

Évolution des Primates

Prépa agrégation interne



Année scolaire 2014-2015
Paris VI (Jussieu)

Par Jean-Luc Voisin

Jeanlucvoisin2004@yahoo.fr
<http://jeanlucvoisin.free.fr>

REMARQUES

- *Ce document correspond au support du cours de Décembre 2014 sur l'évolution des Primates pour la prépa AGREG interne de Paris VI (Jussieu).
- *Le français et l'orthographe sont donc parfois aléatoires.
- *Les tableaux et figures appelés dans le texte se trouvent dans le polycopié téléchargeable sur ce site (<http://jeanlucvoisin.free.fr>).

Évolution des Primates

Les « singes » forment l'ordre des Primates et appartiennent à la classe des Mammifères. Cet ordre, qui nous est familier, puisque nous en faisons partie, est pourtant le taxon le moins étudié au cours de nos cursus universitaire. A la fin de nos études nous en savons beaucoup plus sur différents groupes d'Arthropodes, de Mollusques, etc. que sur notre propre ordre !

Je présenterais donc la classification des primates au sein des mammifères puis les relations entre les différents groupes de primates. Je présenterais ensuite quelques caractères dérivés de chacun de ces groupes **en insistant sur les GS**. Je terminerais par une partie sur l'histoire des Primates à partir des fossiles et nous verrons que le groupe des Hominoïdes, contenant les grands singes et l'homme, a été beaucoup plus riche qu'aujourd'hui. Notre histoire est totalement liée à celle des primates en général.

Comme j'ai parlé de la lignée humaine l'an passé, ici je ne parlerais pas de la lignée menant à l'homme à partir de notre ancêtre commun avec les chimpanzés.

I.) Les caractéristiques des Primates

Les primates sont des Mammifères euthériens et appartiennent aux groupes des Archontes (**projection**).

Les primates sont fondamentalement caractérisés par certains caractères, qui dans certains cas ont pu disparaître (**projection & Tableau 1**) :

- Le doigt I est opposable au reste des doigts, au pied comme à la main, ce qui autorise la préhension. ATTENTION, le gros orteil de l'homme et des Tarsiers n'est pas opposable. Cela est dû à des acquisitions secondaires en raison de la locomotion bipède de l'homme et saltatoire des tarsiers. REMARQUES, les Toupayes peuvent écarter le premier orteil sans atteindre une opposabilité complète permettant une préhension.
- Les doigts et les orteils portent des ongles plats, même si chez certains des griffes peuvent subsister sur certains doigts (mais jamais tous les doigts). C'est le cas des callithricidés et des tarsiers par exemple.
- Les orbites migrent vers l'avant, autorisant une vision binoculaire. Les orbites sont toujours fermées par une barre postorbitaire (mais cela existe aussi chez les Scandentiens). Cette migration entraîne une compression des zones olfactives qui ainsi diminue en taille par rapport aux autres mammifères.
- Si on inclut les Scandentiens, on peut noter la présence d'une bulle auditive, renfermant l'oreille moyenne (qui contient les osselets), formée uniquement par l'os pétrosal (ou os pétreux ou rocher). Chez les autres mammifères, cette bulle tympanique est le plus souvent constituée de 4 os distincts.
- Le lobe occipital, siège des centres visuels, est très développé, ce qui est à mettre en corrélation avec la migration des yeux.

Il existe environ 250 espèces de primates (moins de 200 dans le Lecointre). Cependant, ce nombre peut être très variable selon les auteurs car il y a un grand nombre d'espèces qui sont parfois considérés comme sous espèces parfois comme espèce à part entière.

Les primates vivent tous en milieu tropical, avec une espèce en Europe, le Magot de Gibraltar et le macaque japonais qui correspond à l'espèce de primate non humain la plus septentrionale. Cependant les primates étaient courants en Europe à différentes périodes du Tertiaire comme nous allons le voir. Certains néandertaliens ont même côtoyé des macaques).

Les primates sont l'ordre des mammifères où la plus grande variabilité de taille existe (figure 1). Les plus petits primates sont les Microcèbes (100g pour 25 cm) et les plus gros sont les gorilles avec presque 200 Kg pour certains mâles (projection & poly couverture). Cependant des fossiles semblent avoir été plus gros encore avec *Gigantopithecus blacki*.

Les primates sont pour leur grande majorité nocturne chez les Strepsirrhiniens et Diurne chez les Haplorrhiniens, à l'exception des Tarsier et des Aotus (figure 37). Un certain nombre ont une activité à la fois nocturne et diurne : ils sont cathéméraux. C'est le cas, notamment, du Lémur fauve (*Lemur fulvus* : espèce où ce comportement a été décrit la première fois en 1979).

II.) Systématique des primates

Que l'on conserve la classification linnéenne ou la cladistique, il n'y a pas de différences fondamentales. Seuls les tarsiers changent de place. Cependant, ils forment un petit groupe et leur position est toujours discutée. Dans la linnéenne on différencie les prosimiens des simiens et dans la cladistique les **Strepsirrhiniens** (lémuriens) des **Haplorrhiniens** (Simiens appelé Simiiformes et Tarsier) (Projection & poly Figures 2, 3 & Tableau 2). Par ailleurs, comme ce cours est toujours plus ou moins orientée sur la ligné humaine on va s'intéresser uniquement aux Simiiformes.

Les **Haplorrhiniens** se caractérisent (projection & poly Figures 4, 5, 6 & Tableau 2) par le remplacement du rhinarium (truffe) par un nez, disparition des vibrisses, une organisation différente du placenta qui devient hémochorial (Dans un placenta épithéliochorial, l'épithélium utérin est présent et les capillaires utérins de la mère ne pénètrent pas dans les tissus du placenta. Dans un placenta hémochorial, l'épithélium utérin disparaît, les capillaires utérins forment des lacunes sanguines maternelles au sein du syncytium chorial, le tissu le plus extérieur du placenta) et par l'absence de peigne dentaire (ce peigne est formé par les 4 incisives et les 2 canines et sert à arracher les exudats végétaux (gomme des arbres)). Les incisives supérieures ont un développement normal et il n'y a pas de griffe d'épouillage. Les **Strepsirrhiniens** sont localisés à Madagascar, dans toute l'Afrique sub-saharienne, à l'exception de l'Afrique du Sud, en Inde, et en Asie du Sud Est (projection & poly Figure 9). La plus grande diversité se trouvant à Madagascar. Leur histoire est très riche et, en particulier à Madagascar leur histoire évolutive est passionnante avec des formes fossiles très particulières. La famille fossile des Adapidés est considérée comme faisant partie des **Strepsirrhiniens**. Les **Adapidés** étant la plus ancienne famille d'Euprimate connus, les **Strepsirrhiniens** remontent donc à l'Yprésien (-55 Ma)

Les **Haplorrhiniens** se décomposent en deux groupes : les **Tarsiiformes** et les **Simiiformes** (projection & poly Figures 7, 8 & Tableau 3). Les Tarsiiformes sont caractérisés par des yeux énormes qui sont une apomorphie. Chaque œil pèse le poids du cerveau de l'animal. Cependant, ils présentent de nombreuses plésiomorphies. Les discussions sur leur position phylétiques viennent du fait qu'ils ont un mélange de caractères apomorphes et plésiomorphes étonnants. Il existe 5 espèces dont une découverte en 1991 et une autre définie en 1985 (mais qui était auparavant une sous espèce).

Les **simiiformes** se divisent en deux groupes : les **catarrhiniens**, qui sont de l'ancien monde, et les **platyrrhiniens** qui sont du nouveau monde (projection & poly Figure 11). Leur nom provient de la morphologie du nez. Ce dernier est caractérisé, le plus souvent, par des narines écartées et orientées vers l'extérieur avec une cloison narinaire large chez les Platyrrhiniens et au contraire caractérisé, le plus souvent, par des narines rapprochées et orientées vers le bas avec une cloison narinaire fine chez les catarrhiniens (projection & poly Figure 13). Il y a des apomorphies caractéristiques des Platyrrhiniens (projection & poly Figures 12, 13, 14 & Tableau 4), mais ils ont un grand nombre de traits plésiomorphiques. Les Platyrrhiniens possèdent encore un organe de Jacobson (ou organe voméro-nasal) fonctionnel,

du moins pour certains d'entre eux, contrairement aux Catarrhiniens. L'organe de Jacobson existe chez tous les Mammifères et sert à essentiellement à la détection des phéromones. Il est très réduit chez un certain nombre de taxon, en particulier les Grands Singes et l'Homme. Cependant, certains auteurs considèrent que cet organe possède encore un rôle au moins chez l'homme.

Les **Catarrhiniens** sont constitués de deux groupes : les **Cercopithecoïdes** et les **Hominoïdes** (projection & poly Figure 11). Les **Hominoïdes** comprennent les grands singes et l'homme. Les premiers correspondent aux **Hylobatidés** (Gibbons & Siamang), aux **Pongidés** (Orang-outan) et aux **Hominidés** (Hommes, Chpzé et Gorille). Les **Cercopithecoïdes** présentent deux familles : les **Cercopithecidés** et les **Colobidés**. Les derniers sont plus arboricoles que les premiers. Certains genres de Cercopithecidés sont bien connus, même du grand public, comme les Babouins (*Papio anubis* par exemple la systématique de ce genre est ultra complexe) et les macaques (*Macaca fuscata* ou macaque du Japon et *Macaca mulatta* ou singe rhésus par exemple).

Les **Hominoïdes** se différencient des **Cercopithecoïdes** par de nombreuses apomorphies (projection & poly Figures 15, 16, 17, 18, 19 & Tableau 4). En particulier, les hominoïdes n'ont plus de queue et une morphologie dentaire particulière. En effet, la disposition des cuspidés entraîne des rainures qui ont une morphologie en Y (caractère très utile chez les fossiles)

Donc les grands singes et l'homme appartiennent aux **Haplorrhiniens**, aux **Simiiformes**, aux **Catarrhiniens** et aux **Hominoïdes**. Les Grands singes (Gibbons, Orangs-outans, Gorilles et Chimpanzés) forment donc un groupe paraphylétique comme le montre l'arbre phylogénétique. Il n'a donc aucune valeur taxonomique, mais il est très utile d'un point de vue syntaxique.

a) Les gibbons

Les Gibbons sont constitués de 11 espèces (projection & poly Figure 20 & Tableau 5) toutes regroupées dans un genre : *Hylobates* et 4 sous genres (parfois considéré comme des genres à part entière ; le sous genre *symphalangus* est celui qui est le plus souvent considéré comme un genre indépendant). Ils sont caractérisés par des membres supérieurs très long, nettement plus que les inférieurs. Les quatre sous genre sont les suivants :

- Groupe *Bunopithecus*, caractérisé par 38 chromosomes, les mâles et les femelles sont de couleur différentes ; une seule espèce *Hylobates (Bunopithecus) Hoolock*.
- Groupe *Hylobates*, sont caractérisés par 44 Chromosomes et sont de couleurs variables. Ce sous genre regroupe 7 espèces
- Groupe *Nomascus*, sont caractérisés par 52 chromosomes, les mâles sont noirs et les femelles de couleur chamois. Ce sous genre présente deux espèces
- Groupe *Symphalangus* sont caractérisés par 52 chromosomes et les mâles ainsi que les femelles sont noirs. Ce sont les plus gros des Gibbons et comprend qu'une seule espèce *Hylobates syndactylus*. Ils sont caractérisés par une palmure unissant les 4^e et 3^e orteils et par un sac laryngien qui, en se gonflant peut atteindre la taille de la tête de l'animal et permet des vocalises puissantes.

Le dimorphisme sexuel est peu marqué chez ces espèces et ils ne se reconnaissent pas dans un miroir, contrairement aux autres grands singes. Ils sont tous répartis en Asie du Sud-Est. Les gibbons sont en danger d'extinction, mais le danger est plus ou moins important en fonction des espèces.

b) Les Orangs-outans

Les Orangs outans se regroupent en deux espèces : *Pongo abelli* et *Pongo pygmaeus*, bien que certains auteurs les considèrent comme deux sous espèces (projection & poly Figure 21 et Tableau 6). La population d'orang-outan a diminué de plus de 50% entre 2007 et 2010

en passant de 70 000 individus à moins de 30 000 suite à la déforestation sauvage et au braconnage.

c) Les Gorilles

Il existe qu'une seule espèce de Gorille (*Gorilla gorilla*) avec 3 sous espèces (projection & poly Figure 22 et Tableau p. 9) même si cela est parfois débattu. Les gorilles sont localisés en Afrique équatoriale uniquement et ne vivent qu'en milieu forestier. Leur survie est grandement menacée suite au braconnage et aux guerres incessantes qui ont lieu dans cette partie du monde.

d) Les Chimpanzés

Il existe 2 espèces de Chimpanzés : *Pan paniscus* (Bonobo) et *Pan troglodytes* (Chimpanzé commun). Le chimpanzé commun est composé de 4 sous espèces (projection & poly Figure 23 et Tableau 8). La sous espèce *Pan t. verus* est considérée par certains auteurs comme une troisième espèce de chimpanzé. En effet, il existe des divergences génétiques importantes et leurs comportements est beaucoup plus riches et variés (voir plus bas). Il semblerait que cette sous espèce se soit séparée des autres il y a 1,5 Ma et évolue depuis indépendamment.

Les Chimpanzés sont eux aussi vulnérable au risque d'extinction, mais ce risque n'est pas identique selon les régions. En outre, parmi les quatre sous espèces de chimpanzé communs certaines sont mieux connues que d'autres.

Les chimpanzés sont frugivores mais se nourrissent aussi de petit mammifères et de « petits singes » tels que les Colobes. Ils se nourrissent aussi de nombreux insectes, en particulier de termites.

2°) Comportements et activités social

Certaines espèces de Primates sont diurnes et d'autres nocturnes mais tous sont des animaux sociaux (il y a des interactions régulières et complexes entre différents individus de la même espèce). L'essentiel des espèces diurnes et certaines nocturnes sont grégaires (ils mangent, se déplacent et dorment en groupes). Cependant, les groupes sociaux au sein des primates diffèrent beaucoup d'une espèce à une autre.

Le développement de la vie en groupe nécessite des interactions importantes entre les individus, ce qui n'est possible que chez des espèces ayant des capacités cognitives importantes. Vivre en groupe confère un certain nombre d'avantage :

- Plus grande protection contre les prédateurs
- Augmente l'accès aux ressources alimentaires
- Meilleur taux de reproduction
- Une assistance dans la prise en charge des jeunes

Pour ces raisons, il est fréquent de trouver des groupes poly-spécifiques, en particulier de *Cercopithecus* (Guenon, Afrique) et des *Saguinus* (Tamarin, Amérique du Sud). Ces groupes poly-spécifiques peuvent rester ensemble quelques heures comme plusieurs jours et dormir ensemble.

Chez les **Strepsirrhiniens** il existe des espèces nocturnes et d'autres diurnes et chez les **Haplorrhiniens** seuls les **Tarsiiformes** sont nocturnes. Les **Simiiformes** sont **TOUS** diurnes.

Les Primates en et les Grands Singes en particulier possèdent des capacités cognitives importantes (Projection). Les Chimpanzés sont les plus connus. Ils sont capables d'utiliser différents objets comme outils, et ce en milieu naturel. Il y a l'utilisation de cailloux comme marteau et enclume pour casser des noix, l'utilisation de tige pour récupérer des termites, l'utilisation de plantes thérapeutiques. Il est à noter que la sous espèce *P. t. verus* possède les

comportements les plus particuliers au sein des chimpanzés. Il fabrique des lances pour chasser des singes, ils utilisent les grottes pour dormir, en plus des nids classiques dans les arbres, partage les ressources alimentaires végétales entre eux, voyage et cherchent de la nourriture la nuit, se submerge d'eau et joue avec. Certains auteurs proposent même d'en faire une espèce à part. Il se serait séparé des autres chimpanzés il y a environ 1,5 Ma, ce qui correspond aussi à la date de séparation des Bonobos avec les chimpanzés communs.

Les Gorilles ont été considérés pendant longtemps comme ne faisant jamais d'outils. Or en 2005 deux femelles, dans des lieux différents, ont été observées utilisant des bâtons de bois soit pour tester la profondeur de l'eau, soit pour s'équilibrer pendant qu'elle recueillait des plantes aquatiques.

De même les Orangs outans ont été pendant longtemps considéré comme n'utilisant pas d'outil dans la nature. Cependant, depuis de nombreuses découvertes ont été faites qui montre que les Orang-outans utilisent des outils pour de nombreuses activités et même certains pratiquent la pêche. On leur connaît même des « sex toys » pudiquement appelé « objet auto-érotique ».

Les chimpanzés communs sont fondamentalement frugivores, mais ils se nourrissent aussi d'autres structures végétales. L'apport animal dans leur alimentation est non négligeable allant des insectes (fourmis, termites, abeilles, guêpe, diptères et papillon), aux œufs d'oiseaux et aux mammifères, notamment d'autres singes. Ces dernières proies sont consommées soit de façon opportunistes, soit de façon systématique ce qui donne alors lieu à des chasses collectives par les mâles. La chasse n'existant pas chez tous les groupes de chimpanzé et n'étant pas pratiqué de la même façon, elle pourrait bien être un fait culturel. Les chimpanzés communs ont développé une pharmacopée efficace, à partir de différentes plantes, permettant notamment de survivre aux blessures et lésions importantes infligées par les pièges posés par les braconniers en évitant l'infection des plaies.

Les bonobos sont eux aussi essentiellement frugivores. Ce mode alimentaire est accompagné par l'apport de différentes structures végétales, en particulier la moelle des tiges herbacées qui joue un rôle important dans leur alimentation. Les Bonobos ont aussi des apports d'origine animale, en particulier de nombreux invertébrés, mais ils sont moins carnivores que les chimpanzés communs. Les proies sont alors uniquement opportuniste, il n'y a pas de chasse organisé, sauf chez quelques groupes.

Les gorilles sont fondamentalement herbivores (fruits et feuilles) et l'apport animal est toujours faible. Ils consomment alors essentiellement des fourmis et parfois des termites.

Les Orangs outans mangent essentiellement des fruits ainsi que d'autres structures végétales. Les apports d'origine animale sont mal connus et ne se limitent pas à quelques invertébrés, mais bien à des Vertébrés comme les poissons.

Les gibbons se nourrissent tout d'abord de fruits et ont un rôle important dans la dissémination des graines de certaines espèces végétales arborescentes. Ce régime est complété par de jeunes feuilles ainsi que quelques invertébrés (termites, araignées, etc.) et parfois même des œufs.

III.) Les modes locomoteurs des Grands Singes

Avant d'aller plus loin on va parler rapidement des modes locomoteurs des Grands Singes. Les autres primates sont fondamentalement quadrupèdes avec des préférences soit pour le déplacement au sol soit en milieu arboricole.

Les grands singes sont présentent des modes locomoteurs variés, mais présentent souvent un ou deux modes dominants en fonction des groupes.

Les Gibbons.

Les gibbons pratiquent en particulier la brachiation (**Projection, Figure 24**), c'est-à-dire que l'individu se déplace sous les branches en pendulant de bras en bras. Ils passent l'essentiel de leur temps dans la canopée et ne descendent que rarement au sol. Les gibbons pratiquent aussi régulièrement la bipédie mais surtout dans les arbres. L'extrême longueur de leur bras leur interdit tout déplacement quadrupède. Ils utilisent bien sur un éventail très complet de mode locomoteur (dont des modes de grimper variés), mais la brachiation reste un des modes dominants.

Les Orangs-outans

Les orangs outans vont eux aussi rarement au sol. Cependant, lorsqu'ils y sont, ils se déplacent à quatre pattes par « fist-walking » (**Projection**). C'est-à-dire que la main repose sur le poing et le pied est plantigrade. Dans les arbres, leur poids, jusqu'à 100 kg pour les mâles, font que ces animaux se déplacent précautionneusement mais avec agilité en utilisant leur quatre « mains ». Ils ne pratiquent pas de brachiation.

Les Chimpanzés

Les chimpanzés se déplacent souvent au sol ainsi que dans les arbres. Au sol, ils pratiquent le « knuckle-walking » (**Projection ; Figure 25**), c'est-à-dire qu'il se déplace en prenant appui sur les deuxièmes phalanges de la main et le pied est plantigrade. Dans les arbres, ils peuvent pratiquer la brachiation mais beaucoup moins fréquemment que les gibbons. Le knuckle walking n'est pas une particularité des chimpanzés et des gorilles car les Myrmécophagidés (fourmilier et tamarou) se déplacent aussi de cette façon à cause de la très grande longueur de leurs griffes.

Les Gorilles

Les Gorilles se déplacent essentiellement au sol, surtout les mâles qui grimpent très peu. Au sol ils ne pratiquent que le « knuckle-walking » (**Projection ; Figure 25**).

L'Homme

L'homme est un bipède stricte et n'utilise aucun autre mode locomoteur de façon usuel. Ainsi, nos mains se sont totalement libérés de toute aspect locomoteur et se sont spécialisé dans la manipulation. Cette évolution est très particulière car chez tous les autres animaux bipèdes les membres supérieurs se sont transformés soit pour permettre un autre mode locomoteur (c'est le cas des oiseaux Carinates), soit pour s'atrophier et devenir quasiment inutile (Dinosaures Théropodes, Oiseaux Ratites).

Le knuckle-walking est soit apparu deux fois, soit une fois. Parmi les grands singes, seuls les Gibbons utilisent la bipédie de façon usuel (leurs bras sont trop long pour une locomotion quadrupède). Les chimpanzés et les gorilles utilisent la bipédie, mais de façon occasionnel.

IV.) Les caractéristiques de l'homme actuel

Les hommes se différencient des grands singes par de nombreux caractères (**Tableau 9 et Figures 26 & 27**). Cependant, en faisant cela une double erreur est commise :

- on compare une espèce (en l'occurrence l'Homme) à un groupe d'espèce et non à une autre espèce.
- Le groupe de comparaisons (les grands singes) est paraphylétique et pour être monophylétique devrait inclure l'homme. Ainsi, seuls des caractères

plésiomorphiques (ancestraux) peuvent être utilisés chez les Grands singes et apomorphiques (dérivés) chez l'homme.

Il est donc nécessaire de comparer l'Homme au Chimpanzé. Il est alors possible d'utiliser des caractères apomorphiques. Par ailleurs, dans l'imaginaire collectif, et des élèves en particulier, le chimpanzé est notre ancêtre, ce que tend à renforcer le fait de prendre que des caractères archaïques pour décrire les grands singes et des caractères dérivés pour décrire l'Homme. Cela dit, je vais présenter tout d'abord quelques différences entre l'homme et les grands singes avant de présenter une comparaison entre l'Homme et le Chimpanzé commun. La comparaison Homme / Grand Singe sera utilisé ici pour montrer les transformations importantes que le squelette a subi lors du passage à la bipédie constante et les interpréter d'un point de vue mécanique (Tableau 9 et Figures 26 & 27). Cela permet aussi de donner quelques caractéristiques morphologiques des grands singes et de l'homme.

Il existe de nombreuses différences entre l'homme et les grands singes (Projection & poly Figures 26, 27 Tableau 9). La plus part sont liées au mode locomoteur particulier de l'homme : la bipédie.

La forme du bassin humain permet un développement des muscles de la jambe adapté à la marche debout mais aussi permet de porter les viscères. Au contraire, chez tous les autres primates, les viscères sont portées par la ceinture abdominale comme chez tous les autres Mammifère quadrupède. Le pouce du pied n'est pas opposable aux autres orteils ce qui facilite le mouvement de déroulé du pied lors de la marche. Les membres inférieurs sont plus long que les supérieurs car les foulées sont plus amples que chez les grands singes, ce qui permet un déplacement plus rapide.

D'un point de vu chromosomique, entre les grands singes et les hommes, la différence consiste essentiellement sur le nombre de chromosome. Il y a en 46 (soit 23 paires) et il y en a 48 chez les grands singes, sans les gibbons (Figure 28)

IV.) Comparaison Homme / Chimpanzé

Comme je l'ai dit plus haut, il faut comparer l'homme au chimpanzé. Le Chimpanzé commun et l'Homme présentent chacun des apomorphies propres, aussi bien morphologiques que génétiques.

Les chimpanzés se différencient des hommes par les caractères suivants (Tableau 10).

Le chimpanzé se différencie des hommes notamment par les caractères présentés dans le tableau page 13 (voir aussi projection).

Il y a environ une dizaine de remaniements chromosomiques majeurs affectant les deux caryotypes (chromosomes 1, 2, 4, 5, 9, 12, 15, 16, 17, 18). Le chromosome 2 humain correspond à la fusion de deux petits chromosomes acrocentriques (à centromère terminal) présent chez les Chimpanzés, les Gorilles et les Orangs-outans (Projection & poly Figures 28, 29 et 30). Pendant longtemps on a considéré que c'était une translocation (fusion) robertsonienne. C'est-à-dire qu'il y avait eu une fusion au niveau des centromères. Cependant cette fusion a eu lieu entre les bras courts de ces deux petits chromosomes. C'est une translocation télomérique. Cela a donné un chromosome dicentrique qui a perdu rapidement un centromère fonctionnel. Les fusions télomériques pourraient inhiber d'emblé l'un des centromères. En effet, il existe des cas de trisomie 21 associés à la fusion télomérique de 2 chromosomes 21 et dans ce cas un seul centromère reste actif. La trace de ce centromère oublié se présente par une zone de fragilité très caractéristique du chromosome 2 humain. Il existe une lacune de coloration au nouveau de la fusion des télomères chez certains sujets pouvant entraîner une endoréplication du bras long du chromosome 2 (Projection & poly Figure 30). On observe aussi, au dessous de cette lacune une constriction centromérique

correspondant au centromère du Chimpanzé. En outre, dans le chromosome 2 humain, les séquences télomériques sont toujours présentes au point de fusion des deux chromosomes. Cela consiste à deux jeux de séquences TTAGGG orientées en sens opposé (Projection & poly Figure 29).

Les différences entre les chimpanzés et les hommes portent aussi sur chromosomes 4, 5, 9, 12 et 18 qui diffèrent par une inversion péricentrique. Le chromosome 9 présente en plus une extension d'hétérochromatine juxtacentromérique (voir plus bas).

Le chromosome Y est plus petit chez le chimpanzé que chez l'homme.

Il semble que tous les Simiens possèdent la même quantité d'euchromatine (chromatine active), mais fragmenté différemment. Au contraire la quantité d'hétérochromatine (chromatine inactive) varie beaucoup en fonction des espèces de Primate (moins de 1% du caryotype chez *Papio* et *Macaca*) à 10% chez les *Cebus* et même 20% chez *Lemur coronatus*.

Les 9 autres chromosomes sont affectés par des inversions péricentriques, la plus importante affectant le chromosome 9.

Le génome des deux espèces se différencie par un grand nombre d'inversions plus ou moins importantes en taille.

Cependant, les phénomènes de duplication de gène ont un effet extrêmement important sur l'expression des gènes et les deux lignées, homme et chimpanzé, sont caractérisés par un grand nombre de duplication. Cependant, 33% de ces duplications ne se trouvent que dans le génome humain. La duplication de gène *de novo* serait le grand responsable des différences entre les deux espèces, plus que les phénomènes de délétion ou de conversion génique.

En outre, le génome des Chimpanzés est caractérisé par une hyperexpansion de certaines régions de l'ADN (plus de 100 copies). Tout cela a entraîné la formation de l'hétérochromatine subterminale particulière des grands singes. En effet, presque tous les chromosomes de Gorilles présentent de l'hétérochromatine dans les régions télomériques et subterminales ainsi que près de la moitié des chromosomes des Chimpanzés. Au contraire, chez l'homme, l'essentiel des duplications se fait dans les régions péricentriques. Les Orangs-outans ne présentent pas une hétérochromatine télomérique importante. Sur ce point il ressemble à l'Homme.

Les inversions semblent essentiellement dues aux effets des transposons. Les transposons sont des gènes, de très petite taille, qui se déplacent dans le génome. Les transposons sont des gènes car ils codent pour des protéines mais qui ne sont destinées qu'au fonctionnement du transposon lui-même. Il existe deux classes de transposons ayant des sous groupes :

- Classe I : Les rétrotransposons qui passent par la transcription de l'ADN du transposon en ARN. Cet ARN est recopié par une enzyme en ADN qui permet son insertion ailleurs dans le génome.
- Classe II : Ce sont des transposons à ADN. Ils ne passent pas par un ARN.

45% du génome humain est constitué de transposons contre 1 à 2% de gènes codant des protéines cellulaires. Chez certaines espèces les transposons peuvent représenter 90% du génome (le blé).

V.) Les premiers primates connus

La répartition des Primates a été beaucoup plus importante qu'elle ne l'est aujourd'hui (Projection, Figure 31).

1°) les Plésiadapiformes : premiers primates ?

Le groupe à la base des primates sont les Plésiadapiformes (**Projection & poly Figures 32, 33, 34, 35, 38 & Tableau 11**). Ils ne possèdent donc pas encore toutes les caractéristiques des primates. Ils correspondent souvent aux Mammifères les plus fréquents dans de nombreuses faunes locales. Plus de 35 genres et 75 espèces sont connus. Ils sont connus en Amérique du Nord, Europe et Asie. Ils sont présents de la base du Paléocène jusqu'au début de l'Éocène.

Le nom de Plésiadapiformes provient du genre *Plesiadapis* qui fut très important au cours du Paléocène. Quand le 1^{er} *Plesiadapis* a été décrit en 1877, à partir de quelques dents, il a été remarqué que les molaires ressemblaient beaucoup à celles des *Adapis*, un Euprimate de l'Éocène, d'où le nom de *Plesiadapis* (proche d'*Adapis*).

Ils ont été pendant longtemps connus que par leurs dents et leurs mâchoires. Cependant, de nombreuses parties du squelette sont connues aujourd'hui et montre que les Plésiadapiformes ne présentent aucunes, ou presque, des apomorphies caractéristiques des Primates en dehors de la morphologie des molaires. La plupart ont des griffes, des orbites sans barre postorbitaires, etc.

Cependant, les représentants du genre *Carpolestes* possédaient des membres inférieurs préhensibles grâce à un hallux divergent avec un ongle. En revanche, les différentes apomorphies de ce genre, tels que le développement impressionnant de la PM3 et de la M1 inférieures, interdit de classer les Plésiadapiformes dans les primates.

Seule la forme la plus ancienne, le genre *Purgatorius*, peut être rattaché à la lignée des Primates car il ne possède pas encore les apomorphies présentes chez les autres Plésiadapiformes. Les plus anciens *Purgatorius* ont été découverts dans des roches du Paléocène du Montana (USA).

Ainsi, certains auteurs placent les Plésiadapiformes avec les Dermoptères. Il semblerait finalement que les plus anciens Plésiadapiformes soient à l'origine des Plésiadapiformes plus récents ainsi que des Primates et peut être aussi des Dermoptères. En d'autres termes, *Purgatorius* pourrait être un bon candidat comme ancêtre des primates et des Plésiadapiformes. Ces derniers seraient donc un groupe frère des Primates.

La variation de la taille des Plésiadapiformes correspond à celle qui existe chez les singes américains actuels, et ils étaient essentiellement insectivores, mais pas stricte.

2°) Les premiers vrais primates ou Euprimate

Les premiers vrais primates apparaissent à l'Éocène vers 55 Ma (**Projection & poly Figures 32, 36, 37 & Tableaux 12 & 13**). L'Éocène est caractérisé par un changement faunique majeur. L'essentiel des Mammifères modernes, en particulier les rongeurs, les Artiodactyles et les Périssodactyles, remplace une faune beaucoup plus archaïque. Pour les Primates, le début de l'Éocène coïncide avec l'apparition des premiers Euprimates qui sont des animaux ressemblant aux Lémuriens actuels et donc appartenant au Strepsirrhiniens.

Les changements fauniques se sont fait en plusieurs vagues au cours de l'Éocène. Ces changements semblent être le résultat à la fois d'un réchauffement climatique important et de nouvelles connections intercontinentales.

Ces primates présentent tous ou presque, les caractères caractéristiques des primates. Certaines espèces présentent déjà un dimorphisme sexuel marqué par le développement de la canine. Les prosimiens ont été les mammifères les plus abondants de leur époque et on les trouve en Europe, Amérique du Nord, Asie et Afrique. Ils sont inconnus en Amérique du Sud et Antarctique.

Ces primates, et ce dès le début de l'Éocène, peuvent se diviser en deux sous groupes :

- les Adapiformes avec un aspect de lémurien ; plus de 30 genres et plus de 80 espèces connus actuellement.

- les Omomyiformes avec un aspect de Tarsier ou de Galago ; plus de 40 genres et plus de 100 espèces connus actuellement.

Ces deux groupes apparaissent simultanément. Les Adapiformes étaient plus gros que les Omomyiformes et diurne contrairement aux Omomyiformes qui devaient être nocturne, comme le montre le développement important des orbites.

Ils sont très bien connus en Europe et Amérique du Nord, en particulier avec les gisements des phosphorites du Quercy. Le genre le plus ancien est *Teilhardina*. Il est rattaché aux Omomyiformes mais certains Adapiformes de cette période ont beaucoup d'affinité avec ce genre. Ce genre pourrait bien correspondre à l'ancêtre commun à ces deux groupes.

Ce petit fossile était certainement diurne et d'après ses dents il devait être insectivore. Ainsi, l'euprimate ancestral devait être diurne et zoophage (alors que beaucoup de petits mammifères sont nocturnes). Cela semble confirmé par des études sur les pigments visuels, en particulier l'opsine, qui montrent que les ancêtres des primates étaient diurnes. Ainsi, les formes nocturnes se sont développées plusieurs fois indépendamment, en particulier chez les Strepsirrhiniens. Pendant longtemps, on a considéré que les primates étaient issus de Mammifères nocturnes, et que les Strepsirrhiniens avaient conservé ce mode de vie.

Les Adapiformes et les Omomyiformes disparaissent à la fin de l'Éocène avec quelques formes se maintenant jusque dans l'Oligocène.

VI.) Les premiers Simiiformes (sans les Tarsiers)

1°) L'Afrique

Les premiers vrais Simiiformes sont connus dès la fin de l'Éocène (34 Ma) (Projection & poly Tableaux 14 & 15). Pendant des décennies, l'essentiel de nos connaissances concernant les premiers Anthropoïdes provenaient d'un site égyptien (au nord de l'Égypte) : le site de Fayum. Depuis une dizaine d'années, de nombreux autres sites aussi bien en Afrique qu'en Asie ont livré de nombreux restes (Projection & poly Figure 40).

Les restes africains concernant les premiers anthropoïdes sont regroupés en 4 familles (toutes éteintes aujourd'hui), comprenant 15 genres avec un total de 20 espèces. Ces familles sont regroupées dans deux super familles des Propliopithecoidea et les Parapithecoidea. Il y a donc une radiation importante des premiers Anthropoïdes. Ces fossiles présentent des restes aussi bien crâniens que post-crâniens.

Ces fossiles sont indubitablement bien des anthropoïdes car ils présentent des caractères dérivés de ces derniers, notamment :

- Des orbites totalement fermées (septum post-orbitaire)
- Le développement important de l'os mastoïde au niveau de l'oreille.
- Une symphyse mandibulaire soudée

Cependant, ces simiiformes sont plus archaïques que les espèces actuelles. En effet, ils présentent de nombreux caractères plésiomorphes, comme :

- Des volumes cérébraux plus petits que ceux des espèces actuelles de même taille
- Les espèces les plus anciennes présentent encore une symphyse mandibulaire non soudée.
- Trois prémolaires au lieu de deux pour beaucoup d'entre eux,
- Une faible spécialisation

Ces Primates rappellent plus les Omomyiformes et les singes du nouveau monde que ceux de l'ancien monde.

Les *Proteopithecidae* et les *Parapithecidae* possèdent encore une Pm3 inférieure. Les *Oligopithecidae* correspond aussi à un groupe basal et comprend l'espèce de Simiiforme la

plus ancienne : *Catopithecus browni*. Cette espèce donne un bon aperçu de la morphologie possible du plus ancien Simiiforme. Cependant, ce sont les *Propliopithecidae* qui sont plutôt considérés comme étant le groupe basal des Catarrhiniens. Cela est dû notamment à la morphologie d'*Aegyptopithecus zeuxis* (Projection). Cette espèce est bien connue car de nombreux restes crâniens et post-crâniens ont été découverts appartenant aussi bien à des mâles qu'à des femelles de différents âges. Cette espèce présentait un dimorphisme sexuel important.

Il y a quelques restes plus anciens en Afrique et en Asie mais très discutés. Ces restes correspondent à des simiiformes basaux, fragmentaires, et riches en plésiomorphies. Ils sont donc difficiles à placer du point de vue de la phylogénie. Les relations phylétiques la plus consensuelle est présentée dans la figure 39 (Projection & poly Figure 41)

En outre, c'est au cours de l'Oligocène, que les primates arrivent en Amérique du sud car on les connaît sur ce continent dès la fin de l'Oligocène.

2°) L'Asie

Depuis une quinzaine d'années, on connaît des restes attribuables à des anthropoïdes basaux en Asie. Deux grandes familles ont été définies : *Eosimiidae* et les *Amphipithecidae*.

Les *Eosimiidae* sont des primates de très petites tailles (moins de 100 g pour la plus petite espèce et moins de 300 g pour les plus grandes) qui ont été découverts en Chine, Inde et Birmanie. Ces restes sont très fragmentaires et sont surtout connus par des restes mandibulaires. Les traits permettant de les rapprocher des Anthropoïdes sont surtout dentaires, ce qui laisse ouvert le débat sur la position phylétique. Actuellement, ils sont considérés soit comme le groupe de base des Anthropoïdes soit comme celui des Tarsiens. D'une manière générale, ces primates présentent plus de caractères plésiomorphes que les primates du Fayum. Si ces Primates, en particulier le genre *Eosimias*, est bien un anthropoïde, alors cela ferait de certains d'entre eux le primate le plus petit que la Terre ait porté.

3°) Les adaptations de ces premiers anthropoïdes

Pendant longtemps, la seule vision que nous avions des premiers anthropoïdes provenant du Fayum. Ces Primates Oligocène étaient de taille petite à moyenne. Ils étaient essentiellement frugivores ou granivores. Ils étaient arboricoles et quadrupèdes voir quadrupèdes et suspenseurs. Ainsi leur morphologie générale était proche de celle des Platyrrhiniens actuels. Les dernières découvertes faites à la fin de l'Éocène, en Asie et en Afrique, ont changé notre vision des premiers anthropoïdes et montre que l'aspect « grand platyrrhiniens » n'est pas exacte et apparaît bien après l'apparition des Simiiformes Éocène. Bien que l'état de leurs restes rendent les interprétations délicates, il semble que ces anthropoïdes de la fin de l'Éocène étaient de petite taille, plutôt diurne avec un comportement alimentaire allant du frugivore à l'insectivore.

Comme beaucoup de petits primates actuels, souvent moins de 500 g, les premiers anthropoïdes étaient probablement en partie insectivores. En outre, tous les anthropoïdes actuels ont une fovéa de la rétine qui, chez d'autres vertébrés, est souvent associée à la prédation diurne. Le passage à un mode d'activité diurne chez les ancêtres des anthropoïdes aurait abouti à une convergence accrue des orbites. En outre, le volume crânien des anthropoïdes a augmenté en raison de l'accroissement des lobes frontaux. Le développement de ces lobes peut être la conséquence de la vie en groupes sociaux de grande taille, une caractéristique de primates diurnes. Ces modifications conduiraient au besoin d'un septum osseux entre l'orbite et de la fosse temporale afin que la contraction des muscles temporaux, lors de la mastication, n'entraînent pas de déplacement du globe oculaire ce qui perturberait la

vision de l'animal. Ce scénario est très compatible avec nos connaissances actuelles de la taille et des habitudes des premiers anthropoïdes.

VII.) L'histoire des « Grands Singes »

Les températures moyennes chutèrent beaucoup à travers tout l'Eocène (**Projection & poly Figures 42**), conduisant à une chute de la biodiversité floristique rivalisant avec celle de la fin du Permien. Pendant l'Oligocène puis le Miocène, les températures sont restées relativement froides (bien que plus chaudes qu'aujourd'hui). Une calotte glaciaire recouvrait la majeure partie de l'Antarctique dès le début du Miocène. Les glaciers se sont développés à de plus basse latitude dès la seconde moitié du Miocène (Sibérie, Scandinavie, Groenland). Ces changements conduisirent les primates à se réfugier dans les zones tropicales.

En dehors de Madagascar, l'essentiel des Primates survivant post-oligocène sont des simiiformes.

En ce qui concerne les Catarrhiniens, il y a un trou de 10 Ma après les primates du Fayoum. Les fossiles de Catarrhiniens réapparaissent dans les archives fossiles il y a environ 24 Ma (fin de l'oligocène début Miocène).

L'une des familles la plus ancienne est alors les *Pliopithecidea* connue en Europe et en Asie. Bien qu'ils partagent de nombreuses synapomorphies avec les catarrhiniens, ils présentent encore de nombreux caractères plésiomorphiques, comme l'absence d'un tube ectotympanique (**Figure 14**) caractéristique de TOUS les Catarrhiniens. En revanche, il ne partage aucun caractère dérivés des hominoïdes. Ce groupe, qui a persisté jusqu'à la fin du Miocène, est surtout connu à partir du Miocène moyen en Europe avec *Epipliopithecus zeuxis* dont des squelettes quasi complet ont été découverts en Tchéquie dans des remplissages de fissures.

Ainsi, la position systématique de ce groupe suscite beaucoup débats. La majorité des auteurs le classe aujourd'hui comme un catarrhinien basal. Les caractères incluant ces Primates parmi les Hominoïdes sont essentiellement ces caractères locomoteurs, tels que la suspension par les bras. Cependant, de nombreux Cercopithecoïdes aujourd'hui en sont capables. Bien qu'ils ne soient connus qu'en Eurasie, ils semblent provenir d'Afrique. Les *Pliopithecidea* ont eu survécu très longtemps, entre -18 et -8 Ma, soit pendant l'essentiel du Miocène

Les autres anthropoïdes du Miocène (connu dès la fin de l'Oligocène pour certains, donc un peu plus anciens) sont définitivement des Catarrhiniens. Dans les sédiments allant de l'Oligocène final au Miocène moyen de l'Ouganda et du Kenya (25 à 15 Ma) il y a les traces d'une radiation importante d'hominoïdes. La majorité des primates sont alors des « dental apes » ou « Grands singes dentaires ». C'est-à-dire que ce sont des primates quadrupèdes rappelant les Cercopithecoïdes mais présentant une morphologie des molaires (en Y et non bilophodonte) caractéristiques des hominoïdes. Ils leurs manquent toutes ou parties des spécialisations liées à la brachiation. Durant le Miocène, ce sont les hominoïdes qui étaient les primates les plus diversifiés et les plus fréquents. Les Cercopithecoïdes réalisent leur radiation (importante) plus tard entre le Pliocène et aujourd'hui, alors que les hominoïdes sont devenus très peu nombreux.

Les grands singes Miocène avait une taille comprise entre celle d'un capucin (3,5 Kg) à celle d'un gorille femelle ou d'un Orang-outan (70 Kg). Ces fossiles ont été trouvés associés à des environnements variés allant des forêts tropicales humides à des savanes. Ils présentent tous des caractéristiques d'animaux diurnes et aucun ne présentent de queue.

Les différentes familles de grands singes Miocène regroupent plus de 150 genres :

Les *Proconsulidae* (Afrique)

Les *Dendropithecidae* (Afrique)

Les *Dryopithecidae* (Europe)
Les *Hylobatidae* (Europe)
Les *Pongidae* (Asie)
Les *Hominidae* (Afrique)
Les *Parapithecidae*
Les *Propliopithecidae*
Les *Oligopithecidae*
Les *Proteopithecidae*
Les *Eosimiidae*
Les *Amphipithecidae*

a) *Les Proconsulidae*

De nombreux genres sont connus dans cette famille, dont le genre *Proconsul* qui sont clairement dérivés des *Propliopithecidae* de l'Oligocène. Les *Proconsuls* ont été les premiers grands singes découverts en Afrique (1933) et sont toujours les mieux connus. Il y a quatre espèces allant d'une taille de 20 kg jusqu'à environ 50 – 70 kg (le poids d'un gorille femelle). Ils ne possèdent pas de queue mais ont des proportions corporelles rappelant les cercopithecoïdes actuels. Ils étaient donc quadrupèdes « classiques » avec pour certains des capacités de suspension par les membres supérieurs.

Les *proconsulidae* en général étaient essentiellement frugivores.

b) *Les Grands singes Eurasiatiques*

Ces grands singes sont connus à partir du Miocène moyen (17 Ma) Contrairement aux *Proconsulidae* qui semblent issus d'une seule grande radiation, les grands singes euro-asiatiques semblent résulter de plusieurs radiations distinctes. Contrairement aux *Proconsuloides*, les restes eurasiatiques sont plus aisément attribuables aux Hominoïdes que les restes de *Proconsuls*.

*Les *Dryopithecidae*

Les *Dryopithèques* sont des Primates Européens connue depuis 150 ans, avec le genre *Dryopithecus*. Cette famille s'est agrandie ces dernières années avec de nouveaux genres décrits. Ces espèces sont caractérisées par la présence de nombreux caractères caractéristiques des Hominoïdes, mais ils possèdent toujours quelques caractères plésiomorphiques.

Ils présentent beaucoup de caractère de Grands singes africains actuels et certains montrent même des capacités de suspension bien développées.

Parmi les différents genre connus au sein de cette famille, certains sont connus que par quelques restes et d'autres par des squelettes quasi complets. Je vais me limiter à *Oreopithecus*.

Ce genre, qui a pendant longtemps été classé dans une famille à part, comprend qu'une seule espèce *Oreopithecus bambolii* provenant de différentes localités de la Toscane, entre 8,8 et 7 Ma. Pendant ces presque 2 Ma, on observe aucune différence entre les individus. Les *Oréopithèques* se seraient spécialisés rapidement puis seraient rentrés dans une stase évolutive. Il présente de nombreuses particularités, notamment concernant la morphologie dentaire. Ces particularismes semblent en partie liés à l'insularité. L'essentiel de la faune associée à ce primate montre une insularité marquée. Beaucoup de restes de ce primate sont connus et proviennent des mines de Lignites de Toscane. Il a aussi été signalé en Sardaigne.

Ce primate montre aussi beaucoup d'adaptation à des modes locomoteurs suspendus (*Brachiation*) (membre supérieur long, membre inférieur court, etc).

Il y a de grand débat concernant sa filiation. Est-il issu d'un groupe africain ou d'un Dryopithèque ?

*Les Pongidae

Les Pongidae se répartissent en 7 genres et un seul existe encore aujourd'hui (*Pongo*) :

- *Lufengpithecus* (Asie)
- *Ouranopithecus* (*Graecopithecus*) (Grèce et Turquie)
- *Sivapithecus* (Asie)
- *Gigantopithecus* (Asie)
- *Pongo* (Asie)

La plupart de ces espèces ne sont connues que par des dents et des mandibules, donc pose des problèmes pour la classification.

Parmi les genres fossiles, il y a en particulier :

Les Sivapithèques

Ce genre est considéré comme étant l'ancêtre des Orangs-outans. On trouve ses restes en Asie du Sud Est. Les restes datent du Miocène.

Les Gigantopithèques

Ces primates, qui pourraient aussi dériver des Sivapithèques, correspondent au plus gros primate que la Terre ait connu. Le plus ancien, *G. bilaspurensis*, avait les proportions d'un Gorille. Il dépassait en taille et en poids le Gorille. Cette espèce est datée du Pliocène final (3,6 à 2,6Ma) en Inde du Nord. L'espèce suivante est *G. blacki* qui dépassait le gorille en taille et en masse. Il est connu au Pléistocène moyen (1,8 Ma à 0,126 Ma). Il est connu du Sud de la Chine et du Nord VietNam.

Conclusion

Les primates sont caractérisés par une évolution extrêmement buissonnante. Le buissonnement commence dès les Plésiadapiformes avec un très grand nombre d'espèces. Puis les Strepsirrhiniens apparaissent et développent deux groupes très diversifiés les Adapiformes et les Omomiiformes. L'importance des Strepsirrhiniens diminue au profit des Haplorrhiniens simiiformes et en particulier des Hominoïdes au cours du Miocène. Ces derniers deviennent par la suite moins importants et à partir du Pléistocène se sont les Cercopithecoïdes qui connaissent une radiation importante. La lignée humaine a aussi été très buissonnante, mais elle est limitée aujourd'hui à une seule espèce. La radiation des hominés est parallèle à celle des Cercopithecoïdes, mais elle n'a pas réussi aussi bien en terme de diversité spécifique.

Les primates ne sont pas uniquement adaptés aux régions chaudes. En effet, il y a le macaque de Gibraltar, le macaque japonais, ainsi que des espèces de *Pygathrix*, dont l'une des espèces (*Pygathrix roxellana*) est le primate supportant les températures les plus froides après l'homme.

Nous appartenons au Primate, et pourtant beaucoup d'espèces ne sont connus que par quelques spécimens présents dans des collections. L'ordre des coléoptères est, du point de vue de la systématique, mieux connus que les Primates.

Tous nos cousins ont beaucoup à nous apprendre sur nous même et faisons tout pour avoir la chance de les voir encore longtemps dans la nature, en particulier nos descendants. J'ai eu la chance d'observer des Orangs-outans à Bornéo et j'espère que ma fille et ses enfants auront aussi ce plaisir.