

**BIOPREHISTOIRE VOL.1-2004**

**LES DERNIERES DECOUVERTES  
MIO-PLIO-PLEISTOCENES AFRICAINES  
EN PALEOANTHROPOLOGIE :  
A L'AUBE D'UNE REVOLUTION HUMAINE.**

Dominique GOMMERY

2004



Association Biopréhistoire du Nord-Est Bourguignon

**Les dernières découvertes mio-plio-pléistocènes africaines en paléanthropologie : à l'aube d'une révolution humaine.**

**D. GOMMERY**

**Résumé :**

Depuis la publication de la découverte du premier Hominidé non-humain en Afrique du Sud, l'enfant de Taung (*Australopithecus africanus*), en 1925 par R. Dart, un grand nombre de nouveaux taxons sont apparus dans la littérature. Au cours de ces 5 dernières années, des fossiles viennent combler la lacune de nos connaissances entre les derniers Hominoïdes du Miocène moyen et les Hominidés plio-pléistocènes. La diversité de ces derniers est aussi plus importante que ce qui était envisagé auparavant. Un véritable débat scientifique sur la notion d'Hominidé devra être mis en place pour en donner une définition sûre. Pour comprendre l'évolution de l'homme, il faut aussi trouver les fossiles des ancêtres des grands singes africains. Toutes ces nouvelles découvertes vont chambouler les idées sur l'évolution de l'homme.

Mots-clés : Hominidés, Miocène supérieur, Plio-pléistocène, Afrique.

\*\*\*

**Abstract :**

Recent discoveries of Late Miocene and Plio-Pleistocene human ancestors in Africa: The dawn of a revolution in palaeoanthropology

Since Raymond Dart's description of the Taung Child (*Australopithecus africanus*) from South Africa in 1925, numerous hominid specimens have been discovered. During the last 5 years, some fossils have filled a gap in our knowledge of Middle Miocene hominoids and Plio-Pleistocene hominids. However, the diversity of the former needs to be better understood, and the definition of what is meant by "hominid" needs to be rigorously debated. To understand human evolution, fossils of great apes must be found. The discovery of such fossils can be expected to modify current ideas on human evolution.

Key-words: Hominids, Late Miocene, Plio-pleistocene, Africa.

\*\*\*

**INTRODUCTION**

Durant les cinq dernières années, les découvertes des restes d'hominidés africains potentiels des périodes anciennes se sont accrues (Tab.1). Elles sont venues combler la lacune que nous avons entre les derniers Hominoïdes du Miocène moyen comme le Kenyapithèque, l'Otavipithèque ou le Nacholapithèque et les premiers Hominidés Plio-Pléistocènes connus comme l'*Australopithecus afarensis*, l'*Australopithecus africanus*, *Paranthropus aethiopicus*, etc... Cette période clé correspond au moment de l'apparition des hominidés mais aussi au moment de leur séparation avec les grands singes. La diversité des hominidés au cours du Plio-Pléistocène est plus grande.

Pour la plupart de ces nouvelles découvertes, les restes sont peu nombreux et le plus souvent fragmentaires. Ces nouveaux hominidés potentiels sont encore en cours d'étude et les comparaisons directes ne sont pas encore possibles. Il serait plus que risqué de vouloir établir actuellement un arbre phylétique des hominidés. Le sujet même de cet article n'est pas de vous donner une réponse définitive sur l'évolution humaine mais de vous apporter des informations sur ces nouveaux fossiles et de vous faire comprendre l'importance actuelle du débat scientifique en paléanthropologie pour les périodes anciennes. Nous vous proposons d'exposer ces nouveaux venus suivant la date de leur découverte puis d'exposer leur contexte scientifique dans la discussion générale.

**I. (1999) *Australopithecus garhi***

*-Site*

Les fossiles d'hominidés proviennent des localités de Bouri (partie Est de la péninsule de Bouri) de la Middle Awash dans la dépression de l'Afar en Ethiopie (Asfaw *et al.*, 1999 ; Heinzelin *et al.*, 1999).

*-Géologie*

Les fossiles proviennent du membre Hata de la Formation de Bouri. La plupart des couches ont une origine fluviale ou sont associées à des plaines d'inondations distribuées autour des chenaux d'un delta proche d'un lac peu profond à niveaux fluctuants (Heinzelin *et al.*, 1999). Il existe trois unités volcaniques qui servent de référence dans le membre Hata dont la plus développée est le Maoleem Vitric Tuff.

*-Paléoenvironnement*

La plupart de la faune est représentée par des formes brouteuses et dépendantes d'eau. Les *alcelaphini* sont nombreux et diversifiés. Toutes les observations montrent la présence proche d'un lac d'eau douce peu profond.

*-Datation*

Les datations physiques donnent un âge de 2.496 (+ ou - 0.008) millions d'années pour le Maoleem Vitric Tuff et sont confirmées par la polarité inverse appartenant au stade Matuya. La faune associée aux fossiles d'hominidé ne peut-être âgée de moins de 2.45 millions d'années. La présence de bovidés tels que *Tragelaphus pricei*, *Beatragus whitei* et *Damaliscus ademassui* mais aussi de suidés comme *Metridiochoerus andrewsi* et *Kolpochoerus limnetes*, permettent des corrélations très fines avec les membres C à E de la Formation de Shungura en Ethiopie.

*-Hominidé*

Holotype ARA-VP-12/130 représente une série de fragments associés d'un crâne dont le frontal, le pariétal et le maxillaire avec sa denture (Asfaw *et al.*, 1999 ; White, 2002). Ce fossile a été trouvé par Y. Haile-Selassie le 20 Novembre 1997 et est conservé au Muséum National d'Ethiopie à Addis Abeba.

Autres restes : Les premiers restes ont été découvert en 1990 à Matabaietu (une partie distale d'humérus gauche) et à Gamedah (1 fragment gauche de pariétal et un corps mandibulaire édenté). Les autres restes proviennent de Bouri lors des campagnes effectuées de 1996 à 1998. il s'agit de l'holotype mais aussi d'une moitié proximale d'ulna d'adulte, une diaphyse d'humérus, une extrémité proximale de fémur associé à des éléments de l'avant-bras d'un petit individu, d'un fragment de voûte crânienne et une mandibule avec sa denture.

Position systématique (Tab.1)

Ordre des Primates Linnaeus 1758

Sous-ordre des Anthropeidea Mivart 1864

Super-famille des Hominoidea Gray 1825

Genre *Australopithecus* Dart 1925

Espèce *Australopithecus garhi* Asfaw *et al.* 1999

Principaux caractères morphologiques :

Les canines sont larges. Les prémolaires et les molaires sont très larges mais ne présentent pas l'aspect molarisé et l'usure plate que l'on trouve chez les formes robustes d'australopithèque. Les prémolaires supérieures sont homomorphiques par rapport à celles d'*Australopithecus afarensis*. La partie inférieure de la face est prognathe. Les racines des canines sont placées très latéralement au bord de l'ouverture nasale. La surface du pré-maxillaire est séparée du plancher nasale par un pont émoussé et est convexe transversalement et sagittalement. Le palais est fin verticalement. L'origine des arcades zygomatiques se situe entre P<sup>4</sup>/M<sup>1</sup>. L'arcade dentaire présente un contour en forme de U, avec des rangées dentaires faiblement divergentes. Les lignes temporales empiètent

profondément dans le frontal. L'écaille frontale post-glabellaire est déprimée en un trigone frontal. Le sinus frontal est limité au tiers médian de la surface supra-orbitale. Les pariétaux ont de fortes crêtes sagittales antérieures bipartites qui se partagent au-dessus du lambda.

*-Discussion*

*Australopithecus garhi* (Asfaw *et al.*, 1999 ; White, 2002) se distingue des autres australopithèques par toutes une série de caractères notamment avec *A. afarensis* par des dents jugales plus larges, une morphologie de la P<sup>3</sup> différente et une occlusion asymétrique moins importante. Ce fossile ne présente pas toute une série de caractères dérivés présents sur les dents, la face et le crâne que possèdent les Paranthropes. Enfin, il se différencie d'*A. africanus* et des premiers représentants d'*Homo* par une morphologie plus primitive du frontal, de la face, du palais et de la région sub-nasale.

Cet hominidé est associé à des restes fauniques présentant des traces de découpes ou de percussions (Heinzelin *et al.*, 1999). Les rares outils découverts proviennent de prospections de surface. Il existe de plus grande concentration des niveaux situés plus au Nord et datés de la même période que ceux d'Hata mais non associés à des restes d'hominidé. Il est donc impossible de dire à qui est l'artisan de ces outils.

**II. (2000) *Orrorin tugenensis***

*-Site*

Le principal site de la découverte est Kapsomin découvert en 2000 (Pickford & Senut, 2001). Il existe trois autres sites comme Aragaï, Kapcheberek et Cheboit (ce dernier a livré une dent que l'on trouve dans la littérature sous le terme de Lukeino (KNM LU 335))(Senut *et al.*, 2001). L'ensemble des sites appartiennent à la formation de Lukeino dans la région des Tugens hills dans le district de Baringo au Kenya.

*-Géologie*

Les sites sont constitués par des affleurements de la formation de Lukeino (Pickford & Senut, 2001) qui consiste en des sédiments entrecoupés par le sill de dolérite de Romuch. La partie basale de cette formation repose sur la surface altérée du Trachyte de Kabarnet et le sommet de cette même formation se trouve sous les basaltes de la formation de Kaparaina. Les sédiments montrent une grande variété de faciès qui sont pleinement lacustres au centre avec des argiles feuilletées de la partie centrale aux rives de lacs, puis de plaines alluviales et de faciès fluviales dans les parties périphériques. Toutefois on peut distinguer les sédiments de Kapsomin qui sont ceux d'un lac peu

profond alors que pour les autres sites, il s'agit de sédiments fluviaux et de plaine alluviale.

**-Paléoenvironnement**

La faune de la Formation de Lukeino est riche et diversifiée, avec une abondance de ruminants et de proboscidiens. Les taxons aquatiques sont présents comme les hippopotames, crocodiles, certaines tortues, des poissons et des mollusques (Pickford & Senut, 2001). Les nouvelles recherches menées depuis 2000 ont permis d'augmenter la liste faunique connue auparavant. La prédominance des impalas dans l'association faunique de Kapsomin suggère qu'aux abords du site, il y a probablement eu un pays boisé ouvert, alors que la présence de nombreux colobes indique des concentrations d'arbres.

**-Datation**

Une nouvelle étude, par méthode de datation K-Ar et le paléomagnétisme, est venue confirmer et affiner l'âge de la formation de Lukeino (Sawada *et al.*, 2002) qui est datée entre 6 et 5.7 millions d'années. Les échantillons de Kapsomin seraient situés entre 5.9 et 5.8 millions d'années. Ces datations sont conformes aux associations de mammifères (Pickford & Senut, 2001).

**-Hominidé**

Holotype BAR 1000'00 mandibule fragmentaire en deux morceaux (BAR 1000a'00 : fragment de mandibule gauche, avec M<sub>2,3</sub> et BAR 1000b'00 : fragment de mandibule avec M<sub>3</sub>) (Senut *et al.*, 2001). Provenant du site de Kapsomin et découvert par Kiptalam Cheboi le 25 octobre 2000. Ces restes sont conservés au Community Museums of Kenya à Nairobi.

**Autres restes**

Le reste de la collection comprend trois pièces isolées à Cheboi (la molaire dite de Lukeino : KNM LU 335), à Kapcheberek (1 phalange) et à Aragaï (1 fragment de fémur) (Senut *et al.*, 2001). La plupart des autres pièces (soit une vingtaine de pièces) proviennent du site de Kapsomin et comprennent 2 fragments de fémur, 1 diaphyse d'humérus, 1 phalange distale de pouce (Gommery & Senut, 2002) et des dents isolées.

**Position systématique (Tab.1)**

Ordre des Primates Linné, 1758  
 Sous-Ordre des Anthropoidea Mivart, 1864  
 Super-famille des Hominoidea Gray, 1825  
 Famille des Hominidae Gray, 1825  
 Genre *Orrorin* Senut & al., 2001  
 Espèce *Orrorin tugenensis* Senut & al., 2001.

**Principaux caractères morphologiques :**

La canine supérieure est grande pour un hominidé, mais de la taille de celle d'une femelle de chimpanzé. Elle conserve un sillon antérieur peu

profond (Senut *et al.*, 2001). La P<sub>4</sub> est simiesque, avec des racines décalées et une couronne oblique. Les molaires sont relativement petites avec un émail épais. Les dents jugales sont plus petites que les australopithèques. Canine supérieure courte mésio-distalement portant un sillon mésial peu profond et étroit et à hauteur apicale faible, M<sub>3</sub> petites et presque triangulaires. Corps mandibulaire relativement haut au niveau de la M<sub>3</sub>. P<sub>4</sub> est simiesque, avec des racines décalées et une couronne oblique. M<sub>2</sub> et M<sub>3</sub> sont petites, rectangulaires et ressemblent à celles de *Homo*. L'émail est épais sur les dents jugales. Les molaires inférieures présentent des incisions buccales bien développées qui donnent un profil bilobé à la surface buccale. Il n'y a pas de cingulum aux molaires. Le fémur possède une tête fémorale sphérique et projetée antérieurement. La fossette digitale est profonde. Le col fémoral est allongé et possède une section ovale. L'humérus a une crête brachioradiale verticale. La phalange proximale de la main est courbe. La denture est petite par rapport à la taille corporelle.

**-Discussion**

L'âge d'*Orrorin* n'est pas discuté mais sa place sur la lignée humaine l'est (Aiello & Collard, 2001 ; Gee, 2001). Pour Aiello et Collard mais aussi Gee, les caractères retenus dans la publication de Senut *et al.* (2001) ne suffisent pas à trancher sur la place d'*Orrorin*. Ce dernier se distingue du genre *Australopithecus* par la morphologie des dents jugales qui sont moins allongées mésio-distalement et de dimensions plus petites (Senut *et al.*, 2001). La tête du fémur est sphérique comme chez l'homme et n'est pas hémisphérique comme chez les australopithèques. L'orientation du petit trochanter et celle du col du fémur sont plus proches de celles rencontrées chez l'homme que chez les australopithèques. Il diffère d'*Ardipithecus* par une épaisseur de l'émail plus importante. La canine supérieure présente un sillon mésial comme chez les Hominoïdes du Miocène inférieur et moyen mais aussi chez les grands singes actuels. Ce caractère n'est pas présent chez l'homme, l'australopithèque et ardipithèque.

Sur le fémur (Pickford *et al.*, 2002), on ne retrouve aucun des caractères dérivés des grands singes comme la morphologie de la fosse trochantérienne. Il présente de nombreux caractères dérivés partagés avec les hominidés anciens et l'homme comme la présence d'une gouttière du *m. obturator externus*, un col fémoral allongé et fortement aplati antéro-postérieurement, une dépression supérieure peu profonde au-dessus du col fémoral. Les coupes transversales au niveau du col fémoral obtenues par scanner montrent une différence d'épaisseur très importante entre la corticale située crânialement (la plus épaisse) et la corticale située caudalement (la plus fine). Cette dernière caractéristique se retrouve

chez l'homme et les australopithèques où elles sont associées à l'acquisition de la bipédie. L'ensemble de ces caractéristiques (Senut *et al.*, 2001 ; Pickford *et al.*, 2002) apportent les informations demandées par Aiello & Collard (2001) et Gee (2001).

*Orrorin* présente toute une série de caractères mosaïques. On y retrouve des caractères partagés avec les Hominoïdes du Miocène inférieur et moyen mais aussi des caractères plésiomorphes ou dérivés avec les Hominidés plus récents que lui.

### III. (2001) *Kenyanthropus platyops*

#### -Site

Les différents localités de Lomekwi (LO) qui ont livré cet hominidé sont situées (LO-4, LO-4E, LO-4N, LO-5, LO-6 & LO-9) dans les bassins de drainage des rivières Lomekwi et Topernawi dans le district de Turkana sur le bord Ouest du Lac Turkana dans le Nord du Kenya (Leakey *et al.*, 2001).

#### -Géologie

Les fossiles proviennent de deux membres géologiques de la Formation de Nachukui : membre de Kataboi (d'où provient l'holotype) et le membre de Lomekwi. Les sédiments qui ont livré les fossiles se sont déposés le long d'un lac.

#### -Paléoenvironnement

Les données suggèrent que le paléoenvironnement est assez humide et que la végétation est fournie (Leakey *et al.*, 2001). Les bovidés montrent que l'environnement est mosaïque mais assez boisé. Il s'agit d'un rebord de lac ou de plaine alluviale comme pour les sites contemporains de Hadar en Ethiopie ou de Bahr el Ghazal au Tchad. Ils se différencient de Laetoli en Tanzanie où il n'existe aucun indice de proximité d'abondance d'eau. Des différences existent au niveau des taxons pour Lomekwi et Hadar. *Theropithecus brumpti* est présent à Lomekwi en assez grand nombre, celui-ci est considéré comme indiquant un milieu forestier ou très boisé. A Hadar, il existe un autre type de théropithèque, *Theropithecus darti*, qui est associé avec un faible effectif de *Reduncini* dépendant d'eau et un fort effectif d'*Alcelaphini* et/ou *Aepyceros* qui indiquent des zones boisées ou de prairies plus sèches.

#### -Datation

Le type provient du site de LO-6N entre deux niveaux volcaniques (Tulur Bor Tuff et Lokochot Tuff) qui permettent de dater ce spécimen de 3.5 millions d'années. La plupart des autres fossiles sont situés au dessus du Tulur Bor Tuff et leur âge est estimé à environ 3.3 millions d'années.

#### -Hominidé

Holotype KNM-WT 4000 correspondant à un crâne complet trouvé par J. Erus en Août 1999. dans la localité LO-6N (c'est d'ailleurs le seul fossile d'hominidé pour cette localité) (Leakey *et al.*, 2001).

Autres restes, il existe environ une trentaine de dents isolées à côté de fragments de mandibules et de maxillaires mais aussi de crânes pour l'ensemble des localités (LO-4, LO-4E, LO-4N, LO-5 & LO-9).

Position systématique (Tab.1)

Ordre des Primates Linnaeus 1758

Sous-ordre des Anthropeoidea Mivart 1864

Super-famille des Hominoidea Gray 1825

Genre *Kenyanthropus* Leakey & al. 2001

Espèce *Kenyanthropus platyops* Leakey & al. 2001

Principaux caractères morphologiques :

Elles sont valables pour le genre et l'espèce (Leakey *et al.*, 2001). Le contour transversal de la face est plat au-dessus des os du nasal, la région malaire est haute, les crêtes zygomatoco-alvéolaires sont basses et courbes, la surface antérieure des processus zygomatiques est positionnée au-dessus des prémolaires et orientée plus verticalement que l'ouverture nasale et le clivus naso-alvéolaire. Ce dernier est long tout en étant plat transversalement et sagittalement. Les zygomatiques ne sont pas marqués. Le prognathisme sous-nasal est modérément marqué. Les cavités alvéolaires des incisives sont parallèles à la ligne d'alignement des deux canines. L'ouverture nasale est abrupte. Le palais est fin et s'incurve caudalement dans sa partie antérieure au niveau du foramen des incisives. Les incisives supérieures sont de même taille. Les prémolaires supérieures présentent trois racines et les deux premières molaires présentent un email fin. Les structures tympaniques sont allongées médio-latéralement et ne possèdent pas de crête pétrosale. L'orifice externe de l'oreille est petit.

#### -Discussion

Ce crâne pour ses découvreurs (Leakey *et al.*, 2001) présente une combinaison unique de caractères dérivés pour la face et sont plésiomorphes pour le neurocrâne. Ce nouveau taxon, d'environ 3.5 millions d'années, est contemporain des *Australopithecus afarensis* mais appartient aux hominidés. La morphologie de *Kenyanthropus platyops* est donc plus dérivée avec une face orthognathe mais plus primitive pour la région de l'oreille. Il y a une plus grande diversité des Hominidés pour le Plio-Pléistocène. Les différences morphologiques de la face sont associées à des différences fonctionnelles dans la mastication. Pour Leakey *et al.* (2001), il existerait une radiation des adaptations alimentaires chez les hominidés

pendant cette période avec peut-être des origines plus anciennes. La présence des processus zygomatiques placés antérieurement associés à des petites molaires supérieures chez les Kenyanthropes suggère que ces caractères sont plus indépendants par comparaison avec les contraintes développementales et fonctionnelles de ces parties anatomiques pour la face des Paranthropes où il existe une mégadontie des dents jugales. Pour D. Lieberman (2001), le crâne KNM-ER 1470 attribué à *Homo rudolfensis* partage de grandes similitudes avec *Kenyanthropus platyops* pour la morphologie de la face et diffère par la taille du cerveau plus petite chez *Kenyanthropus platyops*. Du fait des ressemblances, ces deux fossiles doivent appartenir au même genre (*Kenyanthropus*) mais à des espèces différentes. Pour T. White (2003), la conservation du crâne KNM-WT 4000, principalement les déformations, ne permet pas de trancher si ce crâne appartient à un nouveau taxon ou représente un des premiers *Australopithecus afarensis* du Kenya.

#### IV. (2001) *Ardipithecus ramidus kadabba*

##### -Site

Les différentes localités qui ont livré des hominidés sont localisées dans la partie ouest de la Middle Awash (Saitune Dora (STD-VP-2), Alayla (ALA-VP-2), Asa Koma (ASK-VP-3) et Digiba Dora (DID-VP-1) ) ou dans la localité d'Amba East (AME-VP-1) situé dans le CAC (Central Awash Complex) de la dépression de l'Afar en Ethiopie (Woldegabriel *et al.*, 2001).

##### -Géologie

Dans la Middle Awash, les fossiles d'hominidés proviennent principalement de la Formation Adu-Asa qui est actuellement divisée en 4 membres qui sont du plus ancien au plus récent : Saraitu member, Adu Dora member, Asa Koma member et Rawa member. Seul le membre d'Asa Koma a livré des Hominidés. Il correspond à une argile silto-sableuse (et d'argiles benthiques) et de 5 niveaux de tephra avec des épaisseurs de plusieurs mètres. Les fossiles proviennent de dépôts fluviaux.

Amba East (AME-VP-1) a livré un reste d'hominidé dans le membre de Kuseralee de la Formation de Sagantole. Cette dernière est constituée de deux membres, le membre de Kuseralee étant surmonté du membre de Gawto.

##### -Paléoenvironnement

Pour le membre d'Asa Koma, les rapports isotopiques du carbone et de l'oxygène montrent un habitat boisé ou de savane arborée avec des conditions assez fraîches de haute altitude et/ou la présence d'habitats humides (Woldegabriel *et al.*, 2001). Les fossiles montrent la prédominance d'un

habitat humide et fermé voire forestier. L'abondance de *Reduncini* indique la présence d'un bois ouvert ou de prairies boisées autour des rives d'un lac. Parmi les rongeurs, les *Tachyoryctes* et les *Thryonomys* sont abondants. Les *Thryonomys* actuels vivent sur les bords de lacs et de rivières. Les *Tachyoryctes* vivent actuellement en altitude, ceci confirme que la Formation d'Adu-Asa s'est déposée à une altitude plus élevée durant la fin du Miocène.

Les *Alcelaphini* sont absents alors qu'ils sont abondants dans la formation de Nawata à Lothagam au Kenya. La rareté des lagomorphes montre que les habitats de prairies ouvertes sont mal représentés dans la faune de la Formation d'Adu-Asa.

Pour le membre de Kuseralee, la faune indique un habitat boisé plus ouvert et/ou de rive de lac. Les sédiments ont livré de nombreux fossiles d'*Anancus* et de *Nyanzachoerus*. Le fossile d'hominidé a été trouvé dans un dépôt stratigraphique limité et formé dans des conditions moins aquatiques qui a livré des carnivores, des bovidés et des cercopithécoïdés. Les analyses isotopiques suggèrent un habitat plus chaud, de plus basse altitude et/ou d'un habitat boisé plus sec avec une forte présence d'herbe.

##### -Datation

Les fossiles d'hominidé du membre d'Asa Koma sont datés entre 5.54 et 5.77 millions d'années. Le fossile d'Amba East est daté de plus de 5.2 millions d'années. Du point de vue biochronologique, les fossiles associés aux hominidés du membre de Gatwo sont cohérents avec les datations isotopiques comme *Nyanzachoerus syrticus* et un très primitif *Primelephas*.

##### -Hominidé

Holotype : ALA-VP-2/10 est une héli-mandibule droite avec la M<sub>3</sub> et les dents isolées mais appartenant au même côté droit : I<sub>2</sub>, C, P<sub>4</sub>, M<sub>2</sub> & fragment de racine de M<sub>3</sub> (Haile-Selassie, 2001). Ces fossiles ont été trouvés par Y. Haile-Selassie en 1997 et 1999, ils sont conservés au Muséum National d'Ethiopie.

Autres restes : la collection est constituée d'un fragment de phalange moyenne et de la phalange proximale de la main, d'une ulna et un humérus gauche, d'un fragment distal d'humérus, d'un fragment de clavicule gauche, et de 4 dents isolées.

Position systématique (Tab.1)

Ordre des Primates Linné, 1758

Sous-Ordre des Anthropoidea Mivart, 1864

Super-famille des Hominoidea Gray, 1825

Famille des Hominidae Gray, 1825

Genre *Ardipithecus* White, Suwa & Asfaw, 1995

Espèce *Ardipithecus ramidus* (White, Suwa & Asfaw, 1994)

Sous-espèce *Ardipithecus ramidus kadabba* Haile-Salassie, 2001

Principaux caractères morphologiques :

Cette sous-espèce d'*Ardipithecus* se distingue de celle d'Aramis (*Ardipithecus ramidus ramidus*) (White *et al.*, 1994 & 1995) par les cuspidés linguales aiguës de M<sub>3</sub> qui conservent leur prééminence même dans l'extrême usure des couronnes, un contour distale carré de M<sup>3</sup> avec 4 cuspidés distinctes, une profonde fovea mésiale sur P<sup>3</sup>; une tendance d'un relief moins important sur la face mésio-linguale de la couronne des canines inférieures; des canines compressées mésio-lingualement à disto-buccalement (Haile-Salassie, 2001).

#### -Discussion

Les faunes de la fin du Miocène du Membre d'Asa Koma sont pratiquement contemporaines de celles de Lothagam (Kenya) de la partie supérieure de la Formation de Nawata. Il existe une mosaïque d'habitats à la limite du Miocène et du Pliocène. Pour WoldeGabriel *et al.* (2001), les hominidés fréquentent des milieux assez boisés ce qui explique leur rareté sur les sites.

*Ardipithecus ramidus kadabba* (Haile-Salassie, 2001) se distingue des autres fossiles et des grands singes actuels par une tendance vers des canines inférieures incisiformes et donc comparables à celles des fossiles provenant d'Aramis mais avec un tubercule distal développé et différent avec un haut épaulement mésial de la couronne et certaines expressions d'un pont marginal mésial.

La position phylogénétique de ce taxon est très discutée (Gee, 2001). Pour Haile-Salassie (2001) Les caractères dérivés dentaires sont partagés avec les hominidés plus récents. Ceci indiquerait que ce fossile représente un taxon d'hominidé qui est postérieur à la bifurcation homme-chimpanzé. La persistance de caractères plésiomorphes sur les dents et le matériel postcrânien montrent qu'*Ardipithecus* est assez proche de l'ancêtre commun des chimpanzés et de l'homme. L'épaisseur de l'émail est relativement faible. L'attribution à une sous-espèce pour ce fossile est assez discutée (Gee, 2001).

## V. (2002) *Sahelanthropus tchadensis*

#### -Site

Les sites géologiques de Toros-Menalla ont été découverts en 1997 par la mission Paléoanthropologique Franco-Tchadienne (MPFT) à l'ouest du désert de Djurdj situé au Nord du Tchad (Vigneaud *et al.*, 2002).

Seul le site Toros-Menalla 266 (TM 266) a pour l'instant livré les restes d'un hominidé.

#### -géologie

L'aire fossilifère de Toros-Menalla est située dans le bassin intra-craton tchadien. La section stratigraphique de cette aire ne dépasse rarement que quelques mètres. Les sections des affleurements sont situées au centre de la partie nord du bassin. Les affleurements consistent en d'épaisses séries terrigènes uniformes dominées par du sable et plus faiblement par des grès indurés inter-lités de pellicules d'argiles et de diatomites.

La section stratigraphique de TM 266 comprend trois unités, celle du milieu a livré les restes attribués à un hominidé. Elle est comprise entre une unité stratigraphique supérieure d'une surface d'érosion et stratifiée par un ensemble de pellicules vertes issues d'un environnement lacustre et une unité inférieure constituée de dépôts dunaires d'origine éolienne. L'unité du milieu est épaisse d'environ de deux mètres et est nommée l'unité à anthracothériidés. Le dépôt correspond à un grès plus au moins cimenté. Le crâne provient du premier mètre d'épaisseur du dépôt et était pris dans un grès faiblement cimenté. Ce dernier est constitué d'un mélange de grains de quartz d'origine purement éolienne et d'autres remaniés par les activités lacustres. Ce niveau contient de nombreuses pellicules et des diatomites.

#### -paléoenvironnement

Le site de TM 266 a livré 42 taxons de vertébrés dont 24 de mammifères (Vigneaud *et al.*, 2002). Il renferme une faune avec une bonne composante aquatique d'après la présence de restes de poissons d'eau douce (10 genres), de crocodiles et de mammifères amphibies (notamment un hippopotamidae du genre *Hexaprotodon*). Le reste de la faune est associé à de la forêt galerie et à de la savane par la présence de colobiné (un seul fragment de maxillaire de ce singe arboricole a été trouvé), de rongeurs (Murinae, Sciuridae, Hystricidae), d'éléphants (*Anancus* et *Loxodonta*), d'équidés et de bovidés (*Cobus* et *Hippotragini*). Des carnivores sont présents comme des loutres, des Hyénidés du Miocène et des Machairodontes. En accord avec la sédimentologie, la faune suggère que *Sahelanthropus tchadensis* vivait près d'un lac assez proche d'un désert de sable.

#### -datations

La présence de certains taxons suggère que l'unité moyenne de TM 266 est plus ancienne que la Formation de Lukeino au Kenya (environ 6 millions d'années) et serait peut-être équivalente en âge à la base des niveaux fossilifères de la Formation de Nawata à Lothagam au Kenya qui est âgée entre 5,2 à 7,4 millions d'années. C'est notamment le cas de la présence de *Nyanzachoerus syrticus* associé à des anthracothériidés. Les deux proboscidiens, *Anancus kenyensis* et *Loxodonta* sp. Indet, se trouvent aussi présents dans la Formation

de Lukeino mais ici, ils montrent plus de caractères primitifs. La présence d'un équidé proche de *Hipparion abudhabiense* conforterait l'ancienneté du site.

#### -Hominidé

Holotype : TM 266-01-060-1 correspondant à un crâne découvert par Djimdoumbaye Ahounta le 19 juillet 2001 et est conservé au Département de Conservation des Collections, Centre National d'Appui à la Recherche (CNAR) à Ndjaména au Tchad. Il possède le surnom de Toumaï (Brunet *et al.*, 2002).

Autres restes : La collection se compose d'un fragment de symphyse, d'un fragment d'hémi-mandibule droite et de trois dents (M<sup>3</sup> droite, I<sup>1</sup> droite, c droite)

Position systématique : (Tab.1)

Ordre des Primates Linné, 1758

Sous-Ordre des Anthroipoidea Mivart, 1864

Super-famille des Hominoidea Gray, 1825

Famille des Hominidae Gray, 1825

Genre *Sahelanthropus* Brunet *et al.*, 2002

Espèce *Sahelanthropus tchadensis* Brunet *et al.*, 2002

Principaux caractères morphologiques :

Le crâne présente une mosaïque de caractères dérivés et primitifs. Les auteurs (Brunet *et al.*, 2002) ont retenu une face assez plate, un arrière-crâne peu développé comme les grands singes, un basi-crâne long et étroit. La fosse canine est large. L'arcade dentaire, petite et étroite, présente une morphologie en U. Les orbites sont séparées par un très large pilier inter-orbital et sont couronnées par un large et épais torus sus-orbitaire continu. Un frontal plat seulement marqué par une constriction post-orbitale. Postérieur au frontal, il existe une crête sagittale et une large crête nuchale. Ce dernier caractère fait présumer aux auteurs que le spécimen appartient à un individu mâle. Le plan nuchal est plat et long avec une large crête occipitale externe. L'apophyse mastoïdienne est large. Les condyles occipitaux sont petits. Un basi-occipital court et étroit antérieurement.

Par comparaison avec les autres restes d'hominidés anciens présentant des parties homologues du crâne (*Australopithecus anamensis*, *Kenyanthropus platyops* & *Australopithecus afarensis*), les caractéristiques les plus intéressantes de *Sahelanthropus* concerne la face qui montre une mosaïque de caractères primitifs et dérivés. La face est haute avec un front fuyant alors que la face moyenne est courte. Un prognathisme plus faible que chez les chimpanzés et les australopithèques. Ces caractères inhabituels sont associés avec une calotte crânienne longue, comparable en taille à celle des grands singes. Si l'on compare ce crâne à

celui d'un gorille mâle, il est plus petit mais son torus sus-orbitaire est plus épais probablement associé à du dimorphisme sexuel.

Il existe d'autres caractères dérivés d'hominidés qui indiquent un non cisaillement entre canine supérieure et première prémolaire inférieure. Il n'y a pas de diastème.

#### -discussion

La découverte de ce fossile est localisé à plus de 2500 km de la Rift Valley où se situent les plus anciens restes d'hominidés auparavant découverts (Brunet *et al.*, 2002 ; Vigneaud *et al.*, 2002). D'autre part son âge est plus ancien que les fossiles d'hominidés connus en Afrique de l'Est et Australe. Pour Brunet *et al.* (2002), cette découverte montre que les premiers hominidés étaient plus largement répartis comme l'avait déjà montré la découverte d'*Australopithecus bahrelghazali* (Brunet *et al.*, 1995 & 1996). Cette découverte confirmerait aussi que la divergence entre la lignée humaine et les chimpanzés serait plus ancienne que les dates proposées par les modèles moléculaires.

Wolpoff *et al.* (2002) s'interrogent sur les caractères retenus comme étant hominidés et pensent que *Sahelanthropus* serait un hominoïde non-humain. Ce dernier vivait dans un environnement qui sera plus tard colonisé par les australopithèques qui ont un fort appareil masticateur (probablement aussi comme *Sahelanthropus*). Précisons que nous ne connaissons que de rares fossiles de grands singes africains et que ceux-ci datent du Pléistocène.

La canine de *Sahelanthropus*, de petite taille, a des dimensions comprises dans les variations des chimpanzés et gorilles femelles. La couronne est basse et la racine est large par rapport à cette dernière, ceci correspondrait à des caractères de femelle. Wolpoff *et al.* (2002) rappellent que les caractères utilisés par Brunet *et al.* (2002) sur la taille de la canine et le cisaillement ont conduit à des erreurs dans le passé en créant des genres et des espèces différentes entre les mâles et les femelles d'hominoïde du Miocène (exemple : Ramapithèque & Sivapithèque). La taille du torus orbitaire ne serait pas liée à un fort dimorphisme sexuel mais plus probablement à une réponse mécanique au stress engendré au niveau des dents antérieures comme chez les grands singes africains. La position du foramen magnum ne semble pas différente de celle trouvée chez les chimpanzés. D'autre part, le plan nuchal est long, plat et très incliné par rapport au plan de Francfort (le plan nuchal est presque horizontal chez l'homme). Ceci ressemblerait à un arrière crâne d'un grand singe avec un appareil masticateur important.

## DISCUSSION GENERALE

Comme dans toute discipline scientifique, les nouvelles découvertes déclenchent des débats scientifiques. Pour l'évolution de l'homme, ces débats peuvent être plus animés ou passionnels car il s'agit de notre propre origine. Pour la discussion, nous avons choisis d'aborder quelques points qui permettront aux lecteurs de mieux comprendre le cadre scientifique qui entourent ces débats.

- Evolution linéaire et buissonnante :

La notion d'évolution linéaire qui persistait en paléanthropologie tend à disparaître. Cette façon de raisonner avait conduit à des non-sens. En effet chaque nouvelle découverte était soit l'ancêtre ou le descendant des formes connues. Ceci avait entraîné aussi l'attribution au même hominidé (*Australopithecus afarensis*) de restes de deux types différents d'hominidés de localité AL 333 en Ethiopie. Avec ce type de raisonnement, il ne pouvait y avoir deux types d'hominidés alors les différences étaient engendrées par le dimorphisme sexuel. Les différences locomotrices étaient pourtant très importantes. L'« école française » qui s'est constituée autour d'Yves Coppens avait déjà émis l'hypothèse d'une évolution buissonnante pour les hominidés (Coppens 1981 & 1995). Avec les découvertes accrues de ces dernières années pour les hominidés plio-pléistocènes, cette notion d'évolution linéaire disparaît mais persiste pour les fossiles plus anciens du Miocène supérieur ou du début du Pliocène. Dès l'apparition des Hominoïdes, et plus particulièrement dès le Miocène inférieur, il existe une explosion de formes et de lignées avec des adaptations écologiques et locomotrices assez importantes. Pourquoi les Hominidés ne connaîtraient pas cette explosion de diversité lors de leur apparition ? Les hominidés ne font pas exception à ce qui se passe dans d'autres groupes zoologiques.

- Caractères utilisés :

L'interprétation des caractères anatomiques et morphologiques est important pour retracer l'évolution de l'homme. Il faut donc comparer ce matériel fossile à des restes osseux actuels d'homme mais aussi de grands singes comme le chimpanzé. Mais malheureusement, inconsciemment certains paléanthropologues considèrent le chimpanzé comme le modèle ancestral. Il est évident que cet animal ne l'est pas, il a évolué autant que l'homme. Il est donc recommandé de ne pas se limiter à une comparaison avec seulement de l'actuel mais aussi l'étendre à des restes d'hominoïdes du Miocène inférieur et moyen. L'homme et le chimpanzé partagent des caractères communs hérités des Hominoïdes du Miocène. Ces derniers peuvent avoir des caractères communs avec l'homme et/ou ses ancêtres mais pas avec le chimpanzé, et inversement. Le choix des caractères pour déterminer le taxon ou la lignée

d'appartenance d'un fossile reste le plus délicat. C'est par exemple le cas de l'épaisseur de l'émail dentaire qui est un caractère type pour définir les hominidés. Mais ce caractère isolé d'une association de caractères qui permettent de mieux appréhender la définition d'un taxon ou d'une lignée peut se révéler trompeur. Un épaississement de l'émail dentaire apparaît chez les Hominoïdes dès le Miocène moyen en Afrique comme pour le Kenyapithèque. Un des grands singes actuels présente un émail dentaire épais, c'est l'orang-outan. Cet épaississement se retrouve chez les Hominoïdes eurasiatiques du Miocène moyen dont sont probablement issus les orangs-outans. L'épaisseur de l'émail est une réponse à des contraintes de mastication et a donc pu apparaître de nombreuses fois. Classiquement en paléontologie, on utilise la morphologie dentaire et/ou crânienne car ce sont les fossiles les mieux conservés. Mais l'individu présente aussi un squelette qui présente des adaptations pour se mouvoir dans son milieu écologique. L'homme et probablement tous les hominidés se caractérisent par leur locomotion, la bipédie permanente qui est stricte chez l'homme et associée à du grimper chez les australopithèques comme Lucy (AL 288-1). La présence de caractères permettant de mettre en évidence la bipédie permanente sont recherchés sur le crâne comme l'orientation du trou occipital. Ceci a permis à R. Dart (1925) d'attribuer l'enfant de Taung (*Australopithecus africanus*) aux Hominidés. Rappelons que ce fossile découvert en Afrique du Sud est le premier Australopithèque découvert mais aussi le premier hominidé trouvé n'appartenant pas au genre *Homo*. Il ne sera accepté comme hominidé par la communauté scientifique que bien plus tard. Quoiqu'il en soit, les restes permettant le mieux de démontrer la présence d'une bipédie permanente restent les os postcrâniens. Ils ne peuvent donc être éliminés de la détermination d'un fossile en tant qu'hominidé (Aiello & Collard, 2001 ; Senut, 2002). Mais comme rien n'est aisé, on peut se poser la question si la bipédie ne serait pas apparue plusieurs fois parmi les Hominoïdes du Miocène supérieur. Ce serait le cas de l'Oréopithèque retrouvé en Toscane et en Sardaigne et daté de 10 à 9 millions d'années (Köhler & Moyà-Solà, 1997). Mais là encore, il y a des nuances car cette bipédie n'est pas permanente comme nous l'entendons pour les hominidés mais serait pratiquée plus souvent que chez les grands singes africains. D'autre part, cet Hominoïde énigmatique vivait dans un milieu particulier insulaire et présentait des adaptations propres. L'architecture osseuse postcrânienne reste très différente de celle d'un Hominidé ancien. C'est dans ce précédent contexte de choix de caractères que les auteurs des découvertes récentes se retrouvent. Pour les fossiles datant de la fin du Miocène supérieur voire du début du Pliocène, les fossiles sont très proches de la dichotomie homme-

grands singes. Les caractères sont donc moins nets que pour les hominidés plus tardifs. De plus, plusieurs lignées ont pu coexister dans la même région ou dans des régions différentes pendant la même période. Ces lignées peuvent être déjà des Hominidés, ou des proto-grands singes ou encore une lignée relique d'avant la dichotomie. Toutes ces lignées sont assez proches et peuvent avoir que de légères différences.

La notion d'hominidé devra être débattue car si nous avons utilisé tout au long de cet article la notion classique d'hominidé excluant tous les grands singes. Certains scientifiques utilisant les méthodes cladistiques ou d'après certains travaux moléculaires n'utilisent pas la même notion d'hominidé puisqu'ils y intègrent les grands singes de grande taille (excluant les hylobatidae) ou seulement les grands singes africains. Pour ces scientifiques, le débat se portera sur l'apparition des Hominini.

- Nos connaissances sur les derniers Hominoïdes du Miocène moyen et les ancêtres des grands singes africains.

Nous connaissons quelques Hominoïdes africains vers la fin du Miocène moyen comme *Kenyapithecus* ou *Otavipithecus*. Il n'existe pour l'instant qu'un fossile connu entre ces derniers et les possibles hominidés de la fin du Miocène supérieur découverts récemment. Il s'agit de *Samburupithecus kiptalami* provenant de la région de Samburu au Kenya et daté de 9.5 millions d'années (Ishida *et al.*, 1998 & 2002). Ce fossile présente des caractères en commun avec le gorille.

Si pour les Hominidés, nous avons beaucoup de fossiles anciens et maintenant quelques-uns très anciens (entre 7 et 5 millions d'années), nous n'avons rien pour les grands singes africains qui restent les plus proches génétiquement de l'homme. Les proto-grands singes et les premiers hominidés ont co-existé au moins durant une courte période de temps mais peut-être plus si les paléoenvironnements le permettaient.

La dichotomie grands singes-hominidés est peut-être plus ancienne que ce qui est classiquement admis. La découverte de nouvelles dents avec des caractères dérivés de chimpanzé existe dans la Formation de Ngorora au Kenya (12.5 millions d'années) (Pickford & Senut, 2003). Ces caractères sont différents de ceux classiques des Hominoïdes du Miocène inférieur et moyen. Sur le site de Kapsomin (5.9 millions d'années) qui a aussi livré la plus grande quantité de restes d'*Orrorin tugenensis*, une molaire supérieure présente des caractères différents de ce dernier et est plus similaire à une molaire de Gorille. Elle est différente de celle d'un chimpanzé par sa taille mais aussi par sa morphologie. Pour Pickford et Senut (2003), les grands singes africains ont bien évolué en Afrique et n'ont pas une origine européenne.

-Dichotomie et horloge moléculaire.

Le moment de la dichotomie entre les grands singes et l'homme a été très discuté. Un compromis est retenu autour de 8 millions d'années. Les paléontologues ont classiquement proposé une date plus ancienne alors que les biologistes moléculaires proposent majoritairement une date plus récente (Stauffer *et al.*, 2001 ; Wodd, 2002). Les nouvelles découvertes d'hominidés potentiels s'accordent plus avec la date de 8 millions d'années. Les découvertes probables de proto-grands singes (Pickford & Senut, 2003) pourraient vieillir cette date.

-Paléoenvironnements.

Il existe dans l'esprit de chacun une idée préconçue sur le type de forêts ancestrales qui pouvaient exister dans le passé. Si la plupart des grands singes vivent dans les grandes forêts tropicales humides, il faut toutefois noter, que quelques populations habitent des forêts un peu plus sèches voire des savanes boisées. Les forêts tropicales humides ne sont pas des milieux favorables à la conservation des fossiles. D'autre part, les Hominoïdes du Miocène inférieur et moyen ont été retrouvés avec un paléoenvironnement plus ou moins boisé d'ambiance plus ou moins sèche. Les potentiels premiers hominidés se retrouvent dans des milieux boisés plus ou moins ouverts mais non de forêts humides, plutôt proche de zones humides. On peut se poser la question sur la répartition des grands singes africains au cours du Quaternaire. Au cours de cette ère, la répartition de la forêt humide tropicale a beaucoup fluctué. Les proto-grands singes et les premiers hominidés ont très bien pu coexister dans le même type de milieu, il y a 7 à 6 millions d'années, des taxons annoncent un changement de faune (faune éthiopienne) et une ouverture de l'environnement. Ces changements ont été observés par Y. Coppens lors de ces recherches en Ethiopie et lui ont permis d'émettre l'hypothèse de l'East Side Story (1983). Cette dernière a été et est toujours un outil de réflexion car elle témoigne de phénomènes qui ne se sont pas uniquement produits en Afrique de l'Est mais au niveau planétaire (changements climatiques globaux).

-Explosion du nombre d'espèces et répartition plus large des Hominidés plio-pléistocènes.

Ces dernières années ont permis la découverte de nombreux restes d'hominidés plio-pléistocènes. De nouvelles espèces (par exemple *Australopithecus garhi*) voire genres (comme *Kenyanthropus*) et même des sous-familles (Praeanthropinae (Cela-Conde & Altaba, 2002)) ont été créés. Les hominidés plio-pléistocènes ne se cantonnent plus uniquement à l'Afrique de l'Est (Ethiopie, Kenya & Tanzanie) pour les plus anciens (vers 4 millions d'années) ou en Afrique du Sud (entre 2.5 à 2.6 millions d'années). Leur zone de répartition est plus grande. On les trouve loin du berceau hypothétique qu'est l'Afrique de l'Est à des dates assez anciennes, vers 3 à 3.5 millions d'années au Tchad

(Brunet *et al.*, 1995 & 1996) et vers 4 millions d'années en Afrique du Sud (Membre 2 de Sterkfontein (Clarke 2002), communication personnelle de R. Clarke, juillet 2003). Quelles sont les relations entre des espèces contemporaines mais vivant dans des zones éloignées comme par exemple entre *Australopithecus africanus* d'Afrique du Sud et *Australopithecus garhi* d'Ethiopie ? Ou encore entre *Australopithecus afarensis* (Ethiopie) et *Australopithecus bahrelghazali* (Tchad), ce dernier est même considéré par White (2002) comme synonyme du premier. Pouvons-nous réellement affirmer que les différences sont de l'ordre de l'espèce ou ne s'agit-il pas de différences régionales comme dans le cas des espèces actuelles ? Nous devons avouer que nous avons une très faible idée de la variation de ces Hominidés plio-pléistocènes. Cette variation a peut-être été très importante comme on commence à l'envisager pour les *Paranthropus robustus* d'Afrique du Sud avec les découvertes de Drimolen (Keyser, 2000).

Les collections doivent être ré-étudiées notamment celles rapportées à *Australopithecus afarensis*. Des changements de nomenclature systématique devront être effectués car il y a des prévalences systématiques qui ont été négligées. En effet, une partie du matériel des anciennes collections d'*Australopithecus afarensis* devra être rapportée à *Praeanthropus africanus* et une autre partie, dont Lucy (AL 288-1), correspond à *Australopithecus antiquus* (Senut, 1995 & 2002). Certains fossiles restent toujours énigmatiques comme les pièces de Tabarin (Formation de Mabaget au Kenya) et la mandibule de Lothagam (Kenya), ces fossiles sont datés d'environ 5 millions d'années.

## CONCLUSION

Pour conclure, l'avancée dans nos connaissances en sciences ne peut se faire sans nouvelles découvertes car elles nous apportent des réponses à certaines questions mais en soulèvent souvent d'autres. Ces découvertes et les études qui y en découlent, entraînent des débats scientifiques, parfois animés, permettant la maturation de nos connaissances. S'il est encore trop tôt pour trancher dans les différents arguments avancés pour les dernières découvertes et d'en élaborer un arbre phylétique, nous tenons à préciser que nous sommes à un moment historique pour la paléanthropologie puisque nous sommes proches de la dichotomie homme-grands singes. Quel paléontologue ne désirerait pas trouver le passage d'une lignée à une autre ? Et quel passage, puisqu'il s'agit de l'apparition des hominidés. N'oublions pas aussi, qu'enfin nous allons peut-être lever le voile sur l'origine des grands singes africains, nos cousins génétiquement les plus proches. Mais pour bien appréhender ces nouveaux fossiles, il ne faut pas oublier de prendre en compte

les fossiles antérieurs, les Hominoïdes du Miocène inférieur et moyen.

## REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier M. Tersis et F. Thackeray pour leur aide à la rédaction de cet ouvrage.

## BIBLIOGRAPHIE

- AIELLO L., & COLLARD M., 2001 – Our newest oldest ancestor? *Nature*, 410, 526-527.
- ASFAW B., WHITE T., LOVEJOY O., LATIMER B., SIMPSON S., & SUWA G., 1999 – *Australopithecus garhi*: A new species of early hominid from Ethiopia. *Science*, 284, 629-635.
- BRUNET M., BEAUVILAIN A., COPPENS Y., HEINTZ E., MOUTAYE A. & PILBEAM D., 1995 – The first australopithecine 2,500 kilometers West of the Rift Valley (Chad). *Nature*, 378, 273-275.
- BRUNET M., BEAUVILAIN A., COPPENS Y., HEINTZ E., MOUTAYE A. & PILBEAM D., 1996 – *Australopithecus bahrelghazali*, une nouvelle espèce d'Hominidé ancien de la région de Koro Toro (Chad). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris, supplément Vie Académique*, 322, 907-913.
- BRUNET M., GUY F., PILBEAM D., MACKAYE H., LIKIUS A., AHOUNTA D., BEAUVILAIN A., BLONDEL C., BOCHERENS H., BOISSERIE J.-R., De BONIS L., COPPENS Y., DEJAX J., DENYS C., DURINGER P., EISENMANN V., FANONE G., FRONTY P., GERAADS D., LEHMANN T., LIHOREAU F., LOUCHART A., MAHAMAT A., MERCERON G., MOUCHELIN G., OTERO O., CAMPOMANES P., PONCE DE LEON M., RAGE J.-C., SAPANET M., SCHUSTER M., SUDRE J., TASSY P., VALENTIN X., VIGNAUD P., VIRIOT L., ZAZZO A., & ZOLLIKOFER C., 2002 – A new hominid from the upper Miocene of Chad, Central Africa. *Nature*, 418, 145-151.
- CELA-CONDE C. & ALTABA C., 2002 – Multiplying genera versus moving species : a new taxonomic proposal for the family Hominidae. *South African Journal of Science*, 98, 229-232.
- CLARKE R., 2002 – Newly revealed information on Sterkfontein Member 2 *Australopithecus* skeleton. *South African Journal of Science*, 98, 523-526.
- COPPENS Y., 1981 – Le cerveau des hommes fossiles. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris, Ila*, 292, 3-24.

- COPPENS Y., 1983 – Les plus anciens fossiles d'Hominidae. In «Recent advances in the evolution of primates», Rome. Pontificiae Academiae Scientiarum Scripta Varia, 50, 1-9.
- COPPENS Y., 1995 – Paléanthropologie et préhistoire. Annuaire du Collège de France 1994-1995, 595-627.
- DART R., 1925 – *Australopithecus africanus*, the man-ape of South Africa. Nature, 115, 195-199.
- GEE H., 2001 – Return to the planet of the apes. Nature, 412, 131-132.
- GOMMERY D. & SENUT B., 2002 – *Orrorin tugenensis* distal thumb phalanx. International workshop at Bogorio, 28-30 septembre 2002, "From *Samburupithecus* to *Orrorin* : origins of hominids. Geological and palaeontological background", abstracts volume, 2.
- HAILE-SELASSIE Y., 2001 – Late Miocene hominids from the Middle Awash, Ethiopia. Nature, 412, 178-181.
- HEINZELIN de J., CLARK J., WHITE T., HART W., RENNE P., WOLDEGABRIEL G., BEYENE Y., & VRBA E., 1999 – Environment and behaviour of 2.5-Million-year-old Bouri Hominids. Science, 284, 625-629.
- ISHIDA, H. & PICKFORD M., 1998 – A new Late Miocene hominoid from Kenya : *Samburupithecus kiptalami*. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris, IIA, 325, 823-829.
- ISHIDA, H., PICKFORD M., NAKANO Y., NAKATSUKASA M. & KUNIMATSU Y., 2002 – Palaeobiology of *Samburupithecus* from the Late Miocene of Kenya. International workshop at Bogorio, 28-30 septembre 2002, "From *Samburupithecus* to *Orrorin* : origins of hominids. Geological and palaeontological background", abstracts volume, 4-5.
- KEYSER A., 2000 – The Drimolen skull : the most complete australopithecine cranium and mandible to date. South African Journal of Science, 96, 189-193.
- LEAKEY M., SPOOR F., BROWN F., GATHOGO P., KIARIE C., LEAKEY L., & McDOUGALL I., 2001 – New hominin genus from eastern Africa shows diverse middle Pliocene lineages. Nature, 410, 433-440.
- LIEBERMAN D., 2001 – Another face in our family tree. Nature, 410, 419-420.
- KÖHLER M. & MOYÀ-SOLÀ S., 1997 – Ape-like or hominid like ? The positional behavior of *Oreopithecus bambolii* reconsidered. Proceedings of National Academy of Sciences USA, 94, 11747-11750.
- PICKFORD M., & SENUT B., 2001 – The geological and faunal context of Late Miocene hominid remains from Lukeino, Kenya. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris, Série IIA, 332, 145-152.
- PICKFORD M., SENUT B., GOMMERY D., & TREIL J., 2002 – Bipedalism in *Orrorin tugenensis* revealed by its femora. Comptes Rendus Palevol, 1, 191-203.
- PICKFORD M., & SENUT B., 2003 -Hominoid molars with chimpanzee-and gorilla-like features from the Miocene of Kenya : Implications for the chronology of the ape-human divergence and biogeography of Miocene hominoids." From tools to symbols. From Early Hominids to Modern Humans." International Round Table, University of Witwatersrand, 16<sup>th</sup>-18<sup>th</sup> March 2003, Johannesburg, p.15.
- SENUT B., 1995 – D'*Australopithecus* à *Praeanthropus* ou du respect du Code de Nomenclature. Annales Paléontologie (Vert.-Invert.), 81, 4, 279-281.
- SENUT B., PICKFORD M., GOMMERY D., MEIN P., CHEBOI K., & COPPENS Y., 2001 – First hominid from the Miocene (Lukeino Formation, Kenya). Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris, Sciences de la Terre et des planètes, 332, 137-144.
- SENUT B., 2002- From apes to humans : locomotion as a key feature for phylogeny. Zeitschrift Morphologie und Anthropologie, 83, 2/3, 351-360.
- SAWADA Y., PICKFORD M., SENUT B., ITAYA T., HYODO M., MIURA T., KASHINE C., CHUJO T., & FUJII H., 2002 – The age of *Orrorin tugenensis*, an early hominid from the Tugen Hills, Kenya. Comptes Rendus Palevol, 1, 293-303.
- STAUFFER R., WALKER A., LYONS-WEILER M. & BLAIR HEDGES S., 2001 – Human and Ape molecular clocks and constraints on paleontological hypotheses. The Journal of Heredity, 92, 6, 469-474.
- VIGNEAUD P., DURINGER P., MACKAYE H., LIKIUS A., BLONDEL C., BOISSERIE J.-R., De BONIS L., EISENMANN V., ETIENNE M.-E., GERAADS D., GUY F., LEHMANN T., LIHOREU F., LOPEZ-MARTINEZ N., MOURER-CHAUVIRE C., OTERO O., RAGE J.-C., SCHUSTER M., VIRIOT L., ZAZZO A., & BRUNET M., 2002 – Geology and palaeontology of the Upper Miocene Toros-Menalla hominid locality, Chad. Nature, 418, 152-155.
- WHITE T., SUWA G., & ASFAW B., 1994 – *Australopithecus ramidus*, a new species of hominid from Aramis, Ethiopia. Nature, 371, 306-312.
- WHITE T., SUWA G., & ASFAW B., 1995 – Corrigendum : *Australopithecus ramidus*, a new species of hominid from Aramis, Ethiopia. Nature, 375, 88.

WHITE T., 2002 – Earliest hominids. *In* W. Hartwig, “The primate fossil record”, Cambridge University Press, Cambridge, 407-417.

WHITE T., 2003 - Early Hominids-diversity or distorsion? *Science*, 299, 1994-1996.

WOLDEGABRIEL G., HAILE-SELASSIE Y., RENNE P., HART W., AMBROSE S., ASFAW B., HEIKEN G., & WHITE T., 2001 – Geology and palaeontology of the Late Miocene Middle Awash valley, Afar rift, Ethiopia. *Nature*, 412, 175-178.

WOLPOFF M., SENUT B., PICKFORD M., & HAWKS J., 2002 – *Sahelanthropus* or “*Sahelpithecus*”? *Nature*, 419, 581-582.

WOOD B., 2002 – Hominid revelations from Chad. *Nature*, 418, 133-135.

**Adresse de l'auteur :** Dominique Gommery, UPR 2147 du CNRS, 44 Rue de l'Amiral Mouchez, 75014 Paris, FRANCE.

## ANNEXE

Genres	Espèces (et sous-espèces)	Datations (en millions d'années)	Pays
<i>Ardipithecus</i>	<i>Ardipithecus ramidus</i> <i>Ardipithecus ramidus ramidus</i> <i>Ardipithecus ramidus kadabba</i>	4.39 5.8-5.5	Ethiopie
<i>Sahelanthropus</i>	<i>Sahelanthropus tchadensis</i>	7-6	Tchad
<i>Orrorin</i>	<i>Orrorin tugenensis</i>	6-5.7	Kenya
<i>Praeanthropus</i>	<i>Praeanthropus africanus</i>	4.5-4	Ethiopie, Kenya & Tanzanie
<i>Australopithecus</i>	<i>Australopithecus anamensis</i> (synonyme de <i>Praeanthropus africanus</i> )	4.17-3.9	Kenya & Ethiopie
	<i>Australopithecus antiquus</i> seu <i>afarensis</i>	4.1-2.8	Ethiopie, Kenya & Tanzanie
	<i>Australopithecus bahrelghazali</i>	3.5-3	Tchad
	<i>Australopithecus africanus</i>	(4-3.5?) 2.6-2.5	Afrique du Sud
	<i>Australopithecus gahri</i>	2.5-2.45	Ethiopie
<i>Paranthropus</i> seu <i>Australopithecus</i>	<i>Paranthropus</i> seu <i>Paraustralopithecus aethiopicus</i>	2.7-2.3	Ethiopie & Kenya
	<i>Paranthropus robustus</i>	2-1.5	Afrique du Sud
	<i>Paranthropus boisei</i>	2.2-1.2	Ethiopie, Kenya, Tanzanie & Malawi
<i>Kenyanthropus</i>	<i>Kenyanthropus platyops</i>	3.5	Kenya
	<i>Kenyanthropus</i> seu <i>Homo rudolfensis</i>	2.5-1.8	Kenya & Malawi

**Tab.1 : Les potentiels hominidés non-*Homo* potentiels mio-plio-pléistocènes.**  
**Tab.1 : The potential mio-plio-pleistocenes non-*Homo* Hominids.**

## TABLE DES MATIERES

RESUME .....	1
ABSTRACT .....	1
INTRODUCTION .....	1
I. (1999) <i>Australopithecus garhi</i> .....	1
II. (2000) <i>Orrorin tugenensis</i> .....	2
III. (2001) <i>Kenyanthropus platyops</i> .....	4
IV. (2001) <i>Ardipithecus ramidus kadabba</i> .....	5
V. (2002) <i>Sahelanthropus tchadensis</i> .....	6
DISCUSSION GENERALE .....	8
CONCLUSION .....	10
REMERCIEMENTS .....	10
BIBLIOGRAPHIE .....	10
ANNEXE .....	13
TABLE DES MATIERES .....	14

La revue BIOPREHISTOIRE est éditée par l'Association Biopréhistoire du Nord-Est Bourguignon domicilié au 32 rue de la Gare, Cusy, 89160 Ancy-le-Franc.

Rédacteur : Dominique GOMMERY

Conception et réalisation : Dominique GOMMERY

Imprimé en France en Décembre 2004.

Dépôt légal : 1<sup>er</sup> Décembre 2004

ISSN 1769-9401.