

Tétrapode

Le passage du stade « poisson » aux tétrapodes reflète l'acquisition des caractères nécessaires pour s'émanciper du milieu aqueux, et pouvoir se déplacer et vivre sur la terre ferme. Cette conquête de la terre avait déjà été faite par les plantes et les arthropodes (et marginalement, par quelques mollusques). Pour un vertébré, coloniser la terre ferme présentait deux avantages: échapper aux gros prédateurs marins, et accéder à une source de nourriture faiblement défendue. Les premiers tétrapodes avaient un mode de vie probablement amphibies, et évoluaient dans des milieux humides (lagune, marécage...).

- L'acquisition du poumon fonctionnel et muni d'alvéoles, à partir d'une vessie natatoire, se fait à une date inconnue et disputée : pour certains auteurs, une capacité pulmonaire a pu être présente dès les poissons osseux primitifs.

- Les nageoires paires se complexifient : elles deviennent charnues, et leur squelette se structure en membres et en pattes, où apparaissent des doigts en nombre variable (le plus souvent cinq). Les pattes ont

un rôle locomoteur, et les doigts permettent d'agripper des proies ou des prises pour le déplacement.

- L'articulation des « pattes avant » se détache de la tête, et donne naissance au cou, qui permet à son tour une meilleure mobilité de la tête.

C'est à ce stade que l'émail des dents apparaît.

Les batraciens représentent un stade encore dépendant du milieu humide, principalement pour la reproduction. Plus tardivement, les autres tétrapodes s'émancipent du milieu humide: Les embryons des amniotes seront isolés dans un liquide amniotique, permettant un développement indépendant du milieu aqueux.

Le rayonnement d'espèces issues de cette dernière souche a été important, ce sont principalement les « reptiles » de la classification traditionnelle : Serpentes, Dinosaures (à présent éteints), Crocodiles, Tortues, Oiseaux... une lignée relativement primitive de reptiles, les reptiles mammaliens, qui sera plus tard à l'origine des mammifères.

Mammifère

Les primates dont fait partie l'espèce humaine se sont différenciés au sein des mammifères. Les mammifères se différencient très tôt des autres reptiles dès le début du Permien (ère primaire). Ils forment à cette époque les Therapsida, ou Reptile mammalien. Les animaux de cette lignée sont petits, principalement nocturnes, insectivores. Au sein de ce groupe, le fait d'être des chasseurs nocturnes insectivores est lié à l'apparition de ce qui deviendra les principaux traits caractéristiques des mammifères :

- Le pelage. La vie nocturne nécessite des avancées en termes d'isolation et régulation thermique pour pouvoir être actif dans la fraîcheur de la nuit. La peau se recouvre de poils (avec leurs muscles érecteurs, leurs glandes sébacées et sudoripares, permettant une meilleure thermorégulation : les mammifères sont homéothermes.
- La dentition différenciée. La nécessité de capturer des arthropodes et d'écraser leur carapace (exosquelette) accélère la tendance des thérapside vers des dents de forme plus complexe, spécialisées et précisément localisées. Les dents se différencient dans

un premier temps par fonction (hétérodontie), les formules dentaires (incisives, canines, prémolaires, molaires...) évoluant ensuite en fonction du régime après l'explosion radiative des mammifères.

- L'acuité sensitive. L'acuité des sens devient vitale, notamment ceux de l'ouïe et de l'odorat : l'évolution vers l'oreille interne de mammifère a été accélérée, et simultanément celle de la mâchoire, puisque des os de la mâchoire sont devenus des os de l'oreille interne ; et l'augmentation de la taille des lobes cérébraux spécialisés dans le traitement des sens. Les tissus cérébraux ayant une énorme consommation d'énergie, l'augmentation de la contrainte alimentaire favorisa les évolutions sur l'isolation (poils), sur la régulation thermique et sur la nutrition.

- Perte de la vision quadrichromique. Comme effet négatif, la vue devient moins importante puisque ces animaux vivent la nuit. Ceci se retrouve dans le fait que la plupart des mammifères, qui n'ont que deux familles de cônes sur les quatre initialement présents chez les tétrapodes primitifs, ont une vision des couleurs médiocre en comparaison des reptiles, y compris les petits primates comme les lémuriens.

Par ailleurs -peut-être parce que la complexité croissante des organismes ne permet plus une simple incubation des juvéniles- les reptiles mammaliens acquièrent la gestation et la capacité de s'occuper de petits qui naissent immatures:

- L'œuf caractéristique des reptiles évolue en un placenta permettant une gestation prolongée.

- Chez la femelle, deux lignes de glandes mammaires situées sur le thorax et l'abdomen sécrètent du lait qui alimente le nouveau-né. Ces lignes plus ou moins fournies se limiteront à une paire de seins chez les primates.

Cependant, les reptiles mammaliens restent marginaux pendant la grande époque des dinosaures. Les placentaires ne se différencieront réellement que très tardivement, il y a 60 millions d'années, conduisant à la radiation évolutive des mammifères que nous connaissons actuellement.

Primate

Les mammifères subissent une radiation évolutive dès le début de l'ère tertiaire: de nombreuses espèces différentes apparaissent et occupent des milieux

variés : les airs, les milieux aquatiques... Des mammifères arboricoles apparaissent, les primates. Les primates forment un groupe de mammifères assez peu différenciés, dont les principales caractéristiques viennent de leurs ancêtres arboricoles. Parmi eux, un grand nombre sont frugivores.

On peut noter comme caractère propre des primates :

- La forme de la tête. Les orbites des primates orientées vers l'avant, permettant une vision binoculaire facilitant l'appréciation des distances. C'est aussi au sein des primates qu'évolue la forme du nez, qui passe d'une forme à truffe à celle du nez de type humain.

- La main. Les membres deviennent préhensiles avec un pouce opposable (le pied chez l'être humain perdra ce caractère), facilitant les déplacements dans les branches. On peut en outre noter la transformation des griffes en ongles plats.

- C'est parallèlement à l'acquisition de ce régime frugivore qu'est acquise une meilleure vision en couleur : alors que les mammifères n'ont que deux types de cônes, les primates ont bénéficié d'une mutation dédoublant la vision du *jaune*, créant de nouveaux cônes plus sensibles au *vert* par opposition

aux anciens se spécialisant sur le *rouge*, ce qui permettait le repérage des fruits mûrs (rouges) dans le feuillage (vert).

Au sein du groupe des primates, les singes (simiens) puis les grands singes, se seraient diversifiés, ces derniers n'ayant pas de queue préhensile.

Grand singe évolué

Les espèces actuellement les plus proches de l'humain sont donc les deux espèces de chimpanzé : *Pan troglodytes* (le chimpanzé commun) et *Pan paniscus* (le bonobo). Dans leur proximité phylogénétique à l'être humain viennent ensuite le gorille et l'orang-outan. Le génome des humains ne diffère que de 0,27 % de celui des chimpanzés, et de 0,65 % de celui des gorilles. Ces chiffres conduisent à estimer que notre lignée s'est séparé de celle des chimpanzés il y a environ cinq millions d'années, et des gorilles il y a environ sept millions d'années.

La principale évolution caractérisant l'espèce humaine par rapport aux autres primates est sa position debout : la bipédie. Cette position a induit un certain nombre

de modifications morphologiques qui ont une conséquence directe sur l'hominisation:

- La main, libérée de la fonction locomotion, permet la manipulation d'outils les plus divers.
- Le crâne, à présent en équilibre au sommet de la colonne vertébrale, peut se développer et permet une augmentation de la masse cérébrale.
- Le larynx plus dégagé facilite l'acquisition d'un langage évolué.
- Le pied, à présent consacré à la marche, perd son pouce opposable.

Il semble que ces évolutions sont liées à un changement d'habitat : les premiers hominins ont quitté leur habitat d'origine, la forêt, pour adopter un mode de vie de chasseur-cueilleur dans un environnement de type savane. Dans cet environnement, la bipédie permet une surveillance plus efficace des alentours et des déplacements à longue distance plus rapides et moins coûteux énergétiquement.

La définition du genre *Homo* reste floue et varie selon les critères retenus ; le principal critère reste le volume de la boîte crânienne. On peut noter sur ce point que l'Homme de Néandertal avait une capacité

crânienne moyenne légèrement supérieure
(1 500 cm³) à celle de l'humain moderne.

Chapitre /6

Histoire évolutive de la lignée humaine

Histoire de l'Homme

L'évolution buissonnante des Homininés depuis 10 Ma

L'histoire évolutive de la lignée humaine (Hominina) est le processus évolutif conduisant à l'apparition du genre *Homo*, puis à celle d'*Homo sapiens* (l'Humain actuel).

L'histoire évolutive des primates conduit à l'apparition de la famille des hominidés (grands singes), qui aurait divergé de celle des hylobatidés (gibbons) il y a quelque 20 millions d'années (Ma). Puis la sous-famille des homininés (gorilles, chimpanzés, et humains) se sépare de celle des ponginés (orang-outans) il y a environ 16 millions d'années. Ces groupes s'étendent et se diversifient en Afrique et en Eurasie tout au long du Miocène moyen et jusqu'au début du Miocène supérieur. On assiste à l'apparition

des Hominina (ou hominines) en Afrique à la fin du Miocène, il y a environ 7 millions d'années.

La bipédie est le caractère le plus frappant de la sous-tribu des Hominina. Les deux plus anciens hominines connus sont *Sahelanthropus tchadensis* (7 millions d'années) et *Orrorin tugenensis* (6 Ma).

Le premier représentant documenté du genre *Homo* est *Homo rudolfensis*, qui apparaît il y a environ 2,4 millions d'années en Afrique de l'Est. Avec *Homo habilis*, on a longtemps pensé qu'il s'agissait des deux premières espèces à avoir utilisé des outils de pierre. Cependant, une découverte de 2012 au Kenya montre que les outils lithiques existaient dès 3,3 millions d'années, et pourraient avoir été maniés par des Australopithèques.

L'étude de l'évolution humaine fait intervenir de nombreuses disciplines scientifiques : l'anthropologie physique, la primatologie, l'archéologie, la paléontologie, l'éthologie, la linguistique, la psychologie évolutionniste, l'embryologie et la génétique.

Lignée humaine

Le mot *Homo* est le nom du genre biologique qui regroupe toutes les espèces humaines. Elles sont toutes éteintes à l'exception d'*Homo sapiens*.

Le terme *Homo*, humain en latin, dérive d'une racine de l'Indo-européen commun (« [chose / fils] de la terre »).

Il a été choisi par Carl von Linné, dans sa méthode de classification de la nature, *Systema naturae* (édition de 1758). L'homme y est décrit sous le nom d'*homo sapiens*.

Les mammifères connaissent une radiation évolutive dès le début du Cénozoïque : de nombreuses espèces différentes apparaissent et occupent des milieux variés. Des mammifères arboricoles apparaissent, les primates. Parmi eux, un grand nombre est frugivore, ce qui favorise la vision en couleur, pour le repérage des fruits mûrs.

Singes

En Asie orientale apparaissent il y a environ 45 millions d'années les premiers singes, ou Simiiformes, appartenant à la famille archaïque des Eosimiidae, représentée en Chine et en Asie du Sud-Est par différentes espèces de petite taille. Les premiers singes africains sont datés de 39 millions d'années, en Libye. On les trouve un peu plus tard en Égypte, dans la dépression du Fayoum. Les singes ont connu une importante radiation évolutive en Afrique et en Asie durant l'Éocène supérieur.

Aegyptopithecus zeuxis, daté d'environ 30 millions d'années, trouvé dans la dépression du Fayoum, est l'un des premiers Catarrhiniens incontestables. Les singes occupent alors toutes les niches écologiques des arbres et vivent en groupes sociaux se nourrissant de feuilles, de fruits et d'insectes.

Plusieurs familles de Catarrhiniens basaux se développent en Afrique et en Eurasie, avant qu'apparaissent en Afrique il y a environ 25 millions d'années les deux super-familles actuelles que sont les Cercopithecoidea (singes à queue) et les Hominoidea (singes sans queue).

Hominoïdes

Les Hominoïdes partagent un dernier ancêtre commun.

Apparus à la fin de l'Oligocène, les hominoïdes se sont fortement diversifiés en Afrique. On trouve au Miocène inférieur des espèces fossiles de petite taille, tels les *Micropithecus* pesant quelques kilogrammes, et des espèces plus imposantes pouvant peser jusqu'à cinquante kilogrammes^b. Leurs crânes et leurs dents robustes sont adaptés à une alimentation composée de feuilles, de fruits et d'insectes. Leur locomotion est essentiellement quadrupède, même si certains des plus grands individus commencent à se déplacer en se suspendant aux branches des arbres, comme le *Morotopithecus*.

Les Hominoidea se subdivisèrent en plusieurs familles, notamment, il y a environ 20 millions d'années :

- les Hylobatidae (gibbons), qui se répandirent en Asie de l'Est et qui pratiquent la brachiation. On ne les trouve plus aujourd'hui qu'en Asie du Sud-Est ;
- les Hominidae, de plus grande taille, restés dans un premier temps en Afrique.

Hominidés

Vers 17 millions d'années, à la faveur de la collision des plaques africaine et arabe avec la plaque eurasiatique, et de l'Optimum climatique du Miocène qui vit l'extension vers le nord des forêts tropicales et tempérées chaudes, les hominidés commencèrent à se disperser hors d'Afrique. Le Griphopithèque est un hominidé d'Europe, attesté à partir de 16 millions d'années. Un hominidé européen tardif, l'Oréopithèque, pratiquait en Toscane vers 8 millions d'années une bipédie différente de celle qui vit le jour un peu plus tard en Afrique.

Les hominidés africains comprennent notamment *Kenyapithecus* (en) vers 14 millions d'années et, peut-être, *Samburupithecus* vers 9 millions d'années.

Il y a environ 16 millions d'années, selon les estimations fondées sur l'horloge moléculaire, les Hominidae se subdivisèrent en deux sous-familles principales : les Ponginae et les Homininae

Les ponginés se développèrent en Asie méridionale, de la Turquie jusqu'à la Chine. Le Sivapithèque, découvert en Inde et au Pakistan, est peut-être

l'ancêtre du plus grand singe ayant jamais existé, le Gigantopithèque, qui vivait en Chine du Sud et au Viêt Nam. Ce dernier disparut vers la fin du Pléistocène moyen, ne laissant subsister que les orang-outans en Asie du Sud-Est.

Homininés

À partir de 13 millions d'années, plusieurs espèces d'Homininae sont connues en Europe, qui bénéficie au Miocène moyen d'un climat chaud et humide favorisant l'extension des forêts. Ces espèces forment le groupe des Dryopithèques (ou tribu des *Dryopithecini*). Ces singes se déplaçaient toujours à quatre pattes, mais se suspendaient aussi aux arbres et occasionnellement se dressaient sur deux pieds¹³.

Dans une zone regroupant l'Anatolie et les Balkans (Turquie, Grèce, Bulgarie) se développèrent au Miocène supérieur des genres de grands singes, comme l'Ouranopithèque. Cependant, après avoir prospéré pendant quelque 8 millions d'années, les homininés européens disparurent peu à peu du continent, à la suite du refroidissement et de

l'assèchement de la fin du Miocène qui entraînent le recul des forêts.

Une espèce fossile d'Homininae identifiée en Grèce et en Bulgarie, *Graecopithecus freybergi*, datée de 7,2 millions d'années, suscite le débat parmi les chercheurs. L'examen au scanner d'une mandibule fragmentaire trouvée en Grèce a révélé une fusion des racines de deux prémolaires, caractère que l'on retrouve principalement chez les Hominina et rarement chez les Chimpanzés. De plus, l'emplacement vide des canines de la mandibule laisse supposer une taille de canine réduite, ce qui est l'un des caractères définissant les Hominina. Ces deux éléments combinés suggèrent que *Graecopithecus* pourrait faire partie des Hominini, voire des Hominina. Dans cette dernière hypothèse, il deviendrait le plus ancien ancêtre de la lignée humaine, devançant Toumaï, découvert en 2001 au Tchad et daté de 7 millions d'années. Cette étude renforce la thèse de ceux qui voient l'origine des Homininae, puis des Hominini, en Europe plutôt qu'en Afrique, compte tenu des nombreux fossiles de grands singes du Miocène moyen et supérieur trouvés jusqu'à

présent en Europe, alors que seules deux espèces fossiles rattachées aux Homininae ont été décrites à ce jour en Afrique, sur la base de fossiles très fragmentaires, *Nakalipithecus* et *Chororapithecus*, datées entre 10 et 8 millions d'années. Leur lien éventuel avec les Homininae européens n'est pas connu.

Hominines

La lignée humaine regroupe le genre *Homo* et tous les genres fossiles ayant une parenté plus proche avec les humains qu'avec les chimpanzés, espèce actuelle la plus proche de l'Homme.

Au Miocène, entre 9 et 7 millions d'années avant le présent, se produisit la séparation entre la sous-tribu des Panina (lignée des chimpanzés) et la sous-tribu des Hominina (lignée humaine). Toutefois cette période a livré peu de fossiles et le statut de pré-humain ou de pré-chimpanzé est souvent difficile à départager.

Sahelanthropus tchadensis, daté de 7 millions d'années, a été découvert au Tchad en 2001. Le crâne fossile présente les caractères faciaux et dentaires

généralement associés aux hominines et le trou occipital avancé propre aux espèces bipèdes. Cette espèce est admise par la majeure partie de la communauté scientifique comme le plus ancien représentant connu des hominines.

***Australopithecus africanus* : Mrs. Ples**

Le genre Australopithèque apparaît en Afrique il y a environ 4,2 millions d'années. Il forme de nombreuses espèces en Afrique orientale et australe jusqu'au début du Pléistocène. Huit espèces d'australopithèques ont déjà été décrites à ce jour. Ce genre semble céder ensuite la place aux Paranthropes, dont trois espèces sont connues, mais qui s'éteignent en Afrique avant 1 million d'années.

De 3 à 2 millions d'années avant le présent (AP), une évolution climatique entraîne en Afrique de l'Est une baisse des précipitations et réduit les espaces arborés, qui laissent la place à des savanes ouvertes. À partir de 2,7 millions d'années, les documents fossiles révèlent l'existence concomitante en Afrique de plusieurs genres d'hominines. Une divergence évolutive semble s'être produite dans la lignée des Australopithèques, un premier segment évoluant

vers le genre *Homo* et aboutissant finalement à *Homo sapiens*, un autre segment donnant le genre *Paranthropus*, qui finira par s'éteindre sans descendance. Ce dernier comprend les espèces *Paranthropus robustus*, en Afrique australe, *Paranthropus aethiopicus* et *Paranthropus boisei*, en Afrique de l'Est. L'hypothèse généralement avancée est que les deux lignées ont recouru à des solutions adaptatives divergentes face à l'aridité croissante. Les Paranthropes diffèrent des Australopithèques par l'ampleur de leurs molaires, de leurs mâchoires et de leurs muscles masticateurs, qui laissent supposer un régime alimentaire spécialisé orienté vers des végétaux coriaces. Ils s'éteignent il y a un peu plus d'un million d'années.

Les représentants du genre *Homo* (*Homo habilis*, *Homo rudolfensis*, *Homo gautengensis*, *Homo naledi*) incluent à l'inverse de plus en plus de viande dans leur alimentation, probablement acquise principalement par charognage. Leur denture s'affine, leur volume cérébral s'accroît et ils commencent à utiliser un outillage en pierre taillée.

L' Homonisation

L'**hominisation** est le processus évolutif qui a progressivement transformé des primates en humains. Ce processus s'est produit dans la lignée des hominines, qui a divergé de la lignée des chimpanzés il y a plus de 7 millions d'années. L'étude de l'hominisation embrasse tous les changements structuraux et comportementaux qui ont eu lieu dans la lignée des hominines, et qui ont conduit finalement à l'émergence de l'*Homo sapiens* et de l'homme moderne³.

Le terme « hominisation » et la notion à laquelle il renvoie ont été utilisés pour la première fois par Édouard Le Roy dans *Les origines humaines et l'évolution de l'intelligence*, publication d'un cours présenté au Collège de France entre 1927 et 1928. Cependant, le terme était déjà employé dans un texte écrit par Pierre Teilhard de Chardin en 1923 mais demeuré inédit.

Les premières contributions

Les premières contributions ont été proposées au cours de la deuxième moitié du XIX^e siècle. La plupart ont tenté de décrire et d'expliquer les différences entre

l'homme et les grands singes avec des arguments philosophiques. À cette époque, les fossiles humains découverts étaient rares et les connaissances génétiques très limitées. Les premiers restes humains fossiles reconnus, ceux de l'Homme de Néandertal, découverts en 1856 et dénommés en 1864, furent jugés au départ par beaucoup comme appartenant à des individus atteints de pathologies.

Le scénario évolutif de Charles Darwin

The Origin of Species, 1859.

Au milieu du XIXe siècle, la seule étude scientifique possible reposait sur la comparaison des grands singes et de l'homme moderne. Les caractères jugés spécifiques à l'homme étaient alors les petites canines, la posture bipède, le cerveau volumineux, l'utilisation d'outils.

Jean-Baptiste de Lamarck publia sa célèbre théorie des origines simiennes de l'Homme et des origines climatiques de la bipédie humaine en 1802. dans le premier ouvrage sur l'évolution des espèces, supposant alors la transmission des caractères acquis

par les voies de l'hérédité. Cette première théorie de la transformation des singes en hommes fut formulée au Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, l'ouvrage mis en vente dans la Maison de Buffon au Jardin des plantes où il résidait. Elle sera reprise soixante dix ans plus tard par Charles Darwin en 1871 après que celui eu développé la théorie de l'évolution en 1859 dans son fameux ouvrage *L'Origine des espèces*. Il expliqua que des variations anatomiques ponctuelles se produisent régulièrement et au hasard chez les organismes vivants. La plupart sont nocives et affectent négativement les individus concernés. Quelques-unes sont bénéfiques et se répandent alors au sein de l'espèce par la descendance de l'individu concerné au moyen de la transmission des caractères acquis, sa fameuse théorie des gemmules, qui s'avéra erronée avec l'avènement de la génétique. Le transformisme lamarckien auquel il adhérait était donc inapte pour expliquer les mécanismes biologiques des processus de transformations anatomiques. Ce seraient alors les pressions exercées par l'environnement à l'échelle de l'organisme qui auraient sélectionné certaines variations et à rejeter les autres, d'où le nom de sélection naturelle sans explication sur

les mécanismes de transformation qui sont les mécanismes de l'évolution recherchés. L'environnement comporte des composantes multiples, comme le climat, la nature et la répartition des aliments disponibles, les maladies, la prédation exercée par les carnivores, etc. sont autant de paramètres auxquels l'organisme et les comportements sont nécessairement en adéquation.

L'évolution morphologique et comportementale de la lignée humaine depuis des millions d'années n'échappe pas aux principes de cette évolution de transformation anatomique avec des conséquences comportementales. La contribution majeure de Darwin sur ce sujet paraît en 1871 avec l'ouvrage en deux volumes *La Filiation de l'homme et la sélection liée au sexe*. Darwin construisit son scénario évolutif en partant de grands singes vivant au sol et soumis à la prédation. Ainsi, selon Darwin, les grands singes au sol se seraient retrouvés sans défense face aux carnivores. La pression des prédateurs aurait conduit à sélectionner les individus capables de fabriquer des outils de défense. La même pression sélective aurait favorisé les individus capables de transporter leurs outils, à chaque fois qu'un prédateur apparaissait à