



**HAL**  
open science

# Orrorin tugenensis et les origines de l'homme : une synthèse

B. Senut

► **To cite this version:**

B. Senut. Orrorin tugenensis et les origines de l'homme : une synthèse. Bulletin de l'Académie Nationale de Médecine, 2020, 204 (3), pp.258-267. 10.1016/j.banm.2019.12.018 . mnhn-03265478

**HAL Id: mnhn-03265478**

**<https://mnhn.hal.science/mnhn-03265478>**

Submitted on 7 Mar 2022

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial 4.0 International License

1 **REVUE GÉNÉRALE**

2 *Reçu le 10/12/2019, accepté le 19/12/2019*

3

4 ***Orrorin tugenensis* et les origines de l'homme : une synthèse\***

5 ***Orrorin tugenensis* and the origins of man: a synthesis**

6

7 Brigitte Senut

8 CR2P - Centre de Recherche en Paléontologie - Paris, MNHN - CNRS - Sorbonne Université,

9 Muséum national d'Histoire naturelle, CP 38, 8, rue Buffon, F-75252 Paris cedex 05, France.

10 E-mail: [brigitte.senut@mnhn.fr](mailto:brigitte.senut@mnhn.fr)

11

12 \*Séance du 26 novembre 2019

13

14 **Résumé**

15 Ces vingt dernières années, de nombreuses découvertes africaines ont permis de mieux  
16 appréhender la question de l'émergence des hominidés (pris ici dans le terme restreint :  
17 famille regroupant les hommes actuels et leurs proches parents fossiles). S'il était encore  
18 admis en 2000 qu'un ancêtre ressemblant aux chimpanzés avait émergé il y a environ 4 à 5  
19 millions d'années dans la corne de l'Afrique dans des milieux de savane plus ou moins sèche,  
20 la découverte dans les Collines Tugen (Kenya) d'*Orrorin tugenensis*, hominidé bipède vieux  
21 de 6 millions d'années, et l'étude des milieux associés contredit ces affirmations. En outre,  
22 des travaux récents suggèrent que cette émergence n'est pas forcément est-africaine, ni même  
23 africaine, qu'elle est bien plus ancienne qu'on ne le pensait (10 Ma et peut-être plus) et que  
24 l'environnement était plus humide qu'il n'était suggéré.

25

26 **Abstract**

27 Several discoveries realized during the past twenty years yielded crucial information for better  
28 understanding hominid origins (hominid refers to the family which contains humans and their  
29 closely related ancestors). In 2000, it was widely accepted that a chimpanzee-like ancestor  
30 emerged in the horn of Africa 4 to 5 million years ago in a more or less wooded savannah, but  
31 the discovery in the Tugen Hills (Kenya) of *Orrorin tugenensis*, a bipedal hominid 6 million  
32 years old and the study of the associated environments challenge these views. Moreover some  
33 recent studies suggest that hominids might have not emerged in East Africa and even maybe

34 not in Africa, earlier than expected (at around 10 Ma and even before) and that the  
35 environmental was more humid than previously thought.

36

37 Mots-clés : *Orrorin tugenensis*, Kenya, Hominoidea, Bipédie, paléoenvironnement

38 Keywords : *Orrorin tugenensis*, Kenya, Hominoidea, Bipedalism, palaeoenvironment

39

40 Alors qu'il était largement admis à la fin des années 1990 que la divergence entre les grands  
41 singes et les hommes avait eu lieu entre 4 et 6 millions d'années, que la bipédie était apparue  
42 à cette époque dans des environnements de savane plus ou moins boisée et que les  
43 chimpanzés modernes étaient de bons prototypes morphologiques de l'ancêtre commun [1-3],  
44 la découverte d'*Orrorin tugenensis* au Kenya en 2000 remettait en question ces affirmations  
45 [4]. Elle fut suivie par la publication en 2001 des restes d'*Ardipithecus kadabba* en Ethiopie  
46 [5] daté entre 5,2 et 5,6 Ma et en 2002 par celle de *Sahelanthropus* au Tchad [6] dont l'âge est  
47 estimé aux alentours de 7-7,2 Ma. Mais comprendre l'origine de notre lignée nécessite de  
48 comprendre aussi celle des hominoïdes non-humains et en particulier les gorilles et les  
49 chimpanzés. Si on ne connaissait pratiquement rien sur leur origine à l'aube de l'an 2000 ;  
50 quelques découvertes de grands singes de type moderne en Afrique permettaient de combler  
51 cette lacune : des restes dentaires vieux de 12,5 millions d'années, 10 Ma et 6 Ma au Kenya  
52 [7, 8], en Ethiopie (10,5 Ma) [9] et au Niger (11,5 à 5,5 Ma) [10]. Ces nouvelles données  
53 soulignent la diversité des hominoïdes (humains et non-humains) fossiles au Miocène  
54 supérieur en Afrique et la complexité de leurs relations.

55

## 56 1. **Qui est *Orrorin tugenensis* ?**

### 57 1.1 **Histoire de la découverte.**

58 C'est en 1974, lors d'une prospection dans les Collines Tugen au Kenya que M. Pickford  
59 découvrait une molaire inférieure d'un hominidé sur le gisement de Cheboit dans la  
60 Formation de Lukeino vieille de 6 millions d'années environ [11]. Cette molaire n'a pas fait  
61 l'unanimité dans le milieu anthropologique car elle était un peu roulée, et trop vieille selon les  
62 critères de l'époque. De plus, elle fut découverte la même année que la célèbre  
63 Australopithèque, Lucie (datée à l'époque aux alentours de 3 millions d'années) et elle n'a pas  
64 fait la carrière médiatique de cette dernière et fut restée un peu oubliée, bien que certains  
65 auteurs comme Coppens [12] lui prêtaient attention et la plaçaient dans les hominidés. En  
66 1998, à l'invitation du gouvernement kenyan, nous réinitialisions des recherches franco-  
67 kenyanes avec M. Pickford et focalisèrent nos travaux en partie sur la Formation de Lukeino  
68 et à l'automne 2000 nous mettions au jour une douzaine des restes dentaires et postcrâniens  
69 sur d'autres sites Kapsomin, Kapcheberek et Aragai (Fig. 1) [4]. Diverses méthodes de  
70 datations (radiométriques, paléontologiques et paléomagnétiques) ont été appliquées [13] qui  
71 ont livré un âge compris entre 6,1 et 5,7 Ma ; les sites de Cheboit et Aragai étant les plus  
72 anciens et Kapcheberek le plus récent. C'est le site de Kapsomin qui a livré la plus grande

73 part des fossiles d’Hominidés et aujourd’hui on compte une vingtaine de pièces appartenant à  
74 au moins 5 individus.

## 75 **1.2 Les restes dento-gnathiques**

76 En plus de la molaire trouvée en 1974, 14 restes dento-gnathiques ont été découverts à  
77 Kapsomin depuis la mission de 2000 [4, 14]: un fragment de mandibule gauche avec la racine  
78 de la m1, la m2 et la m3, un fragment de mandibule droite avec la m3 et la symphyse  
79 mandibulaire, une p/4 gauche, une canine supérieure droite, une M3/ gauche, une M3/ droite,  
80 une canine inférieure gauche, une symphyse mandibulaire (même spécimen que BAR  
81 1000’00), une M2/ droite, une M1/ droite, une P4/ droite, une p/4 droite, une p/3 gauche et  
82 une i/2 droite. La mandibule est haute (comme chez les hominoïdes miocènes) mais courte  
83 antéro-postérieurement suggérant une faible projection de la région antérieure et donc de la  
84 face (Fig. 2). Il n’y a pas de diastème entre la canine inférieure et la première prémolaire (les  
85 racines de la p/3 sont collées à la canine sur le fragment symphysaire), confirmant la petitesse  
86 des canines. Les caractères dentaires présentent des caractères à la fois modernes comme la  
87 forme carrée et la petitesse des molaires, la morphologie et la proportion des incisives ; la  
88 réduction des canines (y compris chez les mâles) mais aussi plus simiesques : ainsi les canines  
89 bien que saillantes ressemblent plus à celles des hominoïdes miocènes qu’à celles des  
90 chimpanzés modernes, comme c’est aussi le cas des prémolaires. On peut également  
91 mentionner l’épaisseur assez forte de l’émail sur les molaires. La rangée molaire supérieure  
92 est préservée et apporte, par comparaison avec celle des chimpanzés modernes, des éléments  
93 intéressants (Fig. 3) :

94 ainsi, chez le chimpanzé, les trois molaires supérieures présentent des degrés d’usure quasi-  
95 équivalents suggérant que les trois dents sont fonctionnelles en même temps chez celui-ci ;  
96 alors que chez *Orrorin*, l’usure était différentielle (une première molaire très usée, une  
97 seconde qui ne l’est pratiquement pas et la troisième pas du tout) indiquant que la première  
98 molaire a été fonctionnelle longtemps avant que ne pousse la seconde, puis la troisième: il y  
99 avait donc un retard de croissance comme on l’observe chez les Australopithèques et  
100 l’homme. Les caractères de vie apportent donc des éléments complémentaires pour définir le  
101 statut d’hominidé d’*Orrorin*. Par ailleurs, chez les primates, le rapport des proportions entre  
102 partie coupantes des incisives et la longueur de la rangée molaire, pris sur la mandibule,  
103 permet d’isoler les différents taxons d’hominoïdes actuels et fossiles (incluant les hominidés)  
104 (Fig. 4) [14, 15]. Pour ce rapport, *Orrorin* se positionne sur la ligne de régression proche du  
105 genre *Homo* et s’isole des australopithèques situés au-dessus de cette ligne.

## 106 **1.3 Les restes postcrâniens**

107 Les restes fémoraux sont incontestablement les plus intéressants car ils prouvent l'existence  
108 d'une bipédie de type humain dès 6 millions d'années [16, 17]. Trois restes fémoraux sont  
109 connus : 2 fémurs fragmentaires à Kapsomin et un col fémoral à Aragai. Comparé à celui d'un  
110 chimpanzé, le fémur le plus complet présente une diaphyse allongée, un col fémoral long, une  
111 tête globuleuse et grande, la distribution de l'os cortical dans le col fémoral (plus épais à la  
112 base, plus fin au sommet et le système de crêtes avec un renforcement postérieur (sans être un  
113 vrai pilastre). Le petit trochanter est positionné médialement et non pas postérieurement  
114 comme c'est le cas chez les australopithèques, tout comme la tête fémorale qui est orientée  
115 légèrement antérieurement, plutôt que postérieurement suggérant une mécanique de la hanche  
116 différente de ces derniers. Cette bipédie ancienne n'est pas exactement identique à celle de  
117 l'homme moderne car l'allongement du fémur n'est pas aussi prononcé que chez nous, et le  
118 pilastre pas encore bien individualisé, mais elle représente l'évidence la plus ancienne de  
119 notre mode de locomotion. La bipédie a été confirmée par des études indépendantes [18,19]  
120 bien que la forme de bipédie ait été discutée.

121 Cependant, parmi les restes fossiles d'autres éléments squelettiques suggèrent une forme  
122 d'adaptation à la vie arboricole comme la phalange proximale (probablement du doigt V) de  
123 la main et un humérus fragmentaire [4]. La morphologie humaine d'une phalange distale de  
124 pouce indique une capacité à effectuer des saisies de précision [20]; ceci apparaît cohérent  
125 avec un animal dont les proportions n'étaient pas celles d'un grand singe ni celles d'un  
126 homme. Sa stature a été estimée à partir du fémur le plus complet comme comprise entre  
127 1,10m et 1,37m et son poids à environ 48 kgs [21]. Il ne grimpait pas aux arbres comme un  
128 chimpanzé ou comme un homme : moins habile qu'un chimpanzé, il devait probablement  
129 assurer ses prises. Cette morphologie aurait été conservée chez les hominidés ultérieurs où  
130 elle aurait pu s'avérer utile pour les actions de manipulation ou de manufacture d'outils.

#### 131 **1.4 Le paléoenvironnement**

132 Les feuilles fossiles récoltées dans la Formation de Lukeino suggèrent la présence d'une forêt  
133 sempervirente sèche avec des zones beaucoup plus humides [22]. Ce milieu s'accorde bien  
134 avec la faune de la même formation qui est dominée par les impalas (antilopes de fourrés) et  
135 les colobes (singes arboricoles de la haute canopée forestière) [23, 24]. La faune comprend  
136 aussi des Galagidae, des Tragulidae (chevrotains d'eau), des loutres d'eau douce, des  
137 proboscidiens variés comprenant des espèces de milieu boisé, des hippopotames, des  
138 Rhinocerotidae, des Equidae, des Suidae de forêt, des crocodiles, quelques carnivores et des  
139 rongeurs en grand nombre. La présence de niveaux calcaires renfermant des algues, des  
140 gastéropodes et parfois des restes de grands mammifères indique que le milieu était alcalin

141 avec la présence de sources chaudes. Les études géochimiques et sédimentologiques ont  
142 confirmé ces résultats [25-28].

143

## 144 **2. L'impact de la découverte d'*Orrorin tugenensis***

### 145 **2.1 La chronologie de la divergence grands singes/hommes**

146 La découverte à 6 millions d'années d'un hominidé à bipédie avérée réfutait les hypothèses  
147 largement acceptées de « l'horloge moléculaire » qui fixait la dichotomie grands  
148 singes/hommes entre 4,5 à 6 Ma au grand maximum (voir revue dans [29] et critique dans  
149 [30]). Mais avec la multiplication de travaux utilisant différentes techniques d'approche, les  
150 dates commençaient à vieillir certains atteignaient même 10 Ma (qui, on doit le rappeler était  
151 déjà envisagée par Coppens [3]). On peut ainsi, parmi d'autres, citer les travaux de l'équipe  
152 d'Arnason [31], ceux basés sur le nombre de générations [32]. Des variations dans les taux de  
153 substitution chez différentes espèces de primates ont permis même d'estimer une date de  
154 divergence entre chimpanzés et hommes aux environs de 12,1 Ma [33]. Les méthodes  
155 moléculaires ont aussi leurs limites comme mis en évidence par [34]. Il reste certain que les  
156 dates obtenues aujourd'hui par la biologie du vivant apparaissent plus cohérentes avec celles  
157 de la paléontologie. Les découvertes récentes d'ancêtres potentiels des grands singes africains  
158 modernes suggéreraient même une date de dichotomie entre les grands singes africains et  
159 l'homme proche de 12 Ma.

### 160 **2.2 Les australopithèques dans la phylogénie**

161 Si certains chercheurs admettent qu'*Orrorin* appartiendrait au groupe des Australopithèques,  
162 ceci semble difficile à accepter car sa bipédie apparaît différente de celle des  
163 Australopithèques et plus humaine. En outre, ses dents jugales sont petites et carrées, alors  
164 que celles des Australopithèques anciens (i.e. *Australopithecus afarensis*) sont rectangulaires  
165 et massives. Si on admet que les Australopithèques sont les ancêtres d'*Homo*, il faut envisager  
166 deux réversions évolutives importantes, une dentognathique et une locomotrice. Par ailleurs,  
167 les proportions dentaires (voir figure 4) semblent isoler *Orrorin* des australopithèques. On  
168 peut alors se poser la question de savoir si les australopithèques seraient des ancêtres directs  
169 ou bien une branche cousine comme cela a déjà été proposé à la fin des années 1970. La  
170 publication récente du squelette d'*Ardipithecus ramidus* (4,4 Ma) [35] ne permet pas de régler  
171 cette question et il apparaît moins évolué qu'*Orrorin* pour les adaptations à la bipédie [36-37].  
172 Ceci met en évidence la grande diversité des genres d'hominoïdes présents en Afrique au  
173 Miocène supérieur et dans le Pliocène.

### 174 **2.3 L'ancêtre commun aux grands singes africains et à l'homme**

175 Si la représentation la plus répandue de l'ancêtre commun aux grands singes et à l'homme est  
176 celle d'un être à peu près bipède au crâne proche de celui d'un chimpanzé actuel, il est  
177 évident que ce ne peut être exact. Ces représentations gommant l'idée d'évolution, car elles  
178 utilisent un animal moderne comme prototype de l'ancêtre. Les nombreux caractères observés  
179 chez *Orrorin* montrent que celui-ci en était différent. Ceci suggère une longue histoire des  
180 chimpanzés africains et que de nombreux caractères considérés comme primitifs sont en fait  
181 évolués et dérivés et vice-versa. C'est une hypothèse que j'ai défendue depuis près de 30 ans  
182 et qui a été confirmée par les travaux sur *Ardipithecus ramidus* publiés en 2009 [35].

### 183 **2.4 Le paléoenvironnement associé aux premiers hominidés**

184 Les milieux de forêt associés aux premiers bipèdes à 6 Ma réfutent l'hypothèse que les  
185 hominidés ont émergé dans un milieu sec, comme le suggérait la célèbre « savannah  
186 hypothesis ». Les fouilles dans des niveaux plus anciens permettent de mieux interpréter  
187 l'évolution des environnements et donc des climats. Un milieu possible et cohérent est le  
188 miombo, aujourd'hui présent en Afrique sub-saharienne jusqu'en Tanzanie, mais qui a été  
189 plus étendu par le passé et peut-être présent vers 10 Ma en Ethiopie [38]. La structure des  
190 arbres aux troncs verticaux et espacés les uns des autres aurait pu favoriser l'émergence de la  
191 bipédie de type humain [39].

192

### 193 **3. Où les hominidés ont-ils émergé?**

194 Cette question, largement débattue depuis plus de 100 ans n'est toujours pas résolue  
195 aujourd'hui. On peut aborder la question sous un angle nouveau : celui de l'environnement, ce  
196 qui a l'avantage de placer les origines anciennes de l'homme dans un cadre beaucoup plus  
197 vaste permettant d'ouvrir de nouveaux terrains de recherche et de proposer d'autres scénarios.  
198 Il était largement accepté que les hominidés ont émergé en Afrique orientale dans un milieu  
199 de savane, d'où ils auraient émigré vers le nord et le sud. Il y a une tendance chez les  
200 paléoanthropologues d'annoncer la découverte d'un hominidé à un endroit précis qui devient  
201 alors un berceau potentiel de l'origine de l'humanité. Mais ces scénarios apparaissent  
202 aujourd'hui plus nationalistes que scientifiques.

203 Définir un lieu d'origine n'est pas un intérêt récent. Dès le XIX<sup>ème</sup> siècle, deux lignes de  
204 pensée se sont fait jour. Ernst Haeckel, l'embryologiste allemand, concluait qu'une sorte de  
205 proto-gibbon asiatique avait donné naissance à un signe-homme qui ne pouvait pas parler et  
206 qu'il nomma *Pithecanthropus alalus*, puis *Homo stupidus* qui allait donner naissance à *Homo*  
207 *sapiens* [40]. Par ailleurs, Charles Darwin promouvait l'idée que nos ancêtres étaient  
208 africains. A cette époque, des dissections de grands singes africains avaient déjà été faites et

209 montraient que ceux-ci étaient proches de l'homme [41]. Mais la découverte à Java en 1891  
210 par Eugène Dubois (médecin militaire hollandais) du fameux *Pithecanthropus erectus* [42]  
211 étayait la théorie de Haeckel. *P. erectus* avait une tête simienne et un fémur humain: une  
212 combinaison qui était attendue par les dogmatiques de l'époque.

213 En 1925, le berceau de déplaça de nouveau vers l'Afrique lorsque Raymond Dart publia le  
214 découverte en Afrique du Sud du premier *Australopithecus africanus* [43] trouvé dans les  
215 carrières de Taung en 1924. Malheureusement, il s'agissait d'un crâne d'enfant et ses  
216 caractères juvéniles ne confortaient pas les idées en vogue. Il ne fut pas bien accueilli par  
217 nombre de scientifiques ; et ce, jusqu'à la découverte en 1937 d'un adulte (la célèbre Mrs  
218 Ples) de la même espèce dans les grottes de Sterkfontein près de Krugersdorp en Afrique du  
219 Sud [45]. *A. africanus* était alors reconnu comme un ancêtre de l'homme. Depuis cette date,  
220 de nombreuses découvertes ont été réalisées en Afrique du Sud, notamment dans la région  
221 connue sous le nom de « Cradle of Humankind », dont la plus vieille se situe autour de 3.6 Ma  
222 dans des niveaux plus anciens que ceux qui ont livré Mrs Ples [46].

223 En réinsérant l'histoire de l'homme dans celle des hominoïdes au sens large, un autre scénario  
224 peut être proposé [39, 47]. Si les hominoïdes non-humains (orang-outan, gibbon, gorille et  
225 chimpanzé) habitent aujourd'hui une zone intertropicale, où le climat est chaud et humide,  
226 comprise entre 10° de latitude Nord et 10° de latitude Sud, leurs parents fossiles ont eu une  
227 répartition beaucoup plus étendue. Aux alentours de 18 millions d'années, ces derniers ont  
228 vécu dans des régions situées beaucoup plus au sud, comme l'Afrique du Sud [48] et plus au  
229 nord (l'Égypte) [49]; vers 11 millions d'années, ils ont habité des régions situées beaucoup  
230 plus au nord, comme l'Allemagne [50] ou la Chine [51]. Il apparaît que ces mouvements ont  
231 pu être liés aux variations de l'établissement des calottes polaires et le fait que l'Afrique était  
232 rapprochée de l'Eurasie. Mais vers 8 millions d'années, les hominoïdes s'éteignent  
233 progressivement en Europe et en Asie (ils sont toutefois présents en Asie du Sud-Est qui reste  
234 tropicale) et les premiers hominidés apparaissent en Afrique, ainsi que les grands singes  
235 africains (en Éthiopie dès 9,5 Ma, au Kenya vers 12,5 Ma, au Niger entre 11,5 et 6 Ma) [47].  
236 Les hominoïdes modernes (hominidés y compris) ont probablement suivi les zones tropicales  
237 qui descendaient vers le sud dans la position qu'elles occupent actuellement (Fig. 6). Les  
238 ancêtres des hominidés du Miocène supérieur africain devraient donc être recherchés dans une  
239 zone comprise entre les latitudes moyennes de l'Eurasie jusqu'à l'Afrique australe! Des  
240 niveaux du Miocène supérieur renfermant des grands mammifères ont été découverts ces  
241 dernières années au nord de la Namibie et à la frontière entre l'Ouganda et la RDC et sont  
242 potentiellement importants pour y trouver des primates hominoïdes, sans oublier que le

243 continent africain est vaste et qu'une infime partie en a encore été prospectée pour les niveaux  
244 qui nous intéressent.

245

#### 246 **4. Conclusions**

247 La découverte d'*Orrorin tugenensis* a bousculé un certain nombre d'idées reçues sur nos  
248 origines, d'un point de vue chronologique, phylogénétique (elle nous permet notamment de  
249 repenser la place des australopithèques au sein de notre famille) et paléoenvironnementale. La  
250 présence à 6 millions d'années d'un hominidé à bipédie avérée réfutait les hypothèses  
251 largement acceptées en paléobiologie de l'"horloge moléculaire" qui fixait la dichotomie  
252 grands singes/hommes vers 4 à 5 Ma maximum [29]. Les données paléontologiques récentes  
253 obtenues en Afrique sub-saharienne ou centrale depuis près d'une vingtaine d'années  
254 suggèrent que les lignées des hommes et des grands singes africains se sont séparées aux  
255 environs de 10 Ma environ (suggéré aussi par des travaux de biologie) [52] et peut-être un peu  
256 plus. Les études d'*Orrorin* permettent de repenser la position des australopithèques dans notre  
257 phylogénie ou tout au moins de la questionner. La bipédie n'est pas née dans un  
258 environnement de savane ouverte, mais bien plus certainement dans un milieu boisé, plus  
259 humide. Elle est toujours associée à des adaptations au grimper comme c'est de cas des  
260 espèces d'hominidés anciens (au nombre de 9 aujourd'hui). Ceci pointe du doigt la plus  
261 grande diversité des genres d'hominoïdes présents au Miocène supérieur et dans le Pliocène  
262 d'Afrique. La prospection de strates miocènes est essentielle pour avoir une meilleure image  
263 de la paléodiversité des hominoïdes parmi lesquels certains pourraient se trouver à l'origine  
264 de notre lignée et de celle des grands singes dont on connaît encore très mal l'histoire  
265 paléontologique.

266

#### 267 **Remerciements**

268 Je remercie bien vivement le Professeur Yves Coppens et l'Académie nationale de médecine  
269 de m'avoir invitée à participer à la réunion dédiée aux Hominidés. Cet article est une synthèse  
270 des travaux réalisés au Kenya qui ont bénéficié du soutien financier du CNRS (UMR 7207,  
271 PICS 1048, GDRI 183), du Collège de France (Chaire de Paléoanthropologie et Préhistoire) et  
272 du projet MEAE « Paléontologie de l'Afrique sub-saharienne ». Ces travaux n'auraient pas  
273 été possibles sans l'aide de l'équipe internationale (et en particulier du Dr. Martin Pickford) et  
274 des participants locaux que je remercie chaleureusement pour leur implication.

275

#### 276 **Références**

- 277 [1] Bender R, Tobias PV, Bender N. The savannah hypotheses: origin, reception and impact  
278 on paleoanthropology. *Hist Phil Life Sci* 2012, 34:147-184.
- 279 [2] Domínguez-Rodrigo M. Is the "savanna hypothesis" a dead concept for explaining the  
280 emergence of the earliest hominins? *Curr Anthropol* 2014, 55:59-81.  
281 <https://doi.org/10.1086/674530>.
- 282 [3] Coppens Y, Senut B, eds. Origine(s) de la bipédie chez les Hominidae. *Cah Paléanthrop*  
283 Paris: CNRS; 1991.
- 284 [4] Senut B, Pickford M, Gommery M, Mein P, Cheboi K, Coppens Y. First hominid from the  
285 Miocene (Lukeino Formation, Kenya). *C R Acad Sci Paris. sér. Ila* 2001, 332:137-144. DOI:  
286 10.1016/S1251-8050(01)01529-4
- 287 [5] Haile-Sélassie Y. 2001. Late Miocene hominoids from the Middle Awash. *Nature*  
288 412:178-181. <https://doi.org/10.1038/35084063>.
- 289 [6] Brunet M, Guy F, Pilbeam D, Mackaye H, Likius A, Ahounta D, et al. A new hominid  
290 from the Upper Miocene of Chad, Central Africa. *Nature* 2002, 418:145-151.  
291 <https://doi.org/10.1038/nature00879>.
- 292 Britten R. 1986. Rates of DNA sequence evolution differ between taxonomic groups. *Science*  
293 231:1393-1398. <https://doi.org/10.1126/science.3082006>
- 294 [7] Pickford M, Senut B. Hominoid teeth with chimpanzee- and gorilla-like features from the  
295 Miocene of Kenya: implications for the chronology of the ape-human divergence and  
296 biogeography of Miocene hominoids. *Anthropol Sci* 2005, 113:95-102.  
297 <https://doi.org/10.1537/ase.04S014>.
- 298 [8] Kunitatsu Y, Nakatsukasa M, Sawada Y, Sakai T, Hyodo M, Hyodo H, et al. A new Late  
299 Miocene great ape from Kenya and its implications to the origins of African great apes and  
300 humans. *Proc Natl Acad Sci USA* 2007, 104:19220-19225.  
301 <https://doi.org/10.1073/pnas.0706190104>.
- 302 [9] Suwa G, Kono RT, Katoh S, Asfaw B, Beyene Y. A new species of great ape from the  
303 Late Miocene epoch in Ethiopia. *Nature* 2007, 448:921-924.  
304 <https://doi.org/10.1038/nature06113>.
- 305 [10] Pickford M, Coppens Y, Senut B, Morales J, Braga J. Late Miocene hominoid from  
306 Niger. *C R Palevol* 2009, 8:413-425. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2008.11.003>.
- 307 [11] Pickford M. Late Miocene sediments and fossils from the northern Kenya Rift Valley,  
308 *Nature* 1975, 256: 279–284.
- 309 [12] Coppens Y, Evolution de l'homme. *La Vie des Sciences*. C R. 1986, 3 (3):227–243.

- 310 [13] Sawada Y, Pickford M, Senut B, Itaya T, Hyodo M, Miura T, et al. The age of *Orrorin*  
311 *tugenensis*, an early hominid from the Tugen Hills, Kenya. *C. R. Palevol.* 2002, 1, 293-303.  
312 [https://doi.org/10.1016/s1631-0683\(02\)00036-2](https://doi.org/10.1016/s1631-0683(02)00036-2)
- 313 [14] Senut B, Pickford M, Gommery D. Dental anatomy of the early hominid, *Orrorin*  
314 *tugenensis*, from the Lukeino Formation, Tugen Hills, Kenya. *Revue de Paléobiologie* 2018,  
315 37 (2): 577-591. DOI: 10.5281/zenodo.2545075.
- 316 [15] Pickford M. *Orrorin* and the African ape/hominid dichotomy. In: Reynolds SC,  
317 Gallagher A, eds, African Genesis. Cambridge University Press: Cambridge, 2012: 99-119.
- 318 [16] Pickford M, Senut B, Gommery D, Treil J. Bipedalism of *Orrorin tugenensis* revealed by  
319 its femora. *C R Palevol* 2002, 1:191-203. [https://doi.org/10.1016/S1631-0683\(02\)00028-3](https://doi.org/10.1016/S1631-0683(02)00028-3).
- 320 [17] Galik K, Senut B, Pickford M, Gommery D, Treil J, Kuperavage AJ, et al. External and  
321 internal morphology of the BAR 1002'00 *Orrorin tugenensis* femur. *Science* 2004, 305 :  
322 1450-1453.
- 323 [18] Richmond B, Jungers WK. *Orrorin tugenensis* femoral morphology and the evolution of  
324 hominin bipedalism. *Science* 2008, 319: 1662-1664. DOI: 10.1126/science.1154197
- 325 [19] Almécija S, Tallman M, Alba DM, Pina M, Moyà-Solà S, Jungers WB. The Femur of  
326 *Orrorin tugenensis* Exhibits Morphometric Affinities with both Miocene Apes and Later  
327 Hominins. *Nature Communications* 2013, 4:2888. doi:10.1038/ncomms388.
- 328 [20] Gommery D, Senut B. La phalange distale du pouce d'*Orrorin tugenensis*, Miocène  
329 supérieur des Tugen Hills, Kenya. *Geobios* 2006, 39:372-384.  
330 <https://doi.org/10.1016/j.geobios.2005.03.002>.
- 331 [21] Nakatsukasa M, Pickford M, Egi N, Senut B. Femoral length, body mass, and stature of  
332 *Orrorin tugenensis*, a 6 Ma hominid from Kenya. *Primates* 2007, 48, 171-178.  
333 <https://doi.org/10.1007/s10329-007-0040-7>.
- 334 [22] Bamford M, Senut\_B, Pickford M. The fossil leaves from Lukeino, a 6-million-year old  
335 Formation in the Baringo Basin, Kenya. *Geobios* 2013, 46: 253-272.  
336 <https://dx.doi.org/10.1016/j.geobios.2013.02.001>.
- 337 [23] Pickford M, Senut B. The geological and faunal context of Late Miocene hominid  
338 remains from Lukeino, Kenya. *C R Acad Sci Paris* 2001, 332:145–152.  
339 [https://doi.org/10.1016/S1251-8050\(01\)01528-2](https://doi.org/10.1016/S1251-8050(01)01528-2).
- 340 [24] Pickford M., Senut B. & Cheboi K. The Geology and Palaeontology of the Tugen Hills,  
341 Kenya: Rift tectonics, basin formation, volcanics and sediments. *Geo-Pal Kenya* 2009, 1: 4-  
342 133.

343 [25] Roche D, Ségalen L, Senut B, Pickford M. Stable isotope analyses of tooth enamel  
344 carbonate of large herbivores from the Tugen Hills deposits: Palaeoenvironmental context of  
345 the earliest Kenyan hominids. *E P S L* 2013, 381:39-51.  
346 <https://doi.org/10.1016/j.epsl.2013.08.021>.

347 [26] Dericquebourg P, Person A, Ségalen L, Pickford M, Senut B, Fagel N, Environmental  
348 significance of Upper Miocene phosphorites at hominid sites in the Lukeino Formation  
349 (Tugen Hills, Kenya). *Sedimentary Geology* 2015, 327:43-54.  
350 <https://doi.org/10.1016/j.sedgeo.2015.07.005>.

351 [27] Dericquebourg P, Person A, Ségalen L, Pickford M, Senut B, Fagel N. Bone diagenesis  
352 and origin of calcium phosphate nodules from a hominid site in the Lukeino Formation  
353 (Tugen Hills, Kenya). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 2019, 109377,  
354 <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2019.109377>.

355 [28] Ségalen L. Géochimie et environnements des premiers hominidés du Mio-Pliocène.  
356 *Géochronique* 2017, 142:25-29.

357 [29] Senut B, Pickford M. La dichotomie grands singes - hommes revisitée. *C. R. Palevol*.  
358 2004, 3 : 265-276. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2003.12.005>

359 [30] Pickford M. Paradise lost: Mitochondrial Eve refuted. *Hum. Evol.* 1991, 6(3): 263-268.

360 [31] Arnason U, Gullberg A, Schweitzer-Burguette A, Janke A. Molecular estimates of  
361 primate divergences and new hypotheses for primate dispersals and the origin of modern  
362 humans. *Hereditas* 2001, 133:217-228. <https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.2000.00217.x>.

363 [29] Pickford M.

364 [30] Langergraber KE, Prüfer K, Rowney C, Boesch C, Crockford C, Fawcett K, et al.  
365 Generation times in wild chimpanzees and gorillas suggest earlier divergence times in great  
366 ape and human evolution. *Proc Natl Acad Sci USA* 2012, 109:15716–15721.  
367 <https://doi.org/10.1073/pnas.1211740109>.

368 [31] Moorjani P, Amorim CEG, Arndt PF, Przeworsk M. 2016. Variation in the molecular  
369 clock of primates. *Proc Natl Acad Sci USA* 2016, 113 (38):10607-10612.  
370 <https://doi.org/10.1073/pnas.1600374113>.

371 [32] Ségurel L. Divergence homme-grands singes: apport de la génétique. *Géochronique*  
372 2017, 142:14-16.

373 [33] White TD, Asfaw B, Beyene Y, Haile-Selassie Y, Lovejoy CO, Suwa G, et al.  
374 *Ardipithecus ramidus* and the paleobiology of early hominids. *Science* 2009, 326:75-86.  
375 <https://doi.org/10.1126/science.1175802>.

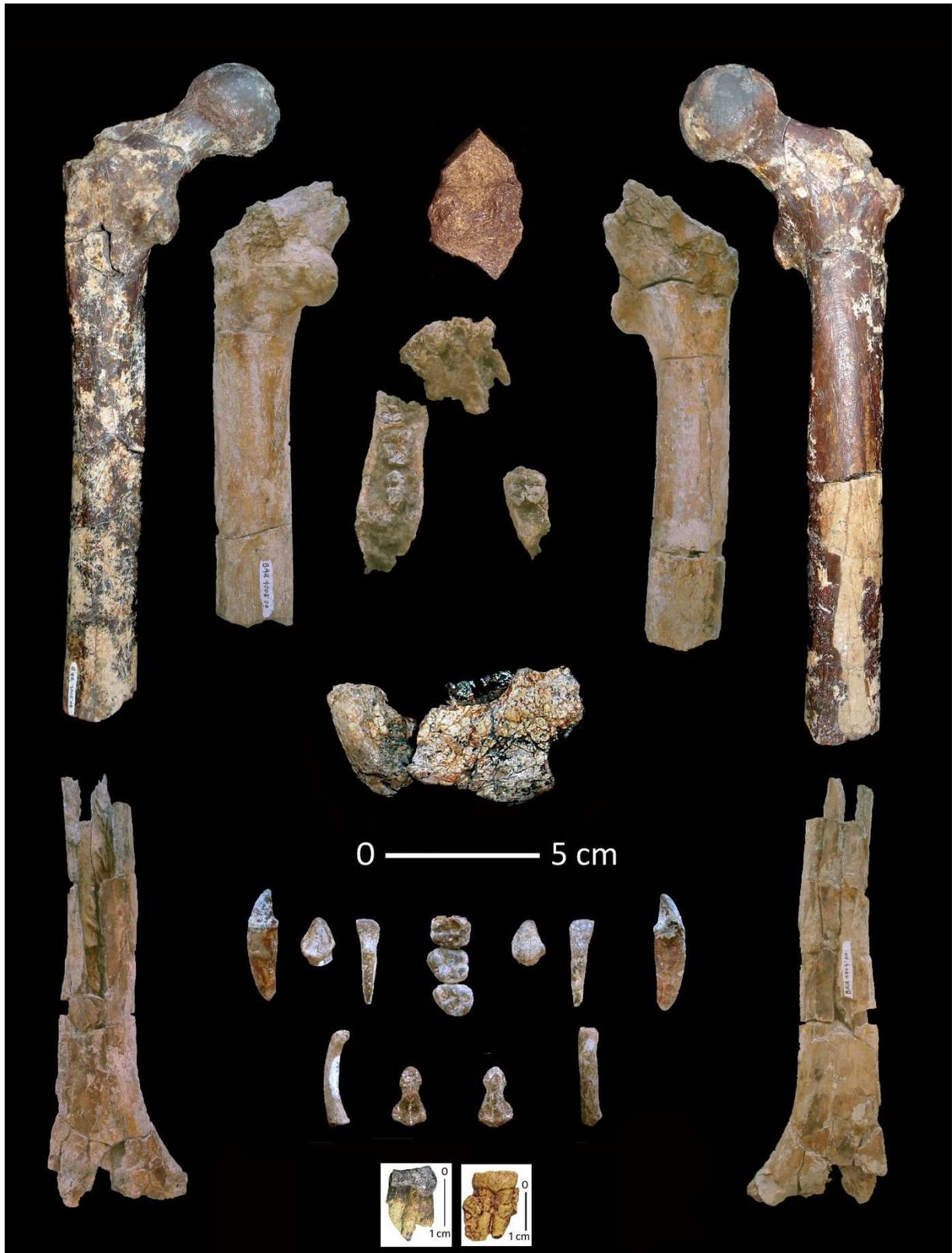
- 376 [34] Crompton RH, Sellers WI, Thorpe KS. Arboreality, terrestriality and bipedalism. *Phil.*  
377 *Trans. R. Soc. B* (2010)365, 3301-3314. doi:10.1098/rstb.2010.0035.
- 378 [35] Sarmiento EE. Comment on the Paleobiology and Classification of *Ardipithecus*  
379 *ramidus*. *Science* 2010, 328 1105, DOI: 10.1126/science.1184148
- 380 [36] Senut B. From hominid arboreality to hominid bipedalism. In: Reynolds SC, Gallagher  
381 A, eds African genesis-Perspectives on hominin evolution, Cambridge: Cambridge University  
382 Press, 2012: 77-98. <https://doi.org/10.1017/CBO9781139096164.007>.
- 383 [37] Senut B. Fifty years of debate on the origins of human bipedalism. *J Biol. Res.* 2012,  
384 85(1): 37-46. DOI <https://doi.org/10.4081/jbr.2012.4062>.
- 385 [38] Bonnefille R, Cenozoic vegetation, climate changes and hominid evolution in tropical  
386 Africa. *Glob Planet Change* 2010, 72:390-411.  
387 <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2010.01.015>.
- 388 [39] Senut B, M. Pickford, D. Gommery, Ségalen L. Palaeoenvironments and the origin of  
389 hominid bipedalism. *Historical Biology* 2017 (Tribute to Percy Milton Butler), 30:284-296.  
390 <https://doi.org/10.1080/08912963.2017.1286337>.
- 391 [40] Haeckel E. Histoire de la création des êtres organisés d'après les lois naturelles  
392 (Natürliche Schöpfungsgeschichte gemeinverständliche wissenschaftliche Vorträge) [The  
393 History of Creation]. 1868, Berlin: G. Reimer.
- 394 [42] Darwin C. The descent of man and selection in relation to Sex. 1871, London: Murray.
- 395 [43] Dubois E. Pithecanthropus erectus. Eine menschenähnliche Übergangsform aus Java.  
396 1994, Batavia, Landesdruckerei.
- 397 [44] Dart R. *Australopithecus africanus*: The Man-Ape of South Africa. *Nature* 1925,  
398 115:195-199. 10.1038/115195a0
- 399 [45] Broom R. Discovery of a new skull of the South African ape-man, *Plesianthropus*.  
400 *Nature* 1947, 159, 672. doi: 10.1038/159672a0
- 401 [46] Thackeray JF. History of Research on Human Evolution in South Africa from 1924 to  
402 2016. *Revue de primatologie* [Online] 2016, 7 URL :  
403 <http://journals.openedition.org/primatologie/2708>, DOI: 10.4000/primatologie.2708.
- 404 [47] Senut B. Origin of hominids: European or African origin, neither or both? *Estudios*  
405 *Geológicos* 2011, 67(2):395-409. <https://doi.org/10.3989/egeol.40613.196>.
- 406 [48] Senut B, Pickford M, Wessels D. Panafrican distribution of Lower Miocene Hominoidea.  
407 *C R Acad Sci Paris sér. II a* 1997, 325: 741-746. doi: 10.1016/s1251-8050 (97)89119-7
- 408 [49] Simons EL (1994). New monkeys (Prohylobates) and an ape humerus from the Miocene  
409 Moghara Formation of Northern Egypt. In B. Thierry, J.R. Anderson, J.-J. Roeder & N.

410 Herrenchmidt (Eds.), *Current Primatology*, Vol. I: Ecology and Evolution, (pp. 247-253),  
411 Strasbourg : Université Louis Pasteur.

412 [50] Böhme M, Spassov N, Fuss J, Tröscher A, Deane AS, Prieto J, et al. A new Miocene ape  
413 and locomotion in the ancestor of great apes and humans. *Nature* 2019, 575: 489-493.  
414 <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1731-0>

415 [51] Xue XX, Delson E. A new species of *Dryopithecus* from Gansu, China. *Chin. Sci. Bull.*  
416 1989, 34:223-229.

417 [52] Coppens Y. Les plus anciens fossiles d’Hominidés. In *Recent advances in the evolution*  
418 *of primates*. Rome, Vatican. *Pontificiae Academiae Scientiarum Scripta varia* 1983, 50: 1-9.  
419



420

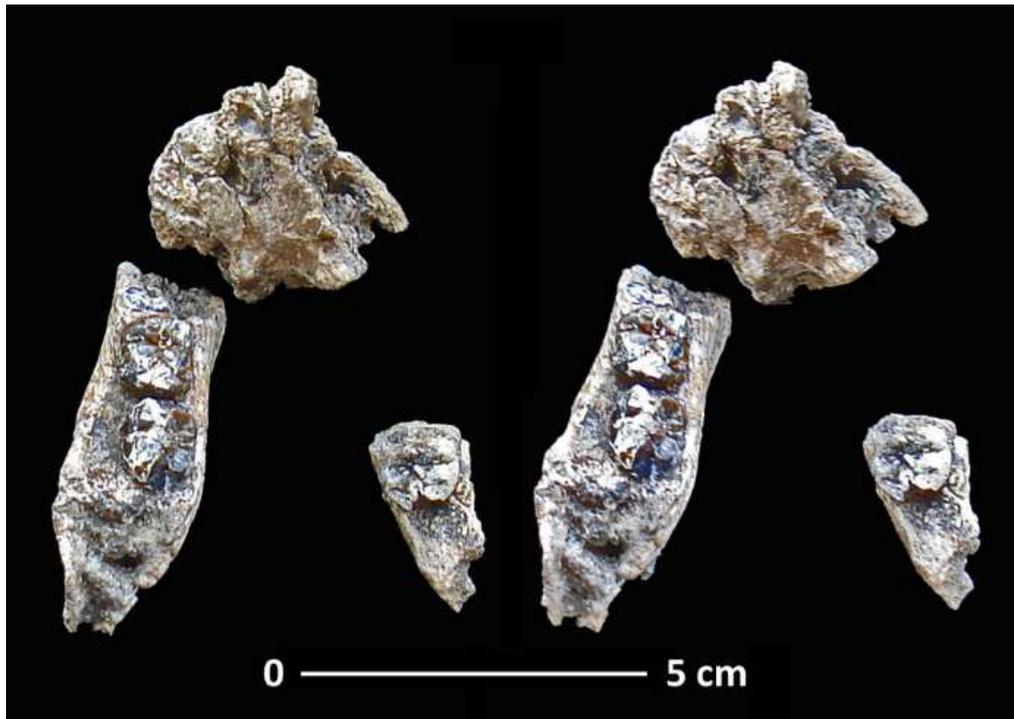
421

422

423

Figure 1. Hypodigme d'*Orrorin tugenensis* en 2019

Figure 1. Hypodigm of *Orrorin tugenensis* in 2019.



424

425 Figure 2. Mandibule d'*Orrorin tugenensis* en vue occlusale stéréo.

426 Figure 2. Mandible of *Orrorin tugenensis* (Stereo-occlusal view)



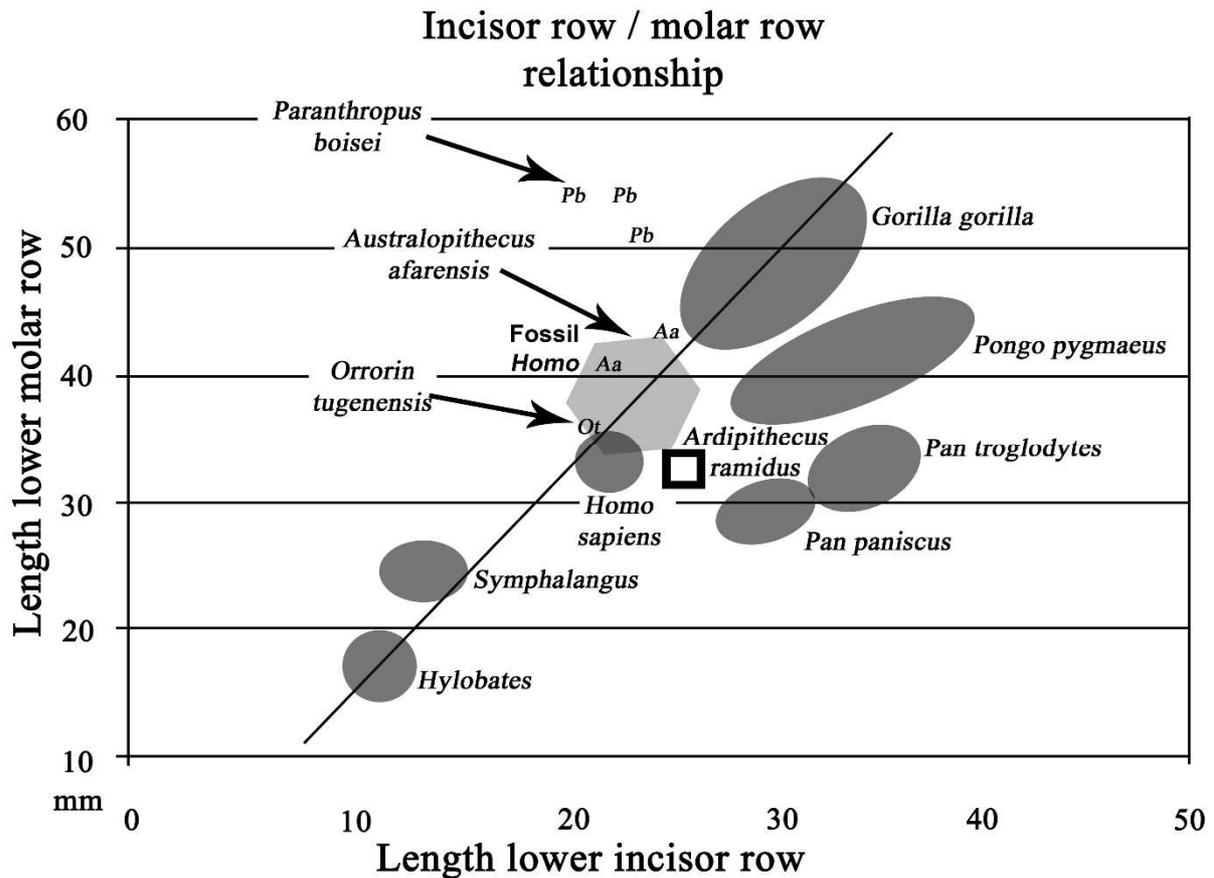
427

428 Figure 3. Comparaison des degrés d'usure différentielle sur les molaires supérieures droites

429 chez *Orrorin tugenensis* (à gauche) et un chimpanzé moderne (*Pan troglodytes*) (à droite)

430 (échelle = 1 cm).

431 Figure 2. Comparisons of the differential wear pattern in the upper right molars in *Orrorin*  
 432 *tugenensis* (left) and an extant chimpanzee (*Pan troglodytes*) (right) (scale = 1 cm).  
 433



434  
 435 Figure 4. Rapport entre les longueurs de la rangée incisive et la rangée des molaires à la  
 436 mandibule chez hominoïde actuels et fossiles Aa : *Australopithecus afarensis*; Ot : *Orrorin*  
 437 *tugenensis*; Pb : *Paranthropus boisei* (régression estimée visuellement). L'hexagone en gris  
 438 représente les *Homo* fossiles (Senut *et al* 2018 d'après Pickford, 2012).  
 439 Figure 4. Mandibular incisor - molar ratio in fossil and extant hominoids. Aa :  
 440 *Australopithecus afarensis*; Ot : *Orrorin tugenensis*; Pb : *Paranthropus boisei*. (visually  
 441 estimated regression). The grey hexagon corresponds to fossil *Homo* (Senut *et al* 2018  
 442 modified from Pickford, 2012).

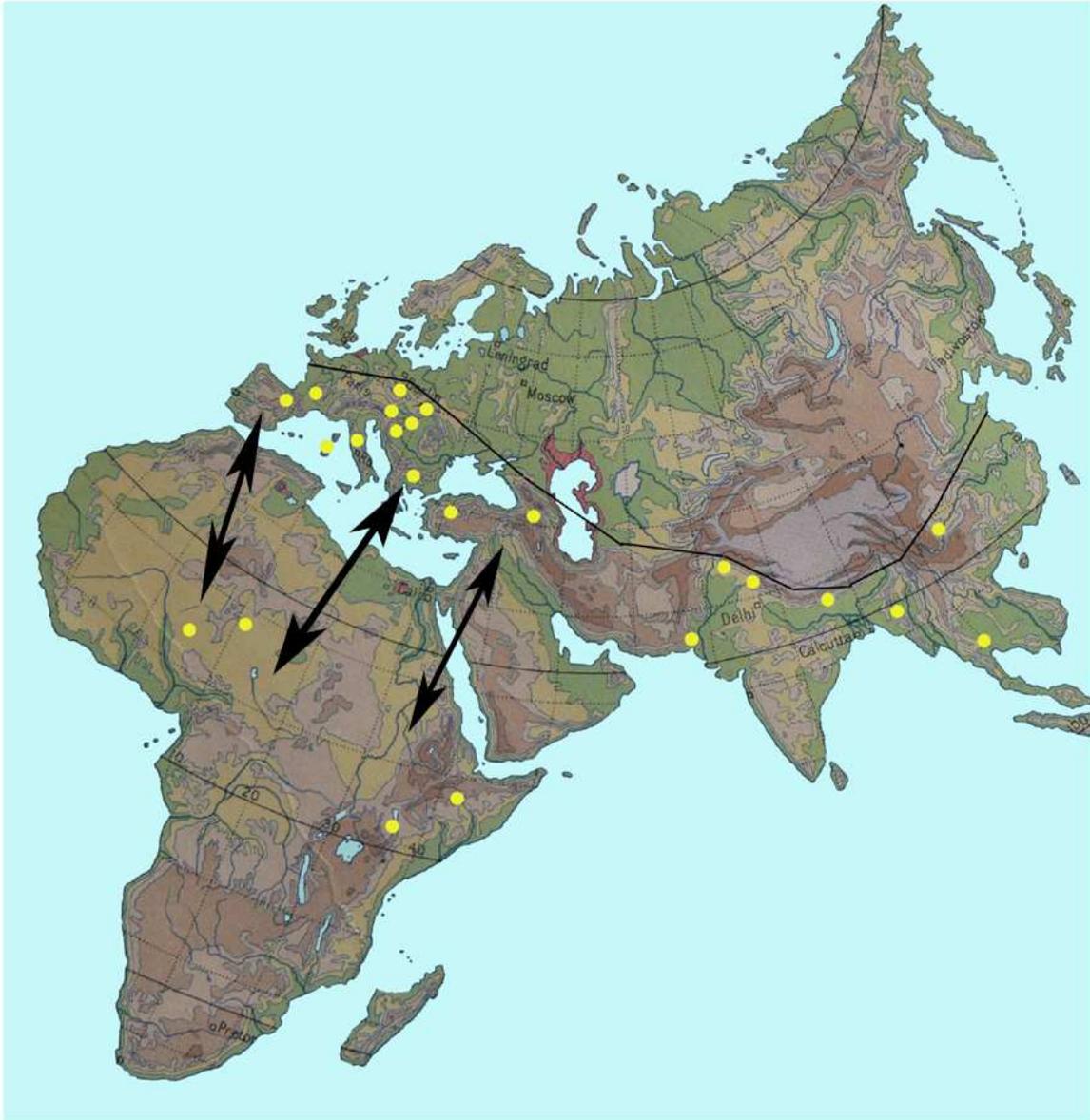


443

444 Figure 5. Comparaisons des fémurs gauches d'*Orrorin tugenensis* (à droite) et d'un  
445 chimpanzé (à gauche). 1 : vues postérieures ; 2 : vues antérieures (Echelle = 1 cm).

446 Figure 5. Comparisons of left femora of *Orrorin tugenensis* (right) and an extant chimpanzee  
447 (left). 1 : Posterior views; 2 : anterior views. Scale bar: 1 cm.

448



449

450 Figure 6. Répartition des hominoïdes au cours du Miocène supérieur. Ils vivaient dans les  
 451 régions tropicales d'Afrique et en Europe et n'ont pas été restreints à un seul continent. Les  
 452 ancêtres des hominidés *sensu stricto* devraient être recherchés dans une zone étalée des  
 453 latitudes moyennes de l'Eurasie au sud de l'Afrique.

454 Figure 6. Distribution of hominoids during the Upper Miocene. The hominoids inhabited  
 455 tropical areas in both Africa and Eurasia and were probably not restricted to a single  
 456 continent. The ancestors of hominids *sensu stricto* should be sought in the zone spanning mid-  
 457 latitude Eurasia to the southern extremity of Africa.