

SUGGESTIONS DE LA PALEONTOLOGIE ET DE LA BIOCHIMIE RELATIVES A L'EVOLUTION DES PRIMATES CENOZOIQUES

par Ed. BONÉ (*)

RESUME. - Au cours des vingt dernières années, une moisson de données nouvelles a été engrangée au bénéfice d'une meilleure compréhension de l'évolution de l'ordre des Primates : accumulation de matériel paléontologique d'une part, permettant l'analyse morphologique de très nombreux catarrhiniens fossiles; travaux moléculaire de l'autre, avec l'appréciation qu'ils permettent des parentés éventuelles entre l'ADN et les protéines des représentants actuels des divers genres et familles concernés.

Deux hypothèses ont été proposées, apparemment incompatibles, à propos de la séparation des Hominidés du reste des Catarrhiniens : l'ancêtre commun est situé par les uns vers 20 MA, par les autres vers 5-7 MA, selon qu'on utilise davantage l'argument paléontologique ou qu'on accorde plus d'importance aux suggestions de la biochimie.

La réinterprétation des documents fossiles attribués au genre *Ramapithecus* (7-16 MA) permet de réconcilier les deux approches : les plus récents travaux invitent en effet à considérer *Ramapithecus* non comme le "plus ancien hominidé" connu, mais plutôt comme un hominoïde, situé par conséquent dans l'ascendance des singes ou dans l'ascendance des singes et de l'homme à la fois.

1. Divers problèmes se posent au biologiste préoccupé de comprendre la position systématique et la proximité relative de divers genres de Primates qu'il rencontre dans la faune actuelle et les couches fossilifères. Il y a d'abord à reconstituer la phylogénèse du groupe, c'est-à-dire à restituer aussi fidèlement que possible le cheminement, les points singuliers de divergence des taxa, la ramification progressive ayant donné origine aux familles et aux genres graduellement individualisés, dont l'ensemble propose l'arbre phylétique probable. Il y a ensuite ou parallèlement à dater avec la meilleure approximation possible les diverses pièces exhumées par la paléontologie.

Pendant de longues années, la paléontologie et l'anatomie comparée furent seules à pouvoir prétendre à la reconstitution phylétique. La géologie stratigraphique et la chronologie radiométrique surtout proposaient l'instrument le plus adéquat de la datation souhaitée. Depuis moins de vingt ans pourtant, la biochimie moléculaire, en particulier l'étude des séquences protéiques et l'hybridation de la molécule d'ADN se sont appliquées avec un succès certain au double problème des relations de parenté des divers Primates récents et, par voie de conséquence, de la chronologie de la divergence de leurs lignées respectives.

Or la comparaison des conclusions de la paléontologie et de la biochimie ne laisse pas de poser de graves points d'interrogation. Sans doute les arbres phylétiques bâtis par l'une et l'autre science sont-ils fondamentalement les mêmes, tant qu'il s'agit de situer les grandes unités : Prosimiens, Platythiriens, Catarrhiniens voire Cercopithécidés par rapport aux Pongidés. Au demeurant la documentation paléontologique disponible aux époques reculées du Paléogène est-elle trop fragmentaire pour lui permettre de contredire avec autorité les données proposées par la biochimie. Mais il en va très différemment des époques plus récentes Mio-Pliocène de l'évolution des Primates, en particulier quand il s'agit de la ou des divergences intervenues à propos des ancêtres relativement immédiats de l'Homme et des grands Singes asiatiques et africains.

Jusqu'il y a peu, la perspective classique, essentiellement paléontologique de l'évolution des Primates supérieurs supposait un ancêtre commun à l'Homme et aux grands Singes, à découvrir il y a 15-30 millions d'années au sein du complexe dryopithécien.

2. Depuis un quart de siècle, la recherche relative à la phylogénèse des Primates et particulièrement de la famille des

(*) Université Catholique de Louvain, Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés et de Paléontologie humaine, place Louis Pasteur 3, B-1348 Louvain-la-Neuve (Belgique).

Hominidés a connu de nombreux développements : paléontologie, anatomie comparée, biochimie et science du comportement ont apporté leur contribution féconde et originale, renouvelant fondamentalement la perspective classique héritée des pionniers au lendemain de la guerre.

Quoiqu'il en soit des mécanismes invoqués et de leur aptitude encore discutée à rendre compte de toute la dérive phylétique et du processus hominisant en particulier, la perspective est demeurée foncièrement évolutive, confirmant et précisant en bien des instances les hypothèses darwiniennes et les intuitions qui les suggéraient. Mais une question irritante se pose pourtant aux spécialistes de la primatologie évolutive, opposant obstinément deux écoles : il s'agit du problème de la divergence instaurée entre Pongidés et Hominidés. Selon les uns, tenants de l'hypothèse de la séparation précoce des phyla, les grands Singes supérieurs actuels et l'Homme descendent toujours d'un ancêtre commun qu'il faut situer à quelques 20 MA d'ici; selon les autres - et ils optent pour l'hypothèse d'une bifurcation tardive - la coupure Pongidés-Hominidés ne serait intervenue qu'il y a 5 ou 7 MA seulement.

Essentiellement et sans trop de nuances, on peut dire que c'est la paléontologie et plus précisément les découvertes concernant *Ramapithecus* qui fournissent les plus solides arguments de la première hypothèse, tandis que la biochimie et la similitude des séquences ADN et protéines constituent aux yeux des tenants de la bifurcation tardive la preuve irréfutable de leur thèse. Se fondant en effet sur les taux de modification des chaînes protéiques connus par ailleurs, ils prétendent avoir des raisons suffisantes d'estimer que l'identité de près de 99% reconnue à ce propos entre le Chimpanzé et l'Homme ne permet pas de rejeter au-delà de 5 à 7 MA la séparation de leurs ancêtres respectifs.

3. L'interprétation correcte de *Ramapithecus* (daté sur base du K-A à 10-14 MA) est donc une donnée-clé : c'est sa situation parmi les Hominidés qui fait difficulté. Qu'on puisse légitimement revoir sa position systématique et en faire plutôt un Hominoïdé, ancêtre des Singes ou des Singes et de l'Homme à la fois, mais étranger au processus proprement hominisant, et les conclusions biochimiques rejoignent sans peine les données de la paléontologie.

Ramapithecus n'est pas un nouveau venu pour les paléontologistes. Découvert en 1932 à Haritalyangar, au Nord de l'Inde, dans les horizons de Nagri des Siwaliks, le type, un modeste fragment maxillaire, est à l'époque décrit par LEWIS. Le caractère lacunaire interdit à ce moment de lever beaucoup de questions au sujet de cette pièce assez banale, rangée parmi les Dryopithèques, comme un simple Hominoïdé. Ce n'est que 30 ans plus tard et au-delà, avec la découverte de *Kenyapithecus wickeri*, à Fort Ternan au Kenya, et la réinterprétation globale d'un vaste matériel épars dans divers musées du monde, que SIMONS (1961) propose un regroupement, sous le genre *Ramapithecus* et l'unique espèce

punjabicus de nombreuses pièces précédemment attribuées à neuf formes au moins : *Ramapithecus brevirostris*, *Ramapithecus lufengensis*, *Dryopithecus punjabicus* et *keiyuanensis*, *Bramapithecus thorpei* et *sivalensis*, *Kenyapithecus wickeri*, *Rudapithecus hungaricus*, *Graecopithecus freyburgi* et *Sivapithecus alpani*.

Ces pièces (il en est une centaine aujourd'hui) proviennent donc du Pakistan et de l'Inde septentrionale, du Yunnan, du Kenya et plus récemment de Hongrie, Grèce et Turquie, voire du Wurtemberg, ce qui représente une distribution géographique essentiellement eurasiatique, voire africaine.

Les datations radiométriques pratiquées dans les horizons de Chinji et Nagri par la méthode K-A proposent selon les cas une ancienneté de 10 à 14 MA, correspondant donc au Miocène supérieur ou moyen; certains spécimens toutefois pourraient être un peu plus jeunes et dater du Pontien, soit Pliocène inférieur.

SIMONS, qui est à l'origine de cette réinterprétation fondamentale, a publié dans les années '60 une série d'articles justifiant la nouvelle position systématique de *Ramapithecus* parmi les Hominidés. Arcade dentaire parabolique, incisives supérieures et canines, face orthognathe, allure corrélative basse et robuste de la mandibule, réduction des prémolaires : ces éléments suggéraient de situer le type original d'Haritalyangar sur le versant hominidé des Primates. Le dessin de la crénulation des dents jugales est moins compliqué que chez les Dryopithèques; les tubercules plus largement espacés et plus bas, la fovea centrale plus large; la présence d'une fosse canine plus grande et relativement basse, le palais voûté, le rostre nettement plus court, l'épaisseur de la couche d'émail surtout autorisait une proximité d'avec *Australopithecus*.

Par ailleurs, dans les mêmes couches et les mêmes horizons, il était illogique de supposer deux espèces sympatriques distinctes, toutes deux représentant des précurseurs des Hominidés mais dont l'une ne comporterait que des éléments maxillaires et l'autre des éléments mandibulaires : voilà qui justifiait la mise en pool des diverses formes sous la même espèce *Ramapithecus punjabicus*. On soulignait encore de part et d'autre le point d'insertion de l'arcade zygomatique (au niveau de la première molaire supérieure), le plus grand diamètre vestibulo-lingual de la canine supérieure, l'absence de diastème, la compaction des dents jugales et les facettes d'usure latérale, la P3 non sectoriale, le médiocre diamètre mésio-distal de la M3.

On ne possède pratiquement aucun élément significatif de la calotte crânienne proprement dite et c'est une lacune considérable; rien non plus du squelette post-crânien axial et bien peu d'éléments du squelette appendiculaire. Voilà pour la paléontologie de *Ramapithecus*.

D'importantes et parfois très explicites considérations ont été toutefois proposées sur le milieu écologique des *Ramapithèques* et sur leur régime alimentaire.

4. Dans les mêmes années, surtout avec les travaux de SARICH et WILSON, la biochimie a mis au point des techniques complexes tendant à préciser la ressemblance immunologique entre les albumines sériques de l'Homme et des Singes. On mesure le degré de réaction entre anticorps et antigènes respectifs (via la sensibilité déterminée chez le lapin aux albumines d'une espèce de Primates et l'exposition des albumines d'une autre aux anticorps ainsi obtenus). La différence entre les espèces s'exprime en degré de distance immunologique. On suppose que le degré d'évolution des molécules a été relativement lent et surtout constant dans les diverses lignées. La différence immunologique exprimerait ainsi le degré de relation génétique entre les différents genres ou espèces. On prend comme date de la divergence initiale des Prosimiens et Simiens le repère de 60 MA. D'après cette méthode Catarhiniens et Platyrhiniens auraient divergé il y a 36 MA. Les Cercopithécidés se séparent il y a quelques 22 MA du reste des Hylobatidés et des Pongidés. Ces premiers efforts, encore balbutiants, ont été progressivement perfectionnés et la technique paraît aujourd'hui suffisamment mise au point.

Présentement, ces méthodes nouvelles de reconstitution de la phylogenèse fondées sur la comparaison des séquences protéiques héritées et sur les résultats de l'hybridation de la molécule d'ADN ébranlent sur plusieurs points les conclusions de la paléontologie. Notamment :

- a) les genres Pan, Gorilla et Homo n'auraient divergé les uns des autres qu'à une date beaucoup plus récente que traditionnellement admise. La sérologie propose l'estimation de 9 (5-14) MA; date incompatible bien entendu avec l'affirmation de la paléontologie faisant de *Ramapithecus* un premier Homini-dé, à 10 et 14 MA.
- b) par ailleurs, les études biochimiques dont il est question proposent deux processus indépendants de divergence pour l'ensemble des grands Primates et de l'Homme. Les trois genres Pan, Gorilla et Homo manifestent une proximité mutuelle beaucoup plus grande que chacun ne l'exprime vis-à-vis de Pongo. On en conclut une explosion plus ancienne du tronc initial (il y a peut-être 13 (11-15 MA) dont seraient sortis d'une part la lignée de l'Orang et d'autre part le groupe encore suffisamment homogène de l'Homme et des grands Singes africains, Chimpanzé et Gorille. Au point que GOODMAN (1975) a estimé pouvoir parler de la famille des Hominidae (l'Homme et les grands Singes anthropoïdes) au sein de laquelle il distinguait deux sous-familles : Ponginés (Pongo) et Hominidés (Pan, Gorilla et Homo). Le vocabulaire est sans doute inhabituel et peut être trop excessif pour être adopté, mais il est révélateur de la profondeur du débat.

5. Pourtant, depuis quelques années, le statut de *Ramapithecus* est une nouvelle fois mis en question. DOOLITTLE, GREENFIELD, LOWENSTEIN, PILBEAM et SIMONS lui-même, dans un symposium récent organisé par

l'Académie Pontificale des Sciences (1982)*, s'accordaient pour exclure la possibilité de faire de *Ramapithecus* un Homini-dé.

Les arguments paléontologiques invoqués depuis quelques 20 ans sont reconnus fragiles : l'épaisseur de la couche d'email ne paraît pas phylétiquement bien probante; les caractères soi-disant hominidés ont été peut-être surfaits, tandis que les éléments proprement diagnostiques font toujours défaut, sinon que quelques éléments du squelette des membres, récemment découverts, suggèrent bien plutôt une adaptation arboricole davantage que terrestre.

Mais c'est au biais de la biochimie évolutive que les indications se précisent aujourd'hui d'une affinité plus grande avec les Primates non humains modernes qu'avec l'Homme. Y a-t-il moyen d'interroger directement à ce propos le fossile lui-même ?

6. Le Dr. J. M. LOWENSTEIN (1980, a, b et c, 1981), de l'Université de Californie à San Francisco, a mis au point une technique radio-immunologique susceptible de préciser les différences de structure du collagène à partir de quelques grammes d'ossements fossiles vieux de plusieurs millions d'années.

Indépendamment de toute morphologie, les affinités pourraient ainsi être quantitativement exprimées entre des formes éteintes d'une part et, entre ces formes éteintes et les formes actuelles, de l'autre. Le collagène est une protéine essentielle de l'os. Il contient quelques 3.000 amino-acides et paraît suffisamment résistant à l'eau et aux autres agents extérieurs pour pouvoir être dosé valablement dans les fossiles, même après des millions d'années. Le collagène fossile réagit aux anticorps développés sur les différents types d'animaux modernes. LOWENSTEIN a ainsi pu prélever du collagène sur d'anciennes momies égyptiennes, sur le *sapiens* de Cro-Magnon, un néanderthalien, *H. erectus* et *Australopithecus*. Ils réagissent plus violemment aux anticorps formés à partir de collagène humain que sur d'autres mammifères. Il y avait là un test nécessaire préalable pour vérifier la validité de la méthode. Deux échantillons de collagène furent prélevés sur *Ramapithecus* et quatre sur *Sivapithecus* : la réaction manifeste la proximité génétique plus grande des deux fossiles avec l'Orang, le Gibbon et le Gorille, une proximité moindre avec l'Homme et le Chimpanzé, une proximité beaucoup plus faible avec les Cercopithécidés, virtuellement nulle avec les autres mammifères. Il ressort de ce test que, sur le plan biochimique du collagène, *Ramapithecus* serait un hominoïde, à distance égale des grands singes asiatiques et africains, certainement pas plus proche de l'Homme moderne

(*) Le colloque, tenu en la Cité du Vatican du 24 mai au 27 mai 1982, était centré sur les développements récents en matière d'évolution des Primates. On en trouvera la substance dans la note de J. M. LOWENSTEIN : Twelve wise men at the Vatican. *Nature*, vol. 299, 30 sept. 1982, n° 5882 : p. 395.

que du Chimpanzé. Sur cette base il y aurait à situer *Ramapithecus* au point de divergence des lignées montant vers l'Orang et vers les singes anthropoïdes africains.

7. Les conclusions de la biochimie recouperaient donc aujourd'hui celles de la paléontologie, dans la révision du statut de *Ramapithecus*, le faisant passer du stade d'Hominidé primitif à celui d'Hominoïdé. Le processus d'hominisation n'est donc plus manifesté dans notre documentation fossile avant les plus anciens documents reconnus dans l'Est-Africain au niveau des premiers Australopithèques. Les premiers documents hominidés, discutés pourtant encore, seraient peut-être constitués par une molaire découverte à Lukeino et datée de 6,5 MA, un fragment mandibulaire en provenance de Lothagam, daté de 5-6 MA. Les premiers fossiles hominidés décidément reconnus sans hésitation proviennent de Hadar, Laetoli, Kanapoi, Chemeron et Omo : COPPENS (1979) les a désignés sous le nom d'*Australopithecus afarensis*; ils sont datés de 3-4 MA. Ils pourraient toutefois avoir été précédés d'un stade pré-australopithèque, mal attesté et remontant à 6-7 MA (COPPENS, 1981).

Proconsul, *Oreopithecus*, *Ramapithecus* ... : ce n'est pas la première fois que la paléontologie croit reconnaître dans la profondeur du Miocène ou du Pliocène un "premier Hominidé" et qu'il lui faut déchanter. Il ne faut pas s'étonner que la fragilité des évidences disponibles permette ces erreurs d'interprétation. L'éclairage complémentaire d'autres disciplines scientifiques permet toutefois, bien plus rapidement qu'autrefois, de reconsidérer le problème sans s'obstiner dans une fausse direction. Après tout, dans la visée ultime, la science est une, et l'aventure du Ramapithèque en vérifie l'efficacité (BONÉ, 1982).

BIBLIOGRAPHIE.

- BONÉ, E. (1982) - L'acquisition de la station érigée et de la locomotion bipède chez les Hominidés. *Pont. Acad. Scient.*, sous presse.
- COPPENS, Y. (1979) - Les Hominidés du Pliocène et du Pléistocène de la Rift Valley. *Bull. Soc. Géol. Fr.* (7) XXI, n° 3 : 313-320.
- COPPENS, Y. (1982) - The African Hominid Fossils. *Pont. Acad. Scient.*, sous presse.
- DOOLITTLE, R. F. (1982) - Molecular biology and the study of primate evolution. *Pont. Acad. Scient.*, sous presse.
- GOODMAN, M. (1975) - *Phylogeny and the Primates*. Plenum Press, New York, 218-248.
- GREENFIELD, L. O. (1982) - Recent advances and suggestions for expansion of the field of human origins. *Pont. Acad. Scient.*, sous presse.
- LOWENSTEIN, J. M. (1980a) - Immunospecificity of fossil collagens. In : *Biogeochemistry of Amino Acids*, Hare PE (edit.) John Wiley, New York.
- LOWENSTEIN, J. M. (1980b) - Species-specific proteins in fossils. *Naturwissenschaften* 67 : 343-346.
- LOWENSTEIN, J. M. (1981) - Immunological reactions from fossil material. *Phil. Trans. Roy. Soc. London* B292 143-149.
- LOWENSTEIN, J. M. (1982) - Fossil proteins and evolutionary time. *Pont. Acad. Scient.*, sous presse.
- PILBEAM, D. (1982) - Hominoid evolution and hominid origins. *Pont. Acad. Scient.*, sous presse.
- SIMONS, E. L. (1982) - Review of anthropoid evolution. *Pont. Acad. Scient.*, sous presse.

Communication présentée
au cours de la séance
du 24 novembre 1982.