. *The major features of evolution*. New York, Columbia University Press, 1953.

Simpson GG. Primate taxonomy and recent studies of non human primates. *Annals of the NY Acad Sci* 1962-63 ; 102 : 497-514.

Simpson GG. The meaning of taxonomic statements. In Washburn SL, (Ed), *Classification and human evolution*, Viking Fund Publications in Anthropology, N° 37, New-York, WennerGren Foundation, 1963 : 1-31.

Simpson GG. The origin of races by Carleton S. Coon. *Perspectives in Biology and Medicine*, 1963 ; 6 : 268-272.

Simpson GG. The biological nature of man. *Science* 1966 ; 152 : 472-478.

Simpson GG. Recent advances in methods of phylogenetic inference. In Lockett WP, and Szalay ES (Eds), *Phylogeny of Primates*. New York, Plenum Press, 1975 pp 3-19.

Sironi M, Menozzi G, Comi GP, Cagliani R, Bresolin N, Pozzoli U. Analysis of intronic conserved elements indicates that functional complexity might represent a major source of negative selection on non-coding sequences. *Hum Mol Genet* 2005 ; 14 : 2533-2546.

Skelton RR, McHenry HM, Drawhorn GM. Phylogenetic analysis of early hominids. *Current Anthropology* 1986 ; 27 : 21-43.

Skelton RR, McHenry HM. Evolutionary relationships among early hominids. *J Hum Evol* 1992 ; 23 : 309-349.

Skelton RR, McHenry HM. Trait list and a reappraisal of early hominid phylogeny. *J Hum Evol* 1998 ; 34 : 109-113.

Slack JMW, Holand PWH, Graham CF. The zootype and the phylotypic stage. *Nature* 1993 ; 361 : 490-492.

Slatkin M. *Paleobiology* 1981 ; 7 : 421.

SLI Consortium. A genome-wide scan identifies two novel loci involved in specific language impairment. *Am J Hum Genet* 2002 ; 70 : 384-398.

Sloikin RK and Martienssen R. Transposable elements and the epigenetic regulation of the genome. *Nat Rev Genet* 2007 ; 8 : 272-285.

Slotten R. The heretic in Darwin's court : the life of Alfred Russel Wallace. 2004. New York, Columbia University Press, 648 p.

Smaglik P. Brain storm. Nature 2007 ; 450 : 130-131.

Smith AB. Systematics and the fossil record. Oxford, Blackwell Scientific, 1994.

Smith AV, Thomas DJ, Munro HM, Abecassis GR. Sequence features in regions of weak and strong linkage disequilibrium. Genome Res 2005 ; 15 : 1519-1534.

Smith FH. Fossil hominids from the upper Pleistocene of central Europe and the origin of modern Europeans. In Smith FH, Spencer F, (Eds). The origins of modern humans : a world survey of the fossil evidence. New York, Alan R. Liss, 1984 pp 137-209.

Smith FH. Continuity and change in the origin of modern *Homo sapiens*. Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie, 1985 ; 75 : 197-222.

Smith FH. The Neandertals : evolutionary dead ends of ancestors of modern people. J Anthropol Res 1991 ; 47 : 219-238.

Smith FH. The role of continuity in modern human origins. In Bräuer G, Smith FH, (Eds), Continuity or replacement : controversies in *Homo sapiens* evolution. Rotterdam, AA. Balkema, 1992 pp 145-156.

Smith FH. Migrations, radiations and continuity : patterns in the evolution of middle and late Pleistocene humans. In Harwig WC, (Ed), The Primate Fossil Record. Cambridge, MA, Cambridge University Press, 2002 pp 437-456.

Smith FH, Flasetti B, Donnelly SM. Modern Human origins. Yearbook of Physical Anthropology, 1989 ; 32 : 35-68.

Smith SA. The fossil human skull found at Talgai, Queensland. Phil Trans Roy Soc London, series B, 1918 ; 208 : 351-387.

Smith SL and Harrold FB. A paradigm's worth of difference ? Understanding the impasse over modern human origins. Yearbook of Physical Anthropology, 1997 ; 40 : 113-138

Smith-Woodward A. The evolution of mammals in South America. In the Darwin-Wallace Celebration Held on Thursday, 1<sup>st</sup> July. London, Linnean Society 1908 pp 79-80.

Smith-Woodward A. A new cave man from Rhodesia, South Africa. Nature 1921 ; 108 : 371-372.

Smouse PE, Li WH. Likelihood analysis of mitochondrial restriction-cleavage patterns for the human-chimpanzee-gorilla trichotomy. Evolution 1987 ; 41 : 1162-116.

Sollas WJ. The taungs skull. Nature 1925 ; 115 : 908-909.

Solé RV, Manrubia SC, Benton M, Bak P. Self-similarity of extinction statistics in the fossil record. Nature 1997 ; 388 : 764-767.

- South ST, Swensen JJ, Maxwell T, Rope A, Brodunan AR, Cheni Z. A new genomic mechanism leading to Cri du Chat syndrome. *Am J MedGenet, Part A*, 2006 ; 140A : 2714-2720.
- Spieler P. et Goldschmidt-Clermont P. La génétique du développement de la mouche. *La Recherche* 1985 ; 165 : 452-461.
- Spoor F, Leakey MG, Gathogo PN, Brown FH, Anton SC, McDougall I, Kiairie C, Monthi FK, Leakey LN. Implications of new early Homo fossils from Tleret, east of Lake Turkana, Kenya. *Nature* 2007 ; 448 : 688-691.
- Springer M, Murphy W, Eizirik E, O'Brien S. Placental mammal diversification and the Cretaceous-Tertiary boundary, *Proc Natl Acad Sci (USA)* 2003 ; 100 : 1056-1061.
- Stankiewicz P, Lupski JR. Molecular-evolutionary mechanisms for genomic disorders. *Curr Opin Genet Dev* 2002 ; 12 : 312-319.
- Stankiewicz P, Shaw CJ, Dapper JD, Wakui K, Shaffer LG, et al. Genome architecture catalyzes nonrecurrent chromosomal rearrangements. *Am J Hum Genet* 2003 ; 72: 1101-1116.
- Stanley SM. A theory of evolution above the species level. *Proc Natl Acad Sci (USA)* 1975 ; 72 : 646.
- Stanley SM. *Macroevolution : pattern and process*. San Francisco, WH Freeman, 1979.
- Stanley SM. *Extinction*. New York, Scientific Amer. Lib. 1987 : 242 p.
- Stebbins GL. *Variation and evolution in plants*. New York, Columbia University Press, 1950.
- Stebbins GL, and Ayala FJ. Is a new evolutionary synthesis necessary ? *Science* 1981 ; 213 : 967-971.
- Stekelis M, Picard L, Schulman N, Haas G. Villa franchian deposits near Ubeidiya in the central Jordan valley. *Bulletin of the Research Council of Israel* 1960 ; 9 : 175-84.
- Stenseth NC, et Maynard-Smith J. Coevolution in ecosystems : red queen evolution of stasis ? *Evolution* 1984 ; 38 : 870-880.
- Sterba O. Heterochronies and development in Mammals. In *Evolution and Morphogenesis*, Milikovsky J, Novak VJA, (Eds). Praha, Academia. 1985 pp 567-571.
- Stern JT, Susman RL. Electromyography of the gluteal muscles in Hylobates, Pongo, and Pan : implications for the evolution of hominid bipedality. *Am J Phys Anthropol* 1981 ; 55 : 153-166.
- Stern JT, Susman RL. The locomotor anatomy of *Australopithecus afarensis*. *Am J Phys Anthropol*. 1983 ; 60 : 279-317.

Stern JT. Climbing to the top : a personal memoir of *Australopithecus afarensis*. *Evol Anthropol* 1958 ; 9 : 113-133.

Stewart C, Disotell TR. Primate evolution, in and out of Africa, *Curr Biol* 1998 ; 8 : 582-588.

Stewart JB, Freyer C, Elson JL, Wredenberg A, Cansu Z, Trifunovic A, Larsson NG. Strong purifying selection in transmission of mammalian mitochondrial DNA. *PLoS Biol* 2008 ; 6: e10.

Steyer JS. Les pattes des amphibiens, entre bricolage et innovation. *Pour la Science, Hors série*, 2001 : 54-59.

Stiassny MLJ, Meyer A. Cichlids of the rift lakes. *Scientific American* 1999 ; 280 : 44-49.

Stoczkowski W. Anthropologie naïve anthropologie savante : de l'origine de l'homme, de l'imagination et des idées reçues. Paris, CNRS, 1994.

Stoll C. and Martel-Petit V. Chromosomal region 13q21q31 and heterochrony of development. *Genetic counseling*. 2005 ; 16 n°4 : 371-376.

Stoll C, Alembik Y, Dott B. Limb reduction defects in the first generation and deafness in the second generation of intrauterine exposed fetuses to diethylstilbestrol. *Ann Genet* 2003 ; 46 : 459-465.

Stoneking M. DNA and recent human evolution. *Evol Anthropol* 1993 ; : 60-73.

Strait DS, Grine FE, Moniz MA. A reappraisal of early hominid phylogeny. *J Hum Evol* 1997 ; 32 : 17-82.

Strait DS, Grine FE. Trait list bias ? A reply to Skelton and McHenry. *J Hum Evol* 1998 ; 34 : 115-118.

Straus WL. The riddle of man's ancestry. *Quart Rev Biol* 1949 ; 24 : 200-223.

Straus WL. Primates. In, *Anthropology today : an encyclopaedic inventory*. Kroeber AL, (Ed) Chicago, Chicago University Press, 1953 pp 77-92.

Straus WL Jr. The Classification of *Oreopithecus*. In *Classification and human evolution*. 1963 ; 146-77.

Straus-Schoen MA. Cranial capacity of *Oreopithecus*. *Science* 1960 ; 132 : 670-672.

Stringer C. Modern human origins: progress and prospects. *Philos Trans R Soc B* , 2002 ; 357: 563-569.

Stringer C. Out of Ethiopia. *Nature*, 2003 ; 423 : 692-695.

Stringer C. In *Neanderthals and moderne humans in the european landscape during the last glaciation*. van Andel TH, & Davies W (Eds), Cambridge UK, Mc Donald Inst. 2003 pp 233-240.

Stringer CB. Population relationships of later Pleistocene hominids : a multivariate study of available crania. *Journal of Archaeological Science*, 1974 ; 1 : 317-342.

Stringer CB. Some problems in middle and upper Pleistocene hominid relationships. In Chivers DJ, Joysey KA, (Eds), *Recent advances in Primatology*. New York, Academic Press 1978 pp 395-418

Stringer CB. The credibility of *Homo habilis*. In Wood B, Martin L, Andrews P, (Eds), *Major topics in Primate and human Evolution*. Cambridge, Cambridge University Press, 1986 pp 266-294.

Stringer CB. The emergence of modern humans. *Scientific American* 1990 ; 263 : 98-104.

Stringer CB. Out of Africa : a personal history. In Niteck MH, and Nitecki DV (Eds), *Origins of Anatomically Modern Humans*. New York, Plenum Press, 1994 pp 149-172.

Stringer CB, Andrews P. Genetic and fossil evidence for the origin of modern humans. *Science* 1988 ; 239 : 1263-1268.

Stringer CB, Bräuer G. Methods, misreading, and bias. *Am Anthropol* 1994 ; 96 : 416-424.

Stringer CB, Mc Kie R. *African exodus : the origins of modern humanity* (New York, Henry Holt, 1996.

Sturtevant AH. Thomas Hunt Morgan, 1866-1945. *Biogr. Mem.Nat Acad Sci* 1959 ; 33 : 283-325.

Sturtevant AH. Inheritance of direction of coiling in *Linnea*. *Science* 1923 ; 58 : 269-270.

Sturtevant AH. *A History of Genetics*. New York, McGraw-Hill, 1965.

Sultan SE. *Ecological Developmental Biology*. *J Exper Zool*, 2003 ; 296B : 1-7.

Susman RL. Comparative and functional morphology of hominid fingers. *J Anat Phys* 1979 ; 25 : 9-19.

Susman RL. Fossil evidence for early hominid tool use. *Science* 1994 ; 265 : 1570-1572.

Susman RL. Hand function and tool behaviour in early hominids. *J Hum Evol* 1998 ; 35 : 23-46.

Susman RL, Tern JT, and Jungers WL. Arborality and bipedality in the Hadar hominids. *Folia Primatologia*, 1984 ; 43 : 113-116.

Suwa G, White TD, Howell FC. Mandibular postcanine dentition from the Shungura formation, Ethiopia : crown morphology, taxonomic allocations, and Pliopleistocene hominid evolution. *Am J Phys Anthropol* 1996 ; 101 : 247-282.

Suwa G, Kono RT, Katoh S, Asfaw B, Beyene Y. A new species of great age from the late Miocene epoch in Ethiopia. *Nature* 2007 ; 448 : 921-924.

- Suzuki Y, Nijhout HF. Evolution of a polyphenism by genetic accommodation. *Science* 2006 ; 311 : 650-652.
- Swisher CC, Curtis GH, Jacob T, et al. Age of the earliest known hominids in Java, Indonesia. *Science* 1994 ; 263 : 1118-1121.
- Swisher CC, Rink WJ, Anton SC, et al. Latest *Homo erectus* of Java : potential contemporaneity with *Homo sapiens* in South-east Asia. *Science* 1996 ; 274 : 1870-1874.
- Swingen T and Tonissen KF. Hox transcription factors and their elusive mammalian gene targets. *Heredity* 2006 ; 97 : 88-96.
- Szalay ES. Functional analysis and the practice of the phylogenetic method as reflected by some mammalian studies. *Am Zool* 1981 ; 21 : 37-45.
- Szalay FS. The unresolved world between taxonomy and population biology : what is, and what is not, macroevolution. *J Hum Evol* 1991 ; 20 : 271-280.
- Szalay FS, Delson E. Evolutionary history of the Primates. New-York and London, Academic Press Vol. XIV 1980, 580 p.
- Tabin C.J. et al. Out on a limb : parallels in vertebrate and invertebrate limb patterning and the origin of appendages. *Amer Zool* 1999 ; 36 : 650-663.
- Takahata N and Satta Y. Evolution of the primate lineage leading to modern humans : phylogenetic and demographic inferences from DNA sequences. *Proc Natl Acad Sci (USA)* 1997 ; 94 : 4811-4815.
- Tardieu C. L'articulation du genou, analyse morphofonctionnelle des primates et des hominidés fossiles. *Cahiers de Paléoanthropologie*, Paris, CNRS, 1983 : 108 p.
- Tardieu C. L'articulation du genou des Primates Catarrhiniens et Hominidés fossiles. Implications phylogénétique et taxinomique. *Bull Mém Soc Anthropol Paris*, 1983 ; 10, série XIII : 355-372.
- Tardieu C. Ontogenèse fémorale chez l'homme et les grands singes : implications hétérochroniques pour l'évolution des hominidés. *CR Acad Sci Paris Séries IIA* 1997 ; 325 : 899-904.
- Tassy P. *L'Arbre à remonter le temps*. Paris, Bourgois, 1991, 352 p.
- Tassy P. *Un arbre pas comme les autres. Comment reconstituer la généalogie des organismes vivants*. *La Recherche* 1997 ; 296 : 76-79.
- Tattersall I. Species recognition in human paleontology. *J Hum Evol* 1986 ; 15 : 165-175.
- Tattersall I. *The human odyssey : four million years of human evolution*. New-York, Prentice Hall, 1993.
- Tattersall I. Out of Africa again... and again ? *Scientific American* 1997 ; 276 : 46-53.

Tattersall I. *Becoming human : evolution and human uniqueness*. New York, Harcourt Brace & Co, 1998.

Tattersall I and Eldredge N. Fact theory and fantasy in human paleontology. *American Scientist* 1977 ; 65 : 204-211.

Tattersall I, Schwartz J. *Extinct Humans*. New-York, Nevrumont. 2000.

Tavoso A. Découvertes d'outils villafranchiens dans les terrasses du Fresquel (Aude). *CRSAS* 1969 . 268 : D, 41-43.

Taylor G. Climatic cycles and evolution. *Geographical Review* 1919 ; 8 : 289-328.

Taylor G. The evolution and distribution of race, culture and language. *Geographical Review* 1921 ; 11 : 54-119.

Taylor G. *Environment and race : a study of the evolution, migration, settlement, and status of the races of man*. Oxford, Oxford University Press, 1927.

Taylor G. *Environment, race and migration : fundamentals of human distribution*. Toronto, University of Toronto Press, 1937.

Tchernov E, Rieppel O, Zaher H, Polcyn MJ, Jacobs LL. A fossil snake with limbs. *Science* 2000 ; 287 : 2010-2012.

Teaford MF, Ungar PS. Diet and the evolution of the earliest human ancestors. *Proc Natl Acad Sci USA*? 2000 . 97 / 13506-13511.

Tekkaya I. A new species of anthropoid (Primates, Mammalia) from Anatolia. *Bulletin of Mineral Resources and Exploration Institute, Ankara*, 1974 ; 83 : 148-165.

Temin H, Baltimore M. RNA directed DNA synthesis and RNA tumor viruses. *Advances Virus Res.* 1972; 17 : 129.

Templeton AR. The phylogeny of the hominoid primates : a statistical analysis of the DNA-DNA hybridization data. *Mol Biol Evol* 1985 ; 2 : 420-433.

Templeton AR. Out of Africa again and again. *Nature* 2002 ; 416 : 45-51.

The Chimpanzee Sequencing and Analysis Consortium. Initial sequence of the chimpanzee genome and comparison with the human genome. *Nature* 2005 ; 437 ; 69-87.

The International HapMap Consortium. A haplotype map of the human genome. *Nature* 2005; 437: 1299–1320.

Thewissen JGM, Williams EM, Roe LJ, Hussain ST. Skeletons of terrestrial cetaceans and the relationship of whales to artiodactyls. *Nature* 2001 ; 413 : 277-281.

Thoday JM. Mendel's work as an introduction to genetics. *Advancement Sc.* 1966; 23 : 120-134.

- Thoma A. Le déploiement évolutif de l'*Homo sapiens*. *Anthropologie Hungarica* 1962 ; 5 : 1-111.
- Thoma A. la définition des néanderthaliens et la position des hommes fossiles de Palestine. *L'Anthropologie* 1965 ; 69 : 519-534.
- Thoma A. L'Occipital de l'home mindélien de Vértesszöllös. *L'Anthropologie* 1966 ; 70 : 495-534.
- Thoma A. Human teeth from the lower palaeolithic of Hungary. *Z Morph Anthropol* 1967 ; 58 : 152-80.
- Thoma A. L'évolution polycentrique de l'*Homo sapiens*. In Bordes F, (Ed) *Origine de l'homme moderne*. Paris, Unesco, 1971 pp 81-85.
- Thoma A. New evidence for the polycentric evolution of *Homo sapiens*. *J Hum Evol* 1973 ; 2 : 529-536.
- Thomas H. D'où vient l'homme ? Paris, Acropole, 2005, 157 p.
- Thompkins R. Genetic control of axolotl metamorphosis. *Am Zool* 1978 ; 18 : 313-319.
- Thompson DW. *One growth and form*. Cambridge, MA, Cambridge University Press. 1917, 793 p.
- Thorne AG, and Wolpoff MH. The multiregional evolution of humans. *Scientific American* 1992 ; 266 : 76-79.
- Tintant H. Cent ans après Darwin, continuité ou discontinuité dans l'évolution. In : *Modalités, rythmes et mécanismes de l'évolution biologique, gradualisme phylétique ou équilibres ponctués*. Chaline J. (Ed), Paris, CNRS, 1983 : 25-37.
- Tintant H. La loi et l'évènement. Deux aspects complémentaires des sciences de la terre. *Bull Soc Géol France* 1986 ; 8 : 125-190.
- Tishkoff SA, and Verrelli BC. Patterns of human genetic diversity : implications for human evolutionary history and disease. *Ann Rev Genomics Hum Genet* 2003 ; 4 : 293-340.
- Tishkoff SA, Floyd AR, Ranciaro A, Voight BF, Courtney CB et al.; Convergent adaptation of human lactase in Africa and Europe. *Nat Genet* 2007 ; 39 : 31-40.
- Tobias PV. Early man in east Africa. *Science* 1965 ; 149 : 22-33.
- Tobias PV. The distinctiveness of *Homo habilis*. *Nature* 1966 ; 209 : 953-957.
- Tobias PV. *The brain in hominid evolution*. New York, Columbia Universtiy Press, 1971.
- Tobias PV. Primatology, palaeoanthropology and reticulate evolution. In Chivers DJ, and Joysey KA (Eds), *Recent advances in Primatology*, London, Academic Press, 1978 ; vol 3 pp 507-509.

- Tobias PV. L'évolution du cerveau humain. *La Recherche* 1980 ; 109 : 282-292.
- Tobias PV. *Australopithecus afarensis* and *A. africanus* : critique and an alternative hypothesis. *Palaeontologia Africana*, 1980 ; 23 : 1-17.
- Tobias PV. The emergence of man in Africa and beyond. *Phil Trans Roy Soc London* 1981 ; B292 : 43-56.
- Tobias PV. *Dart, Taung and the Missing Link*. Johannesburg, Witwaterstrand University Press, 1984.
- Tobias PV. The brain of *Homo habilis*. An new level of organization in cerebral evolution. *J Hum Evol* 1987 ; 16 : 741-761.
- Tobias PV. Numerous apparently synapomorphic features in *Australopithecus robustus*, *Australopithecus boisei* and *Homo habilis* : support for the skeleton-McHenry-Drawhorn Hypothesis. In Grine FE, (Ed) *Evolutionary History of the Robust Australopithecines*. New York, Aldine de Gruyter 1988 pp 293-308.
- Tobias PV. *Olduvai gorge, vol. 4. The skulls, endocasts and teeth of Homo habilis* Cambridge, MA, Cambridge University Press 1991.
- Tobias PV. The craniocerebral interface in early hominids. In Corruccini RS, and Ciochon RL (Eds) *Integrative paths to the past*. New Jersey, Prentice Hall 1994 pp 185-203.
- Tobias PV. The place of *Homo erectus* in nature with a critique of the cladistic approach. In Ower JRF and Sartono S, (Eds) *Human evolution in its ecological context, vol. 1, Palaeo-anthropology : evolution and ecology of Homo erectus*. Leiden, Pithecanthropus centennial Foundation, 1995 pp 31-41.
- Tobias PV. Evidence for the early beginnings of spoken language. *Cambridge Archaeological Journal* 1998 ; 8 : 72-78.
- Tomita M, Hashimoto K, Takahashi K, Shimizu T, Matsuzaki Y, Miyoshi F, Saito K, Tanida S, Yugi K, Venter JC, Hutchison CA. E-CELL: Software Environment for Whole Cell Simulation. *Genome Inform Ser Workshop Genome Inform* 1997 ; 8 :147-155.
- Topinard P. Les dernières étapes de la généalogie de l'homme. *Revue d'Anthropologie*, 1888 ; 3 : 298-332.
- Topinard P. *L'Homme dans la nature*. Paris, Felix Alcan, 1891.
- Torres-Padilla ME, Parfitt DE, Kouzarides T, Zernicka-Goetz M. Histone arginine methylation regulates pluripotency in the early mouse embryo. *Nature* 2007 ; 445 : 214-218.
- Trinkaus E. Cladistics and the hominid fossil record. *Am J Phys Anthropol* 1990 ; 83 : 1-11.
- Tsien JZ, Huerta PT, Tonegawa S. The essential role of hippocampal CA1 NMDA receptor-dependent synaptic plasticity in spatial memory. *Cell* 1996 ; 87: 1327-1338.

Turner A, and Chamberlain A. Speciation, morphological change and the status of African *Homo erectus*. *J Hum Evol* 1989 ; 18 : 115-130.

Turner JRG. Butterfly mimicry : the genetical evolution of an adaptation. *Evol Biol* 1999 ; 10: 163-226.

Turner W. "On M. Dubois" Description of remains recently found in Java, named by him *Pithecanthropus erectus*. With remarks on so-called transitional forms between apes and man. *J Anat Phys* 1895 ; 29 : 424-445.

Tuttle RH. Parallelism, brachiation, and hominoid phylogeny. In: Lockett, Szalay F, (Eds.) *Phylogeny of the Primates: a multidisciplinary approach*, New York, Plenum Press, 1975, pp. 447-480.

Tuttle RH. Evolution of hominid bipedalism and prehensile capabilities. *Phil Trans Roy Soc London*, 1981 ; B292 : 89-94.

Tuttle RH. Ape footprints and Laetoli impression : a response to the suny claims. In Tobias PV, (Ed), *Hominid Evolution : past, present and future*. New York, Alan R. Liss, 1985 pp 129-133.

Tuttle RH. Up from electromyography : primate energetics and the evolution of human bipedalism. In Corruccini RS, and Ciochon RL, (Eds), *Integrative Paths to the Past*. New Jersey, Prentice Hall, 1994 pp 269-284.

Tzedakis PC, Hughen KA, Cacho I, Harvati K. Placing late Neanderthals in a climatic context. *Nature* 2007 ; 449 : 206-208.

Tyler DE and Sartono S. A new *Homo erectus* cranium from Sangiran, Java. *Hum Evol* 2001 ; 16 : 13-25.

Ullian EM, Sapperstein SK, Christopherson KS, Barres BA. Control of synapse number by glia. *Science* 2001 ; 291 : 657-661.

Underhill PA, Shen P, Lin AA, Jin L, Passarino G, Yang WH, Kauffman E. et al. Y chromosome sequence variation and the history of human populations. *Nat Genet* 2000 ; 26 : 358-61.

Underhill PA, Passarino G, Lin AA, Shen P. et al. The phylogeography of Y chromosome binary haplotypes and the origins of modern human populations. *Ann Hum Genet* 2001 ; 65 : 43-62.

Unger F. *Versuch einer geschichte der planznwelt*. Wien, Braumüller, 1852, 364 p.

Valentine JW, Jablonski D, Erwin DH. Fossils, molecules and embryos. New perspectives on the cambrian explosion. *Development* 1999 ; 126 : 851-859.

Vallender EJ, Lahn BT. Effects on chromosomal rearrangements on human-chimpanzee molecular evolution. *Genomics* 2004 ; 84 : 757-761.

- Vallois HV. Le *Javanthropus*. L'Anthropologie 1935 ; 45 : 71-84.
- Vallois HV. L'origine de l'*Homo sapiens*. CR Acad Sci Paris 1949 ; 228 : 949-951.
- Vallois HV. The Fontéchevade Fossil Men. Am J Phys Anthropol 1949 ; 7 : 339-362.
- Vallois HV. La paléontologie et l'origine de l'homme. In Paléontologie et Transformisme Paris, Albin Michel, 1950 pp 53-86.
- Vallois HV. Monophyletism and Polyphyletism in Man. South African Journal of Science, 1952 ; 49 : 69-79.
- Vallois HV. Neandertals and Presapiens. Journal of the Royal Anthropological Institute 1954, 84 : 111-130.
- Vallois HV. L'ordre de Primates. In Grassé PP, (Ed), traité de zoologie : anatomie, systématique biologie, Paris ; Masson ,1955 ; tomeXVII, ème partie pp 1854-2206.
- Vallois HV. A propos de l'énigme de Piltdown. Atomes 1955 ; 10 : 81-86.
- Vallois HV. Les theories sur l'origine de l'homme. La Nature 1956 ; 84 : 121-127.
- Vallois HV. L'origine de l'homme. Etat actuel de la question. Le Concours Médical 1961 ; 8 : 4745-4751, 4907-4914.
- Valoch K. Evolution of the Paleolithic in Central and Eastern Europe. C.A. 1968 ; 9 : 351.
- Vandel A. La genèse du vivant. Paris, Masson, 1968, 279 p.
- Vandermeersch B. *Homo sapiens sapiens* : ce que disent les fossiles. La Recherche 1995 ; 26 : 614-620.
- Van Valen L, and Sloan RE. Earliest Primates. Science 1965 ; 150 : 743-745.
- Van Valen L. A new evolutionary law. Evolutionary Theory 1973 ; 1 : 1-30.
- Van Valen L. A natural model for the origin of some higher taxa. J Herpetol 1974 ; 8 : 109-121.
- Varki A. How to make an ape brain. Nat Genet 2004 ; 36 : 1034-1036.
- Vekua A, Lordkipanidze D, Rightmire GP, Agusti J, Ferring R, Maisuradze G, and al. A New Skull of Early *Homo* from Dmanisi, Georgia. Science 2002 ; 297 : 85-89.
- Venter JC, Adams MD, Myers EW, Li PW, Mural RJ, et al. The sequence of the human genome. Science 2001 ; 291: 1304–1351.
- Verhulst J. Louis Bolk revisited : I. Is the human lung a retarded organ ? Medical Hypotheses 1993 ; 40 : 311-320.

- Verhulst J. Louis Bolk revisited : II. Retardation, Hypermorphosis and Body Proportions of Humans. *Medical Hypotheses* 1993 ; 41 : 100-114.
- Verhulst J. Speech and the retardation of the human mandible : a bolikian view. *Journal of Social and Evolutionary System*, 1994 ; 17 : 307-337.
- Verneau R. La race de Néanderthal et la race de Grimaldi ; leur rôle dans l'humanité. *Journal of the Royal Anthropological Institute* 1924 ; 54 : 211-320.
- Vignaud P., Dourineau P., Hassane T.M. et al. Geology and palaeontology of Miocene Toros-Menalla hominid locality, Chad, *Nature* 2002, 418 : 152–155.
- Vinckenbosch N, Dupanloup I, Kaessmann H. Evolutionary fate of retroposed gene copies in the human genome. *Proc Natl Acad Sci (USA)* 2006 ; 103 : 3220-3322.
- Viriot L, Chaline J, Schaaf A. Quantification du gradualisme phylétique de *Miomys occitanus* à *M. ostromosensis* (Arvicolidae, Rodentia) à l'aide de l'analyse d'images. *CR Acad Sci Paris, ser IIa*, 1993 ; 310 : 1755-1760.
- Vogt C. *Lectures on Man : his place in creation and in the history of the earth*. London, Longman, Green, and Roberts) 1864.
- Voigt CA. Life from information. *Nature Methods* 2008 ; 5 : 27-29.
- Voss SR. Genetic basis of paedomorphisms in the Axolotl, *Ambyosoma mexicanum* : a test of the single gene hypothesis. *J Heredity* 1995 ; 86 : 441-447.
- Vrba E, and Eldredge E. Individuals, hierarchies and processes : towards a more complete evolutionary theory. *Paleobiology* 1984 ; 10 : 146-171.
- Vrba E, Gould S J :The hierarchical expansion of sorting and selection. Sorting and selection can not be equated. *Paleobiology* 1986 ; 12: 217-228
- Vries H. de. *Species and varieties, their origin by mutations*. Chicago, Open Court, 1906.
- Waddington CH. *Organisers and genes*. Cambridge, MA, Cambridge University Press 1940.
- Waddington CH. The canalisation of development and the inheritance of acquired characters. *Nature* 1942 ; 150 : 163.
- Waddington CH. *The stragery of the genes. A discussion of some aspects of theoretical biology*. London, George Allen & Unwin Ltd, 1957, 262 p.
- Wagner A. *Robustness and evolvability in living systems*. New Jersey, Princeton University Press 2005, 408 p.
- Wagner GP. The influence of variation and of developmental constraints on the rate of multivariate phenotypic evolution. *J Evol Biol* 1988 ; 1 : 45-66.

Wagner GP and Laubichler MD. Rupert Riedl and the re-synthesis of evolutionary and developmental biology : body plans and evolvability. *J Exp Zool (Mol Dev Evol)* 2004 ; 302 B : 92-102.

Wagner GP. A population genetic theory of canalization. *Evolution* 1997 ; 51: 329-347.

Wagner GP. and Schwenk K. Evolutionarily stable configuration : functional integration and the evolution of phenotypic stability. In Hecht MK, (Ed). *Evolutionary Biology*, Plenum Press, New York, 1999 pp 155-217.

Wagner GM and Müller GB. Evolutionary innovations overcome ancestral constraints : a re-examination of character evolution in male sepsid flies (Diptera sepsidae). *Evol Develop* 2002; 4: 1-6

Wainscoat JS, Hill AV, Boyce AL, Flint J, Hernandez M, Thein SL, and al. Evolutionary relationships of human populations from an analysis of nuclear DNA polymorphisms. *Nature* 1986 ; 319 : 491-493.

Wake DB. Evolutionary developmental biology-prospects for an evolutionary synthesis at the developmental level. *Proc Calif Acad Sci* 1999.

Walker A. Proconsul : function and phylogeny. In Begun DR, Ward CV, Rose MD, (Eds), *Function, phylogeny and Fossils : Miocene Hominoid Evolution and Adaptations*, Plenum Press, New-Yord, 1997 pp 209-224.

Walker A, et Teaford M. The hunt for Proconsul. *Scientific American*, January 1989.

Walker A, Leakey REF. *The Nariokotome Homo erectus skeleton*. Cambridge, MA, Harvard University Press) 1993.

Walker A, Teaford MF, Martin L, Andrews P. A new species of Proconsul from the early Miocene of Rusinga/Mfangano Islands, Kenya. *J Hum Evol* 1993 ; 25 : 43-56.

Walker A and Shipman P. *The wisdom of Bones : in Search of Human Origins*. London, Weidenfeld& Nicholson, 1996.

Walker AC, and Picford M. New postcranial fossils of *Proconsul africanus* and *Proconsul nyanzae*. In Ciochon RI, and Corruccini RS, (Eds) *New interpretations of ape and human ancestry*. New-York, Prenum Press 1983 pp 325-351.

Walker AC, Leakey REF, Harris JM, Brown FH. 2,5-Myr *Australopithecus boisei* from west of lake Turkana, Kenya. *Nature* 1986 ; 322 : 517-522.

Wall JD, Kim SK. Inconsistencies in Neandertal genomic DNA sequences. *PLoS Genet* 2007 ; 3 : 1862-1866.

Wallace AR. On the law which has regulated the introduction of new species. *The Annals and Magazine of Natural History* 1855 ; 2 : 184-196.

Wallace AR. On the tendency of varieties to depart indefinitely from the original type. J Proc Linn Soc (Zoology), London, 1858 ; 3 : 53-62.

Wallace AR. The origin of human races and the antiquity of man deduced from the theory of Natural Selection. Journal of the Anthropological Society of London 1864 ; 2 : CLVIII-CLXXXVII.

Wallace AR. The Malay Archipelago. Londres 1869 ; 2 vol.

Wallace AR. Darwinism : an exposition of the theory of natural selection with some of its applications, London, Macmillan, 1889.

Wallace A. The emerging conceptual framework of evolutionary developmental biology. Nature 2002 ; 415 : 575-764.

Wanpo H, Huang W, Ciochon R, Gu Y, et al. Early *Homo* and associated artefacts from Asia. Nature 1995 ; 378 : 275-278.

Ward S and Kimbel W. Subnasal alveolar morphology and the systematic position of *Sivapithecus*. Amer J Phys Anthropol 1983 ; 61 : 157-171.

Ward C, Walker A, Leakey M. The new hominid species *Australopithecus anamensis*. Evol. Anthropol 1999 ; 7 : 197-205.

Washburn SL. The analysis of primate evolution with particular reference to the origin of man. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology. 1950 ; 15 : 67-78.

Washburn SL. Behavior and human evolution. In Washburn SL, (Ed). Classification and Human Evolution. Chicago, Aldine, 1963 pp 190-203.

Washburn SL. Preface. In Washburn SL, (Ed)n Classification and Human Evolution, Chicago, Aldine 1963.

Washburn SL. Speculations on the problem of man's coming to the ground. In Rothblatt B, (Ed), Changing perspectives on Man. Chicago, University of Chicago Press, 1968 pp 193-206.

Washburn SL. The study of human evolution. In Dolhinow P, and Sarich V, (Eds), Background for Man : Reading in Physical Anthropology. Boston, Little, Brown and Company, 1971 pp 82-117.

Washburn SL. Human evolution after Raymond Dart. In Tobias PV, (Ed) Hominid Evolution: past, present and future. New York, Alan R. Liss, 1985 pp 3-18.

Waterson RH. and al. Initial sequencing and comparative analysis of the mouse genome. Nature 2002 ; 420 : 520-562.

Watson JD, Crick EH. Molecular structure of nucleic acids. Nature 1953 ; 171 : 737.

Weckler JE. The relationships between Neanderthal man and *Homo sapiens*. *American Anthropol* 1954 ; 56 : 1003-1025.

Weckler JE. Neanderthal Man. *Scientific American* 1957 ; 197 : 89-96.

Weckler JE. Comments on Brace's. The fate of the classic Neanderthals. *Current Anthropology* 1964 ; 5 : 31-32.

Wegener A. La genèse des continents et des océans. Théorie des translations continentales. Paris, Bourgeois, 1990, 262 p.

Weidenreich F. Some problems dealing with ancient man. *Am Anthropol* 1940 ; 42 : 3-9.

Weidenreich F. The brain and its rôle in the phylogenetic transformation of the human skull. *Transactions of the American Philosophical Society. New series*, 1941 ; 31 : 321-442.

Weidenreich F. The skull of *Sinanthropus pekinensis* : a comparative study on a primitive hominid skull. *Paleontologia sinica* 1943a : 10 : 1-289.

Weidenreich F. The Neanderthal Man and the ancestors of *Homo sapiens*. *Am Anthropol* 1943b ; 45 : 39-49.

Weidenreich F. Giant early man from Java and South China. *Anthropological Papers of the American Museum of Natural History*, 1945 ; 40 : 5-134.

Weidenreich F. Apes, giants and Man. Chicago, University of Chicago Press, 1946.

Weidenreich F. Generic, specific and subspecific characters in human evolution. *Am J Phys Anthropol*. 1946 ; 4 : 413-43.

Weidenreich F. Facts and speculations concerning the origin of *Homo sapiens*. *Am Anthropol* 1947 ; 49 : 187-203.

Weidenreich F. Morphology of Solo Man. *Anthropological Papers of the American Museum of Natural History* 1951 ; 43 : 203-290.

Weidenreich F. Giant early man from Java and South China. *Anthropological Papers of the American Museum of Natural History* 1945 b ; 40 : 134 p.

Weidenreich F. Facts and speculations concerning the origin of *Homo sapiens*. *Am Anthropol* 1947 ; 49 : 2 -15.

Weinert H. Ursprung der Menschheit : über den engeren Anschluss des Menschengeschlechts an die Menschenaffen. Stuttgart, F. Enke, 1932.

Weinert H. *Africanthropus njarensis*. *Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie*, 1939 ; 37 : 18-24.

Weinert H. Über die neuen Vor-und frühmenschensfunden aus Afrika, Java, China und Frankreich. *Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie*. 1950 ; 17 : 113-148.

- Weinreich, DM, Delaney NF, DePristo MA, Hartl DL. Darwinian Evolution Can Follow Only Very Few Mutational Paths to Fitter Proteins. *Science* 2006 ; 312 : 111.
- Weismann A. Essais sur l'hérédité et la selection naturelle. Traduction Varigny de, Paris, Reinwald, 1892, 541 p.
- Weismann A. The germ-Plasm, a theory of heredity. Traduction anglaise de Newton Parker W. et Rönnfeldt H, London 1893, Walter Scott Ltd.
- Weldon WFR. A first study of natural selection in *Clausilia Laminata* (Montagu). *Biometrika* 1901 ; 1 : 109-124.
- Wellnhofer P. Archaeopteryx. *Pour la Science* 1990 ; 147 : 28-41.
- Wells CL and Pigliucci M. Adaptive phenotypic plasticity ; the case of heterophylly in aquatic plants. *Perp Plant Ecol Evol Syst* 2000 ; 3 : 1-18.
- Wesscott RW. Hominid uprightiness and primate display. *Am Anthropol* 1967 ; 69 : 738.
- West-Eberhard MJ. Evolution in the light of developmental and cell biology, and vice versa. *Proc Natl Acad Sci (USA)* 1998 . 95 : 8417-8419.
- West-Eberhard MJ. Developmental plasticity and evolution. New-York, Oxford University Press. 2003
- Wheeler DA, Srinivasan M, Eholm M, et al. The complete genome of an individual by massively parallel DNA sequencing. *Nature* 2008 ; 452 : 872-876.
- Wheeler PE. The thermoregulatory advantages of hominid bipedalism in open equatorial environments: The contribution of increased convective heat loss and cutaneous evaporative cooling. *J Hum Evol* 1991 ; 21: 107–115.
- White TD. Animal cytology and evolution. Cambridge, MA, Cambridge University Press. 1945.
- White TD. Evolutionary implications of Pliocene hominid footprints. *Science*, 1980 ; 208 : 175-176.
- White TD. Les Australopithèques. *La Recherche* 1982 ; 138 : 1258-1270.
- White TD. *Australopithecus afarensis* and the Lothagam mandible. *Anthropos* 1986 ; 23 : 73-90.
- White TD, in Paleoclimate and Evolution. In Vrba ES, Denton GH, Partridge TC and Burckle LH, (Eds), New Haven, Yale Univ. Press. 1995 : pp 369-385.
- White TD. Earliest hominids. In Harwing WC, (Ed), *The Primate Fossil Record*. Cambridge, Cambridge University Press, 2002 : 407-417.

- White TD. *Australopithecus africanus* : its phyletic position reconsidered. South Afr J Sci 1981 ; 77 : 445-470.
- White TD, Johanson DC and Kimbel WH. *Australopithecus africanus* : its phyletic position reconsidered. South Afr. J. Sci. 1981 ; 77 : 45-470.
- White TD and Suwa G. Hominid footprints at Laetoli : facts and interpretations. Am J Phys Anthropol 1987 ; 72 : 485-514.
- White TD, Suwa G, and Asfaw B. *Australopithecus ramidus*, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia. Nature 1994 ; 371 : 306-312.
- White TD, Suwa G, and Asfaw B. *Ardipithecus ramidus*, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia. Nature 1995 ; 375 : 88.
- White T.D., Suwa G., Asfaw B., Degusta D., Gilbert H., Richards G.D., Clark Howell F. Pleistocene *Homo Sapiens* from Middle Awash, Ethiopia. Nature 2003 423 : 742-743.
- White MJD, Modes of Speciations. San Francisco Freeman, 1978.
- Whyte LL. Internal factors in evolution. London, Tavistock Publications, 1965.
- Whyte LL. Developmental selection of mutations. Science 1960 ; 132 : 954.
- Wildman D, Grossman LI, Goodman M. In Proling Human Origins, Goodman M, and Moffat AS,(Eds), Cambridge, MA, Am Acad Arts Sci 2002 pp :1-10.
- Wiley EO. Phylogenetics : the theory and practice of phylogenetic systematics. New York, John Wiley and Sons 1981.
- Wilkins WK and Wakefield J. Brain evolution and neurolinguistic preconditions. Behavioral and Brain Sciences 1995 ; 18 : 161-226.
- Williams GC. Sex and Evolution (Monographs in Population Biology), Princeton, Princeton University Press, 1975 ; N° 8.
- Williams MF. Primate encephalization and intelligence. Med Hypotheses 2002 ; 58: 284–290.
- Williamson PG. Paleontological documentation of speciation in Cenozoic molluscs from Turkana Basin. Nature 1981 ; 252 : 298-300.
- Wills C. When did Eve live ? An evolutionary detective story. Evolution 1995 ; 49 : 593-607.
- Wilson AC, Cann RL. The recent African genesis of humans. Scientific American 1992 ; 66 : 68-73.
- Wilson GM, Flibotte S, Missirlis PI, et al. Identification by full-coverage array CGH of human DNA copy number increases relative to chimpanzee and gorilla. Genome Res 2006 ; 16 : 173-181.

Winckler W, Myers SR, Richter DJ et al. Comparison of fine-scale recombination rates in humans and chimpanzees. *Science* 2005 ; 308 : 107-111.

Wolpert L. *Le triomphe de l'embryon*. Paris, Dunod, 1992, 237 p.

Wolpoff MH, Thorne AG, Jelinek J, Yinyun Z. The case for sinking *Homo erectus* : 100 years of *Pithecanthropus* is enough ! In Franzen JL, (Ed) 100 years of *Pithecanthropus* : the *Homo erectus* Problem. Frankfurt am Main, Courier Forschung-Institute Senckenberg, 1994a pp 341-361.

Wolpoff MH, Thorne AG, Smith EH, Frayer DW and Pope GG. Multiregional evolution : a world wide source for modern human populations. In Nitecki MH, and Nitecki DV, (Eds) *Origins of Anatomically Modern Humans*. New York ,Plenum Press, 1994b pp 174-199.

Wolpoff M. and Caspari R. *Race and Human Evolution : A Fatal Attraction*. New-York, Simon & Schuster, 1997.

Wolpoff MH, Senut B, Pickford M et Hawks J. Palaeoanthropology. *Sahelanthropus* or *Sahelpithecus* ? *Nature* 2002 ; 419 : 581-582.

Woo JK. A Newly discovered mandible of *Sinanthropus* type S. *Lantianensis*. *Scientia Sinica* 1964 ; XIII ; 5 : 801-811.

Woo JK. The skull of Lantian man. *CA* 1966 ; 7 ; 1 : 83-86.

Wood BA. in *Evolutionary History of the "Robust" Australopithecines*. Grine FE, (Ed) New-York, de Gruyter 1988 ; pp 269-284.

Wood B. The origin of *Homo erectus*. In Andrews P, and Franzen JL, (Eds) *The early Evolution of Man with Special Emphasis on Southeast Asia and Africa* Courier Forschungs-Institut Senckenberg, 69, 1984 pp 99-111.

Wood B. Origin and Evolution of the Genus *Homo*. *Nature* 1992 ; 355 : 783-790.

Wood B. Human Evolution. *BioEssays* 1996 ; 18 : 945-954.

Wood B. The History of the Genus *Homo*. *Hum Evol* 2000 ; 15 : 39-49.

Wood B. Paleanthropology : hominid revelation from Chad, *Nature* 2002 ; 418 : 133-135.

Wood B. A precious little bundle. *Nature* 2006 ; 443 : 278-280.

Wood B. *Koobi Fora : Research Project Volume 4 : Hominid cranial remains*. Oxford, Oxford University Press. 1991,466 p.

Wood B, and Collard M. The human genus. *Science* 1999 ; 284 : 65-71.

Wood B, and Collard M. The changing face of genus *Homo*. *Evol Anthropol* 1999 ; 8: 195-207.

- Wood B, and Turner A. Out of Africa and into Asia. *Nature* 1995 ; 378 : 239-240.
- Wood BR, and Richmond BG. Human evolution : taxonomy and paleobiology. *J Anat* 2000 ; 197 : 19-60.
- Woods IG, Kelly PD, Chu F, et al. A comparative map of the zebrafish genome. *Genome Res* 2000 ; 10 : 1903-1914..
- Woods IG, Wilson C, Friedlander B, et al. The zebrafish gene map defined ancestral vertebrate chromosomes. *Genome Res* 2005 ; 15 : 1307-1314.
- Wood JN, Glynn DD, Philips PC, Hauser MD. The perception of rational goal-directed action in non human primates. *Science* 2007 ; 317 : 1402-1405.
- Wood Jones F. The problem of Man's ancestry. London, Society for promoting Christian Knowledge, 1918.
- Wood Jones F. The origin of man. In Dendy A, (Ed) *Animal Life and Human Progress*. New York, D. Appleton, 1919 pp 99-131.
- Wood Jones F. *Man's place among the mammals*. London, Edward Arnold & Co, 1929.
- Wood Jones F. *Hallmarks of mankind*. London, Baillière, Tindall and Cox, 1948.
- Wray GA. Rates of evolution in developmental processes. *Am Zool* 1992 ; 32 : 123-134.
- Wray GA. Punctuated evolution of embryos. *Science* 1995 ; 267 : 1115-1116.
- Wray GA and Bely AE. In *The evolution of developmental mechanisms*. Akam M. Holland P. Ingham P and Wray G, (Eds), Cambridge, Development (suppl) Company of Biologists, 1994.
- Wright S. Evolution in Mendelian populations. *Genetics* 1931 ; 16 : 97-159.
- Wright S. *Evolution and the genetics of Populations*. Chicago, University. of Chicago Press, 1968-1978 ; 1-4.
- Wu Rukang, Xu Quinghua and Lu Quingwu. Relationships between Lufeng *Sivapithecus* and *Ramapithecus* and their phylogenetic position. *Act Anthropol Sinica* 1986 ; 1 : 11-30.
- Wu X. Continuity or replacement : viewed from source of certain features of modern humans in China. In Omoto K, and Tobias PV, (Eds), *The Origins and Past of Modern Humans : Towards Reconciliation*, Singapore, World Scientific, 1998 pp 139-144.
- Wu X. Longgupo mandible belongs to ape. *Acta Anthropol Sin* 2000 ; 19 : 1-10.
- Wu X, Muzn DM, Lee CC, Caskey CT. Two independent mutational events in the loss of urate oxidase during hominoid evolution. *J Mol Evol* 1992 ; 34 : 78-84.
- Wynn JG, et al. Geological and palaeontological context of a Pliocene juvenile hominin at Dikika, Ethiopia. *Nature* 2006, 443 : 332-336.

Wynn-Edwards VC. Animal dispersion in relation to social behaviour. Edingurgh : Olivier & Boyd, 1962.

Xu Q. and Lu Q. The mandibles of *Ramapithecus* and *Sivapithecus* from Lufeng, Yunnan. Vertebr. Palasiat. 1979 ; Beijing, 17 : 1-3.

Yampolsky LY, Stoltzfus A. Bias in the introduction of variation as an orienting factor in evolution. Evol Dev. 2001 ; 3 : 73-83

Yang F et al. Reciprocal chromosome painting among human, aardvark and elephant (superorder Afrotheria) reveals the likely eutherian ancestral karyotype. Proc Natl Acad Sci (USA) 2003 ; 100 : 1062-1066.

Yotova V, Lefebvre JF, Kohany O, Jurka J, Michalski R, Modiano D, Utermann G, Williams SM, Labuda D. Tracing genetic history of modern humans using W-chromosome lineages. Hum Genet 2007 ; 122 : 431-443.

Young N.M., A reanalysis of variability in the hominoid postcranium: implications for ape evolution, J Hum Evol 2003 ;45 : 441-464.

Young N.M., Homology and Homoplasy in the Evolution of the Hominoid Postcranium, PhD Thesis, Harvard University, 2002, 289 p.

Young N.M., L. MacLatchy, The Phylogenetic Position of *Morotopithecus*, J Hum Evol 2004, 46: 163-184.

Yunis JJ and Prakash O. The origin of man : a chromosomal pictorial legacy. Science 1982 ; 215 : 1525-1530.

Zelditch ML and Fink WL. Heterochrony and heterotopy : stability and innovation in the evolution of form. Paleobiology 1996 ; 22 : 241-254.

Zhu RX, Potts R, Xie F, et al. New evidence of the earliest human presence at high northern latitudes in northeast Asia. Nature 2004 ; 431 : 559-562.

Ziegler AM. The Silurian brachiopod. *Eocoelia hemisphaerica*, (J. de C. Sowerby) and related species. Paleontology 1966 ; 9 : 523-543.

Zimmermann W. Rassen-und Artbildung bei Wildpflanzen. Forsch.u. Fortschr. 1935 : 195-210.

Zirckle C. Natural selection before the "Origin of Species". Proc Amer Phil Soc 1941 ; 84 : 71-123.

Zotz L. Pebble culture en Europe centrale. In : La Préhistoire 1968 : 517-521.

Zuckerman S. Age-Changes in the chimpanzee, with spezial reference to growth of brain, eruption of teeth and estimation of age : with a note on the taungs ape. Proceedings of the Zoological Society of London, 1928 : 1-42.

Zuckerman S. Functional affinities of man, monkeys and apes. London, Kegan Paul, Trench, Trubner & Co, 1933.

Zuckerman S. Taxonomy and human evolution. *Biological Reviews* 1950 ; 25 : 435-485.

Zuckerman S. Correlation of change in the evolution of higher primates. In Huxley J, Hardy AC, and Ford EB (Eds) *Evolution as a process*. London, Allen and Unwin, 1954 pp 300-352.

## GLOSSAIRE

ADN mitochondrial : ADN contenu dans les organites de la cellule, les mitochondries et transmis uniquement par la mère.

Allèle : une des formes que peut prendre un gène particulier.

Allométrie : étude des effets de dimension sur les structures anatomiques.

Apomorphie : caractère dérivé.

Clade : groupe d'espèces, de genres ou d'individus qui partagent un ensemble de caractères.

Cuspide : zone en bosse au sommet d'une dent.

Epissage alternatif : excision des introns et raboutage des exons selon plusieurs schémas d'épissage d'un même transcrit primaire aboutissant à la formation de plusieurs ARN messagers différents par leur assortiment exonique.

Goulot d'étranglement : diminution importante d'effectif subie par une population.

Homéobox : motif très conservé de 180 nucléotides codant un domaine protéique de 61 acides aminés interagissant avec l'ADN;

Homininés : toutes les espèces, actuelles et fossiles, qui ont un ancêtre commun avec l'homme actuel, mais pas avec le chimpanzé.

Hominoïdés : il n'y a pas d'accord sur ce terme. Toutefois, pour la plupart des auteurs : groupe composé des hylobatidés (gibbons et siamangs), des grands singes (orangs-outangs, gorilles et chimpanzés), des hommes et de nombreuses espèces, aujourd'hui éteintes. Pour d'autres : hominidés (ou hominidae) est exclusif aux hommes et à leurs ancêtres fossiles (les chimpanzés et les gorilles étant regroupés dans les Panidés ; Homininés est spécifique à l'homme.

Homologues (gènes) : gènes apparentés par des ressemblances de séquences suggérant une relation de filiation évolutive au sein d'une même espèce (paralogues) ou entre espèces différentes (homologues)

Homoplasie : acquisition indépendante de traits similaires.

Horloge moléculaire : méthode de datation de la divergence des lignées fondée sur l'hypothèse que la fréquence des mutations est constante au cours du temps et identique dans toutes les lignées.

Indel : nom collectif donné à toutes les insertions et/ou délétions, en général intra-exoniques et, par conséquent, de petite taille.

In silico : toute recherche effectuée par les seuls outils de la bio-informatique.

Isotopes d'un élément chimique : variétés de l'élément avec des nombres de neutrons différents dans leurs noyaux. Ils sont cosmogéniques quand ils résultent de l'action de rayons cosmiques sur d'autres éléments et radiogéniques quand ils ont été produits par la décroissance radioactive d'un élément plus lourd.

Kilobase (kb) : pour l'ADN, 1000 paires de bases ; pour l'ARN, 1000 bases.

Locus : site d'un chromosome occupé par un gène.

Mégabase (Mb) : un million de paires de bases

Méthode de datation argon-argon : fondée sur la décomposition radioactive du potassium en argon.

Micro-arrays : réseau de sondes ordonnées par micro-dépôt sur support solide pour l'exploration d'une cible génomique.

Micropuces : système d'analyse hyperminiaturisé concernant les acides nucléiques mais maintenant aussi des protéines, des sucres et des cellules. Leur principe dérive directement des micro-arrays.

Miocène : période géologique qui s'étend environ de 23 à 5,3 millions d'années.

Miocène supérieur : période géologique qui s'étend environ de 7,2 à 5,3 millions d'années.

Neurocrâne : partie du crâne qui protège l'encéphale.

Orthologues (gènes) : gènes homologues retrouvés dans différentes espèces, ayant des fonctions comparables et en provenance d'une espèce ancestrale commune.

Outils de phase I : en Chine, les plus anciens outils connus, principalement des galets grossièrement taillés ou des éclats. En Afrique, ils sont qualifiés d'oldowayens.

Palingenèse : la répétition de stades phylogénétiques passés en stades ontogénétiques des descendants.

Pléiotropie : effets phénotypiques multiples d'un seul gène.

Pléistocène : période géologique qui s'étend environ de 1,8 million d'années à 11.800 ans.

Pléistocène inférieur : période géologique qui s'étend environ de 1,8 million d'années à 781.000 ans.

Pléistocène supérieur : période géologique qui s'étend environ de 126.000 à 11.700 ans.

Plésiomorphie : caractère primitif.

Pliocène : période géologique qui s'étend environ de 5,3 à 1,8 million d'années.

Phylotypique : période quasi-identique que tous les métazoaires ont en commun lors de leur développement embryonnaire.

Polymorphisme génétique : présence dans la même population de 2 ou plusieurs allèles d'un seul locus.

Prosimiens : les plus primitifs des primates ; ils représentent des formes ancestrales par rapport aux singes, aux hominoïdes et aux humains.

Protéome : panoplie complète de toutes les protéines et de leurs isoformes présentes dans une cellule, un tissu, un organisme.

Régulation génique : tous les processus de régulation de l'expression d'un gène.

Synapomorphie : caractère partagé par un certain nombre de taxa, un clade.

Taxon : unité de classement à la base de la systématique. L'espèce, le genre, l'ordre ou la classe sont des taxons.