

L'évolution de l'homme : un modèle gradualiste ou ponctualiste ?

par

Jean CHALINE, Didier MARCHAND et Christine BERGE

Abstract

If the evolution of the human lineage is considered in terms of heterochronies in ontogenetic development, it appears that the evolution of hominids is the result of both punctuated and graduated processes. According to morphological arguments based on the hominid and pongid skeleton, it is proposed that :

1. a first punctuation corresponding to an ontogenetic acceleration (or an innovation) of the ilion has induced *Australopithecus* lineage (australopithecine-like pelvis and bipedalism) ;
2. a second punctuation corresponding to an ontogenetic neoteny of the skull associated with an hypermorphism has induced *Homo* lineage (human-like brain development and human-like pelvis and bipedalism).

After punctuations, evolution of both lineages is gradual as a result of a small hypermorphism (*Australopithecus* lineage) and of hypermorphic neoteny (*Homo* lineage). The evolutionary scenario illustrates the concept of speciation by sequential polyphases. Then, human evolution would not result from punctualism vs. gradualism acting independently, but would rather reflect the synergy of these factors actually occurring during ontogeny.

1. INTRODUCTION

En publiant le modèle des équilibres ponctués Eldredge et Gould (1972), Gould et Eldredge (1977) ont ouvert un débat fructueux sur l'importance relative du gradualisme phylétique et du ponctualisme dans l'évolution. Ils ont insisté sur l'importance des stases (stasis is data!) négligées par la théorie synthétique et montré que de nombreux exemples classiques de gradualisme phylétique étaient en réalité insuffisamment étayés. Ils ont en outre discuté du remplacement parfois brutal d'une espèce par une autre. Dans la théorie synthétique, l'absence de fossiles entre deux espèces paléontologiques était le plus souvent interprétée comme la conséquence d'une lacune stratigraphique, d'une absence de dépôt; pour Gould et Eldredge il s'agit

souvent d'une absence réelle de fossiles résultant d'un phénomène de spéciation se déroulant à la périphérie de l'aire de répartition de l'espèce ancestrale.

L'opposition entre gradualisme phylétique et ponctualisme apparaît souvent comme la conséquence de problèmes mal posés et des cloisonnements existant entre les domaines biologique et paléontologique (Chaline 1984) à propos des deux phénomènes clés de l'évolution biologique : comment se forment les espèces et comment évoluent-elles ? S'agit-il de deux phénomènes fondamentalement différents ; microévolution et macroévolution, impliquant des processus différents, ou tout simplement de deux expressions d'un même phénomène ? Nous tenterons de répondre à ces questions en prenant comme exemple l'analyse de l'évolution des Hominiés *sensu lato*.

2. ESPECE BIOLOGIQUE ET CHRONOESPECE

La notion moderne d'espèce biologique définie par Mayr (1982) ne s'applique vraiment qu'aux espèces actuelles car elle ne prend pas en compte la dimension temporelle, historique, du vivant. Elle repose sur les critères d'interfécondité et d'isolement reproductif dont nous savons qu'ils sont très variables dans le monde vivant (Genermont et Machelon 1983) et difficilement testables en paléontologie. Pour le paléontologiste, seule la notion de variabilité morphologique (morphoespèce), transposée aux fossiles, peut l'aider à définir des espèces paléontologiques (paléoespèces) dans une conception assez proche de celle des espèces biologiques actuelles (bioespèces).

Pour les paléontologistes, la succession de populations à affinités indiscutables aboutit à la notion de chronoespèce, avec le problème très délicat à résoudre de savoir où elle commence et où elle s'achève.

Pour Gould et Eldredge (1977), l'espèce apparaît brutalement par le phénomène de spéciation où se concentrent tous les changements génétiques et morphologiques. Ensuite l'espèce se maintient en stase (ou sans modifications importantes) jusqu'à son extinction. L'espèce n'évolue pas : seules les spéciations successives permettent l'évolution.

Pour Chaline (1984), l'espèce est en perpétuel changement tout au long de son histoire, l'isolement reproductif n'étant qu'un effet secondaire de modifications pouvant intervenir à n'importe quel niveau d'organisation de la matière vivante. Les changements morphologiques qui se produisent pendant la durée de vie de cette chronoespèce (jusqu'à son extinction) peuvent être très importants et sont considérés comme des stades évolutifs (morphoespèces) qui, à chaque instant du continuum spatio-temporel, correspondaient à de véritables espèces biologiques. Cela implique une définition élargie de la notion d'espèce qui devient «un continuum dans le temps et dans l'espace entre des groupes de populations naturelles qui, à chaque instant du continuum temporel, sont interfécondes et isolées au point de vue reproductif de tout autre groupe analogue» (Chaline 1972, 1984). Cette conception débouche sur une conception séquentielle polyphasée de la spéciation (Chaline 1984, 1985a) synthétisée dans la figure 1.

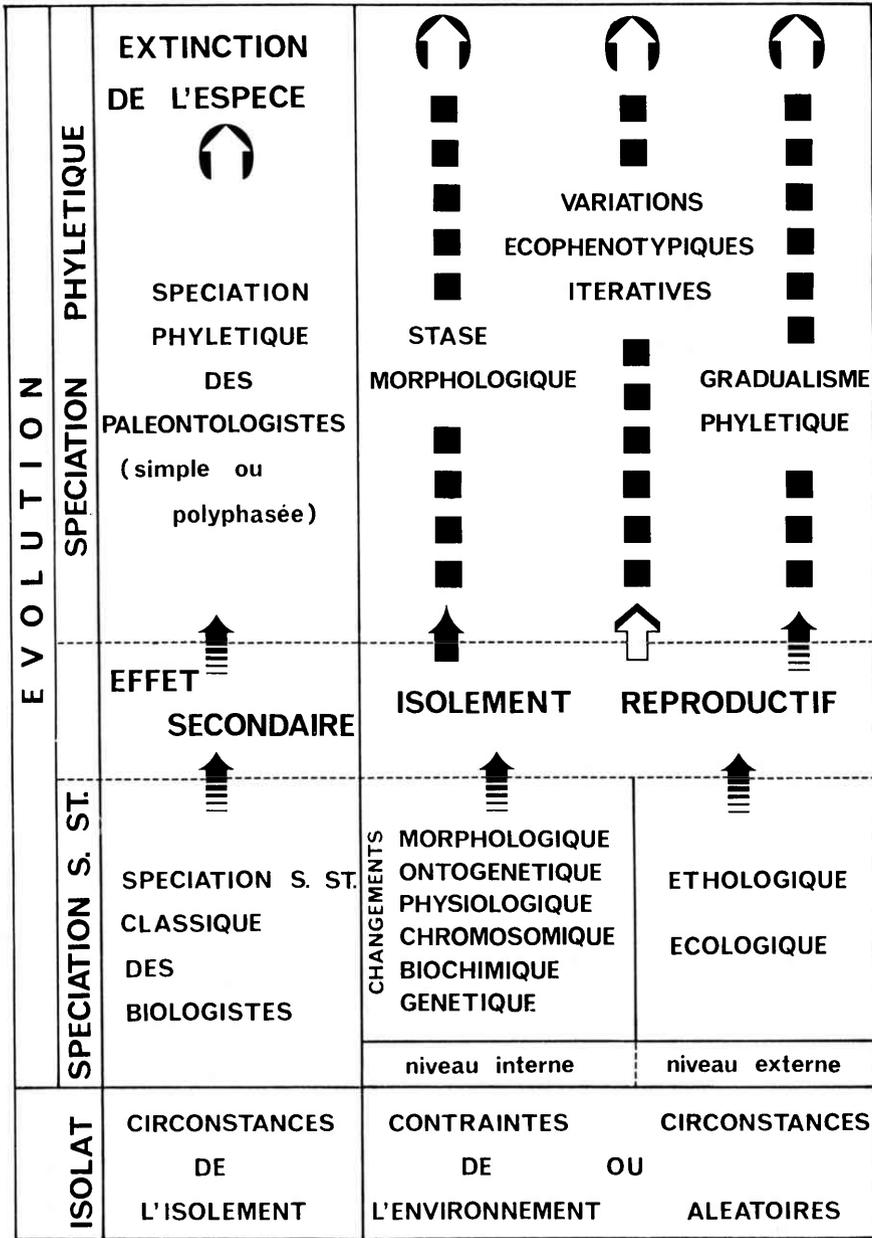


Fig. 1. - Spéciation séquentielle polyphasée.

Ce schéma synthétise les diverses modalités possibles de la spéciation. Il considère comme un seul et même phénomène l'acquisition de l'isolement reproductif (spéciation *sensu stricto* des biologistes) et les changements intervenant postérieurement à cet isolement (spéciation phylétique ou stase des paléontologistes). Pour plus de détails, voir Chaline 1984 et 1985a.

3. L'HISTOIRE PALEONTOLOGIQUE DES HOMINIDES

Diverses hypothèses phylétiques ont été récemment proposées pour situer les hominidés actuels et fossiles parmi les primates, à partir des données morphologiques et chronologiques. La figure 2 propose une synthèse, parmi d'autres, de l'histoire des Hominidés (Chaline 1985b).

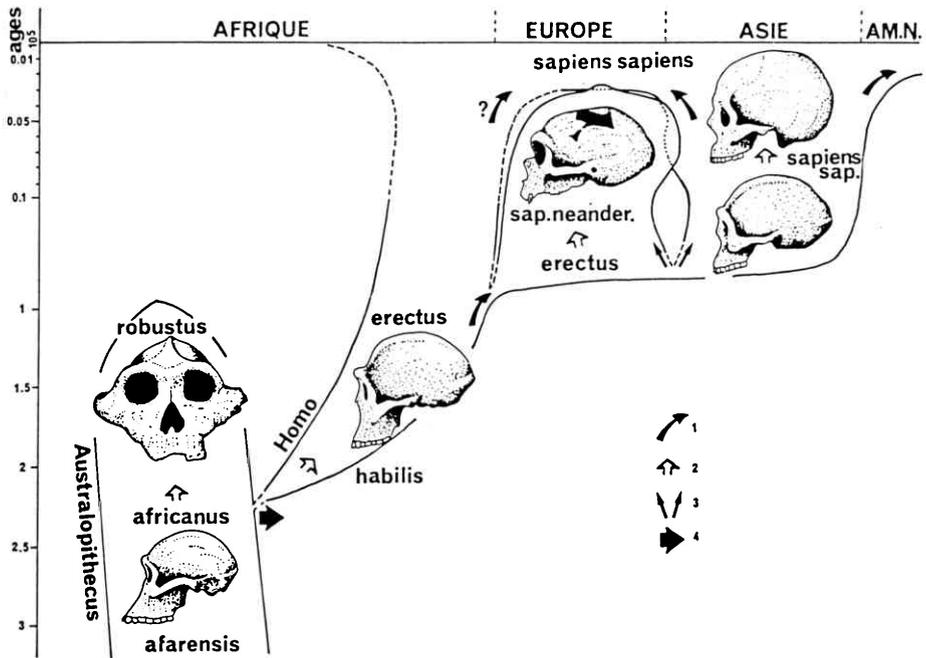


Fig. 2. - La lignée humaine : répartition stratigraphique et géographique (d'après Chaline 1985b).

3.1. Australopithecus. Le genre *Australopithecus* apparaît il y a environ 4 millions d'années. Il est caractérisé par une adaptation à la bipédie proche de celle de l'homme par opposition aux caractères morphologiques du crâne et de l'appareil masticateur qui restent non-humains. La lignée des australopithèques se serait éteinte il y a au moins 1 million d'années. Les différents types morphologiques ont généralement été considérés comme des espèces séparées : *A. afarensis*, *A. africanus*, *A. robustus* et *A. boisei*. A l'intérieur d'une même population, il existe un fort dimorphisme sexuel touchant à la fois la taille des individus et la robustesse des os (Wolpoff 1975, 1976; Chaline et Marchand 1976, 1977; Johanson *et al.* 1978). Devant les similitudes qui existent entre toutes ces espèces d'Australopithèques, on peut se demander s'il ne s'agit pas d'une seule chronoespèce où les paléoespèces reconnues représenteraient des stades évolutifs successifs (Chaline 1985a).

3.2. **Homo.** Le genre *Homo* apparaîtrait vers 2 millions d'années. Les premiers spécimens sont déjà caractérisés par une bipédie de type humain. L'accroissement rapide du volume cérébral associé à la réduction de la robustesse des os du crâne et de la face s'est poursuivi de *Homo habilis*-*H. erectus* à *Homo sapiens* de façon apparemment continue. Là encore il pourrait s'agir d'une seule chronospèce où les paléoespèces reconnues représenteraient des stades évolutifs successifs.

4. LE PARADOXE DES ESPECES JUMELLES

Les données de l'anatomie comparée, des chromosomes (Dutrillaux 1981) et de la biochimie (King et Wilson 1975 ; Romero-Herrera *et al.* 1979) ont permis d'établir des relations de parenté précises entre la lignée *Homo* et la lignée de *Pan* (*Pan troglodytes*, *Pan paniscus* et *Pan gorilla* = *Gorilla gorilla*). Cette comparaison est extrêmement intéressante car les changements évolutifs intervenus au cours des diverses spéciations sont visibles aux niveaux biochimique, chromosomique, ontogénétique et phénotypique.

4.1. **Au niveau biochimique**, King et Wilson (1975) ont étudié la génétique du chimpanzé et de l'homme par la comparaison des séquences des acides aminés et immunologiques. Les deux espèces ont des fibrinopeptides, des cytochromes c et des chaînes d'hémoglobine alpha, beta et gamma identiques. La distance génétique ($D = 0,62$) est très faible et correspondrait à celle que l'on observe entre des espèces jumelles de drosophiles ou de rongeurs. La comparaison des acides nucléiques par hybridation montre que le degré de différence entre les protéines de chimpanzé et d'homme est de 7.2 sites d'acides aminés pour 1000 substitutions. Pour ces auteurs, cela signifie que les séquences de polypeptides des deux espèces sont identiques à plus de 99 % ; la comparaison des protéines par électrophorèse confirme ce résultat. D'après ces données, le chimpanzé et l'homme peuvent donc être considérés, par leur constitution biochimique, comme deux espèces jumelles ou presque (Cronin *et al.* 1981).

4.2. **Au niveau chromosomique** (fig. 3), les travaux de Dutrillaux (1981) ont montré qu'il existe six remaniements chromosomiques permettant de séparer les cercopitèques des singes anthropomorphes. La lignée qui semble s'être individualisée la première au sein des anthropomorphes est celle de l'orang-outan qui présente deux remaniements inconnus dans les groupes *Pan* et *Homo*. Par la suite, il y aurait eu acquisition de deux remaniements communs à *Pan* et *Homo* avant que n'apparaissent trois remaniements propres au genre *Pan*. La lignée humaine se caractérise par un ensemble de huit remaniements (inversions péricentriques et addition de matériel) et par la fusion de deux chromosomes acrocentriques isolés chez *Pan* qui formeront chez l'homme le chromosome 2. Par les chromosomes, *Homo sapiens*, *Pan troglodytes*, *paniscus* et *Pan gorilla* ont entre eux de grandes similitudes. Dans l'état actuel des techniques de marquage, les mêmes bandes colorées (mais parfois inverses) sont connues chez *Pan* et *Homo*.

4.3. **Anatomie comparée.** La comparaison morphologique et fonctionnelle des systèmes ostéo-musculaires de l'homme et des singes met en évidence la grande

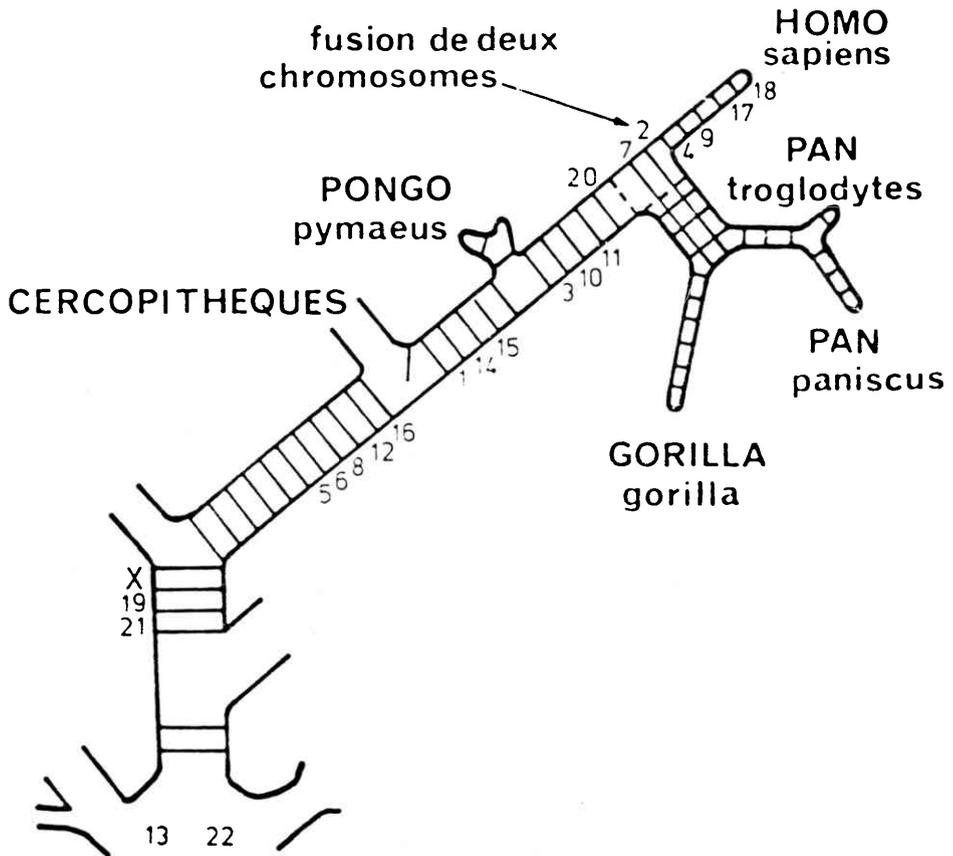


Fig. 3. - Relations de parenté entre *Pan* (*troglodytes*, *paniscus* et *gorilla*), et *Homo* fondées sur les données chromosomiques (d'après Dutrillaux 1981).

originalité des adaptations locomotrices chez les Hominidés. Le squelette des australopithèques est déjà très engagé dans la voie de la bipédie (White, *et al.* 1981), ce qui exclut, dans la lignée des Hominidés une adaptation à la vie arboricole, du moins un type d'adaptation proche de celui des Pongidés actuels (Berge 1984). Et c'est seulement avec le genre *Homo* que les différences crâniennes entre ce genre et *Pan* seront évidentes.

4.4. Le paradoxe des espèces jumelles. Il apparaît donc que des changements morphologiques considérables permettant l'acquisition de la bipédie ou la multiplication par trois du volume crânien se sont produits avec un minimum de changements génétiques et chromosomiques. Cette constatation fondamentale implique deux questions importantes. La première est d'ordre systématique : doit-on continuer à ranger dans trois genres différents (*Pan*, *Australopithecus* et *Homo*) des formes ayant de telles

similitudes génétiques, chromosomiques et parfois morphologiques? La seconde est d'ordre explicatif : par quel(s) processus peut-on passer d'un animal dit «semi-bipède» à un animal bipède à cerveau hypertrophié? C'est ce deuxième point que nous allons essayer de préciser.

5. HETEROCHRONIES DU DEVELOPPEMENT

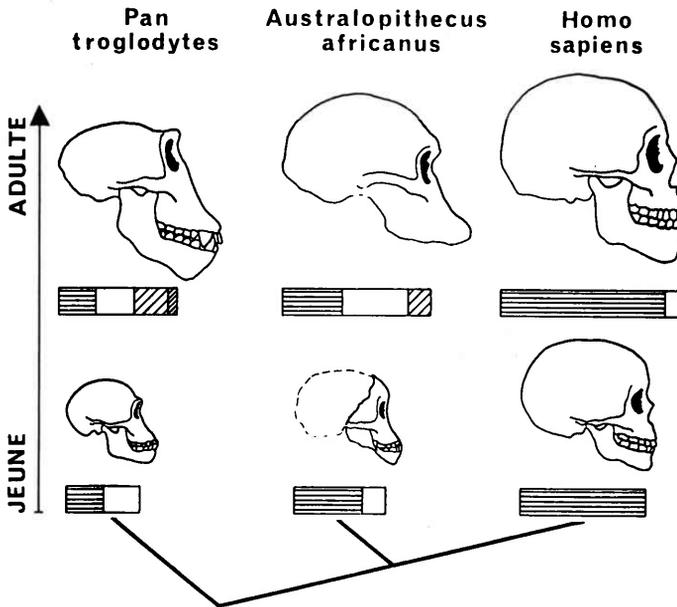


Fig. 4. - Comparaisons de la morphologie du crâne entre *Pan troglodytes*, *Australopithecus africanus* et *Homo sapiens*.

La forme du crâne adulte de l'homme est proche de celle d'un jeune chimpanzé. Cela suggère un processus néoténique. Les relations de parenté entre ces trois genres sont traduites par le cladogramme. Dans les cartouches les successions de stades ontogénétiques sont symbolisées par des traits horizontaux (jeune), des zones blanches (adolescent) et obliques (adulte).

5.1. Morphologie crânienne et néoténie (fig. 4). La comparaison du chimpanzé et de l'homme montre que la morphologie du crâne s'est profondément modifiée : augmentation de la capacité crânienne qui passe en moyenne de 400 à 1 400 cm³, disparition des superstructures crâniennes (crête occipitale chez les mâles et les femelles, crête sagittale chez les mâles), «comblement» de la constriction rétro-orbitaire, forte réduction du système masticateur. Malgré ces différences morphologiques évidentes, de nombreux auteurs admettent, à la suite de Bolk (1926), qu'un crâne humain peut dériver d'un crâne de structure pongidée par un processus néoténique. En effet, comme le crâne d'un jeune *Pan* est proche par sa morphologie d'un crâne

humain, il «suffit» d'un ralentissement accusé du développement somatique pour passer de la morphologie simienne à celle de l'homme. Mais curieusement, on a toujours oublié de souligner, ou presque (Gould 1982), que l'augmentation du volume crânien ne pouvait pas s'expliquer uniquement par la néoténie. En effet, si la néoténie était le seul processus en cause, nous aurions un crâne morphologiquement identique au nôtre, mais de volume inférieur. Il faut donc qu'un processus hypermorphique se soit surajouté à la néoténie pour expliquer cette forte augmentation de la capacité cérébrale (fig. 5). Cette hypermorphose est par ailleurs fortement suggérée par l'apparition d'une maturité sexuelle plus tardive dans le genre *Homo* ce qui implique une période de développement accrue avant d'atteindre le stade adulte. Ce serait donc la conjonction d'une néoténie (mode paedomorphique) et d'une hypermorphose (mode peramorphique; Alberch *et al.* 1979) qui a permis à *Homo sapiens* d'avoir le crâne qu'on lui connaît aujourd'hui.

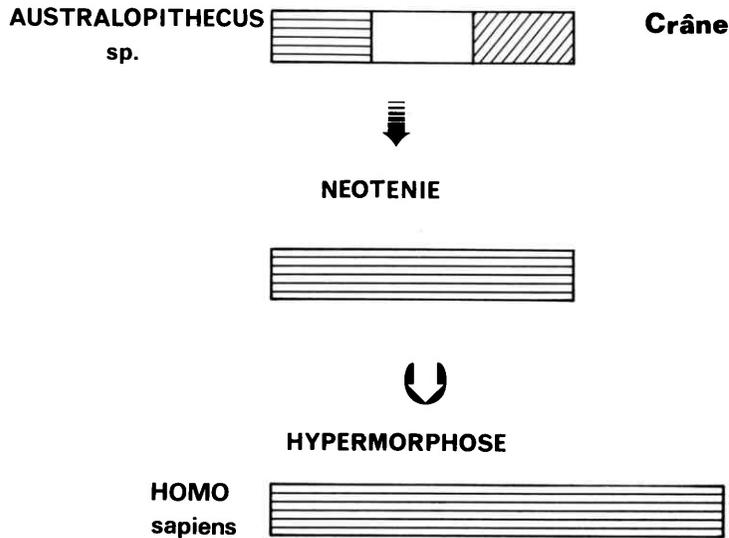


Fig. 5. - Développement néoténique et hypermorphique du crâne d'*Homo sapiens* à partir de l'ancêtre Pongidé «théorique», probablement proche de *Pan troglodytes*.

5.2. Bipédie. Etant donné que la restructuration de la morphologie crânienne peut être interprétée comme résultant d'une hétérochronie du développement (néoténie hypermorphique), on peut se demander si les changements intervenus dans la forme du bassin des Hominiidés ne sont pas explicables, eux aussi, en termes d'hétérochronies du développement. On peut considérer, en simplifiant, que les bassins des Pongidés (et du genre *Pan* en particulier) diffèrent des bassins d'Hominiidés (*Australopithecus* et *Homo*) par deux caractères majeurs (fig. 6) :

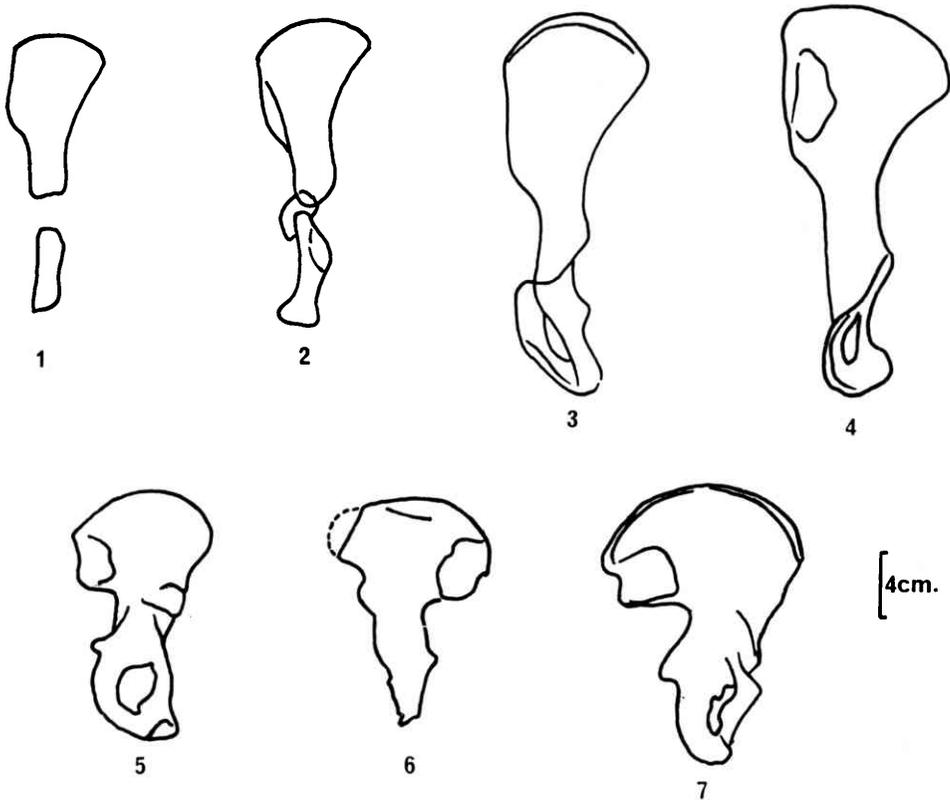


Fig. 6. - Comparaison des bassins de *Pan troglodytes* (1. foetus jeune, 2. foetus plus âgé, 3. juvénile, 4. adulte), d'*Australopithecus* (5. AL. 288, 6. STS 14) et d'*Homo sapiens* (7).

- forte réduction de la hauteur de l'ilion par rapport à la hauteur totale du bassin dans la lignée humaine;
- forte augmentation de la largeur de l'ilion par rapport à sa hauteur dans la lignée humaine.

Par quel(s) processus hétérochronique(s) peut-on espérer passer d'une morphologie de bassin à l'autre ?

. 1^{ère} constatation (fig. 7). Chez les Pongidés, la morphologie du bassin est acquise dès le stade foetal puisque l'ilion est déjà allongé et étroit. Chez un *Pan troglodytes* de 18 mois, la largeur de l'ilion représente en moyenne 54 % de sa longueur. Chez les individus juvéniles et adolescents cette valeur reste identique.

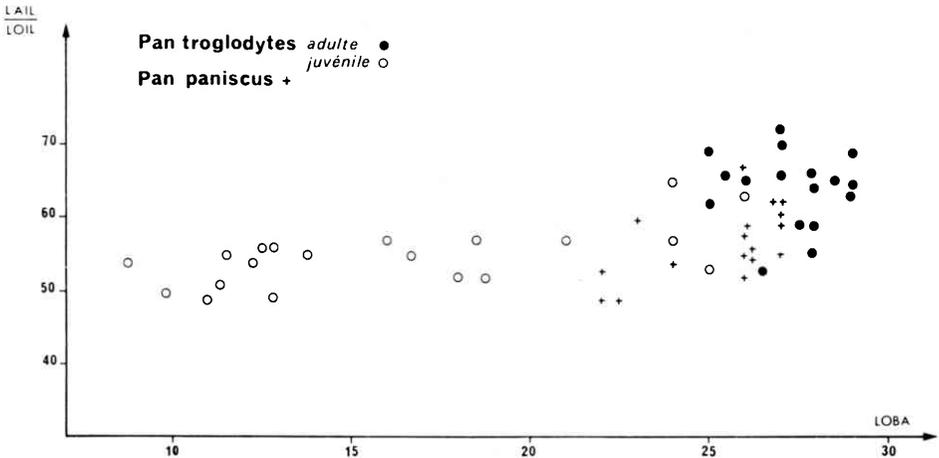


Fig. 7. - Modifications des proportions de l'ilion des chimpanzés (*Pan troglodytes* et *paniscus*) au cours de l'ontogénèses.

En abscisse, la longueur maximum du bassin en cm (LOBA); en ordonnée, la largeur maximale de l'ilion (LAIL) en pourcentage de la longueur de l'ilion (LOIL).

. 2^{ème} constatation (fig. 7). Chez les adultes de *Pan troglodytes* on observe une brutale augmentation de la largeur relative de l'ilion dont le rapport largeur/longueur passe de 54 à 65. De plus, la longueur de l'ilion diminue légèrement par rapport à la longueur maximale du bassin. Donc l'ilion d'un bassin de chimpanzé adulte (*Pan troglodytes*) présente plus de similitudes avec un ilion humain que celui du fœtus ou du juvénile de chimpanzé. Cela peut donc être interprété comme une légère tendance hominienne. Cette particularité morphologique de l'adulte pourra dans cette hypothèse apparaître précocement dans la séquence ontogénétique par une accélération du développement somatique et cela sans modification notable de la taille du bassin (fig. 8). Mais il faut également envisager la possibilité d'une innovation précoce dans l'embryon sans rapport avec une hétérochronie. Si cette interprétation des faits est exacte, cela veut dire que l'apparition de la bipédie, ou pour être plus précis, la possibilité de la bipédie, a pu se faire par hasard et se propager rapidement au sein d'une petite population isolée, dans la mesure où les changements apparus ne constituaient pas un handicap pour la survie de la population. On peut penser également que ce brutal changement a induit un ensemble de modifications morpho-fonctionnelles permettant l'adéquation des autres éléments du squelette impliqués dans la bipédie aux changements survenus dans la forme de l'ilion (modifications ostéo-musculaires de la chaîne articulaire).

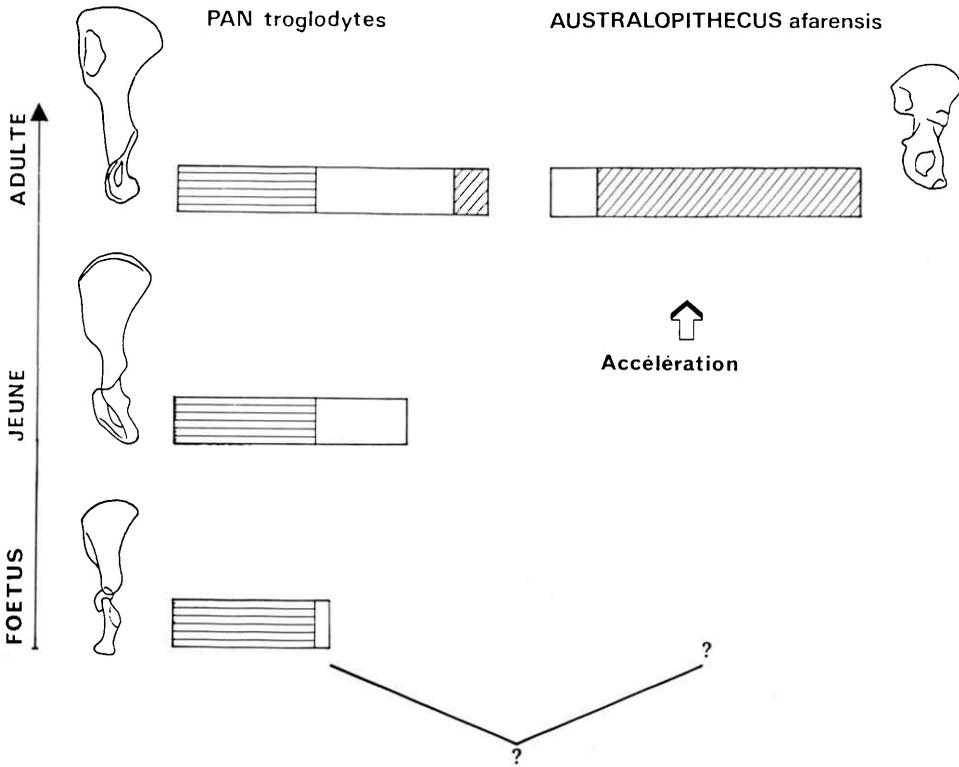


Fig. 8. - Développement ontogénétique de l'ilion de *Pan troglodytes* et comparaison avec celui d'*Australopithecus afarensis*.

Les hachures obliques symbolisent l'élargissement et le léger raccourcissement de l'ilion adulte chez *Pan troglodytes*. Le passage à une morphologie australopithèque ne semble possible que par une accélération ontogénétique du développement.

6. LA LIGNEE HUMAINE : PONCTUALISME ET GRADUALISME

Le modèle des équilibres ponctués défini par Eldredge et Gould (1972) est une hypothèse descriptive sur les modalités évolutives ; elle ne dit rien sur les processus de la spéciation. Elle postule seulement que celle-ci est rapide et donne naissance à une espèce morphologiquement stable jusqu'à son extinction. Dans ce modèle, le gradualisme n'existe pas (ou peu) et les images d'évolution graduelle observées sont interprétées comme les résultantes d'une succession de spéciations, de ponctuations, allant (par hasard?) dans le même sens. Mais parallèlement à ce travail, Gould (1977) (fig. 9) insistait sur l'importance des phénomènes d'hétérochronies du développement dans le monde vivant et fossile et démontrait comment, *par de simples*

décalages dans les séquences ontogénétiques, on pouvait obtenir des changements morphologiques parfois considérables. En associant ces deux hypothèses, il est apparu (Dommergues *et al.* 1986) que l'impact des processus hétérochroniques pouvait être soit brutal, soit progressif, et donner ainsi un aspect soit ponctué soit graduel aux changements morphologiques observés.

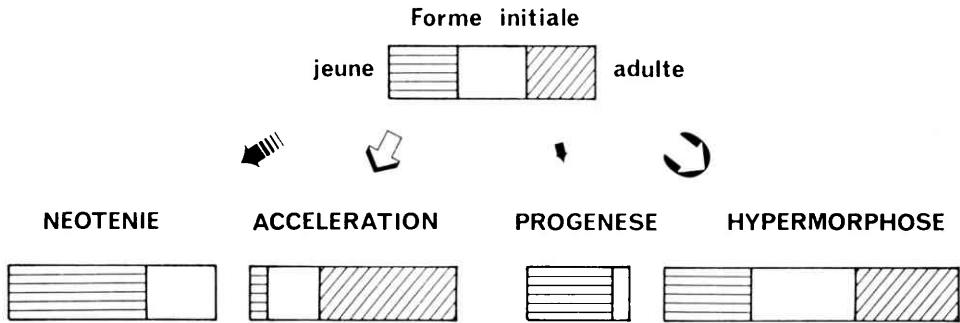


Fig. 9. - Types fondamentaux d'hétérochronies du développement (d'après Gould 1977; Dommergues *et al.* 1986).

Les cases à traits horizontaux, vides et obliques symbolisent des stades ontogénétiques différents qui se suivent depuis le jeune jusqu'à l'adulte.

6.1. Ponctualisme dans la lignée humaine s.l. L'histoire de la lignée humaine est caractérisée par deux événements majeurs qui semblent apparaître brutalement.

6.1.1. L'acquisition de la bipédie : la lignée australopithèque. Ce grand changement morphologique correspond à l'acquisition de nouvelles caractéristiques ostéo-musculaires et ligamenteuses utilisées dans la fonction de bipédie. Nous avons vu que l'induction de cette bipédie est probablement liée à un processus d'accélération (ou une innovation) dont les effets sur la morphologie du bassin (et des os associés) ont été considérables. On peut penser que le passage d'une morphologie pongidée à une morphologie australopithèque a dû se faire relativement vite étant donné que les contraintes locomotrices bipédie-arboricolisme sont totalement opposées dans les lignées hominiennne et pongidée.

6.1.2. L'augmentation du volume cérébral : la lignée *Homo*. Le passage du genre *Australopithecus* au genre *Homo* est surtout marqué par des modifications crâniennes : l'augmentation du volume cérébral, la diminution des superstructures, la réduction du prognathisme de la face supérieure, la position plus ventrale du *foramen magnum*. Tous ces caractères ont souvent été considérés comme les preuves d'une évolution néoténique (Bolk 1926; Gould 1977). D'après les archives paléontologiques, le passage d'un genre à l'autre semble avoir été brutal et associé à une néoténie hypermorphique ou, pour être encore plus précis, à une néoténie suivie rapidement d'une hypermorphose.

6.2. Gradualisme dans la lignée humaine *s.l.*

6.2.1. Gradualisme dans la lignée australopithèque. Les analyses effectuées sur l'ensemble des représentants du genre *Australopithecus* montrent :

— que la structure d'ensemble du crâne reste stable (fig. 10) (forte constriction rétro-orbitaire, crête sagittale chez les mâles, frontal très oblique, prognathisme, etc...).

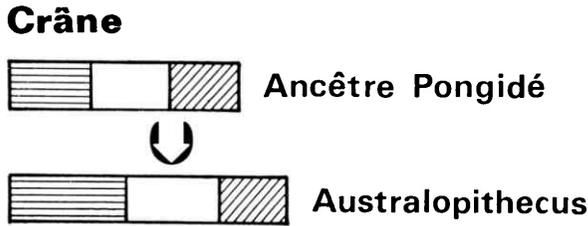


Fig. 10. - Evolution symbolique du crâne de l'ancêtre pongidé à *Australopithecus*.
Les changements morphologiques restent très faibles.

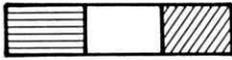
— que la structure d'ensemble du bassin reste identique depuis *A. afarensis* jusqu'à *A. robustus* (bassin et bipédie australopithèque). Pour les caractères bassin et structure crânienne on peut donc parler de stase. Les différences morphologiques les plus marquées existant entre *A. afarensis* et *A. robustus* semblent concerner la taille des individus, le volume cérébral (augmentation de 100 à 150 cm³) et les dents en moyenne plus fortes chez les derniers représentants du genre (Johanson et White 1979). Ces modifications seraient liées à une légère hypermorphose.

6.2.2. Gradualisme dans la lignée *Homo*. Les analyses effectuées sur l'ensemble des représentants du genre *Homo* montrent :

— que la morphologie crânienne (fig. 11) se modifie de façon considérable *mais non fondamentale* au cours de l'histoire du genre (disparition progressive de la constriction rétro-orbitaire, disparition brutale de la crête sagittale chez les mâles, frontal de plus en plus vertical, réduction du prognathisme, augmentation progressive du volume cérébral) (Cronin *et al.* 1981; Wolpoff 1984);

— que la morphologie d'ensemble du bassin reste constante tout au long de la lignée *Homo* (fig. 12) (Day 1982).

Crâne



Australopithecus sp.



NEOTENIE + HYPERMORPHOSE



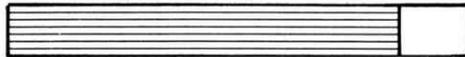
Homo habilis?



Homo habilis(1470-3733)



Homo erectus (P.8)



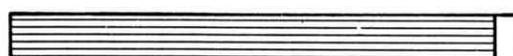
Homo erectus (Arago)



H.s.neandertalensis



H.s.n.



H.s.n.

} Palestine



H.s.sapiens

Fig. 11. - Evolution symbolique du crâne par néoténie hypermorphique dans la lignée *Homo*.

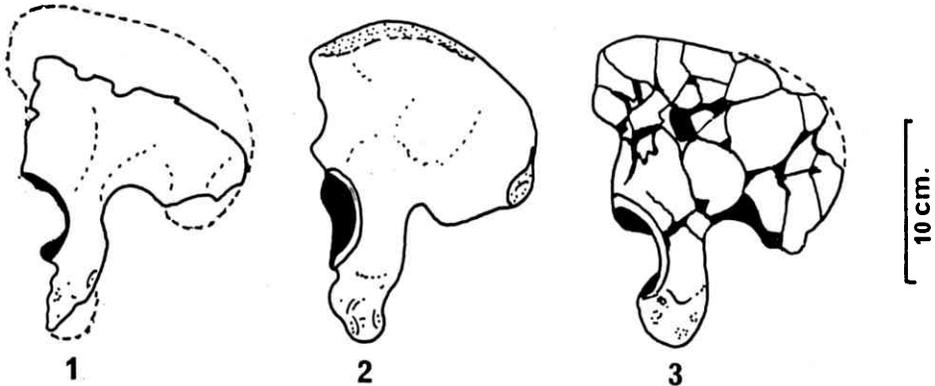


Fig. 12. - Morphologie des bassins de *Homo erectus* à *Homo sapiens*.

1. Oldoway OH28 (0.6Ma.); 2. Knmer-3 228 (1.6Ma.); 3. Arago 44 (0.35Ma.) (d'après Day 1982).

6.2.3. Nous avons vu que l'induction de la lignée *Homo* avait probablement été causée par une néoténie hypermorphique du crâne : les genres *Australopithecus* et *Homo* se distinguent alors pour le volume crânien. Mais ils se distinguent aussi l'un de l'autre par leur bassin puisque celui d'*Homo* a, par rapport à celui d'*Australopithecus*, une plus grande longueur antéro-postérieure. Dans plusieurs travaux récents (Berge et Ponge 1983 ; Berge 1984 ; Berge *et al.* 1984) Berge a montré, par une étude fonctionnelle obstétricale du bassin des Australopithèques, que la parturition, dans cette lignée, impliquait déjà des contraintes fœto-maternelles élevées, même si le nouveau-né ne pouvait avoir une tête supérieure en taille à celle d'un chimpanzé. Dans le genre *Homo*, étant donné que l'orifice du bassin permet le passage d'un nouveau-né à tête plus large, on est en droit de se demander si l'induction provoquée par la néoténie hypermorphique du crâne, et qui caractériserait l'origine du genre *Homo*, n'est pas *a posteriori* responsable des nouvelles modifications morpho-fonctionnelles du bassin qui caractérisent elles aussi le genre *Homo*. On constate encore que la structure du genou (Tardieu 1983) dans le genre *Homo* diffère de celle observée dans le genre *Australopithecus*. Il y aurait donc là aussi la trace de changements brusques, peut-être contemporains des modifications du bassin. Enfin on peut se demander si la néoténie du crâne, en prolongeant la position fœtale du *foramen magnum* à un stade ontogénétique de plus en plus adulte, n'est pas responsable de la restructuration de l'axe vertébral (et par conséquent du bassin) observée dans le genre *Homo*.

7. CONCLUSIONS

Si on associe dans une même synthèse les modalités évolutives (gradualisme et ponctualisme) aux processus (hétérochronies du développement), on peut proposer de comprendre l'évolution humaine de la façon suivante :

7.1. Une première ponctuation, induite par une modification brutale de l'ilion, permettrait l'acquisition de la bipédie australopithèque : origine du genre *Australopithecus*.

7.2. Le gradualisme observé dans ce genre résulterait d'une légère hypermorphose entraînant en particulier une augmentation de la taille des dents (mégadontie).

7.3. Une deuxième ponctuation induite par une néoténie hypermorphique permet l'accroissement de la capacité crânienne : origine du genre *Homo*. Mais la brusque augmentation de ce volume crânien aurait eu comme conséquence secondaire un « remodelage » du bassin Australopithèque aboutissant au bassin humain, stable ou presque, depuis les débuts de la lignée *Homo* (Day 1982).

7.4. Le gradualisme observé pour le crâne dans cette lignée résulte aussi de la néoténie hypermorphique. Chez l'homme actuel, on constate que la néoténie a fini par masquer totalement (chez les femelles) ou partiellement (chez les mâles) les effets de l'hypermorphose (réapparition possible du torus ou du frontal oblique vers l'arrière en fin de croissance).

7.5. L'existence des sous-espèces probables *Homo sapiens neanderthalensis* en Europe et *Homo sapiens sapiens* en Asie et en Afrique illustre bien le modèle de diver-

gence graduelle entre deux populations à grands effectifs (modèle en haltère; Mayr 1982; Chaline 1984) qui aboutit, en général, à deux sous-espèces distinctes. De plus, le remplacement des néandertaliens par les *Homo sapiens sapiens* au Pléistocène supérieur (fig. 2) est une assez bonne illustration, au niveau des sous-espèces, du modèle des équilibres ponctués (*sensu* Eldredge et Gould 1972).

7.6. Si on replace l'évolution des Hominidés dans un cadre plus large intégrant les singes anthropomorphes, on peut tenter d'expliquer la diversification observée en termes d'hétérochronies du développement. Les relations de parenté tirées des données anatomiques, chromosomiques (fig. 3) et biochimiques suggèrent de prendre *Pan troglodytes* comme standard de référence.

7.6.1. Dans cette hypothèse, *Pan paniscus* apparaît, tant par son bassin que par son crâne, comme légèrement progénétique (fig. 13).

7.6.2. Le développement ontogénétique est source de variations intraspécifiques. Par exemple, par une légère néoténie on obtiendrait un bassin de même taille, mais de morphologie plus juvénile, ce qui correspond à certains variants de *Pan troglodytes* (fig. 13).

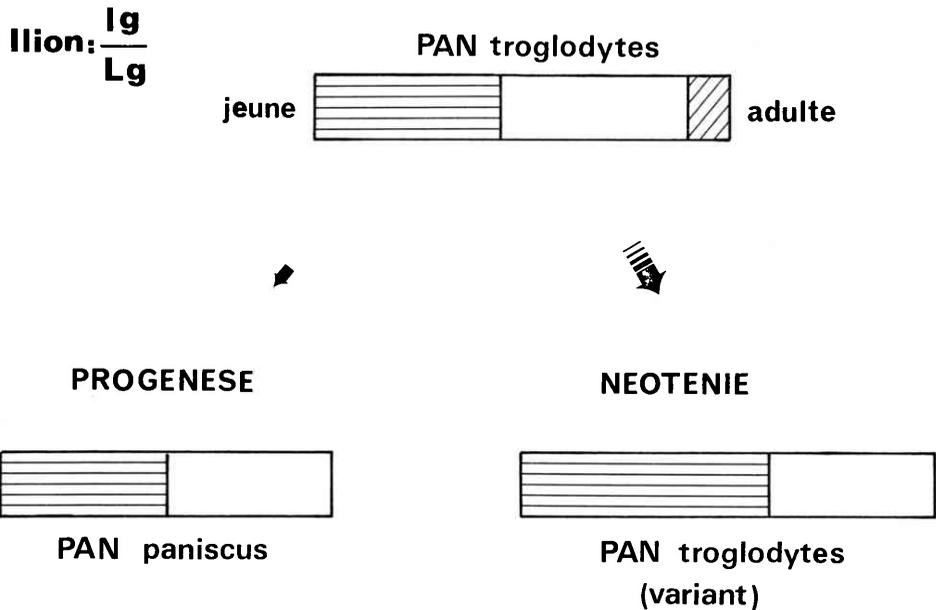


Fig. 13. - Relations de parenté entre *Pan troglodytes* et *Pan paniscus*.

La comparaison des bassins suggère que *Pan paniscus* est légèrement progénétique par rapport à *Pan troglodytes*. Il en serait de même pour les crânes.

7.6.3. Un développement hypermorphologique se traduit par un bassin de grande taille où l'ilion est relativement large et court, mais dont la structure reste de type pongidé. C'est ce que l'on observe chez *Pan gorilla*, dont le crâne et le fort dimorphisme sexuel semblent également la conséquence d'une hypermorphose (fig. 14).

7.6.4. La figure 15 synthétise l'ensemble des données relatives aux singes anthropomorphes fondées sur des relations de parenté et celles des hominidés établies sur des relations phylétiques plus claires évoquées plus haut.

7.7. L'évolution des diverses lignées montre la grande diversité des processus et des modalités évolutives se développant en séquences polyphasées où se succèdent des ponctuations et des phases graduelles. Elle constitue un test extrêmement positif du concept de spéciation et évolution polyphasée proposée par Chaline (1984).

8. A la question posée au début de ce travail : « gradualisme *ou* ponctualisme? », il faut donc répondre par ponctualisme *et* gradualisme. Cette conclusion montre clairement que le débat entre le gradualisme et le ponctualisme est un problème qu'il faut désormais dépasser.

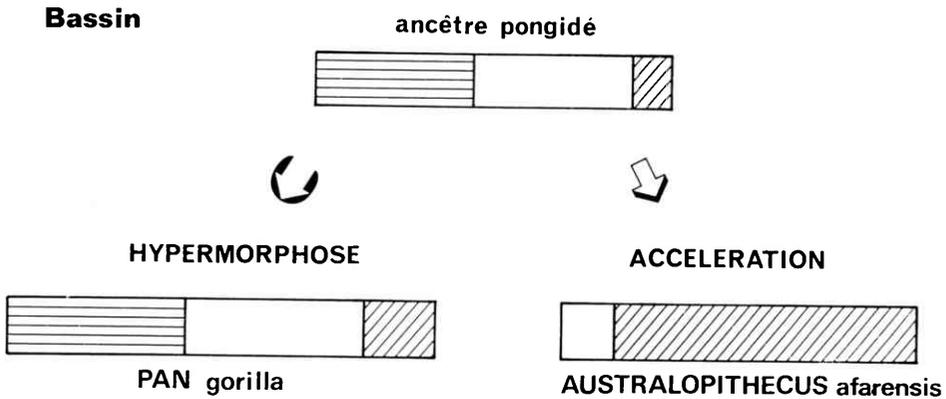


Fig. 14. - Relations de parenté entre l'ancêtre pongidé assimilé à *Pan troglodytes*, *Pan gorilla* et *Australopithecus afarensis*.

La comparaison des bassins suggère que *Pan gorilla* est hypermorphique par rapport à *Pan troglodytes*. Il en va de même pour les crânes. La morphologie du bassin d'*A. afarensis* peut-être dérivée d'une forme pongidée proche de *Pan troglodytes* par une accélération ontogénétique. Il n'en est pas de même pour les crânes.

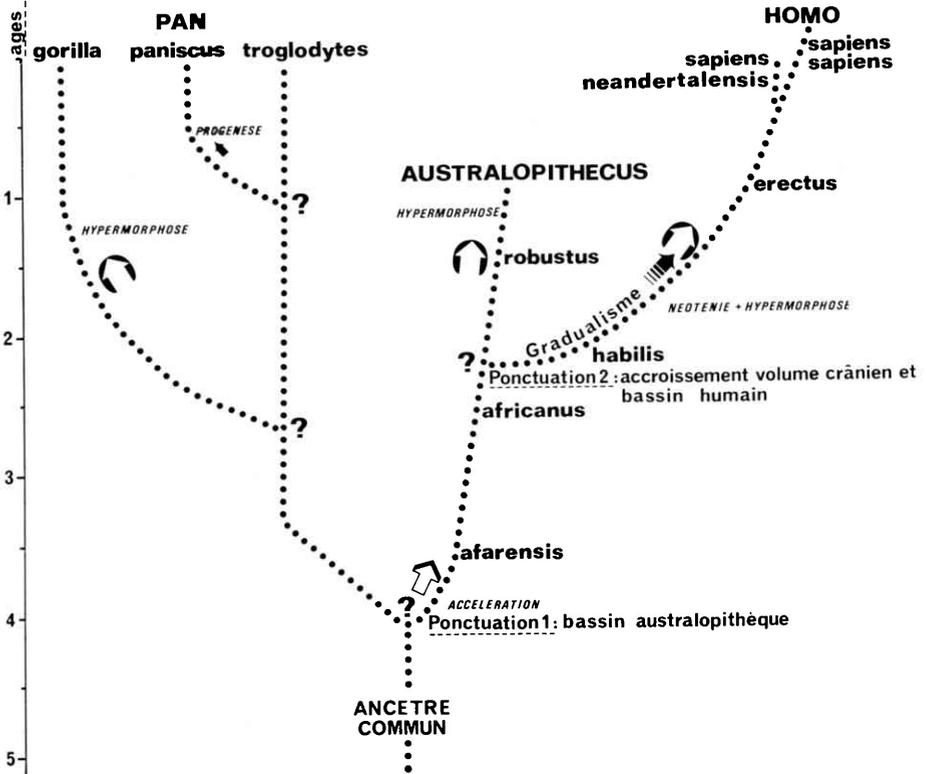


Fig. 15. - Schéma montrant les relations phylétiques entre *Australopithecus* et *Homo* et les relations de parenté entre les trois espèces du genre *Pan*.

Ce schéma souligne les relations qui existent entre les processus hétérochroniques du développement et les modalités évolutives (ponctualisme et gradualisme). La première ponctuation associée ici à une accélération pourrait également résulter d'une innovation précoce.

Remerciements

Nous adressons nos plus vifs remerciements à Mr A. Gordon qui a réalisé les radiographies des fœtus de chimpanzé au Laboratoire d'Anatomie Comparée du Muséum, Mr Renous qui a recherché le matériel et Mr J.P. Gasc qui nous a permis d'accéder à cette collection. A Dijon, nous remercions Mr A. Godon pour les photographies, Mme A. Bussière qui a tramé les dessins, Mmes M.F. Jamelin-Crouzet et C. Fourcault qui ont assuré la frappe. Nous n'oublions pas nos collègues paléontologistes de l'U.A. 157, en particulier B. David, J.L. Dommergues et B. Laurin, pour les discussions et échanges d'idées fructueux sur les problèmes des hétérochronies du développement. Cette recherche est subventionnée par le C.N.R.S. (U.A. CNRS. 157) et réalisée dans le cadre du programme « Ontogenèse et Evolution » de l'A.T.P. Evolution.

BIBLIOGRAPHIE

- ALBERCH, P., S.J. GOULD, G.F. OSTER et D.B. WAKE
1979 Size and shape in ontogeny and phylogeny.
Paleobiology, **5(3)** : 296-317.
- BERGE, C.
1984 Multivariate analysis of the pelvis for Hominids and other extant Primates :
Implications for the locomotion and systematics of the different species of Australopithecines.
J. hum. Evol., **13** : 555-562.
- BERGE, C., R. ORBAN-SEGEBARTH et P. SCHMID.
1984 Obstetrical interpretation of the Australopithecine pelvic cavity.
J. hum. Evol., **13** : 573-587.
- BERGE, C. et J.F. PONGE
1983 Les caractéristiques du bassin des Australopithèques (*A. robustus*, *A. africanus*
et *A. afarensis*) sont-elles liées à une bipédie de type humain ?
Bull. Mém. Soc. Anthropol. Paris, 13^e s., **10** : 335-354.
- BOLK, L.
1926 *Das Problem der Menschwerdung*.
Iena, Gustav Fischer : 1-44.
- CHALINE, J.
1972 Les rongeurs du Pléistocène moyen et supérieur de France.
Cahiers de Paléontologie, CNRS, Paris : 1-410.
1984 Le concept d'évolution polyphasée et ses implications.
Géobios, **17(6)** : 783-795.
1985a Une nouvelle conception de la formation des espèces et ses conséquences dans
l'interprétation de l'évolution.
Le Courrier du C.N.R.S., **59** : 23-24.
1985b *L'histoire de l'homme et des climats au Quaternaire*.
Paris, Doin, 1-375.
- CHALINE, J. et D. MARCHAND
1976 Une solution biologique au problème des Australopithèques.
Bull. Mus. Anthropol. Préhist. Monaco, **20** : 5-26.
1977 Une solution biologique au problème des Australopithèques ?
La Recherche, **76** : 270-272.
- CRONIN, J.E., N.T. BOAZ, C.B. STRINGER et Y. RAK
1981 Tempo and mode in hominid evolution.
Nature, **292** : 113-122.
- DAY, M.H.
1982 The *Homo erectus* pelvis : punctuation or gradualism In H. de Lumley (éd.) :
L'Homo erectus et la place de l'homme de Tautavel parmi les hominidés fossiles.
1^{er} Congrès intern. Paléontologie humaine : 411-421.
- DOMMERMUES, J.L., B. DAVID et D. MARCHAND
1986 Les associations ontogénèse-phylogénèse : applications paléontologiques.
Géobios, (à paraître).

DUTRILLAUX, B.

- 1981 Approche cytogénétique de la position phylétique de l'homme.
Pontificae Academiae Scientiarum Scripta varia, **50** : 171-183.

ELDREDGE, N. et S. J. GOULD

- 1972 Punctuated equilibria : an alternative to phyletic gradualism.
In T.M.S. Schopf (éd.) : *Models in Paleobiology*. San Francisco, Freeman, Cooper and Co. : 82-115.

GENERMONT, J. et V. MACHELON

- 1983 Variabilité génétique et barrières d'isolement reproductif au sein du complexe d'espèces jumelles *Euplotes vanus* (Ciliés, Hypotriches) : signification évolutive des complexes d'espèces jumelles.
In J. Chaline (éd.) : *Modalités, rythmes et mécanismes de l'évolution biologique*. Paris, CNRS : 267-271.

GOULD, S.J.

- 1977 *Ontogeny and phylogeny*.
Harvard Univ. Belknap Press : 352-409.
- 1982 *Le pouce du Panda*.
Paris, Grasset : 1-318.

GOULD, S.J. et N. ELDREDGE

- 1977 Punctuated equilibria : the tempo and mode of evolution reconsidered.
Paleobiology, **3(2)** : 115-151.

JOHANSON, D.C., T.D. WHITE et Y. COPPENS

- 1978 A new species of the genus *Australopithecus* (Primates : Hominidae) from the Pliocene of Eastern Africa
Kirtlandia, **28** : 1-14.

JOHANSON, D.C., T.D. WHITE

- 1979 A systematic assessment of early African Hominids.
Science, **202** : 321-330.

JUNGERS, W.L. et R.L. SUSMAN

- 1984 Body size and skeletal allometry in African apes *In* Susman R.L. (éd.) : *The pygmy Chimpanzee. Evolutionary biology and behavior*.
New-York, Plenum Press : 131-177.

KING, M.C. et A.C. WILSON

- 1975 Evolution at two levels in human and chimpanzees.
Science, **188** : 107-116.

Mc HENRY, H.M.

- 1984 The common ancestor. A study of the postcranium of *Pan paniscus*, *Australopithecus*, and other Hominoids.
In Susman, R.L. (éd.) : *The pygmy Chimpanzee. Evolutionary biology and behavior*.
New-York, Plenum Press : 201-230.

MAYR, E.

- 1982 Processes of speciation in animals.
In Alan R. Liss (éd.) : *Mechanisms of speciation*.
New-York : 1-19.

ROMERO-HERRERA, A.E., N. LIESKA, M. GOODMAN et E. SIMONS

- 1979 The use of amino acid sequence analysis in assessing evolution.
Biochimie, **61** : 767-779.

- SHEA, B.T.
1984 An allometric perspective on the morphological and evolutionary relationships between pygmy (*Pan paniscus*) or common (*Pan troglodytes*) chimpanzees. In Susman R.L. (éd.) : *The pygmy Chimpanzee. Evolutionary biology and behavior*. New-York, Plenum Press : 89-130.
- TARDIEU, C.
1983 L'articulation du genou. *Cahiers de Paléontologie, C.N.R.S., Paris* : 1-106.
- WHITE, T.D., D.C. JOHANSON et W.H. KIMBEL
1981 *Australopithecus africanus* : its phyletic position reconsidered. *South African Journal of Science*, 77 : 445-470.
- WOLPOFF, M.H.
1975 Sexual dimorphism in the Australopithecines. In R.H. Tuttle (éd.) : *Paleoanthropology : Morphology and Paleocology*. The Hague, Mouton : 245-284.
1976 Primate models for australopithecine sexual dimorphism. *Amer. J. phys. Anthropol.*, 45 : 497-510.
1984 Evolution in *Homo erectus* : the question of stasis. *Paleobiology*, 10(4) : 389-406.

Adresse des auteurs :

- Berge, C. Equipe CNRS 246. Laboratoire d'Anatomie Comparée, Muséum National d'Histoire Naturelle — 55, Rue de Buffon — 75005 Paris, FRANCE.
- Chaline, J. Centre de Géodynamique sédimentaire et Evolution géobiologique — U.A. CNRS 157 et Laboratoire de Préhistoire et Paléoécologie du Quaternaire de l'EPHE — Institut des Sciences de la Terre de l'Université de Dijon — 6, Bd Gabriel — 21100 Dijon, FRANCE.
- Marchand, D. Centre de Géodynamique sédimentaire et Evolution géobiologique — U.A. CNRS 157 — Institut des Sciences de la Terre de l'Université de Dijon — 6, Bd Gabriel — 21100 Dijon, FRANCE.