

Paléontologie humaine et Préhistoire

Bipédie et climat

Brigitte Senut

Département « Histoire de la Terre », Muséum national d'histoire naturelle,
USM 0203, UMR 5143 CNRS, case postale 38, 57, rue Cuvier, 75231 Paris cedex 05, France

Reçu le 17 février 2005 ; accepté après révision le 8 novembre 2005

Disponible sur internet le 27 décembre 2005

Rédigé à l'invitation du Comité éditorial

Résumé

Dans l'évolution des hominoïdes, la bipédie est considérée comme un caractère-clé des hominidés. Les plus anciennes traces de bipédie avérée sont connues chez *Orrorin tugenensis*, du Miocène supérieur kenyan, par deux fémurs. Les bipédies supposées d'*Ardipithecus* et *Sahelanthropus* ne sont pas établies actuellement, devant le peu d'éléments disponibles. En outre, si on a longtemps considéré qu'elle avait émergé dans un milieu sec de savane, la bipédie apparaît aujourd'hui associée à des milieux forestiers dans ses premières représentations, comme le prouvent les faunes et les flores de la formation de Lukeino (Kenya, 6 Ma).

Pour citer cet article : B. Senut, C. R. Palevol 5 (2006).

© 2005 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Abstract

Bipedalism and climate. In the study of human evolution, bipedalism is considered to be a distinctive trait of the family Hominidae. The oldest evidence of bipedalism is found in the two preserved femurs of *Orrorin tugenensis*, from the Upper Miocene from Kenya. Claims of bipedalism in *Ardipithecus* and *Sahelanthropus* have to be re-evaluated because of insufficient evidence. It has been widely accepted that hominids (and thus bipedalism) emerged in a savannah environment. However, it is now clear that the earliest bipeds are associated with forested environments as proved by the flora and the fauna of the Lukeino Formation (Kenya, 6 Ma). **To cite this article:** B. Senut, C. R. Palevol 5 (2006).

© 2005 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Mots clés : Bipédie ; Environnements miocènes ; *Orrorin tugenensis* ; *Sahelanthropus* ; *Ardipithecus*

Keywords: Bipedalism; Miocene environments; *Orrorin tugenensis*; *Sahelanthropus*; *Ardipithecus*

Abridged English version

In the study of hominoid evolution, bipedalism is considered to be a distinctive trait of the family Hominidae (restricted to extant humans and their close bipedal fossil relatives), despite the fact that some scholars consider that it is too difficult to define a family on the basis of locomotor repertoire [86,91]. However, the study of locomotion makes no sense unless it is carried out in an environmental context. Ever since Darwin, we

have lived with the myth that the earliest humans emerged in a savannah environment, but today this has to be reconsidered.

Among living primates, bipedalism is frequent, but humans are the only ones that can move on two legs for long distances and for extended periods of time. This difference is reflected in the skeletal characters of extant humans, often being defined in comparison with chimpanzees. While a suite of features linked to femoral, pelvic or sacral morphology appears to be soundly based, others are questionable: this is the case with the position of the foramen magnum [1,2,8,9,13–15,52,54] or femoral platymeria [21,85], for instance. Moreover,

Adresse e-mail : bsenut@mnhn.fr (B. Senut).

in the majority of works, the chimpanzee is considered a priori to be primitive; yet, viewed from the perspective of Miocene apes, the living chimpanzees appear to be extremely evolved, notably in its peculiar locomotion, and therefore a 'chimpanzee' model cannot be taken to represent the 'ancestral' condition from which human bipedalism emerged [49,92,93]. Several hypotheses have been proposed to explain the origins of bipedalism, but most of them utilise a modern animal as a good locomotor prototype [7,27,31]. However, it appears crucial to examine the Miocene apes. This is because other forms of bipedalism existed in the past, of which the most debated concerns *Oreopithecus bambolii*, discovered in Late Miocene lignites of Tuscany [28,29,50,55,59,74,76] and which was recently demonstrated to be bipedal [34,47]. For the pedal features, these authors showed that this Miocene ape could move bipedally when on the ground, but with stabilisation morphology that differed from those of humans and australopithecines. *Oreopithecus* lived in an island environment where the absence of large predators and limited trophic resources played an important role in the evolution of mammals [34].

Plio-Pleistocene hominids

With the discovery of relatively complete skeletons of Plio-Pleistocene hominids, such as that of *Australopithecus antiquus* (= *afarensis pro parte*) (about 3,2 Ma [30]) or that of *Australopithecus africanus* in South Africa [5], it appears that ancient hominids, even though bipedal, were still largely dependent on trees, and were likely adapted for climbing [57,58,68,77–79]. This was later confirmed by in vivo experiments [19,32,33,70,72,73,79–81]. Climbing was probably part of the behaviour in early hominids [12,69,71,75]. Studies of African Plio-Pleistocene faunas and floras show that the ancestral environments were probably not arid, but were well-wooded, as in wooded savannah or upland forest (notably for the Hadar material) [3,4,10,11,18]. A wooded environment is therefore not incompatible with bipedalism.

Miocene apes

Of the abundant remains of Miocene apes available, none of them was a permanent biped. It is certain that these hominoids could practice occasional bipedalism in varying degrees and ways, but the morphology of their bones is radically different from that of Plio-Pleistocene and extant hominids. Thus, the best-preserved skeletons from the Early Miocene, such as that of *Proconsul*, suggest a quadrupedal, arboreal animal, of which the fore-

limbs and hindlimbs were almost the same length [60,62,83–85]. Bones of the large Early Miocene Ugandan ape, *Ugandapithecus*, suggest a type of climbing [21] that was carried out in a dry to humid forest.

For the Middle Miocene, the semi-terrestriality of *Kenyapithecus* was demonstrated by several authors [37,59] with perhaps a small degree of *knuckle-walking* [37]. However, vertical climbing was present [36], at least in *Kenyapithecus africanus*. The semi-terrestriality of *Kenyapithecus* is understandable as the environment was opening up as the climate became more arid: fewer trees, more time spent on the ground with modification of the diet towards more durable items for which thickening of the cheek tooth enamel occurred. In *Nacholapithecus*, several features close to those of *Proconsul* suggest a quadrupedal arboreal animal that frequently practiced climbing, but without suspension, with the forelimbs much longer than the hindlimbs. This robust primate [39] possessed a reinforced shoulder joint [63]. Its environment was forested, but not dense. The common point about these apes is their capacity to climb which would represent a sort of pre-adaptation to bipedalism when the animal came to the ground [19,53,58,64,70,75].

Putative Late Miocene hominids

In strata aged ca 6 Ma, several genera of hominoids have been recorded: *Ardipithecus kadabba* [22], *Orrorin tugenensis* [42,51,67], *Sahelanthropus tchadensis* [6,7,82] and a gorilline form [43,66]. The only one known to present clear bipedal features is *Orrorin* [20,44,67] of which the femur shows elongation of the femoral neck, flattening of the neck, anterior orientation of the head, an *obturator externus* groove, a weakly marked femoral tubercle, and the distribution of cortical mass in the femoral neck (as described for bipeds by Ohman et al. [41]), and an elongated femur [40]. The environment was thickly vegetated, with forests, as shown by tragulids, colobine monkeys and arboreal civets [46]. In the case of *Ardipithecus*, bipedality was suggested on the basis of pedal phalanges [22,23,56,87,88] that resembled that of australopithecines from Hadar [35], which are bipedal. In particular, the proximal joint surface is dorsally canted. However, the curvature of the bone indicates that the animal was arboreal [75] and a dorsally canted proximal joint has also been described in *Sivapithecus* [48]. The two isolated fossils are a poor basis from which to conclude bipedalism. The faunal and sedimentological studies suggest wooded environments [24,89]. Finally, in *Sahelanthropus*, the claimed bipedalism [6] merits re-eval-

luation, because it was based on the position of the foramen magnum [1,2,9,52,54,90]. The environment was reported to be a type of mosaic with a vegetated perilacustrine belt between lake and desert [7,82].

During the Neogene, several global climatic changes occurred and each of them can be correlated with changes in the faunas and floras. But tectonics also played a local role in Eastern Africa, as evidenced by the changes in the Western Rift [10,16,26,45,65].

Conclusion

Following the results of fieldwork in several regions of Africa, the evolutionary myths linking the origins of bipedalism to open savannah environment can no longer be maintained. Permanent bipedalism probably had its origins in the adaptations for locomotion in a mixture of arboreal and terrestrial environments. The earliest bipeds required trees for food and to escape from predators. The tree-filled environment was therefore obligatory in our evolution, reaching back to at least 20 Ma [38,60–62,64]. In this context, it is not incoherent to find the earliest stages of bipedalism associated with climbing, the most ancient evidence combining the two being *Orrorin tugenensis*, aged 6 Ma. Variation in altitude, latitude and tectonics have also played a role and led to a diversity of environments, and ultimately to a diversity of hominoids (including earliest hominids [25,61]) and locomotor types. Our history since the onset of the Miocene is thus perfectly integrated with the palaeoenvironment, to changes within it and thus to climatic change. It is only by examining these variations that we can better understand the emergence and diversity of hominid species [43], their environments and thus the history of our origins.

1. Introduction

Dans l'étude de l'évolution des hominoïdes, la bipédie est considérée comme un trait distinctif de la famille des Hominidés (restreinte ici aux hommes actuels et à leurs proches parents fossiles bipèdes). Toutefois, son étude n'a de sens que si elle est intégrée dans un contexte environnemental. Si nous vivons depuis Darwin avec l'idée que les premiers Hominidés ont émergé avec la sécheresse dans un milieu de savane, les données récentes remettent en cause ce scénario.

2. Des caractères discutés

Au sein des primates modernes, la bipédie est très répandue, mais l'homme est le seul à pouvoir se déplacer sur ses deux pattes de derrière sur de longues dis-

tances et pendant longtemps. Cette différence se reflète dans les caractères du squelette humain actuel, définis le plus souvent par comparaison avec les chimpanzés. Certains auteurs ne veulent, cependant, plus considérer la bipédie comme une caractéristique des hominidés, sous prétexte que celle-ci est largement répandue ([86, 91], par exemple), mais ils font une confusion entre bipédie de posture et bipédie de locomotion. Même si le chimpanzé ou encore mieux le bonobo peuvent se déplacer occasionnellement sur deux pattes, la morphologie de leur fémur n'est pas une morphologie humaine : elle reste celle d'un grand singe et ne montre aucune modification liée à la bipédie permanente. Il faut distinguer la bipédie humaine actuelle permanente des bipédies non humaines basées sur des caractères différents ou des bipédies humaines primitives, qui présentent les mêmes contraintes osseuses lors de la marche terrestre sur les deux pattes arrière.

Si toute une série de caractères liés à la morphologie fémorale, pelvienne ou sacrale sont reconnus, certains semblent plus discutés : c'est le cas de la position du foramen magnum ou de la platymérie fémorale, par exemple.

2.1. Position du foramen magnum

Depuis près de 80 ans, à la suite de Dart [13], la position du foramen magnum a été utilisée pour prouver la présence de bipédie chez un individu fossile. Le Gros Clark [8] utilisait la position antérieure des condyles occipitaux pour confirmer la nature humaine des Australopithèques et proposait un indice de « position condylienne ». Mais il note plus tard [9] : « *It has been assumed that the condylar-position index by itself is always correlated with the degree of postural erectness. The fallacy of this assumption is exposed by the fact that the index varies quite considerably even in modern H. sapiens* ». Les études génériques, spécifiques et/ou populationnelles de ce caractère restaient limitées avant les années 1960 et la variabilité du caractère a été signalée par Schultz [54]. Mais, depuis cette date, on a mis en évidence le fait que la position du foramen n'est pas liée exclusivement à la bipédie, mais qu'elle pourrait résulter aussi d'un accroissement en taille du cerveau [1,2]. Quant à sa position par rapport aux foramina crâniens, plusieurs auteurs ont démontré que cette position variait [14,15]. Ainsi, on a utilisé la ligne bicarotidienne comme référence de contact avec le bord antérieur du trou occipital. Lorsque les deux lignes se recouvrent, la morphologie est humaine. Si la ligne bicarotidienne est bien antérieure, on se trouve en présence d'un individu plutôt quadrupède. Or, certains aus-

tralopithèques montrent une position de la ligne bicarotidienne postérieure au bord antérieur du trou occipital. Toutefois, dans un travail récent, Schaeffer [52] montre la difficulté de séparer, sur ce critère, des individus isolés, car il y a un fort recouvrement des données humaines et simiennes.

2.2. Platymérie fémorale

L'aplatissement de la diaphyse est un caractère classiquement cité pour confirmer la bipédie chez les Hominiidés ; or, il est aussi présent chez les grands singes miocènes (*Ugandapithecus*, ou *Proconsul nyanzae*, par exemple [21,85]). Sa signification n'est donc pas claire.

3. D'autres bipédies ?

L'homme actuel, tout comme le chimpanzé, sont deux êtres biologiques très dérivés pour leur mode de locomotion et donc très différents : l'un dans la voie d'une bipédie permanente particulière et l'autre vers le *knuckle-walking*. Toutefois, de nombreux auteurs considèrent, a priori, le chimpanzé comme primitif ; or, à la vue des modèles locomoteurs présents chez les grands singes du Miocène, le chimpanzé actuel apparaît au contraire extrêmement évolué, notamment dans sa marche particulière. Le modèle actuel « chimpanzé » ne peut donc pas être pris comme modèle « ancêtre » de la bipédie humaine. Et cependant, il a été très largement médiatiquement reconnu à la suite des travaux de biologie moléculaire [49] et anatomiques [92], qui ont même favorisé, à une époque, le chimpanzé nain comme prototype de l'ancêtre dans des études comparatives de son squelette avec celui des Australopithèques de Hadar [93].

Pour comprendre l'évolution de la bipédie, il est fondamental de prendre en compte les grands singes miocènes. La diversité de leurs locomotions est plus forte que celle des actuels. Ainsi, d'autres bipédies ont existé dans le passé, dont la plus discutée est certainement celle d'*Oreopithecus bambolii* découvert dans des lignites du Miocène supérieur de Toscane [28]. Plusieurs auteurs ont signalé des caractères liés à la vie arboricole chez ce grand singe [29,50,55,59,74,76], alors que d'autres ont mis l'accent sur ceux liés à la marche en station verticale [29,74]. Köhler et Moya-Sola [34] ont montré, notamment sur les caractères du pied, qu'*Oreopithecus bambolii* pouvait se déplacer de manière bipède au sol, mais différemment de l'homme et des Australopithèques. En outre, l'étude des trabécules osseux du bassin suggérerait un support vertical du corps [47]. Toutefois, ces caractères ne l'empêchaient pas de se déplacer dans les arbres. *Oreopithecus* vivait dans un

milieu insulaire, où l'absence de grands prédateurs et la limitation des ressources trophiques jouaient un rôle important dans l'évolution des mammifères [34]. Sa morphologie locomotrice particulière pourrait avoir été directement liée à sa vie dans ce milieu.

4. Origines de la bipédie

De nombreuses théories ont été proposées pour expliquer l'origine de la bipédie chez les hominidés (voir [78] pour une revue) : origine dans la suspension, la brachiation, le *knuckle-walking*, ou bien redressement, comme chez le babouin, qui se déplace de buisson en buisson pour se nourrir de baies [31], ou bien encore comme chez l'enfant, qui se relève pour marcher [17, 27]. Dans ce dernier cas, les proportions corporelles sont différentes puisque, dès son plus jeune âge, le bébé humain a déjà des membres inférieurs plus longs que les supérieurs et à l'inverse, le bébé chimpanzé a des membres antérieurs plus longs que les postérieurs. La plupart des modèles envisagés sont tous très spécialisés et, au lieu de comprendre l'émergence des complexes anatomiques à partir des données fossiles, on a tenté de calquer des schémas actuels sur les fossiles. C'est dans ce contexte que la bipédie des Australopithèques a été étudiée ; la locomotion des grands singes miocènes n'était pas considérée, ou de manière anecdotique. Or, comprendre l'émergence des caractères anatomiques est primordial pour mieux saisir l'évolution des complexes locomoteurs (voir [12]).

5. Les hominidés plio-pléistocènes

L'étude de squelettes relativement complets d'Hominidés plio-pléistocènes, comme celui d'*Australopithecus antiquus* (= *afarensis pro parte*) [30] vieux de 3,2 Ma environ, ou celui d'*Australopithecus africanus*, en Afrique du Sud [5], révèle que ces hominidés, bien que bipèdes, étaient probablement adaptés au grimper [57,68,77–79]. Ceci est confirmé par les travaux effectués in vivo [19,32,33,70,72,73,79–81], qui ont montré, notamment, que certains fessiers sont activés lors de la marche ou du grimper. Le grimper, puis ultérieurement ce que l'on a dénommé le grimper vertical, devenait un mode de locomotion plausible pour des ancêtres de l'homme ([58,71,75] et revue dans [69]).

Parallèlement, les travaux pluridisciplinaires sur les faunes et les flores du Plio-Pléistocène africain se développant [18], il apparaissait que les milieux ancestraux n'étaient probablement pas secs, voire arides, mais plus boisés et on parlait de savane arborée ou boisée ou de fourrés d'altitude (notamment pour les hominidés de

Hadar) [3,4,10,11,18]. Un milieu boisé n'était donc pas incompatible avec la présence d'êtres bipèdes.

6. Les grands singes miocènes

Sur les dizaines de restes de grands singes miocènes connus, aucun n'était bipède permanent. Même si ces hominoïdes ont pu se déplacer occasionnellement de manière bipède, la morphologie de leurs os est différente de celle des hominidés plio-pléistocènes et des hommes actuels, et ressemble plus à celle des platyrrhiniens ou des catarrhiniens arboricoles modernes. Ainsi, au Miocène inférieur, *Proconsul nyanzae* et *P. heseloni*, aux membres presque de même taille, auraient été quadrupèdes arboricoles [60,62,83–85], *Ugandapithecus* aurait pratiqué une forme de grimper [21,61]. Pour les hominoïdes du Miocène moyen, la semi-terrestrialité de *Kenyapithecus* a été signalée [37,59] et, à partir des très riches collections de Maboko (Kenya), il a été suggéré que l'espèce *Kenyapithecus africanus* a pu pratiquer le *knuckle-walking* [37] et une forme de grimper vertical [36]. La semi-terrestrialité de *Kenyapithecus* se comprend aisément dans un milieu qui s'asséchait : moins d'arbres, vie plus fréquente au sol, avec modification de l'alimentation, à base de nourritures probablement plus dures, d'où l'épaississement de l'émail dentaire. *Nacholapithecus* est connu par un squelette complet, dont les caractères, proches de ceux de *Proconsul*, suggèrent un animal quadrupède arboricole, qui pratiquait le grimper sans suspension fréquente. Cependant, ses proportions corporelles en sont très différentes : membres supérieurs longs par rapport aux inférieurs. C'est un animal robuste [39], à la ceinture scapulaire renforcée [63]. Son environnement était plutôt forestier, mais pas de forêt dense ; les arbres étaient probablement relativement espacés les uns des autres.

Le point commun à tous ces grands singes est probablement leur capacité à grimper, probablement retenue chez les hominidés plio-pléistocènes. Le grimper aurait été une sorte de pré-adaptation à la vie bipède [19,53,58,64,70,75]. En effet, si le tronc est déjà redressé chez nombre de grands singes du Miocène inférieur et moyen, on peut penser qu'avec l'assèchement progressif, les animaux sont venus de plus en plus fréquemment au sol, où deux options s'offraient à eux : ils se mettaient, ou bien à quatre pattes, ou bien sur deux pattes. Or, si le tronc est déjà redressé, il est probablement plus économique de se poser sur ses deux pattes de derrière. Le milieu forestier a donc pu favoriser le développement du grimper chez des grands singes de taille moyenne.

7. Les possibles hominidés miocènes

Depuis la fin des années 2000, les découvertes se succèdent dans des terrains africains du Pliocène inférieur et Miocène supérieur : au Kenya, la mise au jour des restes d'*Orrorin tugenensis* (5,7 à 6,1 Ma [42,51,67]) et d'une forme de Gorillinae [43,66], en Éthiopie, celle d'*Ardipithecus ramidus kadabba* (5,6 à 5,8 Ma [22]) et, au Tchad, celle de *Sahelanthropus tchadensis* à Toros Menalla (6 à 7 Ma [6,7,82]). Depuis leurs publications en 2001 et 2002, de nouveaux matériels sont venus compléter les différents hypodigmes.

7.1. *Orrorin tugenensis*

C'est le plus ancien hominidé à montrer des caractères de bipédie de type humain dans ses fémurs [20,41,44,67] (Fig. 1) : allongement du col fémoral, aplatissement du col, orientation de la tête fémorale, faible dépression de la cavité, tubercule fémoral peu marqué, présence d'une gouttière pour le muscle obturateur externe, répartition des masses corticales dans le col fémoral. En outre, pour la première fois, chez un hominoïde miocène, le fémur montre une tendance à l'allongement [40] et ses proportions (1,5 fois celles de Lucy) permettent d'estimer une stature entre 1,37 et 1,45 m. *Orrorin tugenensis* était une espèce au moins aussi grande qu'*Australopithecus africanus*, d'Afrique australe.

La faune de la formation de Lukeino, comprenant des chevrotains d'eau, des civettes des palmiers, des chauve-souris frugivores, de très nombreux colobes et des impalas, suggère un milieu plutôt boisé et humide [42,46]. La présence de la forêt est confirmée par des restes végétaux très bien conservés dans des diatomites. En particulier, les feuilles pas encore déterminées avec précision présentent des tailles importantes, de l'ordre de la dizaine de centimètres et des pointes d'égouttore très nettes (Fig. 2). Elles sont aussi très diversifiées avec près d'une quinzaine de types identifiables. Enfin, le milieu chaud et humide est suggéré par les dépôts importants de paléosols rubéfiés dans les niveaux supérieurs de la formation de Lukeino. Les premiers bipèdes n'étaient donc pas associés à des milieux secs.

7.2. *Ardipithecus ramidus* et *Ardipithecus kadabba*

Si, dans leur premier travail [87,88], les inventeurs du genre ont émis l'hypothèse qu'*Ardipithecus ramidus* d'Aramis (4,4 Ma) était bipède, aucune description détaillée ne permet aujourd'hui d'avaliser cette affirmation. Quand la sous-espèce *kadabba* fut créée, en 2001 [22] – elle fut élevée au rang d'espèce en 2004

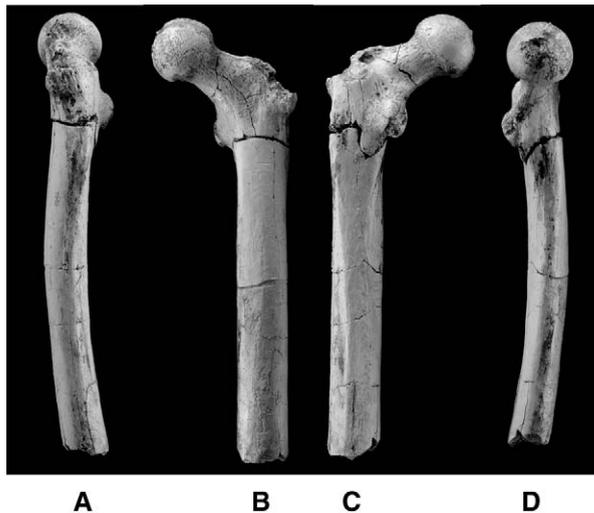


Fig. 1. Fémur BAR 1002'00 d'*Orrorin tugenensis* du gisement de Kapsomin, formation de Lukeino (Kenya, 6 Ma) : (A) vue latérale, (B) vue antérieure, (C) vue postérieure, (D) vue médiale.

Fig. 1. Bar 1002'00, femur of *Orrorin tugenensis* from the Lukeino Formation, (Kenya 6 Ma): (A) lateral, (B) anterior, (C) posterior, and

[23] –, la bipédie de ses représentants fut basée exclusivement sur les ressemblances d'une phalange de pied provenant de Amba (un site vieux de 5,2 Ma) avec celle de AL 333.71 de Hadar [35]. Proche en taille de cette dernière, elle présente une forte courbure plantaire, similaire à celle des grands singes, et une orientation dorsale de l'articulation proximale, similaire à celle des hominidés ultérieurs. C'est sur ces caractères qu'il fut suggéré que la morphologie de la phalange est « consistante avec une forme primitive de bipédie » [22]. Or, Rose [48] a montré que l'orientation de la surface articulaire proximale observée sur le spécimen éthiopien est également présente chez *Sivapithecus*. En outre, plusieurs auteurs ont suggéré que la morphologie courbe des phalanges était liée à la vie arboricole et, en particulier, au grimper [75]. Même si *Australopithecus afarensis* (= *antiquus*) était bipède, ce n'est pas sur la seule phalange du pied que sa locomotion a été envisagée ; il est difficile d'affirmer la bipédie d'*Ardipithecus kadamba* sur ce seul élément. En 2005, de nouveaux restes de l'espèce *ramidus*, datés de 4,51 à 4,32 Ma, étaient décrits dans le Kada Gona [56]. Dans le matériel, un fragment (1/3 proximal) d'une autre phalange de pied était



Fig. 2. Échantillons de la flore fossile du gisement de Kapcharar de la formation de Lukeino, Kenya (6 Ma).

Fig. 2. Specimens of fossil flora from Kapcharar, Lukeino Formation, Kenya (6 Ma).

signalé ; il présente la même orientation dorsale de la surface articulaire que les auteurs admettent comme diagnostique de la bipédie. Toutefois, cette pièce n'est pas figurée et, pour les mêmes raisons que précédemment, il me semble que la prudence est de mise : la bipédie d'*Ardipithecus* demande à être confirmée par l'analyse des autres restes postcrâniens et/ou la découverte d'autres éléments.

Les dépôts sédimentaires, lacustres, fluviaux et phréatomagmatiques dans lesquels furent trouvés les restes d'*Ardipithecus* indiquent des milieux de dépôts plus humides que les actuels [24,89]. Les vertébrés fossiles suggèrent une prédominance d'habitats humides, forestiers et de pays boisés ; parmi eux, les *Reduncini*, nombreux, témoignent de la présence d'un pays boisé assez ouvert ou de prairie boisée autour d'un lac.

7.3. *Sahelanthropus tchadensis*

Chez l'hominoïde tchadien, la bipédie est basée sur la position antérieure du trou occipital [6]. Or, ce caractère, pris isolément, n'a pas de valeur ; il doit être associé aux autres caractères du squelette [1,2,9,52,54,90]. En effet, comme nous l'avons précisé plus haut, si la position du foramen est globalement plus avancée vers l'avant chez les hominidés en comparaison de *Pan* et *Gorilla*, elle apparaît aussi comme un caractère variable chez les hominidés plio-pléistocènes, et l'étude d'un échantillon important d'hommes et de chimpanzés montre un recouvrement des données. Chez les primates modernes, comme on l'a signalé plus haut, il apparaît que la position du foramen est variable et en partie liée au développement des masses cérébrales, et pas exclusivement au comportement locomoteur. Pour prouver la bipédie chez *Sahelanthropus*, il est fondamental de trouver des articulations du membre inférieur.

Les contextes sédimentologiques et paléontologiques suggèrent un environnement comparable à celui de l'actuel Okavango : mosaïque de fleuve-lac, forêts-galeries avec îlots forestiers associés à des savanes, des prairies herbeuses allant jusqu'à désert [7,82].

8. L'environnement précurseur : savane ou forêt ?

L'établissement des environnements est lié aux variations climatiques, qui peuvent être globales ou locales. Au cours du Néogène, les modifications des calottes glaciaires antarctique et arctique vont engendrer des changements dans les répartitions des faunes et des flores. Au Miocène moyen, la calotte antarctique atteignant la taille d'un continent, les circulations océaniques et atmosphériques vont se trouver modifiées, les

ceintures éco-climatiques vont être repoussées vers le nord et nos ancêtres grands singes vont passer en Eurasie. L'Afrique orientale va être globalement un peu plus sèche qu'au Miocène inférieur, mais avec toutes les variations liées à l'altitude, la présence de lacs et de fleuves. Au Miocène supérieur, la calotte glaciaire arctique devient, elle aussi, assez importante pour engendrer le retour des ceintures climatiques vers le sud, aux positions qu'elles occupent encore aujourd'hui. À ce phénomène global va se superposer un phénomène local : la formation du rift est-africain. Les travaux menés dans le rift occidental ougandais, dans des niveaux dont l'âge s'échelonne entre 13 Ma et l'Actuel, ont permis de mettre en évidence trois phénomènes écologiques majeurs [45]. Vers 13 Ma, les dépôts d'évaporites, renfermant des cristaux de gypse de grande taille, suggèrent un environnement aride, ce que confirme la présence au Congo, à la même époque, de dépôts de sables éoliens épais de 200 m [26]. Le rift occidental n'existe pas encore, seul le rift oriental est formé et fonctionne comme une barrière de pluies locales. Vers 8 Ma environ, il y a réactivation de la tectonique, et dans le rift occidental en formation s'établissent des conditions humides, proches de celles que l'on rencontre aujourd'hui au Nord Kasai au Congo [16]. Elles sont établies par les associations végétales et animales, ainsi que par l'étude des sédiments [45,65]. Ces conditions perdurent jusqu'au Pliocène supérieur où, en raison de l'activité tectonique et l'émergence des monts Ruwenzori, on observe un assèchement marqué, à l'est des grands lacs. Si les conditions restent très humides dans l'Ouest ougandais aux alentours de 6–4 Ma, elles le sont beaucoup plus qu'au Kenya ou en Éthiopie. Cette différence est probablement liée à l'élévation des épaulements du rift. C'est dans ce contexte que l'on trouve les hominidés est-africains les plus anciens. Vers 2 à 2,5 Ma environ, on constate un assèchement encore plus marqué en Afrique orientale, et la bipédie sera dans notre lignée libérée du milieu arboré. C'est également à cette époque qu'apparaissent les Australopithèques robustes, dont les caractères anatomiques, très souvent rapprochés de ceux de l'homme, pourraient être liés à une adaptation secondaire obligatoire à la bipédie, probablement en liaison avec la raréfaction des arbres et en raison de leur poids, qui devient beaucoup plus important.

9. Conclusions

Les mythes évolutifs liant sans ambiguïté l'origine de la bipédie à un milieu de savane sèche ne peuvent plus être retenus aujourd'hui devant l'accumulation des données africaines. La bipédie permanente tire proba-

blement ses origines d'adaptations mixtes arboricoles et terrestres. Les premiers bipèdes avaient besoin des arbres pour se nourrir et/ou échapper à leurs prédateurs. Le milieu arboré a donc été un passage obligatoire de notre évolution et ce, depuis au moins 20 Ma [38,60–62,64]. Dans ce contexte, il n'est pas incohérent de trouver les premières formes de bipédie associées au grimper arboricole, dont la plus ancienne avérée aujourd'hui est connue chez *Orrorin tugenensis*, vieux de 6 Ma. Il ne faut pas non plus oublier que les variations altitudinale, latitudinale ainsi que la tectonique locale jouent un rôle non négligeable, qui a engendré la diversité des milieux et donc celle des modes locomoteurs des primates qui y vivaient, et peut-être celle des premiers hominidés [25,61]. Les hominoïdes actuels ne représentent qu'une infime partie d'une grande diversité présente au Miocène et leur mode de locomotion est beaucoup moins diversifié que ceux de leurs ancêtres miocènes. C'est la raison pour laquelle le fait d'utiliser seulement les grands singes actuels dans les comparaisons pour comprendre les locomotions ancestrales, est réducteur [43]. Depuis le début du Miocène, notre histoire est parfaitement intégrée au paléoenvironnement, à ses changements et à ceux du climat. Ce n'est qu'en étudiant les variations de ce dernier que l'on pourra mieux intégrer et comprendre l'émergence et la diversité des espèces d'hominidés et des milieux, donc l'histoire de nos origines.

Remerciements

Je remercie les organisateurs de m'avoir invitée au Colloque inter-académique « Climats, cultures et sociétés aux temps préhistoriques, de l'apparition des Hominidés jusqu'au Néolithique ». J'exprime également toute ma gratitude aux collègues et amis des missions de l'Uganda Palaeontology Expedition, de la Kenya Palaeontology Expedition, du Community Museums of Kenya, de l'Uganda Museums à Kampala et de l'Uganda Geological Survey pour les échanges nombreux et fructueux. M. Pickford a, en outre, accepté de revoir le texte anglais. Ces travaux ont bénéficié de l'aide des ambassades de France à Kampala et à Nairobi, et ont été financés par des crédits du ministère des Affaires étrangères (sous-direction des Sciences sociales et de l'Archéologie), du CNRS (UMR 5143, UPR 2147, GDR 983, PICS 1048), du Collège de France et du Muséum national d'histoire naturelle.

Références

[1] L. Aiello, C. Dean, An introduction to human evolutionary anatomy, Academic Press, London, 1990 (596 p).

- [2] 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, IL, USA, 1963, pp. 116–145.
- [3] R. Bonnefille, A. Vincens, Apport de la palynologie à l'environnement des Hominidés d'Afrique orientale, in: Colloque Fondation Singer-Polignac, L'environnement des Hominidés plio-pléistocènes, Masson, Paris, 1985, pp. 237–278.
- [4] R. Bonnefille, A. Vincens, G. Buchet, Palynology, stratigraphy and palaeoenvironment of a Pliocene hominid site (2.9–3.3 Myr) at Hadar, Ethiopia, Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 60 (1987) 249–281.
- [5] R. Broom, J.T. Robinson, G.W.H. Schepers, Sterkfontein Ape-man *Plesianthropus transvaalensis*, Transvaal Mus. Mem. 4 (1950) 117.
- [6] 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. Düringer, 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, et al., A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa, Nature 418 (2002) 145–151.
- [7] M. Brunet, F. Guy, J.-R. Boisserie, A. Djimdoumalbaye, T. Lehmann, F. Lihoreau, A. Louchart, M. Schuster, P. Tafforeau, A. Likius, H.T. Mackaye, C. Blondel, H. Bocherens, L. de Bonis, Y. Coppens, C. Denys, P. Düringer, V. Eisenmann, A. Flisch, D. Geraads, N. Lopez-Martinez, O. Otero, P. Campomanes, D. Pilbeam, M. Ponce de Leon, P. Vignaud, L. Viriot, C. Zollikofer, «Toumaï », Miocène supérieur du Tchad, le nouveau doyen du rameau humain, C. R. Palevol 3 (2004) 265–276.
- [8] W.E. Clark Le Gros, New palaeontological evidence bearing on the evolution of the Hominoidea, Quat. J. Geol. Soc. Lond. CV (1950) 225–263.
- [9] W.E. Clark Le Gros, The Fossil Evidence for Human Evolution, University of Chicago Press, Chicago, 1972 (200 p).
- [10] Y. Coppens, Les plus anciens fossiles d'Hominidés, in: Recent Advances in the Evolution of Primates, Pontif. Acad. Sci. Scr. Varia, Rome, 1983, pp. 1–9.
- [11] 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 Hominidés, Cah. Paléanthropol. CNRS, Paris, 1991, pp. 295–301.
- [12] Y. Coppens, B. Senut, Origine(s) de la bipédie chez les Hominidés, in: Cah. Paléanthropol. CNRS, Paris, 1991 (301 p.)
- [13] R. Dart, *Australopithecus africanus*: the man-ape of South Africa, Nature 115 (1925) 195–199.
- [14] M.C. Dean, B.A. Wood, Metrical analysis of the basicranium of extant hominoids and *Australopithecus*, Am. J. Phys. Anthropol. 54 (1981) 53–71.
- [15] M.C. Dean, B.A. Wood, Basicranial anatomy of the Plio-Pleistocene hominids from East and South Africa, Am. J. Phys. Anthropol. 59 (1982) 157–174.
- [16] R. Dechamps, B. Senut, M. Pickford, Fruits fossiles pliocènes et pléistocènes du Rift occidental ougandais. Signification paléoenvironnementale, C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. II 314 (1992) 325–331.
- [17] A. Delmas, L'homme devant l'hominisation, Quad. Anat. Prat. XXVIII (1–4) (1972) 22–56.
- [18] L'environnement des Hominidés plio-pléistocènes, Colloque de la Fondation Singer-Polignac, Masson, Paris, 1985 (468 p.)
- [19] J.G. Fleagle, J.T. Stern, W.L. Jungers, R.L. Susman, A. K. Vangor, J.P. Wells, Climbing: a biomechanical link with bra-

- chiation and with bipedalism, Symp. Zool. Soc. Lond. 48 (1981) 359–375.
- [20] K. Galik, B. Senut, M. Pickford, D. Gommery, J. Treil, A. J. Kuperavage, R.B. Eckhardt, External and internal morphology of the BAR 1002'00 *Orrorin tugenensis* femur, *Science* 305 (2004) 1450–1453.
- [21] D. Gommery, B. Senut, M. Pickford, Nouveaux restes postcrâniens d'Hominoidea du Miocène inférieur de Napak, Ouganda, *Ann. Paléontol. (Vertebr.-Invertebr.)* 84 (1998) 287–306.
- [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] Y. Haile-Selassie, G. WoldeGabriel, T.D. White, R.L. Bernor, D. Degusta, P.R. Renne, W.K. Hart, E. Vrba, A. Stanley, F. C. Howell, Mio-Pliocene mammals from the Middle Awash, Ethiopia, *Geobios* 37 (2004) 536–552.
- [25] W.E.H. Harcourt-Smith, L.C. Aiello, Fossils, feet and the evolution of human bipedal locomotion, *J. Anat.* 204 (2004) 403–416.
- [26] J. de Heinzelin, Les formations du Western Rift et de la cuvette congolaise, in : Proceedings IVe Congrès panafricain de Préhistoire, Léopoldville, Congo, 1959, *Ann. Mus. R. Afr. Cent. Sci. Hum.* 40 (1962) 129–243.
- [27] F. Hotton, A. Leguebe, S. Louryan, L'acquisition de la marche bipède, témoin de l'homínisation, *Med. Phys.* 7 (1984) 121–126.
- [28] J. Hürzeler, *Oreopithecus bambolii* Gervais, *Verh. Natur. Ges.* 65 (1958) 88–95.
- [29] J. Hürzeler, Questions et réflexions sur l'histoire des Anthropomorphes, *Ann. Paléontol. (Vertebr.- Invertebr.)* LIV (1968) 195–223.
- [30] D.C. Johanson, Y. Coppens, A preliminary diagnosis of the first Plio-Pleistocene hominid discoveries in the Central Afar, Ethiopia, *Am. J. Phys. Anthropol.* 45 (1976) 217–234.
- [31] C. Jolly, The seed-eaters: a new model of hominid differentiation based on a baboon analogy, *Man* 5 (1970) 5–26.
- [32] W.L. Jungers, J.T. Stern, Telemetered electromyography of forelimb muscle chains in gibbons (*Hylobates lar*), *Science* 208 (1980) 617–619.
- [33] T. Kimura, M. Okada, H. Ishida, Kinesiological characteristics of primate walking: its significance in human walking, in: M. E. Morbeck, H. Preuschoft, N. Gombert (Eds.), *Environment, Behavior, and Morphology: Dynamic Interactions in Primates*, G. Fischer, New York, 1979, pp. 297–311.
- [34] M. Köhler, S. Moyà-Solà, Ape-like or hominid-like? The positional behavior of *Oreopithecus bambolii* reconsidered, *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 94 (1997) 11747–11750.
- [35] B. Latimer, O. Lovejoy, D.C. Johanson, Y. Coppens, Hominid tarsal, metatarsal, and phalangeal bones recovered from the Hadar Formation: 1974–1977 collections, *Am. J. Phys. Anthropol.* 57 (1982) 701–719.
- [36] M.L. McCrossin, B.R. Benefit, On the relationships and adaptations of *Kenyapithecus*, a large bodied hominoid from the Middle Miocene of Eastern Africa, in: D.R. Begun, C.V. Ward, M.D. Rose (Eds.), *Function, Phylogeny and Fossils: Miocene Hominoid Evolution and Adaptations*, Plenum Press, New York, 1997, pp. 241–267.
- [37] M.L. McCrossin, B.R. Benefit, S.N. Gitau, A.K. Palmer, K. Blue, Fossil evidence for the origins of terrestriality among Old World higher primates, in: E.S. Strasser, J. Fleagle, A. Rosenberger, H.M. McHenry (Eds.), *Primate Locomotion*, Plenum Press, New York, 1998, pp. 353–396.
- [38] M. Nakatsukasa, Acquisition of bipedalism: the Miocene hominoid record and modern analogues for bipedal protohominids, *J. Anat.* 204 (2004) 385–402.
- [39] M. Nakatsukasa, A. Yamanaka, Y. Kunimatsu, D. Shimizu, H. Ishida, A newly discovered *Kenyapithecus* skeleton and its implications for the evolution of positional behaviour in Miocene East African hominoids, *J. Hum. Evol.* 34 (1998) 657–664.
- [40] M. Nakatsukasa, M. Pickford, N. Egi, B. Senut, Femoral length, body mass, and stature of *Orrorin tugenensis*, a 6-Ma hominid from Kenya (en prép.)
- [41] J.C. Ohman, T.J. Krochta, O.C. Lovejoy, R.P. Mensforth, B. Latimer, Cortical bone distribution in the femoral neck of hominids: implications for the locomotion of *Australopithecus afarensis*, *Am. J. Phys. Anthropol.* 104 (1997) 117–131.
- [42] 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.
- [43] M. Pickford, B. Senut, Hominid 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) [(Publ. élect.), 8 p].
- [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] M. Pickford, B. Senut, D. Hadoto, Geology and Palaeobiology of the Albertine Rift Valley Uganda–Zaire, Vol. I: Geology, *Publ. Occ. CIFEG* 24 (1993) 1–190.
- [46] M. Pickford, B. Senut, C. Mourer-Chauviré, Early Pliocene Tragulidae and peafowls in the Rift Valley, Kenya: evidence for rainforest in East Africa, *C. R. Palevol* 3 (2004) 179–189.
- [47] L. Rook, L. Bondioli, M. Köhler, S. Moyà-Solà, R. Macchiarelli, *Oreopithecus* was a bipedal ape after all: evidence from the iliac cancellous architecture, *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 96 (1999) 8795–8799.
- [48] M.D. Rose, Further hominoid postcranial specimens from the Late Miocene Nagri Formation of Pakistan, *J. Hum. Evol.* 15 (1986) 333–367.
- [49] V. Sarich, A. Wilson, Immunological time scale for hominid evolution, *Science* 158 (1967) 1200–1203.
- [50] E. Sarmiento, Some functional specializations in the skeleton of *Oreopithecus bambolii* and their phylogenetic significance, *Am. J. Phys. Anthropol.* 60 (1983) 248–249.
- [51] 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.
- [52] M. Schaeffer, Foramen magnum – carotid foramina relationship: is it useful for species designation? *Am. J. Phys. Anthropol.* 110 (1999) 467–471.
- [53] P. Schmid, Eine Rekonstruktion des Skelettes von AL 288–1 und deren Konsequenzen, *Folia Primatol. (Basel)* 40 (1983) 283–306.
- [54] A.H. Schultz, The position of the occipital condyles and of the face relative to the skull base in primates, *Am. J. Phys. Anthropol.* 13 (1) (1955) 97–120.
- [55] A.H. Schultz, Einige Beobachtungen und Masse am Skelett von *Oreopithecus*, *Z. Morphol. Anthropol.* 2 (1960) 197–311.
- [56] S. Semaw, S.W. Simpson, J. Quade, P.R. Renne, R.F. Butler, W.C. McIntosh, N. Levin, M. Dominguez-Rodrigo, M. J. Rogers, Early Pliocene hominids from Gona, Ethiopia, *Nature* 433 (2005) 301–305.

- [57] B. Senut, Contribution à l'étude de l'humérus et de ses articulations chez les Hominidés plio-pléistocènes, thèse de 3^e cycle (Paléontologie des Vertébrés et paléontologie humaine), université Pierre-et-Marie-Curie, Paris-6, 1978, 154 p.
- [58] B. Senut, Climbing as a crucial preadaptation for human bipedalism, *Ossa* 14 (1988) 35–44.
- [59] B. Senut, Le coude des primates hominoïdes, in: Cah. Paléontol. (Paléoanthropol.), CNRS, Paris, 1989 (231 pp.)
- [60] B. Senut, Les grands singes fossiles et l'origine des Hominidés : mythes et réalités, *Primatologie* 1 (1998) 93–134.
- [61] 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 (2–3) (2002) 351–360.
- [62] B. Senut, Palaeontological approach to the evolution of hominid bipedalism: the evidence revisited, *Cour. Forsch., Inst. Senckenb.* 243 (2003) 125–134.
- [63] B. Senut, M. Nakatsukasa, Y. Kunimatsu, Y. Nakano, T. Takano, H. Tsujikawa, D. Shimizu, M. Kagaya, H. Ishida, Preliminary analysis of *Nacholapithecus* shoulder joint from Nachola, Kenya, *Primates* 45 (2) (2004) 97–104.
- [64] B. Senut, Origins of bipedalism in trees, in M. Nakatsuka, H. Ishida, N. Ogihara (Eds.), *Human Origins and Environmental Backgrounds*, Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York (sous presse).
- [65] B. Senut, M. Pickford, Geology and Palaeobiology of the Albertine Rift Valley Uganda-Zaire. Vol. II : Palaeobiology, *Publ. Occ. CIFEG* 29 (1994) 1–423.
- [66] B. Senut, M. Pickford, La dichotomie grands singes–hommes revisitée, *C. R. Palevol* 3 (2004) 265–276.
- [67] 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.
- [68] B. Senut, C. Tardieu, Functional aspects of Plio-Pleistocene hominid limb bones: implications for taxonomy and phylogeny, in: E. Delson (Ed.), *Ancestors: the Hard Evidence*, Alan R. Liss, Inc., New York, 1985, pp. 193–201.
- [69] J.T. Jr, Stern, Climbing to the top: a personal memoir of *Australopithecus afarensis*, *Evol. Anthropol.* 9 (2000) 113–133.
- [70] J.T. Stern, R.L. Susman, Electromyography of the gluteal muscles in *Hylobates*, *Pongo* and *Pan*: implications for the evolution of hominid bipedalism, *Am. J. Phys. Anthropol.* 55 (1981) 153–166.
- [71] J.T. Stern, R.L. Susman, The locomotor anatomy of *Australopithecus afarensis*, *Am. J. Phys. Anthropol.* 60 (1983) 279–317.
- [72] J.T. Stern, J.P. Wells, W.L. Jungers, A.K. Vangor, An electromyographic study of the *pectoralis major* in atelines and *Hylobates* with special reference to the evolution of the *pars clavicularis*, *Am. J. Phys. Anthropol.* 52 (1980) 13–26.
- [73] J.T. Stern, J.P. Wells, W.L. Jungers, A.K. Vangor, An electromyographic study of *serratus anterior* in atelines and *Alouatta*: implications for hominid evolution, *Am. J. Phys. Anthropol.* 52 (1980) 323–334.
- [74] W.L. Jr Straus, The classification of *Oreopithecus*, in: S. L. Washburn (Ed.), *Classification and Human Evolution*, Aldine-Atherton, Chicago, IL, USA, 1963, pp. 146–177.
- [75] R.L. Susman, J.T. Stern, W.L. Jungers, Arboreality and bipedality in the Hadar hominids, *Folia Primatol. (Basel)* 43 (1984) 283–306.
- [76] C. Tardieu, Caractères plésiomorphes et apomorphes de l'articulation du genou chez les primates hominoïdes, *Geobios (mém. spéc.)* 6 (1982) 321–334.
- [77] C. Tardieu, Analyse morphofonctionnelle de l'articulation du genou chez les primates et les hominidés fossiles, CNRS, Paris, 1983 pp. 1–106.
- [78] R.H. Tuttle, Naturalistic position behaviour of apes and models of hominid evolution 1929–1976, in: G.H. Bourne (Ed.), *Progress in Ape Research*, Academic Press, New York, 1979, pp. 277–296.
- [79] R.H. Tuttle, Evolution of bipedalism and prehensile capabilities, *Phil. Trans. R. Soc. Lond., Ser. B* 292 (1981) 89–94.
- [80] R.H. Tuttle, J.V. Basmajian, H. Ishida, Activities of pongid thigh muscles during bipedal behaviour, *Am. J. Phys. Anthropol.* 50 (1979) 123–136.
- [81] A.K. Vangor, Functional preadaptation to bipedality in non-human primates, *Am. J. Phys. Anthropol.* 47 (1979) 164–165.
- [82] P. Vignaud, P. Düringer, H.T. Mackaye, A. Likies, C. Blondel, J.-R. Boissérie, L. de Bonis, V. Eisenmann, M.-E. Étienne, D. Geraads, F. Guy, T. Lehmann, F. Lihoreau, N. Lopez-Martinez, C. Mourer-Chauviré, 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.
- [83] A.C. Walker, *Proconsul*. Function and phylogeny, in: D. R. Begun, C.V. Ward, M.D. Rose (Eds.), *Function, Phylogeny and Fossils: Miocene Hominoid Evolution and Adaptations*, Plenum Press, New York, 1997, pp. 209–224.
- [84] A.C. Walker, M. Pickford, New postcranial fossils of *Proconsul africanus* and *Proconsul nyanzae*, in: R.L. Ciochon, R. S. Corruccini (Eds.), *New Interpretations of Ape and Human Ancestry*, Plenum Press, New York, 1993, pp. 325–351.
- [85] C. Ward, A. Walker, M. Teaford, I. Odhiambo, Partial skeleton of *Proconsul nyanzae* from Mfangano Island, Kenya, *Am. J. Phys. Anthropol.* 90 (1993) 77–111.
- [86] T.D. White, Earliest hominids, in: K. Hartwig (Ed.), *Primate Fossil Record*, Cambridge University Press, Cambridge, 2003, pp. 407–411.
- [87] T.D. White, G. Suwa, B. Asfaw, *Australopithecus ramidus*, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia, *Nature* 371 (1994) 306–333.
- [88] T.D. White, G. Suwa, B. Asfaw, Corrigendum: *Australopithecus ramidus*, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia, *Nature* 371 (1995) 306–333.
- [89] G. WoldeGabriel, Y. Haile-Selassie, P.R. Renne, W.K. Hart, S. H. Ambrose, B. Asfaw, G. Heiken, T. White, Geology and palaeontology of the Late Miocene Middle Awash valley, Ethiopia, Afar Rift, Ethiopia, *Nature* 412 (2001) 175–181.
- [90] M. Wolpoff, B. Senut, M. Pickford, J. Hawks, *Sahelanthropus* or *Sahelpithecus*?, *Nature* 419 (2002) 581–582.
- [91] B.A. Wood, Hominid revelations from Chad, *Nature* 418 (2002) 133–135.
- [92] A. Zihlman, Body build and tissue composition in *Pan paniscus* and *Pan troglodytes*, with comparisons to other hominoids, in: R.L. Susman (Ed.), *The Pygmy Chimpanzee*, Plenum Publ. Corp., New York, 1984, pp. 179–200.
- [93] A. Zihlman, J.E. Cronin, D.L. Cramer, V.M. Sarich, Pygmy chimpanzee as a possible prototype for the common ancestor of humans, chimpanzees and gorillas, *Nature* 275 (1978) 744–746.