

Origine & évolution des Hominidés

Préparation au concours de l'agrégation, Université Pierre & Marie Curie.

Leçon d'option (secteur C) de géologie.

Proposition de plan par : Mathieu Rodriguez, Pr. agrégé en sciences naturelles & doctorant iSTeP-ens

Adresse mail : rodriguez@geologie.ens.fr

Introduction :

Au XVIII^e siècle, le naturaliste *Carl v. Linné* introduit l'homme dans sa classification du vivant, au même titre que n'importe quelle autre espèce, et définit l'espèce *Homo sapiens* comme un animal doué de raison, de parole, biman et bipède. Darwin le premier s'attaque en 1871 au problème de l'origine de l'homme, à la lumière de sa théorie de l'évolution fondée sur le principe de la sélection naturelle, dans un ouvrage intitulé : « *La filiation de l'Homme et la sélection liée au sexe* ». Ouvrage qu'il prépara avec prudence, et ne publia que 12 ans après « *L'origine des espèces au moyen de la sélection naturelle* ». Le fait que Darwin traite dans un ouvrage particulier les questions de l'origine et de l'évolution de l'homme trahit la difficulté d'aborder ces questions. Difficultés d'ordre socio-culturelles: la question de l'origine de l'homme confronte en effet les religions aux faits et preuves scientifiques. Le bon sens scientifique est soumis à l'épreuve de nombreux préjugés pour ces questions plus que pour d'autres, sans doute à cause de ce que Freud appelle « les blessures narcissiques » de la théorie de l'évolution, comme par exemple celle qui consiste à voir *Homo sapiens* relégué au rang de simple animal voisin du singe. Il est difficile de considérer sa propre espèce au même titre que les autres, et de l'étudier avec la même objectivité. Ainsi perdurent d'importants mouvements créationnistes, en particulier aux Etats-Unis, qui persistent à nier les avancées scientifiques conséquentes du dernier siècle sur ces questions.

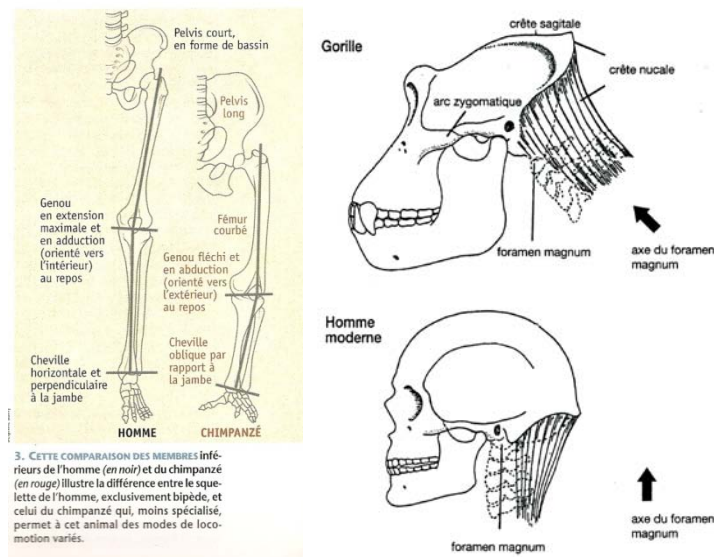


Figure 1 : Comparaison de quelques caractères entre *H. sapiens* et les grands singes

Les questions de l'origine et de l'évolution de la lignée humaine sont indissociables des progrès réalisés dans la compréhension de la théorie de l'évolution : longtemps dominée par une vision « gradualiste », la recherche en paléontologie s'est égarée dans la recherche de mythe inexistant tel le fameux « chaînon manquant », c'est-à-dire l'espèce entre l'homme et le singe. Pour reconstituer les origines et l'évolution de l'homme, et prendre en compte à la fois les facteurs internes et externes de l'évolution, il est aujourd'hui nécessaire de se placer dans le cadre des relations phylogénétiques entre les taxons impliqués.

Le genre *Homo* appartient à la famille des Hominidés, clade monophylétique dont les représentants actuels sont l'homme et les grands singes africains. Les grands singes asiatiques appartiennent quant à eux au clade des Pongidés. Selon la classification de Lecointre et Leguyader, les Homininés (sous-famille) comprennent actuellement *Homo sapiens*, *Pan troglodytes* (Chimpanzé), & *Pan paniscus* (Bonobo)¹. Dans la lignée de la classification Linnéenne, l'espèce *Homo sapiens* est classiquement caractérisée par des critères anatomiques et socio-culturels. Au premier rang de ces critères, l'ensemble des adaptations reliées à la bipédie et la station verticale *permanente* : un glissement du trou occipital sous la calotte crânienne, une colonne vertébrale en S, la présence de fesse. Le membre inférieur d'*H. sapiens* présente un pelvis court, un fémur bien droit, des genoux en extension maximale et en adduction (orienté vers l'intérieur) au repos, ainsi qu'une cheville horizontale et perpendiculaire à la jambe, par opposition au membre inférieur du chimpanzé (pelvis long, genou fléchi et en abduction et cheville oblique par rapport à la jambe). A cela s'ajoutent les caractéristiques du crâne : la face, la mandibule, les bourrelets sus-orbitaires et les oreilles sont réduits, tandis que la calotte crânienne est de grande taille. Le cerveau d'*Homo sapiens* est, proportionnellement à la taille du corps, trois fois plus gros que chez les autres singes. C'est un primate de grande taille (dimorphisme : femelles plus petites que les mâles en moyenne), avec des membres postérieurs plus longs que les membres antérieurs. Par rapport aux autres primates, on note l'absence de queue, et le pied ne dispose pas de l'opposabilité du gros orteil. L'arcade dentaire est de forme parabolique, tandis qu'elle est en V ou en U chez d'autres singes. La pilosité est assez faible relativement aux autres primates. Outre ces considérations anatomiques, l'homme se caractérise par une culture, l'utilisation d'outil, des habitudes sociales, et l'usage de ressources naturelles. La quête des origines des Hominidés et des mécanismes de leur évolution, via une approche comparative avec les lignées voisines de la lignée humaine, nous conduira cependant à considérer une grande partie de ces critères non comme le propre de l'homme, mais comme partie de l'adaptabilité de la superfamille des Hominoïdes.

¹ Attention, certains excluent les singes du genre *Pan* des Homininés (ex. HS la recherche, été 2008).

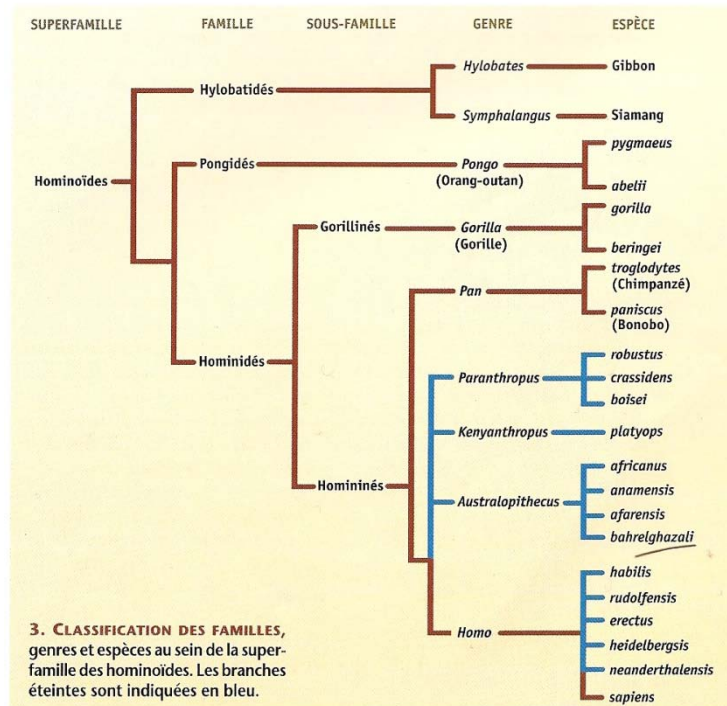


Figure 2 : Phylogénie des Hominoïdes. Attention aux confusions dans la nomenclature.

Problématique et plan :

Tout sujet d'agrégation impose des choix douloureux pour respecter le temps imparti : je propose ici de centrer l'exposé sur l'évolution biologique des Hominidés, et de ne mentionner que lorsque nécessaire et de façon succincte les évolutions culturelles (outils, peintures...). Débuter l'histoire évolutive des Hominidés au dernier ancêtre commun (DAC) à l'homme et au chimpanzé, ne pas s'étendre sur ce qui s'est passé avant.

J'ai choisi d'orienter le plan selon le problème des rôles respectifs des facteurs internes (génétique, embryologie, caractères hérités des ancêtres) et externes (environnement, systèmes sociaux, compétition avec les autres espèces, climat, catastrophes naturelles) dans l'origine et l'évolution des Hominidés (c'est-à-dire les rôles respectifs de la nécessité et du hasard).

La démarche consiste à confronter les taxons et les embranchements de l'arbre phylogénétique aux changements connus de l'environnement. En calant les évènements évolutifs dans une série d'ancêtres à descendants, on peut espérer retrouver la descendance avec modification, et surtout déterminer (dans la limite du possible) si ces modifications sont dues à des changements de l'environnement ou pas. Si c'est le cas, on doit retrouver aussi des changements chez des clades non apparentés ayant vécu dans la même région. Sinon, il faut chercher d'autres explications, du côté des facteurs internes de l'évolution. Cette approche permet de présenter l'histoire de la lignée humaine dans un ordre chronologique, ce qui a l'avantage d'éviter des redondances.

Dans un premier temps, nous reconstituerons, à partir de l'étude des plus anciens fossiles d'Hominidés et des lignées voisines, le dernier ancêtre commun aux singes et aux hommes. Cette reconstitution se base principalement sur les principes de la phylogénie et les fossiles. Quels

scénarios peut-on alors proposer pour l'origine de la lignée humaine ? Nous confronterons notamment la célèbre théorie de *l'East side story* aux récentes découvertes paléontologiques. Ensuite, nous reconstituerons l'histoire de la lignée humaine à partir de l'enregistrement fossile. Nous mettrons en évidence la répartition spatiale et temporelle de chacun de ses représentants, afin d'étudier comment les différentes espèces d'Hominidés ont pu cohabiter et se succéder au cours des temps géologiques. Nous chercherons ensuite à comprendre quels mécanismes ont permis l'évolution de la lignée humaine, son étonnante diversification, puis sa restriction à la seule espèce *d'Homo sapiens*. En guise de conclusion, nous reviendrons sur quelques points importants de cet exposé pour confronter l'argumentaire créationniste aux faits et preuves scientifiques.

1) L'origine des Hominidés

➤ *Qu'est-ce qui fait la spécificité de l'homme ? Comment a-t-elle émergé ?*

a) Quand ? l'horloge moléculaire et les fossiles

Le concept d'horloge moléculaire est basé sur l'hypothèse que les mutations sélectivement neutres se fixent et se remplacent dans les populations à un rythme régulier dans le temps, par dérive génétique. Selon ce concept, la vitesse globale des remplacements de nucléotides ou d'acides aminés est à peu près égale dans toutes les lignées évolutives reconstruites. Avant d'appliquer le concept d'horloge moléculaire à la phylogénie, il faut d'abord s'assurer que les taux de mutations sont bien à peu près constants au cours du temps pour les lignées d'intérêt (ce qui n'est évidemment pas toujours le cas). Lorsque c'est le cas, il est aisé de déduire, par une simple règle de trois, à partir de la vitesse d'évolution connue de la molécule et de la quantité de substitutions enregistrées entre deux espèces, le temps de divergence entre ces deux espèces. C'est la datation du dernier ancêtre commun aux deux espèces. Le génome de l'homme a été séquencé : sur environ 30 000 gènes, seulement 2% nous séparent du génome du chimpanzé. La divergence de la lignée des chimpanzés et de la lignée humaine peut donc être située il y a 7 à 10 millions d'années. Il y a trois espèces fossiles dans cette gamme d'âge qui peuvent être considérées comme des représentants possibles des premiers hommes et comme les plus proches du DAC. Il s'agit de : *Australopithecus ramidus*, *Orrorin tungenensis*, et *Sahelanthropus tchadensis*.

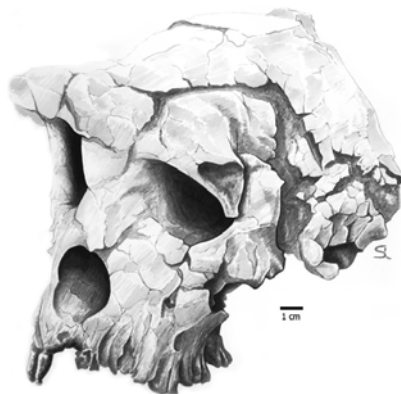


Figure 3 : Dessin du crâne de *Sahelanthropus tchadensis*, Toumaï (par M. Brunet).

b) Où ? Les apports des fossiles

Où l'homme est-il né ? Selon Darwin, les espèces les plus proches de notre lignée (les chimpanzés et les gorilles) vivent en Afrique, ce qui indique une possible origine africaine du genre Homo. Mais longtemps les origines de l'homme ont été recherchées en Europe et en Asie, où avaient été découverts les ossements de néandertal, de cro-magnon... et ce en dépit de la découverte, dans les années 1920, d'Australopithèques en Afrique par Raymond Dart. Il faut attendre les années 1960 pour accorder à l'Afrique toute l'importance qu'elle mérite, avec la découverte dans les gorges d'Olduvai en Tanzanie d'un Australopithèque de 1.75 Ma, à côté d'outils de pierre taillés ; puis en 1974 la découverte de Lucy en Ethiopie (Y. Coppens, D. Johanson, M. Taieb), premier spécimen d'*Australopithecusafarensis* daté à 3,2 Ma. L'hypothèse de Darwin sera finalement confirmée lors de la découverte de *Orrorintugenensis* en 2000 et Toumaï (*Sahelanthropustchadensis*) en 2002 : ces fossiles datent d'une période comprise entre 5 et 7 Ma, ce qui coïncide grossièrement avec l'âge de différenciation de la lignée humaine prédite par la phylogénie moléculaire. La question de la répartition des espèces composant la lignée humaine est indissociable de celle de ses origines, la localisation du plus ancien fossile permettant de comprendre dans quel environnement la lignée est née. Le fait que les plus anciens fossiles aient été découverts en Afrique est peut-être lié à des conditions de fossilisation exceptionnelles de la vallée du rift africain.

La reconstitution de la lignée humaine est donc principalement basée sur l'étude des fossiles, datés principalement via les caractéristiques bio-stratigraphiques des couches géologiques qui les contiennent. Les méthodes de datation basées sur la radioactivité sont également très utilisées et permettent de préciser les âges.



Figure 4 : carte de la répartition des sites de découverte de quelques uns des Hominidés les plus anciens

c) Le dernier ancêtre commun (DAC), essai de reconstitution

➤ *La notion d'ancêtre commun et les précautions nécessaires à sa reconstitution*

La phylogénie a pour but de montrer les liens de parenté, c'est-à-dire qui est le plus proche de qui, mais elle ne montre pas qui descend de qui (attention à la confusion phylogénie/ généalogie). Deux espèces appartiennent au même clade si elles partagent le même ancêtre commun exclusif. En phylogénie, les ancêtres ne sont pas identifiés, mais reconstitués par morceaux, à la façon d'un puzzle incomplet. On a perdu toute trace des ancêtres exacts, individuels, bien qu'ils aient existé. Lorsqu'un fossile est découvert, il est impossible de savoir de qui il est l'ancêtre². A un nœud donné d'un arbre phylogénétique, on a donc toujours un ancêtre inféré, et pas identifié. On ne connaît de lui que les innovations qu'il présentait à son époque (les synapomorphies) et qu'il a léguées aux descendants bien réels que nous pouvons étudier. La reconstitution du DAC se fonde donc sur les caractères communs et ancestraux de l'homme et du chimpanzé... Mais le DAC ne se réduisait probablement pas à ces seuls caractères et avait ses propres spécificités. On ne saura jamais si on a trouvé le DAC, doit-on se contenter de trouver le fossile qui s'en rapproche le plus. Cet essai de reconstitution doit aussi prendre en compte les caractères des grands singes actuels et du Miocène.

Locomotion	Hommes	Chimpanzés	Bonobos	Gorilles	Lucy
Membres (proportions)	72	105	102	116	105
Bipédie	99 %	5 à 10 %	15 à 20 %	2 %	40 à 60 %
Quadrupédie	0 %	40 à 60 %	30 à 40 %	50 à 80 %	10 à 20 %
Suspension/grimper	1 %	40 à 60 %	50 à 60 %	20 à 40 %	30 à 50 %

Figure 5 : répertoire locomoteur des Hominidés.

➤ *Caractères dérivés et primitifs : les erreurs liées au concept de chaînon manquant (Rappeler brièvement les notions de caractères dérivés, primitifs...Cf cours de bio!)*

Il y a une confusion entre la notion d'intermédiaire et de chaînon manquant. La phylogénie s'intéresse aux relations de parenté. Un organisme concret, actuel ou fossile, qualifié d'intermédiaire n'est donc pas un ancêtre. Un organisme ne peut être qualifié d'intermédiaire que lorsqu'il présente une collection de caractères uniques parmi les êtres vivants connus. Celui-ci se place dans un arbre phylogénétique non pas à un nœud, mais au bout d'une branche qui lui est propre placée entre deux branches déjà connues. On parlera préférentiellement d'intermédiaire structural. Du fait que le DAC est inféré en phylogénie, il n'y a pas d'«intermédiaire-ancêtre» possible, pour des raisons méthodologiques.

La recherche des origines des Hominidés doit se détacher du concept de chaînon manquant, qui s'attache à une vision gradualiste de l'évolution, et admet que les grands singes actuels donnent une image des singes ancestraux d'où émerge la lignée humaine. Selon cette conception la bipédie

² Ainsi, à l'intérieur des Hominidés la phylogénie n'est pas établie.

acquise lors du passage de la forêt à la savane marque les origines de notre lignée.... Attention donc à l'écueil qui consiste à considérer comme évolué tout caractère identifié chez l'homme, et archaïque tout caractère reconnu chez un grand singe ou un chimpanzé actuel : cela conduirait à imaginer un DAC proche du chimpanzé...vision mal dégagée du gradualisme ! Chimpanzés et hommes sont des espèces contemporaines apparentées, et résultant chacune d'une histoire évolutive propre et bien séparée : *l'homme ne « descend » pas du singe, mais partage avec lui un ancêtre commun.*

Il est donc nécessaire de clairement établir les relations phylogéniques entre les Hominidés et les autres lignées primordiales pour savoir quel caractère est dérivé ou primitif.

➤ *Les biais de l'enregistrement fossile*

Il est rare de trouver des restes fossiles d'un organisme entier : les paléontologues ont développé des techniques de biométrie et d'histologie très poussées pour exploiter au mieux le message des fossiles. Ceci s'avère très utile dans notre cas où nous devons composer la reconstitution du DAC (et plus largement de la lignée humaine) avec des organismes parcellaires.

➤ *Reconstitution du dernier ancêtre commun (DAC)*

Selon les fossiles les plus anciens, et en prenant compte des courbes de croissance des hominidés au cours de l'évolution, le DAC devait mesurer environ 1m ; et avoir un cerveau de 350 cm³ environ. Par analogie un peu rapide avec les grands singes, il est parfois considéré que les grandes dents (mégadontie) sont des caractères archaïques : si les australopithèques, les paranthropes et *H. rudolfensis* sont mégadontes, *Orrorin* était microdonte. On peut donc supposer un DAC microdonte. Mais la question la plus importante reste celle de la bipédie, souvent établie comme le propre de l'homme. La bipédie est intégrée au répertoire locomoteur de tous les hominoïdes connus, par exemple les orang-outans ou encore les grands singes du Miocène (les ossements révèlent que la bipédie est possible, ex. desdryopithèques âgés de 14 Ma), même s'il ne s'agit pas de leur mode de locomotion essentiel. Si la bipédie est avérée pour *Orrorin*, elle reste à confirmer pour *Toumaï* et *Ardipithecus*. On a souvent considéré le *knuckle walking* (mode de locomotion avec marche sur les phalanges) des grands singes comme un caractère archaïque, là encore selon le préjugé que tout caractère retrouvé chez le singe est primitif. L'étude des fossiles des lignées voisines montrerait plutôt que la bipédie appartient au répertoire locomoteur des hominoïdes, et que le *knuckle walking* serait un caractère dérivé de certains grands singes africains actuels. La bipédie existerait donc déjà chez le DAC : il s'agirait d'une exaptation, caractère sélectionné pour une fonction différente de sa fonction actuelle ; qui suite à un changement environnemental serait devenu plus avantageux. Parmi les primates l'homme est un bipède exclusif, avec la bipédie la plus optimale et la plus spécialisée. Les autres bipédies chez les singes sont moins efficaces, avec une moindre spécialisation de leur anatomie. Ce sont donc les spécialisations ayant conduit à la bipédie actuelle plus que la bipédie elle-même qui sont spécifiques de l'homme. Ceci implique des répercussions sur la construction des phylogénies, où la bipédie a été un critère important pour classer les espèces en Hominidés. On observe une plasticité comparable pour les modes de nutrition, établis à partir de l'étude des dents fossiles.

COMPARAISON DE TROIS RECONSTITUTIONS DES ORIGINES DES HOMINIDÉS

Auteurs	Yves Coppens	Jean Chaline	Pascal Picq
Intitulé	<i>East Side Story</i>	<i>Monstre prometteur</i>	<i>Phylogénétique/DAC</i>
Année	1983	1995	1998
Référence aux théories de l'évolution			
Source théorique	Théorie synthétique	Néolamarckien	Postdarwinien
Processus évolutif	Sélection naturelle	Sélection sexuelle	Tous ces facteurs
Facteurs évolutifs	Externes (environ.)	Internes (ontogen.)	replacés dans un
Mode de spéciation	Allopatrique	Sympatrique	scénario historique
Mécanismes évolutifs			
Rôle de l'environ.	Causal et sélectif Divergence due à l'adaptation aux nouvelles conditions environnementales	Rôle secondaire Apparition d'une macromutation et ensuite sélection sexuelle	Non causal et sélectif Des caractères existant chez le DAC se révèlent avantageux et renforcés dans l'environnement
Processus	Graduel	Ponctué	Ponctué mais continu
Mécanisme évol.	Dérive génétique et adaptation	Mutationniste et <i>Reine rouge</i>	Effet fondateur et exaptation
Référence à l'état des connaissances			
Données	Fossiles	Gènes inconnus	Reconstitution du DAC
Disciplines	Paléanthropologie et paléogéographie	Génétique et processus théoriques	Paléanthropologie et primatologie
Statut scientifique	Testable	Non testable	Testable
Exemple : origines de la bipédie			
Bipédie	Apparaît dans le nouvel environnement, puis est transmise aux générations suivantes.	La bipédie apparaît à la suite d'une mutation exceptionnelle et se trouve sélectionnée par la suite	La bipédie existe déjà chez le DAC. Elle fait partie de son répertoire locomoteur. Devient une adaptation dans le nouvel environnement.
Remarques			
DAC	Absent	Absent	Reconstitué
Chimpanzés	Laissés de côté	Image du DAC	Pris en considération

Figure 6 : reconstitutions possibles du DAC et leur implications sur les origines des Hominidés.

d) Un scénario des origines : l'East side story revisitée

Suite à la découverte de Lucy, qui à l'époque repoussait les origines de l'humanité jusqu'à 4 Ma, Y. Coppens proposa un scénario des origines qui fut très largement répandu : *l'East side story*. Selon ce scénario, la formation du rift Est-Africain accompagnant la divergence entre les plaques Nubie et Somalie aurait entraîné l'isolement de deux populations d'Hominidés et la différenciation des climats des deux côtés du rift. A l'Ouest, un climat qui se manifeste par des forêts humides, dans lesquelles les grands singes actuels se seraient différenciés. A l'Est, de grandes savanes, favorisant la différenciation de la lignée humaine. En effet, selon ce scénario, nos ancêtres auraient été avantagés par la bipédie dans la savane. Au fil de l'évolution, auraient été sélectionnées les innovations favorisant la station debout. Il s'agirait donc d'une spéciation par isolement géographique (autrement dit allopatrique).

Les découvertes d'*Orrorin*, *Ardipithecus* et *Toumaï* mettent à mal ce scénario. En effet, *Toumaï* et *Ardipithecus* vivaient dans des milieux arboricoles. Leurs fossiles ne permettent pas d'établir leur bipédie. S'ils étaient bipèdes, alors cela voudrait dire, dans la lignée de nos réflexions sur le DAC, que la bipédie n'est pas une adaptation à la savane. Les Orang outan marchent debout sur les branches, ce qui montre que la bipédie pourrait être favorable au milieu arboricole. Le redressement permis par la bipédie pourrait alternativement être un avantage en milieu de forêt inondée et marécageuse.



Figure 7 : la bipédie est pratiquée chez les autres Hominoïdes (ici les orang outans), mais pas de façon exclusive comme chez l'Homme. Elle fait partie du répertoire locomoteur des Hominoïdes. La bipédie humaine est une spécialisation de ce répertoire. Elle n'est pas exclusivement adaptée au milieu de la savane.

2) L'histoire de la lignée humaine

a) Un bref historique de la lignée humaine (voir Caron et al.)

On peut schématiquement regrouper les Hominidés en 3 grades principaux : le genre *Homo*, apparu il y a 2.6 Ma ; les Australopithèques, entre 4 et 2.5 Ma ; et les Hominidés du Miocène supérieur, plus vieux que 5,5 Ma. C'est au Tchad et au Kenya qu'ont été découverts *Toumaï* et *Orrorin*, respectivement. Le fémur d'*Orrorin*, daté de 6 Ma, indique une aptitude prononcée à la bipédie. Le plus ancien des Australopithèques, *Ardipithecus ramidus* (4.4 Ma, Ethiopie) montre une morphologie plus proche des chimpanzés nains que de l'Homme, et est exclu par certains de la lignée humaine. L'époque comprise entre 4 et 2.5 Ma voit le règne des Australopithèques, genre représenté par au moins 5 espèces réparties dans l'Afrique. Ces Hominidés de taille réduite (1.10 à 1.40 m) et au volume crânien modeste (380 à 530 cm³) vivent tous dans un habitat arboré et humide. Parmi leurs représentants, citons *Lucy* et *l'enfant de Taung*. Les empreintes de *Laetoli* (3.75 Ma) d'un adulte et d'un enfant confirme la bipédie des représentants de la lignée humaine à ce stade de l'évolution... Vers 2.5 Ma les Australopithèques disparaissent suite à un assèchement du climat en Afrique (lié à la formation des calottes glaciaires) pour laisser place aux Paranthropes, puis aux premiers représentants du genre *Homo*. C'est aussi l'âge d'apparition des premiers outils taillés. Le genre

Homo a pour précurseurs *Homo habilis* et *Homo rudolfensis*, caractérisés par une bipédie améliorée et stricte, une denture omnivore alignée en arc arrondi (parabolique) et continu, et un encéphale avec un volume $>600 \text{ cm}^3$, doté de zones latérales d'associations très développées (révélées par moulages endocrâniens). *H. habilis* est gracile et habite les savanes, alors que *H. rudolfensis* est plus corpulent, et occupe plutôt les savanes arborées. Vers 2 Ma apparaît *Homo ergaster*, premier homme de grande taille ($>1.70\text{m}$) avec un volume crânien $>800 \text{ cm}^3$. Les espèces fossiles actuellement datées entre 4 millions et 1,5 millions d'années sont toutes africaines. Les populations d' *H. ergaster* comportent les premiers grands migrants et vont se disperser en Europe et en Asie vers 1.1 Ma, où elles donneront naissance aux *Homo erectus* et *Homo heidelbergensis*. Ces derniers laissent place ensuite aux *H. neanderthalensis* (120000 à 30000 ans) et aux *H. sapiens* (dès 120000 ans). Néanderthal et Sapiens auraient divergé puis évolué différemment selon un processus de dérive génétique. Hors des conceptions gradualistes, *Homo neanderthalensis* n'est plus envisagé comme un ancêtre archaïque et sous-évolué, mais comme une espèce toute aussi évoluée que la nôtre, ayant suivi une histoire évolutive différente. L'homme de Néanderthal diffère de sapiens par la présence de bourrelets sus-orbitaires et l'absence de menton. Son crâne est plus volumineux (1600 cm^3). Il utilise aussi un langage articulé. *Homo sapiens* est le seul hominidé sur la Terre depuis 25 000 ans environ (si l'on exclut l'homme de flores, dont la répartition est endémique).



CE SQUELETTE, découvert en 1974 en Éthiopie, a été baptisé « Lucy ». C'est le plus célèbre représentant de l'espèce *Australopithecus afarensis*. Paradoxalement, les analyses récentes montreraient qu'il y a été classé à tort.

Figure 8 : Squelette de Lucy (*Australopithecus afarensis*)

Bien que la longévité de chaque espèce soit mal connue, leur distribution stratigraphique met en évidence une lignée buissonnante, avec plusieurs espèces contemporaines, faisant de la situation actuelle un cas particulier à l'échelle de l'histoire de l'humanité. Est-ce le fait que *H. sapiens* soit actuellement le seul représentant de notre lignée qui a si longtemps imprégné une vision linéaire et graduelle de son évolution ? Le caractère buissonnant de la lignée humaine pose encore le problème des liens phylogénétiques entre les différents Hominidés, dont la nature exacte demeure inconnue, au sein de chaque groupe comme entre les groupes. De récentes études de séquençage d'ADN montrent que la cohabitation entre Néanderthal et Sapiens aurait pu s'accompagner d'ingression génétique, ce qui remet en cause la façon dont nous concevions notre espèce.

Le clade des Hominidés regroupe dans son état actuel 17 espèces, alors que les Panidés ne comportent qu'une seule espèce : réalité ? Fossiles de Panidés encore à découvrir ? Ou bien erreur

de classification ? Il est effectivement tentant pour un paléontologue de rattacher toute nouvelle espèce aux Hominidés... au vu des bénéfices qu'il peut en tirer pour sa carrière !

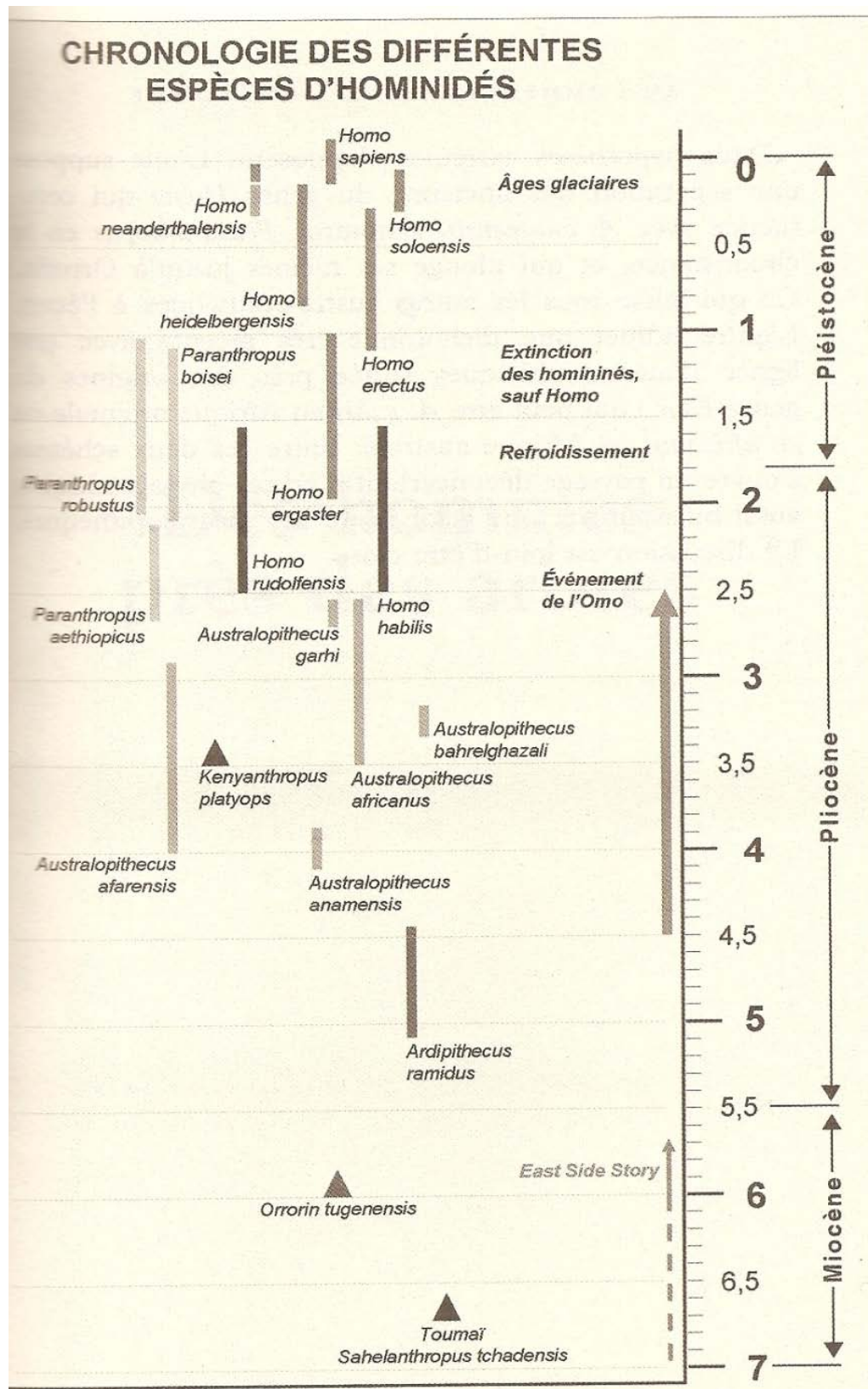


Figure 9 : Chronologie de l'évolution des Hominidés. Les différentes espèces sont rapprochés selon leur degré de parenté supposé, mais pas clairement établi.

b) Les grandes caractéristiques de l'évolution de la lignée humaine

➤ Caractères généraux

Augmentation de la taille moyenne des Hominidés au cours du temps, d'environ 1.10m pour les australopithèques (Lucy) à environ 1.70m pour *Homo sapiens*. L'homme de Flores serait un cas particulier de nanisme insulaire.

➤ L'évolution de la forme du crâne

Le volume cérébral des Hominidés a augmenté au cours de l'évolution, surtout depuis 2 Ma et l'apparition d'*Homo habilis*. De 500 cm³ avant 2 Ma, le volume crânien dépasse les 1500 cm³ pour *Homo neanderthalensis*. Le volume crânien d'*Homo sapiens* est de l'ordre de 1400 cm³. Notons que l'homme de Flores, contemporain d'*Homo sapiens*, a un volume crânien de l'ordre de 500 cm³. Associée à l'augmentation générale du volume crânien, on observe au cours du temps la réduction de la face, avec des bourrelets (torus) sus-orbitaires et un prognathisme de moins en moins marqués. Certaines espèces ont développé des caractères particuliers que l'on ne retrouve pas chez leurs contemporains ni dans la suite de l'évolution, comme par exemple les Paranthropes avec leur importante crête sagittale.

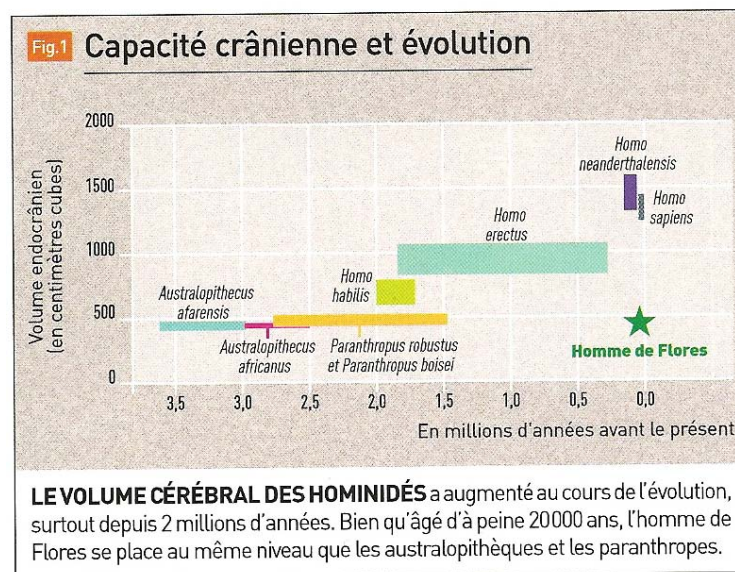


Figure 10 : évolution du volume de la boîte crânienne des Hominidés.

➤ Les évolutions de l'anatomie liées à l'évolution de la bipédie :

Les fossiles ne permettent pas de savoir si *Sahelanthropus (Toumai)* et *Ardipithecus* étaient bipèdes. La bipédie est clairement avérée pour *Orrorin*, et les Hominidés plus récents. Un fait surprenant est que la bipédie d'*Orrorin* est plus proche de la nôtre que celle décrite sur les Australopithèques *Lucy* et *Selam*, pourtant plus récents. Ceci remet en cause le schéma gradualiste, directionnel (et simpliste) du redressement progressif et linéaire des Hominidés au cours du temps.

➤ Les évolutions de l'anatomie liées au développement du langage :

Apparition d'un pharynx compatible avec le langage articulé dès *H. erectus*.

c) L'évolution culturelle des Hominidés

➤ *Les outils*

Les outils sont-ils bien apparus avec *Homo habilis* ? Sont-ils le propre du genre Homo ? Des observations ont montré que des chimpanzés utilisent des pierres pour briser des noix ; ils utilisent aussi des pierres cassées longtemps considérées comme des vestiges d'outils humains. Les chimpanzés ont aussi des traditions, des cultures. Ils utilisent aussi des pierres pour abattre des petites proies. Les femelles de Fongoli au Sénégal taillent même des petites lances dont elles se servent pour chasser. Il semblerait donc que l'outil ne fasse pas l'homme...

➤ *Rites funéraires, activité artistique*

La pensée symbolique apparaît avec Homo sapiens : naissance des arts. Premiers rites funéraires à 300 000 ans, premières sépultures à 100 000 ans.

3) Les mécanismes de l'évolution de la lignée humaine

a) Facteurs internes

➤ *Les hétérochronies, un concept à appliquer avec précaution*

Certaines théories postulent une spéciation par modification de l'ontogenèse de l'espèce ancestrale, de telle sorte que l'espèce fille maintienne à l'état adulte des caractères juvéniles (ou d'autres stades de maturité) de l'espèce ancestrale. L'espèce fille est alors dite néoténique. L'application de ce principe à l'évolution des Hominidés a été inspirée par la comparaison des jeunes singes et des hommes adultes. En effet, les jeunes singes ont une face aplatie, une absence de bourrelets sus-orbitaires, une position plus avancée du trou occipital (etc...) parmi toute une série d'autres caractères qui ressemble beaucoup à ceux des hommes adultes. Selon cette théorie, la modification de l'ontogenèse serait le résultat de mutations importantes dans les gènes contrôlant le plan de développement. C'est la théorie des monstres prometteurs : l'apparition de tels individus peut se révéler avantageuse dans certaines conditions et être sélectionnée : la mutation se répand alors.

Les hétérochronies, qui semblent avoir joué un rôle certain dans l'évolution des Hominidés, doivent être invoquées avec précaution. Telles que définies ci-dessus, elles s'inscrivent dans la lignée du célèbre aphorisme d'Haeckel : « *l'ontogenèse récapitule la phylogenèse* », qui véhicule une vision gradualiste et progressiste de l'évolution. Cette dernière ne résiste ni aux contradictions apportées par l'enregistrement fossile ni à la reconstitution de la lignée humaine telle que nous l'avons effectuée.

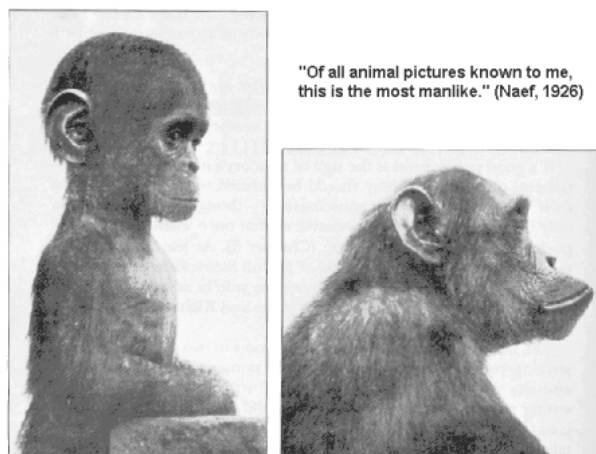


Figure 11 : Le chimpanzé adolescent ressemble à l'homme. Cependant, dire que l'homme est un chimpanzé dont la croissance s'arrête au stade adolescent (i.e. homme néoténique) est totalement faux et mal dégagé de la vision gradualiste de l'évolution : l'homme ne descend pas du chimpanzé!

Il y a donc un risque de faire une interprétation erronée de faits scientifiques. Par exemple : la courbe de croissance du crâne entre chimpanzé, bonobo, et gorille. Le crâne du bonobo adulte ressemble au crâne du chimpanzé adolescent ; le crâne des gorilles se situe sur la même courbe, extrapolée. Selon cette conception, la bipédie observée chez les jeunes singes –bien que rarement pratiquée- serait devenue dominante chez l'homme suite à l'arrêt de son plan de développement primordial. Le problème est que ce schéma suppose un état ancestral proche du chimpanzé (ou autres grands singes) actuel, et ne prend pas en compte l'évolution des Paninés au cours des 7 derniers Ma depuis sa différenciation de la lignée humaine. Dire que l'homme est néoténique du chimpanzé, c'est supposer un bond subit depuis le chimpanzé ; c'est-à-dire s'inscrire dans un schéma gradualiste -où l'homme descendrait du singe- qui ne tient pas la route. L'examen simple de l'appareil locomoteur d'*Orrorin* réfute cette hypothèse pour l'apparition de la bipédie : il montre une bipédie déjà bien différenciée, avec un appareil locomoteur éloigné de celui des singes actuels. La bipédie de l'homme n'est donc pas issue d'une version « avortée », puis spécialisée de la bipédie des chimpanzés. Un autre danger d'un « tout hétérochronique » est de nier l'importance des facteurs externes, notamment les changements climatiques, comme nous allons le voir par la suite.

➤ *Le rôle des hétérochronies dans l'évolution des Hominidés*

Dégagé des préjugés gradualistes, on peut définir les hétérochronies comme les processus susceptibles de modifier le développement morphologique entre des espèces apparentées. Elles aboutissent à des transformations morphologiques de grande amplitude en jouant sur la plasticité des facteurs de développement, lesquelles se réalisent par des accélérations, des ralentissements, des prolongations ou des troncations des différentes périodes de l'ontogenèse.

Par exemple, la radiation des Australopithèques montre divers degrés d'adaptations à la bipédie ; expression de la plasticité du répertoire locomoteur. Il existe diverses bipédies... et peut-être que certaines ont disparu et demeureront inconnues, comme le suggèrent certains crânes. Par exemple, Lucy ne présente pas de voûte plantaire rigide, ce qui est unique dans l'évolution des primates et suggère une bipédie inédite. Des processus hétérochroniques simples pourraient être à

l'origine des différences entre les différents australopithèques : des altérations diverses de courbes de croissance communes aux hominidés, arrêtées à différents stades, pourraient avoir accentué le développement d'une partie du corps par rapport à l'autre. Entre 6 et 4 Ma, le milieu de vie des Hominidés est une savane arborée en mosaïque, qui favorise la sélection des différences morphologiques liées aux divers degrés d'hétérochronies. Pour qu'une modification par hétérochronie se fixe, il faut un processus de dérive génétique assez rapide, qui nécessite des isolements génétiques... favorisés par des changements climatiques au niveau de l'Afrique. L'ensemble de ces phénomènes façonnent ce qu'on appelle une évolution « *en mosaïque* » de la bipédie. L'apparition du genre Homo, avec une plus grande taille, et un cerveau plus volumineux, et ce de façon assez abrupte au cours de l'évolution, suggère aussi l'intervention de processus hétérochroniques (on allonge la phase de croissance à un moment donné, à partir d'une espèce donnée). La sélection des grandes tailles aurait été favorisée par un milieu de vie ouvert, de type savane.

Les hétérochronies imposent donc des contraintes à la fois sur l'organisme et sur ses parties. Elles contraignent le jeu des possibles au sein de chaque lignée évolutive. La plasticité du développement se retrouve dans la diversité des Hominidés. Seule une partie de la diversité générée par les facteurs internes est sélectionnée par l'environnement et s'exprime au final dans l'enregistrement fossile et dans les reconstitutions que nous pouvons faire de notre lignée. Au fil de l'évolution, le jeu des possibles se restreint et donne l'impression d'une évolution directionnelle.

➤ *Le rythme de l'évolution des Hominidés*

Le processus d'hétérochronie, de nature ponctuée et spontanée, se dispense d'intermédiaire et de fossiles, et met à bas l'idée d'une évolution à rythme constant, avec accumulation lente et progressive de modifications. Il fait écho à la théorie des équilibres ponctués de Stephen J. Gould, selon laquelle l'évolution se ferait par alternance de phases de stabilité et de phases d'évolution rapide au cours desquelles auraient lieu les spéciations. Les spéciations s'opèrent sur des temps brefs à l'échelle des temps géologiques. S'il est possible que les mutations s'accumulent à un taux constant dans la lignée humaine (comme semble le montrer l'horloge moléculaire), les répercussions de ces mutations sur le phénotype et les espèces apparaîtraient comme brutales à l'échelle des temps géologiques.

➤ *La dérive génétique*

La dérive génétique provoque la fixation aléatoire d'allèles de façon particulièrement efficace dans les populations de petite taille. Elle serait responsable de l'évolution des caractères entre les pré-néanderthaliens (dès 700 000 ans) et les néanderthaliens (dès 120 000 ans). L'évolution des caractères n'a donc pas toujours de signification adaptative, et peut être due au simple jeu du hasard.

b) *Facteurs externes*

Le rôle de l'environnement est tout d'abord de sélectionner les caractères apparus au sein de la lignée. En fonction des changements de l'environnement, ce ne seront pas les mêmes caractères qui seront sélectionnés.

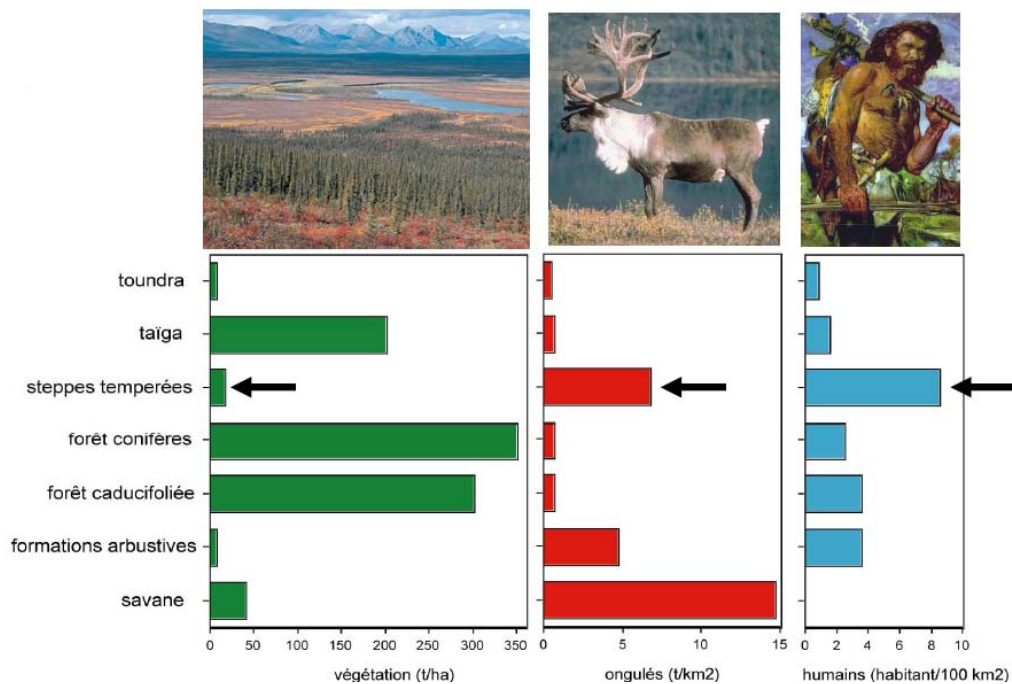


Figure 12 : relations entre la végétation, la biomasse d'ongulés, et les populations d'hominidés depuis les derniers 100 000 ans. En influençant la répartition de la végétation, les changements climatiques contrôlent la distribution des populations humaines, et leur migration.

➤ *Le rôle du climat, des évènements géologiques extrêmes*

Les changements climatiques (aridité, glaciations...) modifient l'environnement des Hominidés. Lorsque les changements climatiques sont trop extrêmes, ils peuvent entraîner l'extinction d'une espèce : un assèchement de l'Afrique serait responsable de la disparition des Australopithèques il y a 2.5-2.8 Ma. Les changements climatiques crée aussi une plus grande diversité d'environnements, qui s'arrangent en mosaïque. Les changements d'environnement peuvent favoriser l'isolement géographique (et donc reproducteur) des populations d'Hominidés : on imagine assez facilement qu'une montée du niveau marin, ou l'apparition d'un glacier, puisse représenter des obstacles difficilement franchissables. Les changements climatiques entraînent aussi une modification de la distribution de la végétation, et des faunes, qui ont pu motiver des migrations dans le passé. Que ce soit par migration ou par isolement géographique, on favorise alors l'effet fondateur : l'effet fondateur correspond à un échantillonnage de la population initiale, qui n'est pas représentatif de l'ensemble de la population et apparaît comme déjà différencié. A ce ré-échantillonnage s'ajoute l'effet de la dérive génétique.

Les grandes éruptions volcaniques peuvent provoquer des changements climatiques ponctuels mais dramatiques. Ainsi, l'éruption de Toba il y a 70 000 ans (~stade isotopique 4, très froid), aurait entraîné un refroidissement important du climat et la disparition d'une grande partie des populations humaines, et provoqué un goulot d'étranglement (processus analogue à l'effet fondateur) qui aurait eu pour conséquence de ré-échantillonner les populations d'*H. sapiens*.

L'Afrique serait la seule région où les hominidés aurait résisté à la catastrophe, et aurait servi de refuge. S'en serait suivi une phase de migration à l'origine de la répartition actuelle de l'espèce. L'impact de la catastrophe de Toba sur les populations d'Hominidés reste cependant débattue : demeure une troublante coïncidence. Ce genre de catastrophe naturelle introduit une part de contingence dans l'évolution des Hominidés.

Ces facteurs externes jouent aussi sur la diversité des langages : on note actuellement que dans des conditions écologiques difficiles, les langages sont moins variés que dans des conditions écologiques propices, où la nécessité de se comprendre est moindre.

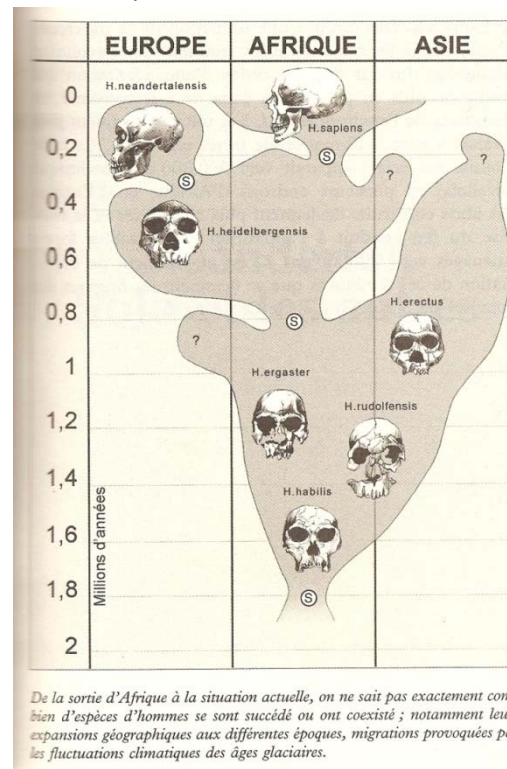


Figure 13 : Le genre Homo et sa répartition

➤ *Les convergences évolutives*

Si les mêmes conditions environnementales se répètent en des temps géologiques différents, verra-t-on apparaître des convergences évolutives, résultant de la sélection de caractères particulièrement adaptés à des conditions environnementales similaires. Ex : la mégadontie des Australopithèques et des grands singes actuels, caractère similaire chez deux espèces distinctes à des époques différentes.

➤ *Isolement insulaire*

Spéciation par isolement géographique : homme de solo, homme de flores. La vie insulaire induit un nanisme chez ce dernier.

Conclusions

- Lignée humaine buissonnante, mais une seule espèce actuelle (comparable à la lignée des équidés)... en terme de biodiversité, notre lignée est plutôt en voie d'extinction!!! Concernant la place de l'homme dans le vivant : pas de progrès dans l'évolution, pas d'espèces plus évoluées que d'autres, l'homme n'est pas au sommet d'une « pyramide » du vivant.

- Apparition des premiers hommes autour de 6-7 Ma.
- Rôles complémentaires des facteurs internes et externes. Les facteurs internes créent la diversité, les facteurs externes les sélectionnent.
- Evolution en mosaïque des Hominidés. En fonction des régions et des milieux des adaptations différentes se sont probablement exprimées ; ainsi l'étude des hominoïdes ne se résume pas à un simple examen de caractères, elle intègre aussi des informations géologiques et environnementales.
- Quelques arguments contre les créationnistes : la notion de chaînon manquant n'a pas de sens en phylogénétique. L'évolution n'est pas graduelle ni progressiste. L'homme ne descend pas du singe, tous deux partagent en revanche un ancêtre commun. Notion d'intermédiaire structural en phylogénie, différente de la notion d'intermédiaire telle que conçue dans le schéma gradualiste.
- Le propre de l'Homme? Extrait du B.O. du programme de T°S :

"B.O. Les critères d'appartenance à la lignée humaine

Comparaisons anatomiques entre l'Homme et le Chimpanzé: étude des caractéristiques anatomiques.

Les critères d'appartenance à la lignée humaine sont les caractères liés à la station bipède au développement du volume crânien, à la régression de la face et aux traces fossiles en relation avec la station bipède. Présence d'une activité culturelle. On admet que tout fossile présentant au moins un de ces caractères dérivés appartient à la lignée humaine"

L'existence d'une culture, de la bipédie, d'outils, ne font pas le propre de l'homme! Nécessité de nuancer le B.O. ==> Apport de l'étude comparée des lignées à la compréhension de l'évolution des Hominidés.

1. 9. Un "scientifique créationniste" prend sa place appropriée dans la marche au progrès. Dessin de Bill Day, paru dans le *Detroit Free Press*. ▼

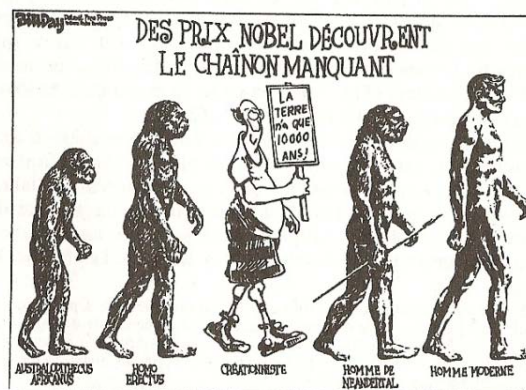


Figure 14 : Cartoon humoristique "singeant" les conceptions créationnistes de l'évolution de la lignée humaine (extrait de "La vie est belle, de S.J. Gould")

Quelques références en vrac : HS la recherche été 2008; HS Pour la science automne 2007; enseignement des ST, Caron...ouvrages de Pascal Picq : au commencement était l'homme... Remise en cause de l'East side story par Y. Coppens : <http://www.larecherche.fr/content/recherche/article?id=11501...> + quelques livres de bio sur l'évolution : ceux de Bondreix, ou de Leguyader...

LES HÉTÉROCHRONIES DU DÉVELOPPEMENT

La perspective temporelle que les paléontologues ont de l'évolution est conditionnée par la qualité du registre fossile. Le modèle des équilibres ponctués prédit de brusques variations du taux d'évolution entre des périodes de stase et des épisodes de spéciation. Cette prédiction, pour être testée, nécessite des séries sédimentaires exceptionnellement complètes, contenant des fossiles abondants. Ces conditions ne sont presque jamais réunies pour les vertébrés : en effet, la fossilisation d'un squelette, *a fortiori* en milieu terrestre, est trop aléatoire pour que les paléontologues vertébristes disposent de matériel complet et abondant.

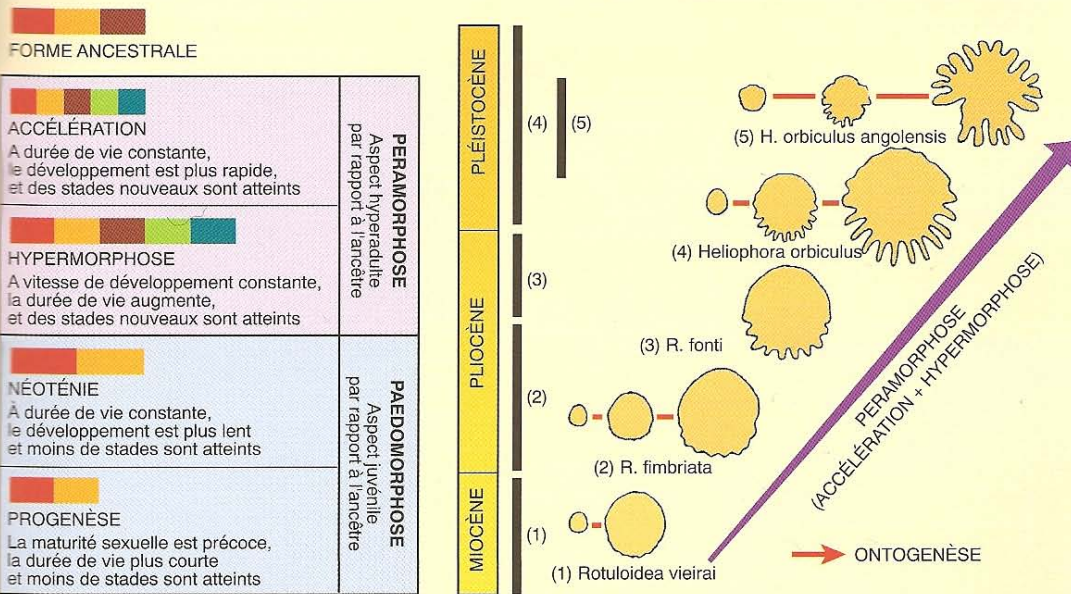
Les paléontologues invertébristes bénéficient parfois d'un registre fossile quasi continu. En milieu marin, la fossilisation est excellente pour les invertébrés possédant un exosquelette, tels que les oursins. Les tests des oursins morts, rapidement enfouis et parfaitement préservés, sont fossilisés en abondance dans les séries géologiques et souvent omniprésents sur plusieurs dizaines de mètres de coupe. En outre, ces fossiles comportent de nombreux jeunes, ce qui donne un aperçu du mode de développement de l'individu, ou ontogénèse. Cette dernière information est essentielle pour l'interprétation de certaines lignées évolutives, où les changements dans le temps géologique reflètent ceux de la succession des phases du développement de l'individu. De tels phénomènes

sont nommés « hétérochronies du développement » ; définies par S.J. Gould, elles ont notamment été étudiées par K.J. McNamara et, en France, par J.L. Dommergues, B. David et D. Marchand. On distingue deux cas symétriques : soit l'individu mature présente les caractéristiques du jeune de formes antérieures de la lignée évolutive (paedomorphose), soit il présente un aspect « hyperadulte », atteignant des stades de développement non observés chez les formes antérieures (peramorphose). Dans les deux cas, le résultat peut être obtenu par un ralentissement (respectivement une accélération) de la succession des stades de développement, ou par un raccourcissement (respectivement un allongement) de la durée de vie.

L'intérêt des hétérochronies du développement est qu'elles rendent compte de modifications parfois importantes par un mécanisme simple. Là où la simple comparaison morphologique des stades matures de formes successives d'une lignée conduirait à majorer par endroits le taux d'évolution, la prise en compte des hétérochronies du développement illustre la possibilité d'un passage plus régulier, par la seule modification progressive de la chronologie du développement. La discontinuité morphologique masque alors la continuité d'une évolution de l'ontogénèse.

Didier Néraudeau

Université de Rennes I - Laboratoire de paléontologie



Le tableau de gauche résume les différentes formes d'hétérochronies du développement. Chaque cartouche de couleur représente un stade du développement. Le stade atteint à la maturité dépend de la durée de vie (longueur du

rectangle) et de la vitesse de succession des stades. À droite, exemple de peramorphose chez des oursins rotuloïdes. L'oursin le plus récent a un aspect hyperadulte par rapport à son ancêtre du miocène (d'après McNamara).