



Available online at [www.sciencedirect.com](http://www.sciencedirect.com)

SCIENCE @ DIRECT®

C. R. Palevol 3 (2004) 265–276



Paléontologie humaine et préhistoire

## La dichotomie grands singes–homme revisitée

Brigitte Senut <sup>a,\*</sup>, Martin Pickford <sup>a,b</sup>

<sup>a</sup> Département « Histoire de la Terre », USM 0203 – UMR 5143 CNRS, Muséum national d'histoire naturelle, case postale n° 38, 57, rue Cuvier, 75231 Paris cedex 05, France

<sup>b</sup> Chaire de paléanthropologie et de préhistoire, Collège de France, 11, place Marcelin-Berthelot, 75005 Paris, France

Reçu le 29 septembre 2003 ; accepté après révision le 2 décembre 2003

Rédigé à l'invitation du Comité éditorial

---

### Résumé

La dichotomie entre les grands singes et l'homme suscite des débats très intenses dans la communauté internationale. Depuis une dizaine d'années, les découvertes se sont multipliées, notamment en Afrique (*Ardipithecus*, *Orrorin*, *Sahelanthropus*) qui ont permis de reconsidérer des découvertes anciennes, comme celles d'*Otavipithecus*, *Samburupithecus*, ou *Kenyapithecus*. Il semble bien aujourd'hui que l'ancêtre de notre lignée se trouve en Afrique où les plus anciennes preuves d'une bipédie de type proche de celle de l'homme sont connues vers 6 Ma, dans le Miocène supérieur et qu'il fréquentait des environnements assez humides. **Pour citer cet article : B. Senut, M. Pickford, C. R. Palevol 3 (2004).**

© 2004 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.

### Abstract

**The dichotomy between African apes and humans revisited.** The dichotomy between the great apes and humans evinces intense debate internationally. For the past dozen years and more, discoveries have multiplied, notably in Africa (*Ardipithecus*, *Orrorin* and *Sahelanthropus*) which have permitted reassessment of older discoveries such as *Otavipithecus*, *Samburupithecus* and *Kenyapithecus*. It now seems that the ancestor of our lineage lived in Africa, where the oldest evidence of human-like bipedalism has been demonstrated at about 6 Ma, and that it occupied a relatively humid environment **To cite this article: B.Senut, M. Pickford, C. R. Palevol 3 (2004).**

© 2004 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.

**Mots clés :** *Ardipithecus* ; *Orrorin* ; *Otavipithecus* ; *Sahelanthropus* ; Miocène supérieur ; Afrique

**Keywords:** *Ardipithecus*; *Orrorin*; *Otavipithecus*; *Sahelanthropus*; Upper Miocene; Africa

---

\* Auteur correspondant.

Adresses e-mail : [bsenut@mnhn.fr](mailto:bsenut@mnhn.fr) (B. Senut), [pickford@mnhn.fr](mailto:pickford@mnhn.fr) (M. Pickford).

## Abridged English Version

### 1. Introduction

Since the discovery of australopithecines in 1924, ideas concerning the divergence between great apes and humans have varied greatly. Since the 1970s, molecular biology has thrown light on relationships between extant hominoids and palaeontologists have unearthed abundant ape fossils. As a result variation within the group is much better known now than it was thirty years ago. Nevertheless, the nature and timing of the divergence between the African apes and humans remains the subject of debate. Since the mid 1980s there have been attempts to make the palaeontological data agree with the molecular interpretations but it is surprising to note that the latter have often swept aside the palaeontological data, despite the fossils providing the only evidence endowed with the time dimension. Evolutionary scenarios were, for a long time, built mainly on evidence from East Africa, but the discovery of fossil apes in southern Africa revealed that their geographic range was far greater than previously envisaged [13,43,55]. The history of Miocene apes and thus of early hominids was likely panAfrican.

### 2. Chronology of a divergence

During the 1960s, many authors accepted that *Kenyapithecus* (related to Asian *Ramapithecus*) was a human ancestor, aged ca 14 Ma [2,31,32,57–59]. It followed that the divergence between apes and humans was very ancient (about 16 Ma or even as old as 20 Ma with *Kenyapithecus africanus*). In the early 1980s, molecular biology and re-studies of *Kenyapithecus* [35] led to a modification of scenarios, generally in support of extremely youthful divergence dates. However, dichotomy times based on the molecular clock often appear to be contradictory, mainly due to a poor understanding of the clock which does not run at a constant rate for all mammals [11,38,60]. For certain researchers, the African ape–Human dichotomy was as young as 2.5 Ma, whereas for others it was closer to 4 Ma, but seldom beyond that. Fossil evidence in contrast always yielded older split times [3] (Fig. 1).

Gradually, palaeontological and biomolecular views approached each other and following a meeting held at the Vatican in 1982, a consensus emerged [15] placing the split between African apes and humans

about 7 Ma. As a result, ramapithecines lost their status as Hominidae.

Since then, molecular biological research has particularly focussed on the resolution of the relationships between the African apes and humans, and numerous studies have indicated a close relationship between chimpanzees (and/or bonobos) and humans with gorillas as an out group. However, some studies suggest different branching orders [33]. In most scenarios, the common ancestor was African and aged about 4 to 4.5 Ma, perhaps as much as 6 Ma. Whereas all are agreed that the concept of the missing link should be abandoned, it is clear that for certain researchers, the ancestor should resemble a chimpanzee [45,70]: “the common ancestor of humans and chimpanzees was probably chimpanzee-like, a knuckle-walker with small thin-enameled cheek teeth” [45]. The majority of scenarios, with the exception of the East Side Story of Coppens [15–17] failed to take into account the environment. Coppens’ hypothesis was ecogeographic in nature, the rift constituting an ecological barrier between the apes in the west and early hominids in the east about 7–8 Ma.

### 3. Recent discoveries of Miocene apes in eastern and southern Africa

#### 3.1. *Otavipithecus namibiensis*

The discovery of *Otavipithecus* aged 12 to 13 Ma [13] enlarged the area of interest to include southern Africa. Its postcranial bones [14,53] suggest that it was arboreal. *Otavipithecus namibiensis* is closer to the *Kenyapithecus* / *Dryopithecus* group [13,43] than it is to *Afropithecus*.

#### 3.2. *Samburupithecus*

*Samburupithecus*, aged 9.5 Ma, has been interpreted as being older than the dichotomy between African apes and humans [29,30,39,42,48]. In some features it resembles gorillas, whereas in others it differs from them. In alternative scenarios it is located either on the gorilla line, or on that of hominids.

### 4. Post-divergence actors

Since the early 1990s several early hominoids have been found.

#### 4.1. *Ardipithecus ramidus*

*Ardipithecus ramidus* aged 4.4 Ma in the Middle Awash [64,65,67] was claimed to be the earliest known

hominid. It possessed a suite of characters that distinguish it from australopithecines, some of which make it closer to apes, including the thin enamel in the molars, asymmetrical upper and lower third molars and the size relationships between the canines and jugal teeth. The first deciduous molar shows resemblances to those of bonobos. Metric comparisons of the adult teeth were made with *A. afarensis* and underline the diminutive size of *Ardipithecus*. The upper canine/lower anterior premolar complex is typical of apes and was described as being “morphologically and functionally only slightly removed from the presumed ancestral ape condition”. However, certain features taken as support for its hominid status occur in female apes that have a reduced canine/premolar complex compared to those of males. Its postcranial bones reveal several simian features, but the proximal humerus is more human-like by the shallowness of the bicipital groove. However, this character occurs in the orangutan, which is a slow climber.

#### 4.2. *Orrorin tugenensis*

The discovery of *Orrorin* led to the elucidation of several aspects of early hominids. The specimens come from 4 sites: Cheboit, Kapsomin, Kapcheberek and Aragai [56] in the Lukeino Formation aged ca 6 Ma [40,47]. Up to now, 20 specimens of *Orrorin* have been found, consisting of the posterior part of a mandible in two pieces, a symphysis and several isolated teeth, as well as three femoral fragments, a partial humerus, a first phalanx and a distal thumb phalanx. The femora reveal that *Orrorin* was bipedal [44]. However, the other postcranial bones suggest that it could climb trees [54]. The distal phalanx of the thumb exhibits features which are classically associated with the manufacture of tools [61]; however, these traits could be related to grasping abilities when climbing trees [21,51]. *Orrorin* was the first known hominid older than 5 Ma and indicated that the dichotomy between the African apes and the hominids had to be older than 6 million years [52,55].

#### 4.3. *A. ramidus kadabba*

Material discovered in Ethiopia [22] from sediments aged between 5.2 and 5.7 Ma was identified as a subspecies of *A. ramidus*, recently raised to the specific rank, *A. kadabba* [23]. It differs from extant apes by its canines, which have a tendency to be incisiform as in *A. r. ramidus*. The postcranial morphology [22]

indicates several similarities to African apes and selected specimens from the Hadar, but the shape of the ulnar olecranon differs from that of hominids. A foot phalanx resembles material from Hadar indicating a species that spent a great deal of time in the trees.

#### 4.4. *Sahelanthropus tchadensis*

The discovery of *Sahelanthropus* in Chad, aged between 6 and 7 Ma was announced in 2002 [12,62]. Announced as the earliest known hominid, this status has been the subject of debate [68,69]. Features taken as diagnostic of a hominid were the orthognathic face, small canines, robust supra-orbital ridge (probably male), low crowned jugal teeth and enamel thickness between that of *Pan* and *Ardipithecus*, and anterior position of the foramen magnum. The maxillo-facial complex in extant apes varies according to sex [20] just as it does in fossil hominoids [37] (*Proconsul*, *Kenyapithecus*, *Ramapithecus*). It was this combination of features that originally led to *Ramapithecus* being proposed as a hominid, whereas it is today thought to be the female of *Sivapithecus*. The cranial base and nuchal area of *Sahelanthropus* are ape-like, suggesting a quadrupedal posture and locomotion. Furthermore, it has been known for a long time that the morphology of the cranial base varies also as a function of the increase in brain size [8].

### 5. New discoveries in Kenya

#### 5.1. *Ngorora*

In 1998, a lower molar was collected at Kabarsero, Ngorora Formation, Tugen Hills [10] aged ca 12.5 Ma [9,19,28,36]. This tooth, probably a m/2 [38] is close in morphology to *Dryopithecus* [7] and chimpanzees and distant from similar aged *Kenyapithecus* and *Otaviipithecus* [13,63]. An upper molar has already been described from Ngorora [9,10,32], but it appears to be closer in morphology to *Kenyapithecus* [39,50].

If the derived characters of the Ngorora tooth are homologous to those of chimpanzees, then it would indicate that chimps were already a separate lineage by the end of the Middle Miocene, a suggestion supported by some molecular biologists [4–6]. The resemblances between the Ngorora tooth and *Dryopithecus* indicate that the latter genus may have originated in Africa and migrated towards Europe about 12.5 Ma (Fig. 2).

### 5.2. Kapsomin

In 2002, half an upper molar of a large hominoid was found at Kapsomin, Lukeino Formation, aged 5.9 Ma [40,41,47]. This tooth is larger than those of *Orrorin tugenensis* and the crown morphology is different. The trigon is wide, the distal fovea broad, the main cusps high and less inflated and there is a deep buccal slit. The dentine penetrance is also high. Most of these features occur in *Gorilla* and are different from *Pan*. Since then an upper central incisor and a lower molar from Lukeino have been attributed to the same ape.

### 6. Conclusions: which ancestor(s)?

Research during the past decade has led to the discovery of fossils that extend the hominid lineage back into the Miocene. They indicate that molecular phylogenies that proposed a Pliocene and younger dichotomy between apes and hominids need to be re-examined. It is essential to compare the earliest hominids with Miocene apes and not just with other, younger, hominids. The new evidence suggests that the divergence occurred during the Late Miocene or perhaps even earlier, about 12 Ma. *Orrorin* is a 6-million-year-old biped, *Ardipithecus* could be related to chimpanzees and *Sahelanthropus* is possibly related to gorillas (Fig. 3). Australopithecines appear to be an offshoot from the human line [49].

## 1. Introduction

Depuis la découverte des australopithèques en 1924, les idées sur les modalités et les dates de la divergence entre les grands singes et l'homme ont beaucoup varié. L'essor de la biologie moléculaire avec notamment le développement des travaux sur l'ADN, le développement des études comparatives fines, ainsi que de celles concernant les traits d'histoire de vie permettent de mieux comprendre les hominoïdes actuels. En outre, les paléontologues ont mis au jour de nombreux fossiles de grands singes et la variabilité de ces derniers est mieux connue. Mais aujourd'hui, les modalités de la séparation entre grands singes africains et hommes restent un sujet de débat largement ouvert. Depuis le milieu des années 1980, on assiste à une tentative louable de faire « coller » les données paléontologiques avec les données moléculai-

res. Toutefois, il est surprenant de constater que ces dernières ont souvent balayé les données paléontologiques, pourtant seules preuves historiques de l'évolution, porteuses du facteur temps. Les scénarios évolutifs ont été longtemps bâtis principalement sur l'Afrique orientale, mais la découverte en 1991 en Namibie des premiers grands singes miocènes d'Afrique sub-équatoriale montrait que la répartition des hominoïdes avait été plus large dans le passé [13,43], ce que confortait la découverte en 1996 d'une molaire supérieure d'un grand singe en Afrique du Sud daté de 18 Ma [55]. L'histoire des grands singes, et donc celle de l'homme, étaient bien panafricaines.

## 2. La chronologie d'une divergence

La dichotomie entre les grands singes et l'homme est un sujet très médiatique, qui suscite aujourd'hui de forts débats. Dans les années 60, de nombreux auteurs acceptaient que le Kenyapithèque (apparenté aux Ramapithèques asiatiques) fût un ancêtre hominidé, vieux de 14 Ma environ ([2,31,32,57–59] et voir bibliographies incluses). Il était donc proposé une divergence très ancienne des grands singes d'avec l'homme (vers 16 Ma environ et même 20 Ma avec *Kenyapithecus africanus*). Au début des années 1980, l'essor de la biologie moléculaire et les réétudes du genre *Kenyapithecus* [35] conduisaient à une modification des scénarios. Les dates de divergence estimées par l'horloge moléculaire apparaissaient souvent contradictoires, ceci étant dû en grande partie à la mauvaise interprétation des apports effectifs de cette fameuse horloge qui ne marche pas à la même vitesse pour tous les mammifères [11,38,60]. Pour certains, la dichotomie entre grands singes africains et hommes devait se situer vers 2,5 Ma, pour d'autres vers 4 Ma, mais peu au-delà ; or, les données paléontologiques donnaient toujours des dates plus anciennes (voir [3] pour une revue) (Fig. 1).

Petit à petit, les paléontologues et les biomolécularistes se sont rapprochés et depuis la réunion qui s'est tenue au Vatican en 1982, il semblait qu'un consensus émergeât et dans les actes du colloque, on pouvait lire [15] :

« Pour répondre donc aux déclarations des biochimistes et des cytogénéticiens, le paléontologue est en mesure de dire que dès 4 000 000 d'années, il se trouve en présence de plusieurs Hominidés, dont

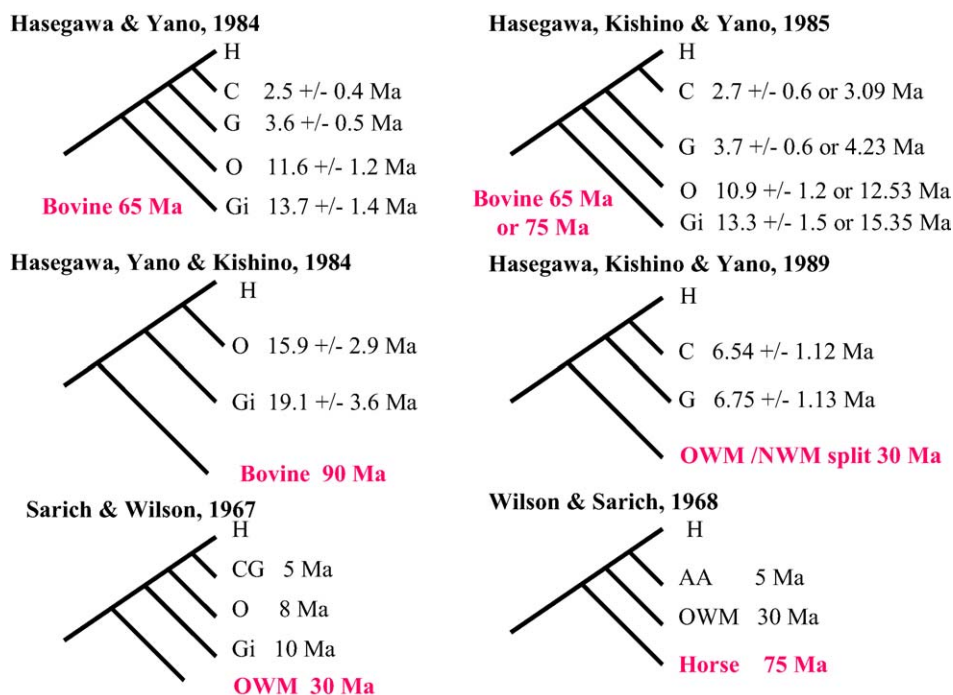


Fig. 1. Estimations des horloges moléculaires des dichotomies entre les grands singes africains et les humains. AA = grands singes africains, C = chimpanzé, G = gorille, Gi = gibbon, H = hominidés, NWM = singes du Nouveau Monde, O = orang-outan, OWM = singes de l'Ancien Monde, P = *Pongo* (les bases de calibration sont en rouge) [24–27,46,66]

Fig. 1. Comparisons of the molecular clock estimates of the dichotomies between the African apes and humans. AA = African Apes, C = Chimpanzee; G = Gorilla, Gi = Gibbon, H = hominids, NWM = New World monkeys, O = Orang-utan, OWM = Old World monkeys, P = *Pongo* (anchors for calibration are in red) [24–27,46,66].

certains si modernes qu'ils peuvent être assimilés, en tout cas provisoirement, au genre *Homo*. Cette contemporanéité qui est aussi une sympatrie, le conduit jusqu'aux environs de 7 000 000 d'années au minimum pour envisager la séparation d'avec les grands singes africains. »

En outre, le Ramapithèque avait perdu son statut d'Hominidae sensu stricto.

Ensuite, les recherches de biologie moléculaire se sont intéressées plus particulièrement à dénouer les relations de parenté entre les grands singes africains et l'homme et de nombreuses études débouchent sur un rapprochement plus fort entre chimpanzés (et/ou bonobos) et l'homme. Toutefois, plusieurs autres suggèrent d'autres branchements ([33] et voir bibliographie incluse). L'ancêtre commun devait se trouver en Afrique aux alentours de 4 à 4,5 Ma, parfois aussi loin que 6 Ma. Si tous les auteurs s'accordent à rejeter l'idée d'un chaînon manquant, il est clair pour certains que

l'ancêtre doit ressembler à un chimpanzé [45,70] : « *the common ancestor of humans and chimpanzees was probably chimpanzee-like, a knuckle-walker with small thin-enameled cheek teeth* » [45].

Mais la plupart des scénarios oubliaient l'approche environnementale, à l'exception de la fameuse East Side Story de Coppens [15–17], qui proposait une hypothèse éco-géographique à l'origine des Hominiidae, le Rift ayant constitué une barrière écologique entre les grands singes et l'homme et ce, aux alentours de 7 à 8 Ma.

### 3. Les nouvelles découvertes de grands singes miocènes d'Afrique australe et orientale

#### 3.1. *Otavipithecus namibiensis*

La découverte de la demi-mandibule d'*Otavipithecus* en 1991, dans des niveaux vieux de 12 à 13 Ma environ [13], élargit le pôle d'intérêt dans les recher-



ches sur les hominoïdes vers l’Afrique australe. Parmi les caractères distinctifs, on peut citer : les cuspides gonflées aux molaires qui présentent un schéma en Y5 typique, avec un hypoconide qui s’étend lingualement en arrière de l’axe médian de la dent ; absence de cingulum buccal aux molaires ; crêtes protostylaires aux M2 et M3 ; molaires carrées, M2 plus grande que la M3 qui est, elle-même plus grande que la M1 ; développement modéré du torus transverse inférieur ; espace rétromolaire large ; mode d’usure suggérant un émail fin ou un relief de contact émail/dentine marqué ; peu d’usure différentielle sur les molaires ; hauteur du corps mandibulaire pratiquement constant mésiodistalement ; région incisive très étroite. L’étude des éléments postcrâniens [14,53] suggérait une vie arboricole. Après comparaison avec un très large échantillon de grands singes actuels et fossiles, il apparaît qu’*Otaviipithecus namibiensis* présente plus d’affinité avec le groupe des Kenyapithèques/Dryopithèques qu’avec celui des Afropithèques [13,43]. Ces caractères le placent en amont de la dichotomie entre les grands singes africains et les Hominidae.

### 3.2. *Samburupithecus*

Découvert en 1982, mais décrit en 1997, *Samburupithecus*, vieux de 9,5 Ma, a été interprété comme très probablement antérieur à la dichotomie entre les grands singes africains et les humains [29,30,39,42,48]. Certains de ses caractères rappellent les gorilles, comme la position antérieure de la racine de l’arcade zygomatique et la pneumatisation du maxillaire, tandis que d’autres en diffèrent, comme la position basse de l’arcade zygomatique, un palais arqué et profond, l’émail épais et les cuspides gonflées aux molaires. Dans des scénarios alternatifs, il se trouverait soit sur la lignée du gorille, soit sur celle des humains.

## 4. Les acteurs post-divergence

Découverts depuis le milieu des années 1990, les fossiles suivants seront traités dans l’ordre chronologique de leur découverte.

### 4.1. *Ardipithecus ramidus*

À l’automne 1994, White et ses collègues ont baptisé *Ardipithecus ramidus* trouvé dans des niveaux vieux de 4,4 Ma environ dans la Vallée moyenne de

l’Aouache [64,65,67]. Présenté à l’époque comme le plus ancien Hominidé, il possède une suite de caractères qui l’isolent des Australopithèques, mais dont certains le rapprochent des grands singes, comme un émail plutôt fin aux molaires, les troisièmes molaires supérieure et inférieure asymétriques, la taille des canines par rapport aux dents jugales. La première molaire déciduale montre de nombreuses ressemblances avec celles des bonobos. Toutes les comparaisons métriques des adultes avaient été effectuées exclusivement avec *A. afarensis* et soulignent la petitesse des dents d’*Ardipithecus*. Le complexe canine supérieure/première prémolaire inférieure est typique des grands singes actuels comme des fossiles « *morphologically and functionally only slightly removed from the presumed ancestral ape condition* ». Toutefois, certains caractères utilisés pour en faire un hominidé se retrouvent chez certains grands singes – notamment femelles – qui présentent un complexe canine/prémolaire réduit par comparaison avec les mâles. Ainsi, on observe souvent l’absence de facette aiguisoir chez les femelles, en liaison avec la réduction de la canine. Les restes postcrâniens révèlent de nombreux caractères simiesques, mais l’humérus proximal serait plus humain par la faible profondeur de la gouttière bicipitale. Toutefois, ce caractère se retrouve chez les orangs-outans et les animaux qui pratiquent un grimper lent.

### 4.2. *Orrorin*

La découverte d’*Orrorin* à l’automne 2000 et au cours des années suivantes a permis d’élucider quelques aspects des origines anciennes des hominidés. Les pièces proviennent de quatre sites : Cheboit, Kapsoin, Kapcheberek et Aragai [56], dans la formation de Lukeino, et sont âgées de 6 Ma environ [40,47]. À ce jour, 20 restes d’*Orrorin* sont connus ; ils consistent en une partie postérieure de mandibule en deux morceaux, une symphyse mandibulaire et des dents isolées : une I2 inférieure droite, une canine inférieure gauche, une P3 inférieure droite, deux P4 inférieures droites, une canine supérieure droite, une P4 supérieure droite, une M1 supérieure droite, une M2 supérieure droite, une M3 supérieure droite et une M3 supérieure gauche. Par ailleurs, des restes postcrâniens ont été récoltés sur trois des sites, un fémur proximal, un fémur proximal droit, un humérus distal droit, un fragment de col fémoral, une phalange proximale de la main et une phalange distale de pouce.

#### 4.2.1. Caractères dentaires

L'analyse dentaire a montré que les restes présentaient des mélanges de caractères archaïques et d'autres plus modernes. Les dents sont en général de tailles modestes, bien inférieures à celles des Australopithèques, mais plus proches de celles des chimpanzés et des hommes. Bien que certains caractères semblent rapprocher *Orrorin* des grands singes (épaulement distal de la couronne de la canine supérieure bas, P4 avec deux racines décalées, morphologie des canines qui toutefois sont réduites en taille par rapport à celles des grands singes), ces derniers sont hérités des ancêtres du Miocène ; en effet, ces mêmes caractères sont présents chez les Kenyapithèques, les *Proconsul*, notamment. Les dents de Kapsomin s'isolent des grands singes par l'absence de forte crénulation aux molaires, un épaulement de la couronne de la canine inférieure situé à mi-hauteur de la couronne, la face linguale des molaires verticale, la symphyse mandibulaire verticale et un émail épaissi aux molaires. Par ailleurs, parmi les caractères typiques d'hominidés, on peut noter l'absence de diastème à la mâchoire inférieure et la présence d'un tubercule distal à la canine inférieure.

#### 4.2.2. Caractères postcrâniens

Les restes squelettiques rapportés à *Orrorin* apportent la preuve qu'une bipédie de type humain existait il y a 6 Ma. C'est l'analyse de la morphologie fémorale qui donne les meilleurs arguments [44] : elle montre une combinaison de caractères plésiomorphes d'hominoides et dérivés d'hominidés, mais pas de caractères dérivés de grand singe. Ainsi, la fosse trochantérienne n'est pas profonde, à la différence de celle des chimpanzés. L'os est platymérique et la position de la ligne spirale rappelle la morphologie observée chez les grands singes actuels et fossiles, mais aussi chez les Australopithèques et l'homme. Ils apparaissent donc primitifs. La projection médiale du petit trochanter se trouve chez de nombreux hominoïdes miocènes comme *Ugandapithecus*, *Proconsul* ou *Kenyapithecus africanus*. Sa morphologie identique chez l'homme actuel est aussi probablement un caractère archaïque. Les Australopithèques, pour ce trait, s'avèrent être dérivés : le petit trochanter se projette postérieurement. Plusieurs caractères identifiables chez *Orrorin* sont communs aux Australopithèques et à l'homme : présence d'une gouttière du *m. obturator externus* [18], une encoche supérieure peu profonde, une tubérosité

glutéale bien marquée, un col allongé et comprimé antéro-postérieurement et une distribution asymétrique de l'os cortical dans le col (le cortex apparaît plus fin à la partie supérieure et plus épais à la partie inférieure, alors que chez les grands singes, le cortex est épais dans toutes les directions comme l'ont montré Ohman et al. [34]). Enfin, la tête fémorale est plus grande proportionnellement que le col, et est tordue vers l'avant ; ces morphologies rappellent plus nettement celles de l'homme. Chez les Australopithèques, le diamètre de la tête fémorale est seulement un peu plus grand que celui du col et la tête est orientée médialement à postérieurement. Il ressort de toutes ces données que la bipédie d'*Orrorin* est effective, mais qu'elle diffère de celle des Australopithèques, tout en se rapprochant de celle de l'homme. Les autres restes postcrâniens suggèrent des adaptations arboricoles comme le grimper [54] : la rectitude du bord latéral de l'humérus distal, son aplatissement et l'insertion du *m. brachio-radial* ; la courbure de la phalange proximale et sa longueur. Enfin, la phalange distale du pouce présente des caractères considérés par Susman [61] comme liés à la manipulation d'outils ; mais ces caractères pourraient en fait correspondre à des saisies de précision nécessaires lors du grimper pour un Hominiidae déjà bien bipède [21,51]. *Orrorin* était le premier hominidé antérieur à 5 Ma et il établissait que la dichotomie entre les grands singes et l'homme devait être bien plus ancienne que 6 Ma [52,55].

#### 4.3. A. *ramidus kadabba*

En juillet 2001, après la publication d'*Orrorin*, de nouveaux spécimens étaient découverts en Éthiopie [22], dans des couches vieilles de 5,2 à 5,7 Ma. Rapportée à l'espèce *ramidus*, cette sous-espèce (*A. r. kadabba*) est créée alors que la sous-espèce type n'est pas encore totalement décrite ; cependant, elle a été récemment élevée au rang d'espèce (*Ardipithecus kadabba*) [23]. Elle s'isole des grands singes actuels et fossiles par une tendance des canines à être incisiformes, comparable à celle de *A. r. ramidus*, canine avec un tubercule distal et un épaulement mésial assez haut (comparable à celui d'*Orrorin*) et un développement de la crête marginale distale. Mais elle s'isole de *A. r. ramidus* dans la morphologie de la P3 supérieure, de la M3 supérieure et de la canine inférieure. La morphologie postcrânienne décrite par Haile-Selassie [22] sug-

gère de nombreuses ressemblances avec les grands singes africains et certains spécimens de Hadar, mais la forme de la fosse olécranienne diffère de celle des Hominidés. La phalange du pied (plus jeune) rappelle celle des spécimens de Hadar (longue et incurvée) ; l'ensemble indique un animal passant une grande part de son temps dans les arbres.

#### 4.4. *Sahelanthropus*

En juillet 2002, Brunet et son équipe annonçaient la découverte de *Sahelanthropus* au Tchad, vieux de 6 à 7 Ma [12,62], considéré comme le plus ancien hominidé connu ; toutefois, certains auteurs ont discuté cette attribution [68,69]. Les caractères diagnostiques sont le crâne à face orthognathe, la présence d'une petite canine, une morphologie supra-orbitaire robuste (probablement mâle), des dents jugales à couronne basse, l'épaisseur intermédiaire de l'émail comprise entre *Pan* et *Ardipithecus*, une position antérieure du foramen magnum qui pourrait laisser présager d'une bipédie. Le développement du complexe maxillo-facial est lié au sexe et chez les espèces très dimorphes, la variation morphologique est forte entre les mâles et les femelles [20] ; ceci a également été démontré chez les Hominoïdes fossiles [37] ; la canine est généralement plus petite chez la femelle et montre un rétrécissement de la racine juste sous le collet, caractère présent sur l'holotype de *Sahelanthropus*. La racine de la canine étant beaucoup plus faible, le jugum apparaît peu gonflé, d'où l'aspect plus plat de la face. Or, ceci est vrai chez les grands singes miocènes (*Proconsul*, *Kenyapithecus*, *Ramapithecus*) entre autres, et chez l'actuel. C'est cette association qui avait conduit à considérer *Ramapithecus* comme un ancêtre des Hominidae, alors qu'il s'avère aujourd'hui que les pièces rapportées à ce genre sont en fait des femelles de *Sivapithecus*. En outre, les simiiformes arboricoles tendent à présenter des faces plus plates que les terrestres. Le torus sus-orbitaire continu ne peut être considéré, lorsqu'il est pris isolément, comme un caractère sexuel ; les chimpanzés mâles et femelles ont un bourrelet fort, plus faible chez la femelle, mais un spécimen isolé ne permet pas d'apprécier le sexe ; la même chose est vraie avec le gorille. La position du foramen magnum de *Sahelanthropus* est probablement plus postérieure que précisé, car la pièce est écrasée ; mais même sans cet écrasement, elle n'est pas déplacée fortement vers

l'avant. Toutefois, la position antérieure n'est pas exclusivement liée à la bipédie et certains australopithèques présentent des positions encore plus antérieures que chez l'homme [1]. Biegert [8] a montré que ce caractère variait aussi en fonction de l'accroissement de taille du cerveau ; il s'agit donc d'un phénomène complexe. D'autres caractères que l'on ne trouve pas chez les grands singes fossiles sont présents chez *Sahelanthropus* : le plancher nuchal long et plat, aux crêtes verticales marquées, que l'on retrouve chez les gorilles actuels, comme la morphologie de l'incisive supérieure. Le décalage très fort des racines de la P3 inférieure du fragment de mandibule, illustré dans l'article de *Nature*, suggère que la canine devait être forte et que cette mâchoire ne peut pas correspondre au crâne à petite canine. Ceci démontrerait un fort dimorphisme sexuel chez *Sahelanthropus* que nous considérons comme un grand singe fossile peut-être déjà engagé dans la voie des gorilles. Ceci fait du fossile tchadien une pièce-clé dans la compréhension de l'histoire des grands singes africains *Pan* et *Gorilla*.

## 5. Les nouvelles données du Kenya

### 5.1. *Ngorora*

En 1998, Kiptalam Cheboi découvrait à Ngorora une molaire inférieure droite d'un hominoïde dans la formation de Ngorora à Kabarsero, dans les Tugen Hills [10], datés à 12,5 Ma environ [9,19,28,36]. Cette dent, probablement une M2 [41] a été comparée avec les autres hominoïdes miocènes africains et eurasiatiques. La dent ne peut être rapportée à aucun d'entre eux, mais se rapproche des Dryopithèques européens et se compare assez bien avec les chimpanzés actuels. Les cuspidales principales sont périphérisées, comprimées vestibulo-lingualement, le bassin central est large et peu profond. Ces caractéristiques isolent le spécimen des hominoïdes africains de même âge, *Kenyapithecus* et *Otavipithecus* [13,63], mais semblent les rapprocher du genre européen *Dryopithecus* [7]. La morphologie observée se retrouve également chez les deux espèces de chimpanzés, *Pan troglodytes* et *Pan paniscus*, avec cette différence que les cuspidales buccales sont légèrement plus internes, la fovea antérieure plus réduite chez le fossile et l'entoconide plus haut et tranchant chez *Pan paniscus*.

Une molaire supérieure a déjà été décrite à Ngorora [9,10,32], mais les cuspidales gonflées, l'épaisseur de



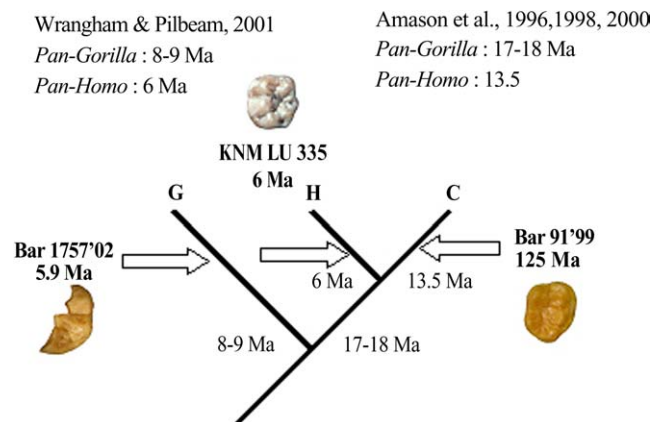


Fig. 2. Différentes propositions de relations de parenté au sein des hominoïdes actuels et dates de divergence [4–6,70].  
 Fig. 2. Diverse propositions of relationships between modern hominoids and dates of divergence [4–6,70].

l'émail, une faible pénétration de la dentine, le bassin du trigone réduit, sont incompatibles avec la dent inférieure et elles n'appartiennent probablement pas au même genre. La molaire supérieure a été rapportée à *Kenyapithecus* [39,50].

Si les caractères dérivés de la molaire inférieure de Ngorora sont homologues à ceux des chimpanzés, il faut alors envisager que ces derniers s'enracinent au sommet du Miocène moyen, vers 12,5 Ma, ce qui corrobore les données récentes de certains molécularistes [4–6] (Fig. 2). Les fortes ressemblances avec les *Dryopithecus* pourraient signifier que ces derniers ont évolué en Afrique d'où ils auraient émigré vers 12,5 Ma.

### 5.2. *Kapsomin*

Au cours de l'automne 2002, une demi-molaire supérieure gauche d'un hominoïde de grande taille était découverte par Kiptalam Cheboi à Kapsomin dans la formation de Lukeino dans des niveaux dont l'âge a été établi à 5,9 Ma [40,41,47]. Cette dent est beaucoup plus grande que les molaires rapportées à *Orrorin tugenensis* et la morphologie de sa couronne, différente. En effet, le bassin du trigone est large, la fovea distale grande, les cuspidés principales plus hautes et moins gonflées, il y a présence d'une fente buccale, la pénétration de dentine est haute (suggérant un émail fin) et l'émail est ridulé. En revanche, la plupart de ces caractères sont présents chez *Gorilla*, mais diffèrent fortement de *Pan* chez qui le bassin du trigone est plus étendu, les crêtes séparant le bassin des fovea plus basses, la fovea distale plus réduite bucco-

lingualement et les cuspidés buccales plus comprimées bucco-lingualement. Par sa taille, cette molaire tombe dans la variation des Hominoidea pliocènes ; toutefois, on ne peut pas l'y rapporter en raison de sa morphologie différente. Elle s'isole aussi morphologiquement de *Samburupithecus* qui présente des cuspidés gonflées et des bassins occlusaux restreints. Il est difficile de comparer la molaire à celles de *Sahelanthropus* car ces dernières sont éclatées ; toutefois, l'épaisseur de l'émail est comparable et plus fine que chez *Orrorin*.

À l'automne 2000, une incisive supérieure de grande taille avait été récoltée à Kapsomin et placée dans l'hypodigme d'*Orrorin tugenensis* [56]. Une étude plus détaillée montre que la dent rappelle beaucoup celle des gorilles par sa morphologie biseautée en vue latérale et par l'absence de fosse linguale, morphologie qui diffère fortement de celle des Hominoïdes pliocènes. Enfin, une molaire inférieure découverte en 2003 à Cheboi venait compléter l'hypodigme.

### 6. Conclusion : quel (s) ancêtre (s) ?

Les recherches intensives menées en Afrique ces dix dernières années ont mis au jour un matériel qui permet d'étendre la lignée des Hominidés au Miocène supérieur. Elles montrent que les phylogénies moléculaires adoptant des âges récents de divergences doivent être largement revues et que la divergence entre grands singes africains et homme doit être recherchée dans des niveaux plus anciens, peut-être proche de 12 Ma. La définition classiquement utilisée d'un hominidé consiste en un animal possédant un gros cerveau, de

petites canines, une face plate, et adapté à la locomotion bipède. Les travaux sur les grands singes actuels, notamment sur la croissance et le dimorphisme sexuel, nous appellent à une plus grande prudence dans cette définition. Par ailleurs, l'étude des hominoïdes africains fossiles et actuels est essentielle pour mieux maîtriser la définition des caractères. Depuis plusieurs décades, les scientifiques ont eu une fâcheuse tendance à considérer que toute nouvelle découverte d'hominoïde ancien devait être considérée comme ancêtre des Australopithèques et de l'homme ; mais de plus en plus, nous nous trouvons confrontés à un buissonnement de formes. *Orrorin* apparaît comme un hominoïde, bipède à 6 Ma, Ardipithèque pourrait être considéré comme un ancêtre des chimpanzés et le Sahelanthropus comme un ancêtre des gorilles (Fig. 3). Les Australopithèques s'avèrent être un groupe fossile probablement cousin de la lignée humaine [49]. Il apparaît donc clairement aujourd'hui que pour comprendre la dichotomie entre les grands singes et l'homme, il faut aller chercher les fossiles aux confins du Miocène moyen et supérieur, et qu'il ne faut pas réduire les comparaisons aux seuls hominoïdes actuels et aux Australopithèques, mais qu'il faut prendre en compte les hominoïdes fossiles du Miocène. En outre, les restes paléontologiques associés à *Orrorin* montrent que l'environnement était humide, boisé (dominance des impalas et des colobes, microfaune mammalienne) avec des sources chaudes

en bord du paléo-lac Lukeino, comme l'indiquent les cailloux et spécimens recouverts d'une pellicule de calcaire algaire issu d'une activité hydrothermique. Ceci n'exclut pas pour autant la présence de zones herbacées. Un type d'environnement similaire est trouvé à la même époque en Éthiopie. Les hominoïdes ne seraient donc pas nés dans un environnement sec ou semi-aride, mais plutôt humide, et la bipédie serait issue d'un milieu forestier et non pas de savane sèche.

### Remerciements

Nous remercions chaleureusement le professeur Y. Coppens pour l'invitation qu'il nous a faite à participer à ce recueil spécial sur les Hominoïdes et pour son soutien constant tout au long de ces années. Les travaux de terrain ont été financés par le CNRS (GDR 983, PICS 1048 et UMR 8569), le Collège de France, le Muséum national d'histoire naturelle, le ministère des Affaires étrangères (Commission des fouilles archéologiques à l'étranger) et la Mission française de coopération à Windhoek. Ils n'auraient pas été possibles sans l'aide des institutions locales et des équipes de terrain.

### Références

- [1] L. Aiello, C. Dean, An introduction to human evolutionary anatomy, Academic Press, London, 1990, pp. 1–596.
- [2] P. Andrews, *Ramapithecus wickeri* mandible from Fort Ternan, Kenya, Nature 230 (1971) 192–194.
- [3] P. Andrews, Molecular evidence for Catarrhine evolution, in: B. Wood, L. Martin, P. Andrews (Eds.), Major topics in primate and human evolution, Cambridge University Press, Cambridge, 1986, pp. 107–129.
- [4] U. Arnason, A. Gullberg, A. Janke, X. Xu, Pattern and timing of evolutionary divergences among hominoids based on analyses of complete mtDNAs, J. Mol. Evol. 43 (1996) 650–651.
- [5] U. Arnason, A. Gullberg, A. Janke, Molecular timing of Primate divergences as estimated by two nonprimate calibration points, J. Mol. Evol. 47 (1998) 718–727.
- [6] U. Arnason, A. Gullberg, A. Schweitzer Burguette, A. Janke, Molecular estimates of Primate divergences and new hypotheses for Primate dispersals and the origin of modern humans, Hereditas 133 (2001) 217–228.
- [7] D. Begun, European hominoids, in: W.C. Hartwig (Ed.), The primate fossil record, Cambridge University Press, Cambridge, 2002, pp. 339–368.

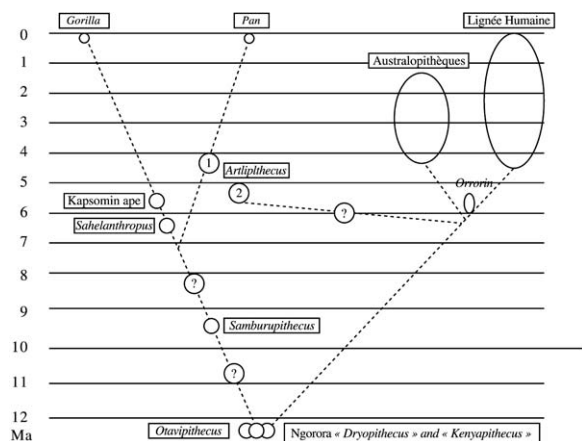


Fig. 3. Proposition de relations phylogénétiques des hominoïdes du Miocène moyen et supérieur (1, 2 = positions alternatives d'*Ardipithecus*).

Fig 3. Proposition of phylogenetic relationships between Middle and Upper Miocene hominoids (1, 2 = alternative positions for *Ardipithecus*).

- [8] J. Biegert, The evaluation of characters of the skull, hands and feet for primate taxonomy, in: S.L. Washburn (Ed.), *Classification and human evolution*, Aldine, Chicago, 1963, pp. 116–145.
- [9] W.W. Bishop, G.R. Chapman, Early Pliocene sediments and fossils from the northern Kenya Rift Valley, *Nature* 226 (1970) 914–918.
- [10] W.W. Bishop, M. Pickford, Geology, fauna and palaeoenvironments of the Ngorora Formation, Kenya Rift Valley, *Nature* 254 (1975) 185–192.
- [11] R. Britten, Rates of DNA sequence evolution differ between taxonomic groups, *Science* 231 (1986) 1393–1398.
- [12] M. Brunet, F. Guy, D. Pilbeam, H. Mackaye, A. Likius, D. Ahounta, A. Beauvilain, C. Blondel, H. Bocherens, J.-R. Boisserie, L. De Bonis, Y. Coppens, J. Dejax, C. Denys, P. Douring, V. Eisenmann, G. Fanone, P. Fronty, D. Geraads, T. Lehmann, F. Lihoreau, A. Louchar, A. Mahamat, G. Merceron, G. Mouchelin, O. Otero, P. Campomanes, M. Ponce De Leon, J.-C. Rage, M. Sapanet, M. Schuster, J. Sudre, P. Tassy, X. Valentin, P. Vignaud, L. Viriot, A. Zazzo, C. Zollikofer, A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa, *Nature* 418 (2002) 145–151.
- [13] G.C. Conroy, M. Pickford, B. Senut, J. Van Couvering, P. Mein, *Otaviipithecus namibiensis*, nov. gen., nov. sp., first Miocene hominoid from Southern Africa (Berg Aukas, Namibia), *Nature* 356 (1992) 144–148.
- [14] G.C. Conroy, B. Senut, D. Gommery, M. Pickford, P. Mein, New primate remains from the Miocene of Namibia (Southern Africa), *Am. J. Phys. Anthropol.* 99 (1996) 487–492.
- [15] Y. Coppens, Les plus anciens fossiles d'Hominidae, Recent Advances in the Evolution of Primates, Pontificiae Academiae Scientiarum, Rome, 1983, pp. 1–9.
- [16] Y. Coppens, Hominoïdés, Hominidés et Hommes, *La Vie des Sciences*, C. R., Acad. Sci. Paris, Sér. Gén. 1 (1984) 459–486.
- [17] Y. Coppens, L'évolution des Hominidés, de leur locomotion et de leurs environnements, in: Y. Coppens, B. Senut (Eds.), *Origine(s) de la bipédie chez les Hominidae*, Cah. Paléanthropol., CNRS, Paris, 1991, pp. 295–301.
- [18] M.H. Day, Femoral fragment of a robust Australopithecine from Olduvai Gorge, Tanzania, *Nature* 221 (1969) 230–233.
- [19] A. Deino, L. Tauxe, M. Monaghan, R. Drake, Single crystal  $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$  age calibration of the litho- and paleomagnetic stratigraphies of the Ngorora Formation, Kenya, *J. Geol.* 98 (1990) 567–597.
- [20] A. Dierbach, Intraspecific variability and sexual dimorphism in the skulls of *Pan troglodytes verus*, in: M. Pickford, B. Chiarelli (Eds.), *Sexual dimorphism in living and fossil primates*, Il Sedicesimo, Florence, Italie, 1986, pp. 41–50.
- [21] D. Gommery, B. Senut, *Orrorin tugensis* distal thumb, in: E. Gitonga, B. Senut, H. Ishida, Y. Sawada, M. Pickford (coordinateurs) (Eds.), *International Workshop, From Samburupithecus to Orrorin: origins of hominids*, 28–30 septembre 2002, Geological and palaeontological background, Bogor volume de résumés, p. 2.
- [22] Y. Haile-Selassie, Late Miocene hominids from the Middle Awash, Ethiopia, *Nature* 412 (2001) 178–181.
- [23] Y. Haile-Selassie, G. Suwa, T.D. White, Late Miocene teeth from Middle Awash, Ethiopia, and early hominid dental evolution, *Science* 303 (2004) 1503–1505.
- [24] M. Hasegawa, T. Yano, Phylogeny and classification of Hominoidea as inferred from DNA sequence data, *Proc. Jpn Acad. Sci.* 60B (1984) 389–392.
- [25] M. Hasegawa, H. Kishino, T. Yano, Dating of the Human–Ape splitting by a molecular clock of Mitochondrial DNA, *J. Mol. Evol.* 22 (1985) 160–174.
- [26] M. Hasegawa, H. Kishino, T. Yano, Estimation of branching dates among primates by molecular clocks of nuclear DNA which slowed down in Hominoidea, *J. Hum. Evol.* 18 (1989) 461–476.
- [27] M. Hasegawa, T. Yano, H. Kishino, A new molecular clock of mitochondrial DNA and the evolution of hominoids, *Proc. Jpn Acad. Sci.* 60B (1984) 95–98.
- [28] A. Hill, R. Drake, L. Tauxe, M. Monaghan, J. Barry, K. Behrensmeier, G. Curtis, B. Jacobs, L. Jacobs, N. Johnson, D. Pilbeam, Neogene palaeontology and geochronology of the Baringo Basin, Kenya, *J. Hum. Evol.* 14 (1985) 749–773.
- [29] H. Ishida, M. Pickford, A new Late Miocene hominoid from Kenya: *Samburupithecus kiptalami* gen. et sp. nov., *C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. Ila* 325 (1997) 823–829.
- [30] H. Ishida, M. Pickford, H. Nakaya, Y. Nakano, Fossil anthropoids from Nachola and Samburu Hills, *Afr. Stud. Monogr.* (suppl. issue 2) (1984) 73–85.
- [31] L.S.B. Leakey, A new lower Pliocene fossil primate from Kenya, *Ann. Mag. Nat. Hist. Ser.* 13 (4) (1961/1962) 689–696.
- [32] L.S.B. Leakey, Early Pliocene sediments and fossils from Northern Kenya Rift Valley, in: W.W. Bishop, G. Chapman (Eds.), *Nature* 226 (1970) 914–918.
- [33] J. Marks, Learning to live with a trichotomy, *Am. J. Phys. Anthropol.* 98 (1995) 211–212.
- [34] J.C. Ohman, T.J. Krochta, O.C. Lovejoy, R.P. Mensforth, B. Latimer, *Am. J. Phys. Anthropol.* 104 (1997) 117–131.
- [35] M. Pickford, A new look at *Kenyanthropus* based on recent discoveries in Western Kenya, *J. Hum. Evol.* 14 (1985) 113–143.
- [36] M. Pickford, The geochronology of Miocene higher primate faunas of East Africa, in: J. Else, P. Lee (Eds.), *Primate Evolution*, Cambridge University Press, Cambridge, 1986, pp. 19–45.
- [37] M. Pickford, Sexual dimorphism in *Proconsul*, in: M. Pickford, B. Chiarelli (Eds.), *Sexual dimorphism in primates*, Il Sedicesimo, Florence, 1986, pp. 133–170.
- [38] M. Pickford, The diversity, zoogeography and geochronology of monkeys, *Hum. Evol.* 2 (1) (1987) 71–89.
- [39] M. Pickford, H. Ishida, Interpretation of *Samburupithecus*, an Upper Miocene hominoid from Kenya, *C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. Ila* 326 (1998) 299–306.
- [40] M. Pickford, B. Senut, The geological and faunal context of Late Miocene hominid remains from Lukeino, Kenya, *C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. Ila* 332 (2001) 145–152.
- [41] M. Pickford, B. Senut, Hominoid teeth with chimpanzee- and gorilla-like features from the Miocene of Kenya: implications for the chronology of the ape-human divergence and biogeography of Miocene hominoids, *Anthropol. Sci.* (2004) (sous presse).

- [42] M. Pickford, H. Nakaya, H. Ishida, Y. Nakano, The biostratigraphic analyses of the faunas of the Nachola area and Samburu Hills, northern Kenya, *Afr. Stud. Monogr.* 2 (1984) 67–72 (suppl. issue).
- [43] M. Pickford, B. Senut, G.C. Conroy, P. Mein, Phylogenetic position of *Otaviipithecus*: Questions of methodology and approach, in: B. Thierry, J.R. Anderson, J.J. Roeder, N. Hershenschmidt (Eds.), *Current Primatology*, Vol. I: Ecology and Evolution, universit  Louis-Pasteur, Strasbourg, 1994, pp. 265–272.
- [44] M. Pickford, B. Senut, D. Gommery, J. Treil, Bipedalism in *Orrorin tugenensis* revealed by its femora, *C. R. Palevol* 1 (2002) 191–203.
- [45] D. Pilbeam, Genetic and morphological records of the Hominoidea and hominid origins: a synthesis, *Mol. Phyl. Evol.* 5 (1996) 155–168.
- [46] V. Sarich, A. Wilson, Immunological time scale for hominid evolution, *Science* 158 (1967) 1200–1203.
- [47] Y. Sawada, T. Miura, M. Pickford, B. Senut, T. Itaya, C. Kashine, M. Hyodo, T. Chujo, H. Fujii, The age of *Orrorin tugenensis*, an early hominid from the Tugen Hills, Kenya, *C. R. Palevol* 1 (2002) 293–303.
- [48] Y. Sawada, M. Pickford, T. Itaya, T. Makinouchi, M. Tateishi, K. Kabeto, S. Ishida, H. Ishida, K/Ar ages of Miocene Hominoidea (*Kenyapithecus* and *Samburupithecus*) from Samburu Hills, Northern Kenya, *C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. IIA* 326 (1997) 445–451.
- [49] B. Senut, Pliocene hominid systematics and phylogeny, *S. Afr. J. Sci.* 92 (1996) 165–166.
- [50] B. Senut, Les grands singes fossiles et l'origine des Hominoidea : mythes et r alit s, *Primatologie* 1 (1998) 93–134.
- [51] B. Senut, From apes to humans: locomotion as a key feature for phylogeny, in: H. Juergens (Ed.), *Arboreal locomotor adaptation in primates and its relevance to human evolution*, *Z. f. Morphol. Anthropol.* 83 (2003) 351–360.
- [52] B. Senut, Phylog nie ou phylog nies : exemple des Hominoidea, *G ochronique* 84 (2003) 37–39.
- [53] B. Senut, D. Gommery, Squelette post-cr nien d'*Otaviipithecus*, Hominoidea du Mioc ne moyen de Namibie, *Ann. Pal ontol. (Vert.-Invert.)* 83 (1997) 267–284.
- [54] B. Senut, D. Gommery, M. Pickford, The locomotion of *Orrorin tugenensis*: implications for the origins of bipedalism, in: E. Gitonga, B. Senut, H. Ishida, Y. Sawada, M. Pickford (coordinateurs) (Eds.), *International Workshop, From Samburupithecus to Orrorin: origins of hominids. Geological and palaeontological background*, Bogorio, 28–30 septembre 2002 Volume de r sum s, p. 18.
- [55] B. Senut, M. Pickford, D. Wessels, Panafrican distribution of Lower Miocene Hominoidea, *C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. IIA* 325 (1997) 741–746.
- [56] B. Senut, M. Pickford, D. Gommery, P. Mein, K. Cheboi, Y. Coppens, First hominid from the Miocene (Lukeino Formation, Kenya), *C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. IIA* 332 (2001) 137–144.
- [57] E.L. Simons, The phyletic position of *Ramapithecus*, *Postilla Y.P.M.* 57 (1961) 1–9.
- [58] E.L. Simons, D.R. Pilbeam, A preliminary revision of Dryopithecinae (Pongidae, Anthropeidea), *Folia Primatol.* 3 (1965) 81–152.
- [59] E.L. Simons, D.R. Pilbeam, *Ramapithecus* (Hominidae, Hominoidea), in: V.J. Maglio, H.B.S. Cooke (Eds.), *Evolution of African mammals*, Harvard University Press, Cambridge, 1978, pp. 147–153.
- [60] R. Stanyon, Implications of biomolecular data for human origins with particular reference to chromosomes, in: G. Giacobini (Ed.), *Hominidae*, Jaca Book, Milan, Italie, 1989, pp. 35–44.
- [61] R.L. Susman, Hand of *Paranthropus robustus* from Member 1, Swartkrans: fossil evidence for tool behavior, *Science* 240 (1988) 781–784.
- [62] P. Vignaud, P. Douring, H.T. Mackaye, A. Likies, C. Blondel, J.-R. Boissierie, L. de Bonis, V. Eisenmann, M.-E.  tienne, D. Geraads, F. Guy, T. Lehmann, F. Lihoreau, N. Lopez-Martinez, C. Mourer-Chauvir , O. Otero, J.-C. Rage, M. Schuster, L. Viriot, A. Zazzo, M. Brunet, Geology and palaeontology of the Upper Miocene Toros-Menalla hominid locality, Chad, *Nature* 418 (2002) 152–155.
- [63] S. Ward, D. Duren, Middle and Late Miocene African Hominoids, in: W.C. Hartwig (Ed.), *The primate fossil record*, Cambridge University Press, Cambridge, 2002, pp. 385–397.
- [64] T.D. White, G. Suwa, B. Asfaw, *Australopithecus ramidus*, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia, *Nature* 371 (1994) 306–312.
- [65] T.D. White, G. Suwa, B. Asfaw, Corrigendum – *Australopithecus ramidus*, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia, *Nature* 375 (1995) 88.
- [66] A. Wilson, V. Sarich, A molecular time scale for human evolution, *Proc. Natl Acad. Sci.* 63 (1969) 1088–1093.
- [67] G. WoldeGabriel, T.D. White, G. Suwa, P. Renne, J. de Heinzelin, W.K. Hart, G. Helken, Ecological and temporal placement of Early Pliocene hominids at Aramis, Ethiopia, *Nature* 371 (1994) 330–333.
- [68] M. Wolpoff, B. Senut, M. Pickford, J. Hawks, *Sahelanthropus* or *Sahelpithecus*? *Nature* 419 (2002) 581–582.
- [69] B.A. Wood, Hominid revelations from Chad, *Nature* 418 (2002) 133–135.
- [70] R. Wrangham, D. Pilbeam, African apes as time machines, in: B. Galdikas, N. Briggs, L. Sheeran, G. Shapiro, J. Goodall (Eds.), *All apes great and small*, Vol. 1 : African apes, Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York, 2001, pp. 5–17.