



Paléontologie humaine et préhistoire

De l'origine des anthropoïdes à l'émergence de la famille humaine^{☆,☆☆}



From the origin of the anthropoids to the first appearance of the human family^{◇,◇◇}

Michel Brunet^{a,b,*}, Jean-Jacques Jaeger^b

^a Collège de France, chaire de paléontologie humaine, 3, rue d'Ulm, 75231 Paris cedex 05, France

^b Institut international de paléoprimatologie et paléontologie humaine : évolution & paléoenvironnements (IPHEP, UMR CNRS 7262), université de Poitiers, bât. B35, TSA 51106, 6, rue Michel-Brunet, 86073 Poitiers cedex 9, France

INFO ARTICLE

Historique de l'article :

Reçu le 14 avril 2016

Accepté après révision le 15 avril 2016

Disponible sur internet le 20 mai 2016

Géré par Marcel Otte

Mots clés :

Hominidés

Anthropoïdes

Origines

Évolution

Éocène

Miocène supérieur–Pliocène

Asie

Afrique

Amérique du Sud

R É S U M É

L'évolution de l'homme s'inscrit dans la durée, comme celle de la plupart des autres mammifères. Les premiers primates anthropoïdes, les plus anciens représentants de sa lignée, proviennent d'Asie et remontent à 45 millions d'années. Au cours de cette longue évolution, deux stades se sont révélés très importants : leurs débuts et l'émergence des hominidés, autour de 7 millions d'années. Ces deux périodes critiques sont évoquées ici, avec de nouvelles preuves de l'origine asiatique de notre rameau, puis sa dispersion vers l'Afrique, entre 45 et 40 millions d'années, qui a conduit à l'émergence précoce des premiers hominidés, représentés par trois formes distinctes, dont Toumaï, qui apparaît comme le plus ancien et le plus engagé en direction de la lignée humaine.

© 2016 Publié par Elsevier Masson SAS au nom de Académie des sciences. Cet article est publié en Open Access sous licence CC BY-NC-ND (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).

[☆] La Mission paléanthropologique franco-tchadienne (MPFT), fondée et dirigée par Michel Brunet, est une collaboration scientifique internationale entre le Collège de France, chaire de paléontologie humaine (Paris), l'université de Poitiers, l'université de N'Djamena et le CNAR (N'Djamena). La MPFT regroupe maintenant plus de 80 chercheurs de 10 nationalités. Ce programme de recherches pluridisciplinaires est financé par le CNRS (INEE) & ANR, le ministère des Affaires étrangères (DGCID Paris, FSP & SCAC de l'ambassade de France à N'Djamena) et la NSF (RHOI).

^{☆☆} La Mission paléontologique franco-birmane, dirigée par Jean-Jacques Jaeger, a été constituée en 1998 en collaboration avec les ministères de la Culture et de l'Éducation de l'union du Myanmar. Elle regroupe plusieurs dizaines de participants du Myanmar, de France, de Thaïlande, du Maroc, des Pays-Bas et des États-Unis. Elle bénéficie du soutien du CNRS, de l'université de Poitiers, de l'ambassade de France à Yangon, de la National Geographic Society et de la Leakey Foundation for Anthropological Research.

[◇] The "Mission paléanthropologique franco-tchadienne", headed by Michel Brunet, is an international scientific transdisciplinary collaboration between "Collège de France, chaire de paléontologie humaine" (Paris), the University of Poitiers (France), the University of N'Djamena and CNAR (N'Djamena, Chad), including more than eighty researchers from ten countries. This transdisciplinary research program is granted by the French Ministry of Research – CNRS (INEE) & ANR —, the French Ministry of Foreign Affairs and International Development (DGCID Paris, FSP & SCAC of the French Embassy in N'Djamena) and USA NSF (RHOI).

^{◇◇} The France-Myanmar Paleontological Mission is an international consortium that started in 1998 in collaboration with the Myanmar Ministries of Culture and Education. It is headed by Jean-Jacques Jaeger and associate researchers from several countries as Myanmar, France, Thailand, Morocco, the Netherlands and the United States. It is granted by the CNRS, the University of Poitiers, the French Embassy in Yangon, the National Geographic Society, and the Leakey Foundation for Anthropological Research.

* Auteur correspondant.

Adresses e-mail : michel.brunet@college-de-france.fr (M. Brunet), jaeger.jean.jacques@gmail.com, michel.brunet@univ-poitiers.fr (J.-J. Jaeger).

<http://dx.doi.org/10.1016/j.crpv.2016.04.007>

1631-0683/© 2016 Publié par Elsevier Masson SAS au nom de Académie des sciences. Cet article est publié en Open Access sous licence CC BY-NC-ND (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).

A B S T R A C T

Keywords:

Hominids
 Anthropoids
 Origins
 Evolution
 Eocene
 Late Miocene–Pliocene
 Asia
 Africa
 South America

The human lineage has a very ancient origin, as most of the mammals. Its oldest representatives, anthropoid primates, have been described from Asia some 45 million years ago. During this long evolutionary story, two critical stages have appeared as especially important, their beginning in Asia and the emergence of hominids in Africa, some seven million years ago. These two stages are discussed hereby with new data relative to their Asian origins and their dispersal into Africa between 45 and 40 million years ago. Following this dispersal event, these primates evolved in Africa and gave rise to the early hominids. These appeared around seven million years ago and have three distinct representatives. Among them, Toumaï appears as the oldest and the closest to our ancestry, a point that is evidenced here.

© 2016 Published by Elsevier Masson SAS on behalf of Académie des sciences. This is an open access article under the CC BY-NC-ND license (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).

Abridged English version

The idea of an ascendance for our species is quite recent (about 150 years ago) (Darwin, 1859, 1871). But which was our ancestral group, when and where did it arise? ... If these questions are more constraints they are still always unsolved.

In the 1980s, early hominids are known in South and East Africa; the oldest one, from East Africa led one to propose an “East Side Story”, the bipedal hominid original savannah hypothesis (Coppens, 1983).

From 1994 the M.P.F.T. digging in the Djurab desert (Northern Chad) unearthed successively a new australopithecine, *Australopithecus bahrelghazali* Brunet et al. 1996, nicknamed Abel (dated to 3.5 Ma), the first ever found west of the Rift Valley (Brunet et al., 1995) and later a new hominid, the earliest yet found nicknamed Toumaï, *Sahelanthropus tchadensis* (Brunet et al., 2002) from the Late Miocene, dated back to 7 Ma (Lebatard et al., 2008; Vignaud et al., 2002). These new milestones suggest that an exclusively southern or eastern African origin of the hominid clade is unlikely to be correct.

Since 1994, our evolutionary roots went deeper, from 3.6 to 7 Ma today, with three new Late Miocene species: *Ardipithecus kadabba* (Haile-Selassie, 2001) (5.2–5.8 Ma, Middle Awash, Ethiopia) and *Orrorin tugenensis* (Senut et al., 2001) (ca. 6 Ma, Lukeino, Kenya), while the oldest (7 Ma) is the Chadian one. These discoveries have a scientific impact similar to that of *A. africanus* Dart, 1925 (Dart, 1925).

S. tchadensis displays a unique combination of primitive and derived characters that clearly shows that it is not related to chimpanzees or gorillas, but clearly suggests that it is related to later hominids, and probably temporally close to the last common ancestor between chimpanzees and humans (Brunet et al., 2002, 2005; Zollikofer et al., 2005).

In Chad, the Late Miocene sedimentological and paleobiological data are in agreement with a mosaic landscape (Vignaud et al., 2002). Today, in central Kalahari (Botswana), the Okavango delta appears to be a good analogue with a similar mosaic of lacustrine and riparian waters, swamps, patches of forest, wooded islets, wooded savannah, grassland and desert area (Brunet et al., 2005). Among this mosaic, the studies of Toumaï ecologic preferences are still in progress, but more probably, as for the other known

Late Miocene Hominids, a wooded habitat is contemplated. Moreover, these three Late Miocene hominids are probably usually tree-climbing bipeds. So the models that involve a significant role for savannah in the hominid origin must be reconsidered.

Now, it appears that the earliest hominids inhabited wooded environments and were not restricted to southern or eastern Africa, but were rather living in a wider geographic region, including also Sahelian Africa, at least central Africa (Chad, Niger, Sudan), and maybe also part of northern Africa (Algeria, Libya, and Egypt) (Brunet, 2008).

According to that, the early hominid history is going to be reconsidered within completely new paradigms.

However, these earliest hominids have a long history and were supposed to have evolved in Africa. Their ancestors, the earliest anthropoids, were generally also considered as having very ancient African ancestors. This model was generally accepted because of the abundant fossil anthropoids discovered in the Paleogene beds of Egypt (Simons, 1992). But recent discoveries, both in South East Asia (Beard et al., 1996; Jaeger et al., 2010a) and in Africa (Tabuce et al., 2009) have shown that in the present stage of knowledge, it becomes more accurate to consider an Asian origin, followed, around 45 millions years ago, by their dispersal to Africa (Chaimanee et al., 2012). After their colonization of Africa, anthropoids occupied many empty ecological niches and developed an adaptive radiation from which more derived catarrhines evolved, which subsequently gave rise to hominoids, then to hominids. Subsequently, these Eocene primitive anthropoids, after their arrival in Africa, rapidly also dispersed to South America (Bond et al., 2015) where they radiated again, giving rise to extant platyrrhines. The Asia to Africa mid-Eocene (circa 45 Ma) dispersal event has been previously already recognized for other mammalian groups, like hystricognath rodents (Jaeger et al., 2010b) and anthracotheres, which all clearly originated from Asia. Therefore, the main questions remain the precise dates and conditions of such dispersals and the environmental context that allowed such a unidirectional dispersal. The same questions can be raised concerning the dispersal way followed by South American platyrrhines, directly through the South Atlantic or via Antarctica.

Among the numerous anatomical characters displayed by these most primitive Eocene Asian anthropoids figure

some which are still present among modern humans, as vertical and spatulate incisors, high elevation of the horizontal branch of the lower jaw and a short face, suggesting a very old origin for some of our anatomical characters (Jaeger et al., 1999). But new discoveries on these continents will probably considerably improve our understanding of the early evolution of mankind and help us to understand the causes of these evolutionary changes.

La notion de l'existence de fossiles humains est très récente, de l'ordre de 150 ans (Darwin, 1859, 1871). Mais qui est l'ancêtre, où et quand est-il apparu ? ... sont toujours des questions d'actualité. La paléontologie et la phylogénie moléculaire ont montré que nous appartenons au groupe des anthropoïdes, les singes, dont l'origine africaine était communément admise à cause de nombreux restes découverts dans les dépôts Éocène et Oligocène du Fayoum en Égypte (Simons, 1992). Cependant, les plus anciens anthropoïdes d'Afrique ne sont connus que depuis 39 à 38 millions d'années, et toutes les découvertes récentes faites en Afrique indiquent qu'ils sont absents des niveaux plus anciens (Tabuce et al., 2009). Parallèlement, les recherches en Asie ont conduit à la découverte des représentants les plus primitifs connus d'anthropoïdes datés d'un niveau vieux de 45 millions d'années. Ces formes chinoises (Beard et al., 1996) ont suscité à cette époque de vives controverses. Mais la découverte de formes plus dérivées au Myanmar, dans des niveaux datés d'environ 40 millions d'années (Jaeger et al., 1999) devait conduire à faire accepter finalement le principe d'une origine asiatique de nos ancêtres. De ce fait, il convient d'admettre maintenant qu'à la suite de leur apparition et évolution en Asie, les anthropoïdes se sont dispersés en Afrique, entre 45 et 39 millions d'années. D'ailleurs, la découverte de formes primitives d'anthropoïdes très proches l'une de l'autre, au Myanmar et en Libye (Chaimanee et al., 2012) est venue apporter récemment une preuve concrète de cette dispersion. D'autres groupes de mammifères ont suivi la même voie, les rongeurs hystricognathes (Jaeger et al., 2010b) et cricétidés (Thomas et al., 1992), ainsi que les anthracothères, quelques millions d'années plus tard. Ces dispersions s'avèrent, de plus, avoir été unidirectionnelles, de l'Asie vers l'Afrique uniquement, ce qui pose le problème de leurs modalités. Dans l'état actuel des connaissances, un consensus s'est établi pour considérer qu'il s'agit d'une dispersion à partir de radeaux flottants issus de l'embouchure d'un très grand fleuve d'Asie occidentale, opposé aux côtes arabo-africaines. À peu près à la même époque, un de ces groupes d'anthropoïdes devenu africain va se disperser hors d'Afrique, pour peupler l'Amérique du Sud (Bond et al., 2015) et donner naissance aux platyrrhiniens actuels. La voie de dispersion suivie, à travers l'océan Atlantique sud ou via les îles Shetland et la péninsule Antarctique, ou encore grâce à un radeau, ou autre, constitue encore, avec le peuplement de Madagascar, l'une des rares énigmes de la paléobiogéographie (Fig. 7–8). Arrivés en Afrique peu avant 39 millions d'années (Jaeger et al., 2010a), ces anthropoïdes vont occuper toutes les niches écologiques, se diversifier, se spécialiser dans des voies distinctes, et un de ces groupes, les propliopithèques, qui se serait peut-être également différencié en Asie, va constituer le groupe ancestral des anthropoïdes modernes, les catarrhiniens.

Ces derniers vont continuer d'évoluer pendant plus de 6 millions d'années pour donner naissance, cette fois sur le continent Africain, autour de 26 millions d'années (Stevens et al., 2013), à deux groupes distincts, les cercopithécoïdes (macaques, babouins, colobes) et les hominoïdes (singes sans queue). Toutes ces nouvelles données concernant le début de l'histoire des singes anthropoïdes nous éclairent également sur l'évolution de leurs caractères morpho-anatomiques. Il est en fait surprenant de constater que certains de ces caractères, présents chez *Homo sapiens*, remontent à plus de 45 millions d'années. C'est le cas notamment, entre autres, de l'implantation verticale des incisives, de leur couronne en forme de spatule, de l'importante élévation de la branche horizontale de la mandibule et également de la face courte et verticale (Beard et al., 1996 ; Jaeger et al., 1999). Ce dernier caractère, que l'on retrouve chez les formes les plus anciennes, puis chez Toumaï et *Homo sapiens*, longtemps considéré comme un caractère très spécialisé, apparaît, en fait, comme un caractère primitif des anthropoïdes. En conséquence, toutes les fois où, au cours de l'évolution, on observe une face et un museau allongé, comme chez les babouins, les grands singes ou certains australopithèques, ce caractère s'avère être une spécialisation dérivée d'une forme ancestrale à face plus courte et plus verticale. Il apparaît ainsi que seule la découverte de nouveaux maillons de la séquence évolutive est susceptible d'éclairer avec précision l'histoire évolutive de nos caractères morpho-anatomiques. Au-delà, l'étude des communautés associées et des paléoenvironnements peut nous apporter des indices relatifs aux causes qui ont déterminé l'évolution de ces caractères.

Au sein des catarrhiniens, nous les humains, appartenons à la superfamille des grands singes : les hominoïdes, actuellement représentés en Asie par les gibbons (*Hylobates* & *Symphalangus*) et les orangs outans (*Pongo*), en Afrique par les gorilles (*Gorilla*) et les chimpanzés (*Pan*), et sur l'ensemble de la planète Terre (depuis moins de 200 ka) par l'espèce *H. sapiens* du genre *Homo*, lui aussi apparu en Afrique il y a au moins 2,5 Ma.

Dans les années 1980, les hominidés anciens sont uniquement décrits en Afrique australe et orientale, mais le fait que les plus anciens soient est-africains a conduit à proposer le paléo-scénario « East Side Story » : l'hypothèse de la savane originelle (Coppens, 1983) (Fig. 1).

Depuis 1994, la M.P.F.T. prospecte et fouille dans le désert du Djourab (Nord Tchad), où elle a mis au jour successivement un nouvel australopithèque, *Australopithecus bahrelghazali*, surnommé Abel (3,5 Ma) (Fig. 2), le premier trouvé à l'ouest de la vallée du Grand Rift (Brunet et al., 1995), et plus tard un nouvel hominidé (surnommé Toumaï) (Fig. 3) *Sahelanthropus tchadensis* Brunet et al., 1995 du Miocène supérieur (7 Ma) (Brunet et al., 2005 ; Lebatard et al., 2008, 2010 ; Vignaud et al., 2002). Ce plus ancien hominidé connu constitue une découverte majeure, qui montre que l'hypothèse d'une origine australe ou orientale du clade humain en Afrique doit être reconsidérée (Fig. 1).

Depuis 1994, nos racines ont pratiquement doublé leur longueur dans le temps, de 3,6 à 7 Ma aujourd'hui, avec trois nouvelles espèces du Miocène supérieur : *Ardipithecus kadabba* (Haile-Selassie, 2001) (5,2–5,8 Ma, Middle Awash,

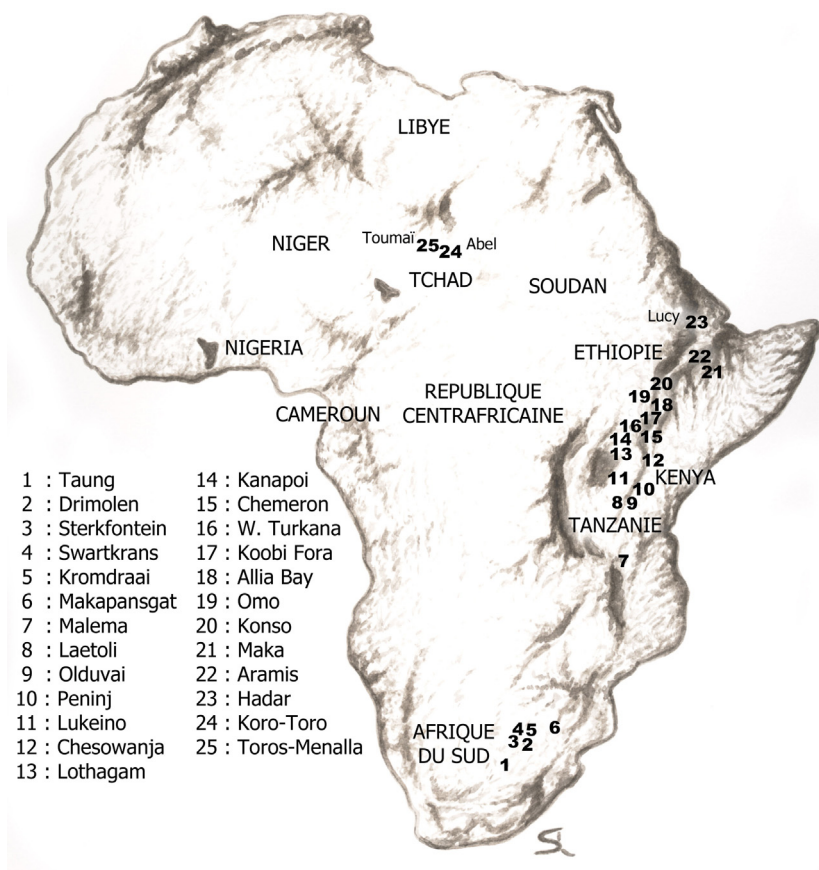


Fig. 1. Principales localités à hominidés anciens du continent Africain.

Fig. 1. Location of the principal sites with ancient hominids in the African continent.

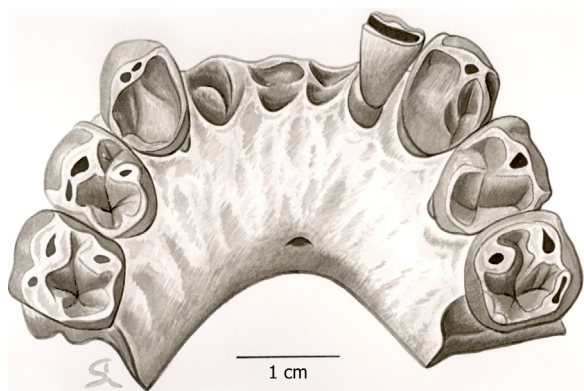


Fig. 2. *Australopithecus bahrelghazali* Brunet et al., 1996 (dit « Abel »): mandibule, holotype de l'espèce.

Fig. 2. Jaw holotype of *Australopithecus bahrelghazali* Brunet et al. 1996 (nicknamed "Abel").

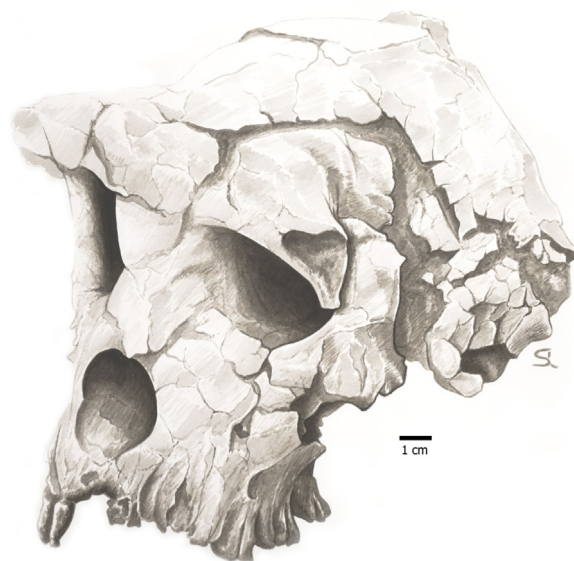


Fig. 3. *Sahelanthropus tchadensis* Brunet et al., 2002 (dit « Toumaï »): crâne, holotype de l'espèce.

Fig. 3. Holotype skull of *Sahelanthropus tchadensis* Brunet et al. 2002 (nicknamed Toumaï).

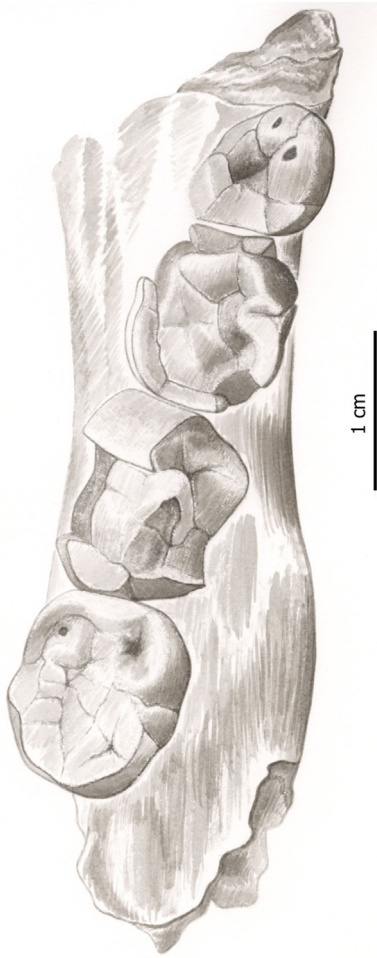


Fig. 4. *Sahelanthropus tchadensis* Brunet et al., 2002 : hémi-mandibule droite, paratype de l'espèce.

Fig. 4. Right hemi-jaw paratype of *Sahelanthropus tchadensis* Brunet et al., 2002.

Éthiopie) et *Orrorin tugenensis* (Senut et al., 2001) (ca 6 Ma, Lukeino, Kenya), tandis que le plus ancien (ca 7 Ma) est l'hominidé tchadien. Ces découvertes ont un impact scientifique tout à fait similaire à celui de la description de *Australopithecus africanus* par Dart (1925).

S. tchadensis possède une combinaison unique de caractères primitifs et dérivés, qui montre clairement qu'il ne peut être rapproché ni des gorilles, ni des chimpanzés, mais traduit au contraire son appartenance au rameau humain et par l'âge sa proximité temporelle avec le dernier ancêtre commun aux chimpanzés et aux humains (Brunet et al., 2002, 2005 ; Zollikofer et al., 2005) (Fig. 3–6). Dans le Miocène supérieur du Tchad, les données sédimentologiques et paléobiologiques témoignent d'une mosaïque de paysages (Vignaud et al., 2002). Actuellement, au Botswana, dans le Kalahari central, le delta de l'Okavango nous apparaît être un bon analogue, avec un paysage mosaïque similaire de rivières, de lacs, de marécages, de zones boisées, d'îlots forestiers, de savane arborée, de prairies herbeuses et de zones désertiques (Brunet et al., 2005). Dans cette mosaïque, les préférences écologiques de Toumaï sont

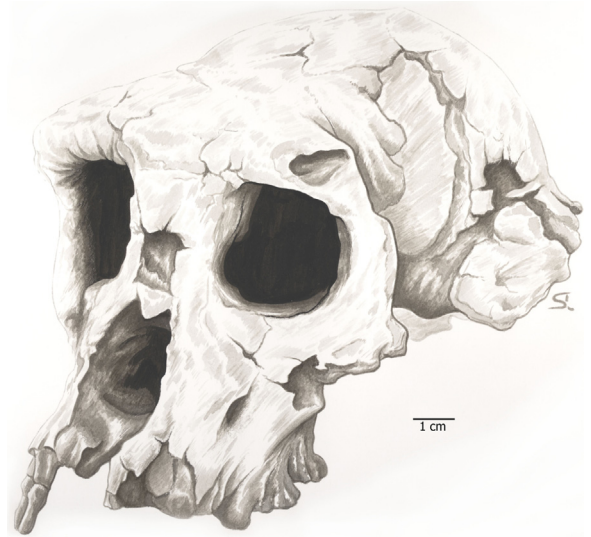


Fig. 5. *Sahelanthropus tchadensis* Brunet et al., 2002 : reconstitution 3D.

Fig. 5. 3D reconstruction of *Sahelanthropus tchadensis*.

encore en cours d'étude, mais probablement, comme pour les autres hominidés du Miocène supérieur, des espaces boisés. De plus, ces trois hominidés du Miocène supérieur sont des bipèdes grimpeurs. Aussi, l'hypothèse qui invoquait le rôle déterminant de la savane dans l'origine du rameau humain fait dorénavant partie de l'histoire de notre histoire.

Avec les caractères anatomiques particuliers de sa denture (morphologie des canines à couronnes petites et à usure apicale, épaisseur de l'émail des dents jugales, intermédiaire entre celui des chimpanzés et



Fig. 6. Sculpture du buste de Toumaï.

Fig. 6. Sculpture of Toumaï's chest.



Fig. 7. Mandibule inférieure de *Pondaungia cotteri*, primate anthropoïde de la fin de l'Éocène du Myanmar, en vue linguale. La branche horizontale est élevée et la symphyse est sub-v verticale, caractères qui évoquent ceux des australopithèques, mais il s'agit du résultat d'une évolution parallèle due à une adaptation à un régime constitué de nourriture dure, nécessitant de puissantes mâchoires.

Fig. 7. Lower jaw of *Pondaungia cotteri*, an anthropoid primate from the late Middle Eocene of Myanmar, in lingual view. The horizontal branch is elevated and the symphysis is subvertical, two characters similar to those found among australopithecids. But they result from convergent evolution as an adaptation to hard food diet which necessitates very strong jaws.

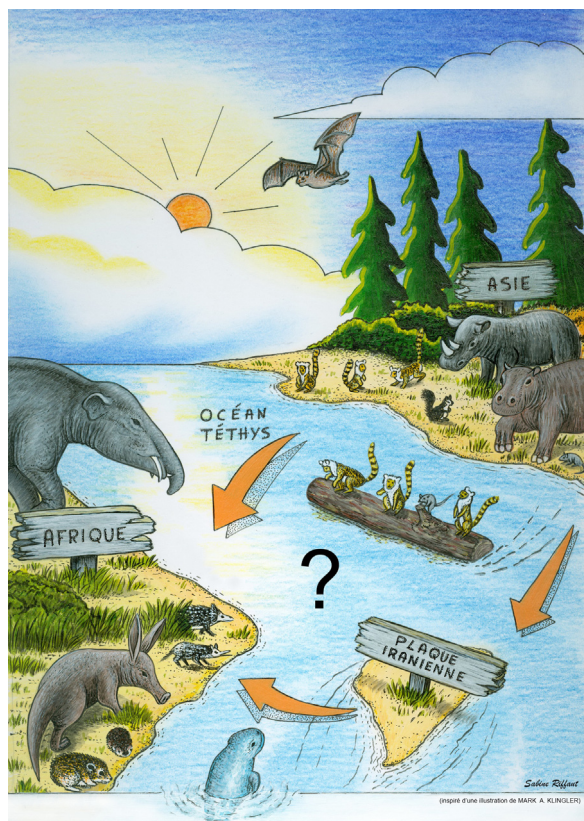


Fig. 8. Scénarios du peuplement de l'Afrique à l'Éocène moyen par les primates anthropoïdes et les rongeurs hystricognathes. (Modifié d'après un dessin de Mark Klinger, Carnegie Museum of Natural History).

Fig. 8. Paleobiogeographic scenario illustrating how Asian anthropoid primates and hystricognath rodents may have dispersed to Africa during the Middle Eocene (modified from a drawing of Mark Klinger, Carnegie Museum of Natural History).

des Australopithèques, et de son crâne (bâsicrâne de type bipède) (Brunet, 2006, 2008 ; Brunet et al., 2002, 2005 ; Zollikofer et al., 2005), *Sahelanthropus tchadensis* dit « Toumaï » représente un nouveau grade évolutif (Brunet, 2006), le troisième décrit après *Australopithecus* et *Homo*.

Les deux autres hominidés du Miocène supérieur : *Ardipithecus kadabba* (Haile-Selassie, 2001) et *Ororin tugenensis* (Senut, 2001) appartiennent très probablement au même grade évolutif.

Ceci vient d'ailleurs d'être montré de manière magistrale par T. D. White et son équipe pour l'un d'entre eux, *Ardipithecus ramidus* (White et al., 1994), mis au jour à Aramis en Éthiopie et daté de 4,4 Ma : un hominidé par sa denture (canine petite et asymétrique, émail d'épaisseur intermédiaire. . .), son crâne (foramen magnum en position antérieure) et sa locomotion de type bipède grimpeur, avec un gros orteil complètement opposable, sans cambrure plantaire ; il devait marcher « pieds plats », ne pratiquait pas le *knuckle-walking* et fréquentait un environnement boisé (Lovejoy, 2009 ; Lovejoy et al., 2009 ; Suwa et al., 2009a, b ; White et al., 1994, 2009a, b).

Grâce à l'ensemble de ces nouvelles découvertes, il est donc maintenant parfaitement clair que le paléo-scénario de la savane herbeuse originelle pour les préhumains bipèdes appartient définitivement à l'histoire de notre histoire.

Avec les fossiles mis au jour depuis 1994, nous savons donc que ces premiers hominidés fréquentaient des environnements boisés au sein de paysages mosaïques et n'étaient pas restreints à l'Afrique australe et orientale, mais vivaient au contraire dans une zone géographique plus vaste, incluant aussi l'Afrique sahélienne : au moins l'Afrique centrale (Tchad) et probablement aussi l'Algérie, l'Égypte, la Libye, le Niger et le Soudan.

Vers 4 Ma, ces hominidés anciens ont donné naissance aux australopithèques *A. anamensis*, puis *A. afarensis* (Lucy), *A. bahrelghazali* (Abel), etc., eux-mêmes à l'origine, entre 2 et 3 Ma, des premiers représentants du genre *Homo*, bipèdes terrestres stricts, qui vont ensuite partir se déployer d'abord dans le reste de l'Ancien Monde (ca 2 Ma).

Les Hommes modernes, *Homo sapiens sapiens*, vont peupler l'ensemble de la planète Terre, à l'exception du continent Antarctique. Les plus anciens sont connus en Afrique autour de 200 ka (White et al., 2003) ; ils peupleront successivement le Moyen-Orient, puis l'Europe (40 ka) et l'Asie, l'Australie vers 40–60 ka, mais n'occuperont le continent Américain que très tardivement (ca 15–20 ka) par la voie de l'isthme de Bering.

Enfin, entre 5 et 10 ka, ces Hommes modernes deviennent sédentaires, agriculteurs éleveurs, pour la première fois dans trois zones géographiques distinctes : Chine, Mésopotamie et Amérique du Sud.

En fonction de ces nouvelles données, l'histoire des hominidés anciens et de leur origine doit être reconsidérée dans le cadre de nouveaux paradigmes.

Remerciements

Nous remercions les autorités tchadiennes (ministère de l'Éducation nationale, de l'Enseignement supérieur et de la Recherche), le ministère de la Culture de l'Union

du Myanmar, l'université de N'Djamena/département de paléontologie ; le Centre national d'appui à la recherche (Cnar), le ministère français de l'Enseignement supérieur et de la Recherche (UFR SFA, université de Poitiers ; Agence nationale de la recherche–projet ANR 05-BLAN-0235, le Centre national de la recherche scientifique–CNRS, l'institut INEE et programme ECLIPSE, le ministère des Affaires étrangères (DCSUR, Paris et Projet FSP 2005–54 de la Coopération franco-tchadienne, ambassade de France à N'Djamena ; la région Poitou-Charentes ; le programme NSF : RHOI (États-Unis), l'Armée française (Mission d'assistance militaire et dispositif Épervier). Nous remercions tous les membres de la Mission paléontologique franco-tchadienne et de la Mission paléontologique franco-birmane, tous les collègues et amis qui ont participé à l'acquisition des données sur le terrain et en laboratoire, G. Florent et G. Reynaud pour la gestion administrative et financière des programmes de recherche ; X. Valentin et Mana Rugbumrung pour la préparation et le moulage des fossiles. NB : tous les dessins sont dus au talent de Sabine Riffaut, dessinatrice à l'IPHEP, UMR CNRS 7262 de l'Université de Poitiers, France.

Références

- Beard, K.C., et al., 1996. Earliest complete dentition of an anthropoid primate from the late Middle Eocene of Shanxi Province, China. *Science* 272, 82–85.
- Bond, M., et al., 2015. Eocene eprimates of South America and the African origins of New World monkeys. *Nature* 520, 538–541.
- Brunet, M., 2006. D'Abel à Toumaï, Nomade. Chercheur d'Or. Éditions Odile Jacob, Paris.
- Brunet, M., 2008. Origine et Histoire des Hominidés. Nouveaux paradigmes. Leçon inaugurale du Collège de France. Fayard, éd., Paris.
- Brunet, M., Beauvilain, A., Coppens, Y., Heintz, E., Moutaye, A.H.E., Pilbeam, D., 1995. The first australopithecine 2 500 kilometres west of the Rift Valley (Chad). *Nature* 378, 273–274.
- Brunet, M., Guy, F., Pilbeam, D., Mackaye, H.T., Likus, A., Aounta, D., Beauvilain, A., Blondel, C., Bocherens, H., Boissérie, J.-R., de Bonis, L., Coppens, Y., Dejax, J., Denys, C., Düringer, Ph., Eisenmann, V., Fanone, G., Fronty, P., Geraads, D., Lehmann, T., Lihoreau, F., Louchart, A., Mahamat, A., Merceron, G., Mouchelin, G., Otero, O., Campomanes, P., Ponce de Leon, M., Rage, J.-C., Sapanet, M., Schuster, M., Sudre, J., Tassy, P., Valentin, X., Vignaud, P., Viriot, L., Zazzo, A., Zollikofer, C., 2002. A new hominid from the Upper Miocene of Chad, central Africa. *Nature* 418, 145–151.
- Brunet, M., Guy, D., Pilbeam, D., Lieberman, D.E., Likus, A., Mackaye, H.T., Ponce de Leon, M., Zollikofer, C.P.E., Vignaud, P., 2005. New material of the earliest Hominid from the Upper Miocene of Chad. *Nature* 434, 753–755.
- Chaimanee, Y., et al., 2012. Late Middle Eocene primate from Myanmar and the initial anthropoid colonization of Africa. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 109, 10293–10297.
- Coppens, Y., 1983. Le singe, l'Afrique et l'Homme. Jacob/Fayard, Paris.
- Dart, R., 1925. *Australopithecus africanus*, the man-ape of South Africa. *Nature* 115, 195–199.
- Darwin, C., 1859. On the origin of species by means of natural selection. Londres, John Murray, réédition Everyman edition, New York, Dutton, pp. 1928.
- Darwin, C., 1871. The descent of Man and selection in relation to sex; réédition Princeton. Princeton University Press, pp. 1981.
- Haile-Selassie, Y., 2001. Late Miocene hominids from the Middle Awash, Ethiopia. *Nature* 412, 178–181.
- Jaeger, J.-J., et al., 1999. A new primate from the Middle Eocene of Myanmar and the Asian early origin of anthropoids. *Science* 286 (5439), 528–530.
- Jaeger, J.-J., et al., 2010a. Late Middle Eocene epoch of Libya yields earliest known radiation of African anthropoids. *Nature* 467, 1095–1099.
- Jaeger, J.-J., et al., 2010b. New rodent assemblage from the Eocene Dur At-Talah escarpment (Sahara of central Libya): systematic, biochronological and palaeobiogeographic implications. *Zool. J. Linn. Soc.* 160, 195–213.
- Lebatard, A.E., Bourlès, D.L., Düringer, Ph., Jolivet, M., Braucher, R., Carcaillet, J., Schuster, M., Arnaud, N., Monié, P., Lihoreau, F., Likus, A., Mackaye, H.T., Vignaud, P., Brunet, M., 2008. Cosmogenic nuclides dating of *Sahelanthropus tchadensis* and *Australopithecus bahrelghazali*: Mio-Pliocene hominids from Chad. *P.N.A.S.* 105 (9), 3226–3231.
- Lebatard, A.E., Bourlès, D.L., Braucher, R., Arnold, M., Düringer, Ph., Jolivet, M., Moussa, A., Deschamps, P., Roquin, C., Carcaillet, J., Schuster, M., Lihoreau, F., Likus, A., Mackaye, H.T., Vignaud, P., Brunet, M., 2010. Application of the authigenic $^{10}\text{Be}/^{9}\text{Be}$ dating method to continental sediments: Reconstruction of the Mio-Pleistocene sedimentary sequence in the early hominid fossiliferous areas of the northern Chad Basin. *Earth. Planet. Sci. Lett.* 297, 57–70.
- Lovejoy, C.O., 2009. Reexamining Human Origins in Light of *Ardipithecus ramidus*. *Science* 326, 7471–7478.
- Lovejoy, C.O., Simpson, S.W., White, T.D., Asfaw, B., Suwa, G., 2009. Careful Climbing in the Miocene: The Forelimbs of *Ardipithecus ramidus* and Humans Are Primitive. *Science* 326, 7071–7078.
- Senut, B., Pickford, M., Gommery, D., Mein, P., Cheboi, K., Coppens, Y., 2001. First hominid from the Miocene (Lukeino formation, Kenya). *C.R. Acad. Sci. Paris, Ser. Ila* 332, 137–144.
- Simons, E.L., 1992. Diversity in the Early Tertiary anthropoid radiation in Africa. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 89, 10743–10747.
- Stevens, N.J., et al., 2013. Paleontological evidence for an Oligocene divergence between Old World monkeys and apes. *Nature* 497, 611–614.
- Suwa, G., Asfaw, B., Kono, R.T., Kubo, D., Lovejoy, O., White, T.D., 2009a. The *Ardipithecus ramidus* Skull and its implications for Hominid Origins. *Science* 326, 6871–6877.
- Suwa, G., Kono, R.T., Simpson, S.W., Asfaw, B., Lovejoy, C.O., White, T.D., 2009b. Paleobiological implications of the *Ardipithecus ramidus* Dentition. *Science* 326, 94–99.
- Tabuce, R., et al., 2009. Anthropoid versus strepsirrhine status of the African Eocene Primates *Algeripithecus* and *Azibius*: cranio-dental evidence. *Proc. R. Soc. London B* 276, 4087–4094.
- Thomas, H., Roger, J., Sen, S., Al-Sulaimani, Z., 1992. Early Oligocene vertebrates from Dhofar (Sultanate of Oman). In: *Geology of the Arab World*. Cairo, pp. 283–293.
- Vignaud, P., Düringer, Ph., Mackaye, A., Likus, A., Blondel, C., Boissérie, J.-R., de Bonis, L., Eisenmann, V., Geraads, D., Guy, F., Lehmann, T., Lihoreau, F., Lopez-Martinez, N., Mourer-Chauviré, C., Otero, O., Rage, J.-C., Schuster, M., Viriot, L., Zazzo, A., Brunet, M., 2002. Geology and palaeontology of the Upper Miocene Toros-Menalla hominid locality, Chad. *Nature* 418, 152–155.
- White, T.D., Suwa, G., Asfaw, B., 1994. *Australopithecus ramidus*, a new species of hominid from Aramis, Ethiopia. *Nature* 371, 308–312.
- White, T.D., Asfaw, B., DeGusta, D., Gilbert, H., Richards, G.D., Suwa, G., Clark Howell, F., 2003. Pleistocene *Homo sapiens* from Middle Awash, Ethiopia. *Nature* 423, 742–747.
- White, T.D., Asfaw, B., Beyene, Y., Haile-Selassie, Y., Lovejoy, C.O., Suwa, G., WoldeGabriel, G., 2009a. *Ardipithecus ramidus* and the Paleobiology of Early Hominids. *Science* 326, 65–86.
- White, T.D., Ambrose, T.H., Suwa, G., Su, D.F., DeGusta, D., Bernor, R.L., Boissérie, J.-R., Brunet, M., Delson, E., Frost, S., García, N., Giaourtsakis, I.X., Haile-Selassie, Y., Clark Howell, F., Lehmann, T., Likus, A., Pehlevan, C., Saegusa, H., Sempere, G., Teaford, M., Vrba, E., 2009b. Macrovertebrate Paleontology and the Pliocene Habitat of *Ardipithecus ramidus*. *Science* 326, 87–93.
- Zollikofer, C.P.E., Ponce de Leon, M.S., Lieberman, D.E., Guy, F., Pilbeam, D., Likus, A., Mackaye, H.T., Vignaud, P., Brunet, M., 2005. Virtual Cranial Reconstruction of *Sahelanthropus tchadensis*. *Nature* 434, 755–759.