

# Regard sur les grands singes du Miocène... et d'aujourd'hui

par Gildas Merceron<sup>1</sup> et Anne Teyssède<sup>2</sup>

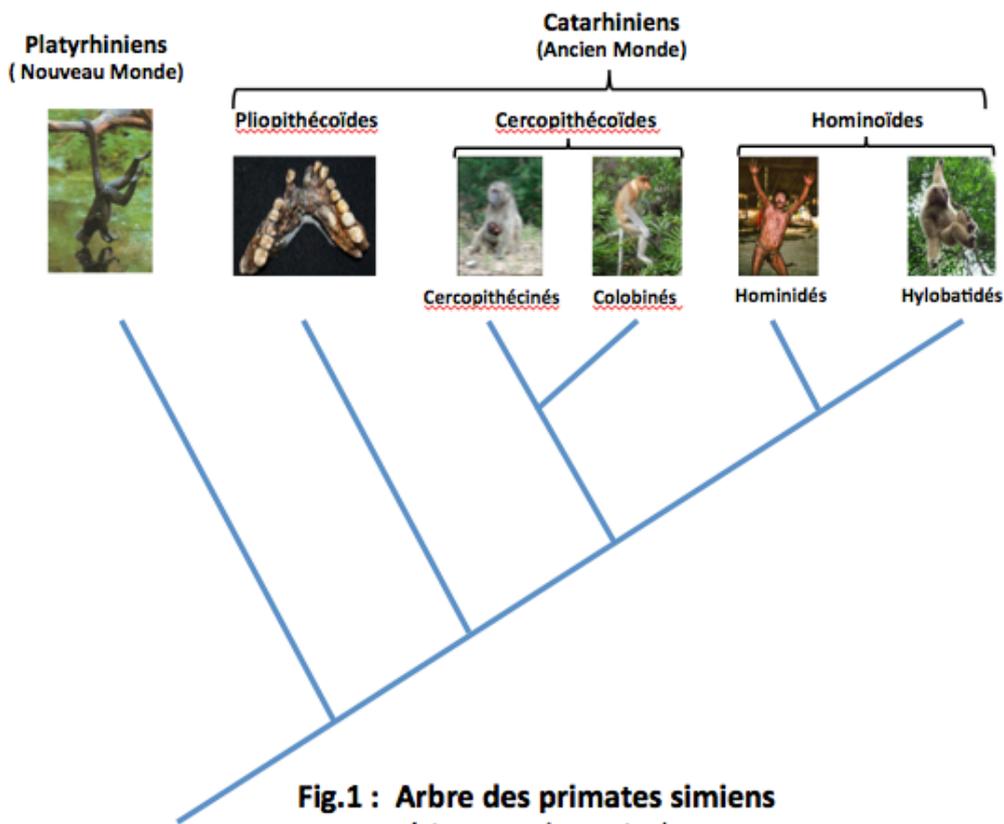
(1) : Chargé de recherche CNRS à l'iPHEP, UMR 7262, CNRS et Université de Poitiers

(2) : Ecologue et médiatrice scientifique (SFE),

chercheuse associée au Département d'Ecologie du Muséum National d'Histoire Naturelle

Regard R40, édité par Anne Teyssède

**Mots clés :** Grands singes, Hominoïdes, primates, communautés, diversité, Miocène, paléontologie, évolution, écologie, dynamique, changements globaux, habitats, homogénéisation biotique, Anthropocène.



**Fig.1 : Arbre des primates simiens (singes et humains)**

Les paléontologues s'intéressent aux faunes du passé. Les écologues cherchent à comprendre le fonctionnement, la distribution et la dynamique des systèmes écologiques tels que populations, communautés et écosystèmes. La paléoécologie

peut consister à analyser les interactions, l'évolution, la distribution et la dynamique d'espèces et communautés passées à l'aide des concepts, mécanismes et outils de l'écologie.

Dans cet article, nous nous intéresserons à la diversité passée des primates hominoïdes ou grands singes (apes en anglais), principalement au cours du Miocène\* moyen et supérieur, il y a entre 14 et 8 millions d'années (Ma) environ, puis comparerons brièvement la dynamique de ces espèces à celle des grands singes actuels.

## Grandeur et décadence des grands singes du Miocène

Avec une première occurrence probable en Afrique il y a environ 25 Ma (à la fin de l'Oligocène ou au début du Miocène), la lignée buissonnante ou « superfamille » des hominoïdes rassemble plusieurs familles de primates catarhiniens\*, dont deux sont encore représentées aujourd'hui : les hominidés – représentés aujourd'hui par l'Homme, les Chimpanzés commun et bonobo, le Gorille et l'Orang outan – et les

hylobatidés, famille des actuels gibbons et siamangs (Nelson, 2003; Begun, 2007; et voir la **Fig.1**).

L'Eurasie a été au Miocène moyen le théâtre de la diversification florissante (radiation) de ces primates hominoïdes, antérieure à celles des hominidés en Afrique. Plus de dix genres de grands singes fossiles ont été reconnus pour cette période sur ce vaste continent, depuis la péninsule ibérique jusqu'en Asie du Sud Est (Nelson, 2003; Begun, 2007; Casanovas-Vilar et al., 2010; et voir la **Fig.2** ci-dessous).

Alors que l'évolution des hominoïdes fut probablement continue en Asie du Sud-Est, compte tenu des diversités fossiles et actuelles des hominoïdes dans cette région (Rowe, 1996; Chaimanee et al., 2003, 2004; Jaeger et al. 2011), une histoire évolutive différente marque le reste de l'Eurasie et tout particulièrement l'Europe.



**Fig.2** : Distribution des hominoïdes fossiles du Miocène supérieur (© David R. Begun)

Les hominoïdes s'y éteignent graduellement, probablement d'Ouest en Est, et avec un pic important il y a 8,7 Ma c'est-à-dire à la limite entre deux étages géologiques du Miocène bien distincts par leur faune mammalienne (étages dits biochrono-logiques), le Vallésien\* et le Turolien\* (Bonis et al., 1992; Andrews et al., 1996; Casanovas-Vilar et al., 2010).

Tandis que les hominoïdes s'éteignent en Europe, une dispersion importante de singes colobinés, représentants d'un autre groupe de primates catarhiniens\* originaire d'Afrique, les cercopithécoïdes\* (old world monkeys en anglais), s'opère à travers tout le continent. Mais à l'inverse des hominoïdes, les colobinés sont très peu diversifiés puisqu'un seul genre, *Mesopithecus*, y est reconnu au Turolien (Andrews et al., 1996; Koufos, 2009).

Parallèlement, un autre groupe de primates catarhiniens aujourd'hui disparu connaît en Europe un sort comparable à celui des grands singes. Il s'agit des pliopithécoïdes\*. Très diversifiés au Miocène moyen et supérieur (pas moins de 10 espèces sont reconnues en Europe), les pliopithécoïdes ont cohabité avec les grands singes en Europe de l'Ouest et centrale pendant plusieurs millions d'années (Begun, 2002). Ils disparaissent d'Eurasie vers la fin du Miocène.

## L'enquête du paléontologue (GM)

Mon travail a visé à comprendre les conditions environnementales qui ont favorisé en Europe, au Miocène supérieur, cette baisse générale de la diversité des espèces de primates, la disparition des grands singes et la dispersion de ce petit singe colobiné sur l'ensemble du continent.

Différentes études ont montré que l'hétérogénéité de l'environnement, associée à des conditions climatiques stables dans le temps, était un facteur majeur pour le maintien d'une haute diversité d'espèces (ou diversité spécifique, Griffin et al., 2009). J'ai posé l'hypothèse que la chute de la diversité des primates européens était une réponse à l'homogénéisation des conditions environnementales à travers l'Europe.

La dynamique des environnements est ici décryptée avec une approche indépendante: C'est la reconstitution du régime alimentaire des mammifères herbivores fossiles qui est utilisée pour décrire les environnements. Pour mener cette recherche, je me suis tout particulièrement intéressé aux ruminants (notamment cervidés et bovidés) qui ont cohabité, soit avec les grands singes, soit avec le singe colobiné.

Ces ruminants composent un modèle robuste car (i) ils dominent les communautés de grands herbivores depuis le Miocène inférieur, (ii) ils occupent une vaste gamme d'environnements, depuis la forêt équatoriale jusqu'à la toundra arctique, (iii) leur régime alimentaire de type végétarien reflète les conditions environnementales locales.



Fouilles à Dafnero (cliché G. Merceron)

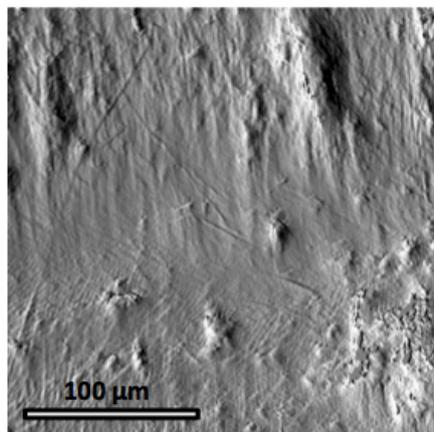
J'ai focalisé ma stratégie d'échantillonnage sur trois aires géographiques le long d'un axe NO-SE, depuis l'Allemagne jusqu'en Grèce (**Fig.2**). J'ai aussi strictement limité mon étude aux localités d'âge mammalien Vallésien\* et Turolien\* inférieur (entre 10 et 8 Ma), période au cours de laquelle la chute de diversité des primates a atteint son paroxysme. Ainsi, j'ai pu définir et comparer le régime alimentaire de six communautés de ruminants à cette époque charnière. Les plus anciens ruminants d'âge Vallésien ont co-évolué avec les derniers hominoïdes<sup>(1)</sup>, alors que les ruminants turoliens ont poursuivi leur évolution après l'extinction des grands singes.

J'ai reconstitué l'alimentation de ces ruminants avec une approche indépendante de la taxonomie (systématique) et de l'anatomie, qui consiste à quantifier l'usure micrométrique de l'émail sur les facettes dentaires qui ont coupé la nourriture. Selon les dimensions et la densité de ces différentes usures dentaires, on peut

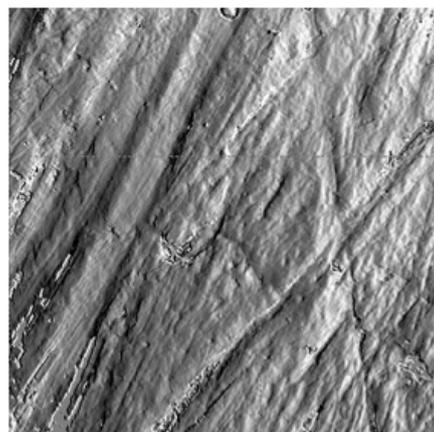
caractériser le régime alimentaire (Merceron et al., 2005; Peigné et al., 2009; Boissérie et al., 2005). Par l'examen de sa dentition, on peut donc savoir si une espèce consommait des feuilles, au même titre qu'un chevreuil, ou si elle consommait des graminées, comme un gnou le fait aujourd'hui dans la savane africaine.

Les résultats montrent très clairement que la diversité des grands singes, avant 8,7 Ma, est associée à une diversité des paysages. En effet, les ruminants du Vallésien montrent des usures dentaires donc des régimes alimentaires très différents d'une région à l'autre. Au Nord de la Grèce, ils consommaient des graminées abrasives en grande quantité, tandis qu'en Europe occidentale et centrale l'étude de leur dentition renvoie un signal de brouteurs de feuillages et fruits. Par conséquent, les paysages fréquentés à l'époque par les grands singes étaient plus boisés en Allemagne et en Hongrie qu'en Grèce (Merceron et al., 2010).

### Texture de l'émail dentaire de ruminants



Usure d'une molaire  
de brouteur de feuillages



Usure d'une molaire  
de paisseur de graminées

**Figure 4** : Usure de l'émail dentaire de ruminants (cliché G. Merceron)

Après 8,7 millions d'années, il apparaît que les différences de régimes alimentaires des ruminants sont considérablement atténuées. En effet, la part de graminées dans les bols alimentaire et la proportion des ruminants consommateurs de graminées augmentent à l'Ouest et diminuent à l'Est. Les régimes alimentaires de ces herbivores étant beaucoup plus uniformes sur l'ensemble de l'Europe, c'est une homogénéisation des conditions environnementales qui est mise en évidence (Merceron et al., 2010).

La diversité et la relative stabilité des environnements en Europe au Miocène moyen a probablement favorisé le maintien d'une grande diversité d'espèces chez les primates hominoïdes (et pliopithécoïdes) de ce continent (Begun et al., 2006; Hamon et al., 2012). Il est fort probable que le changement climatique et environnemental qui s'est opéré au Miocène supérieur après 8,7 Ma a plutôt favorisé une certaine homogénéisation environnementale, et donc l'expansion d'une seule et unique espèce de singe.

Des travaux intégrant des analyses géochimiques des isotopes du carbone et de l'oxygène contenus dans l'émail des ruminants fossiles sont en cours d'étude. Les résultats complèteront notre connaissance des variations des conditions climatiques et des végétations alors que les grands singes s'éteignent dans le nord de la Grèce. J'ai focalisé ma stratégie d'échantillonnage sur trois aires géographiques le long d'un axe NO-SE, depuis l'Allemagne jusqu'en Grèce.

J'ai aussi strictement limité mon étude aux localités d'âge mammalien Vallésien\* et Turolien\* inférieur (entre 10 et 8 Ma), période au cours de laquelle la chute de diversité des primates a atteint son paroxysme. Ainsi, j'ai pu définir et

comparer le régime alimentaire de six communautés de ruminants à cette époque charnière. Les plus anciens ruminants d'âge Vallésien ont co-évolué avec les derniers hominoïdes(1), alors que les ruminants turoliens ont poursuivi leur évolution après l'extinction des grands singes.

## Le regard de l'écologue (AT)

Les recherches des quinze dernières années en écologie et biogéographie montrent que la transformation massive des habitats terrestres et aquatiques, qu'elle soit liée au changement d'usage des terres (agriculture, urbanisation..), à la pollution physico-chimique (engrais, pesticides..) ou au changement climatique, est un facteur majeur d'érosion de la biodiversité et de transformation des communautés (ex : Vitousek et al. 1997 ; Sala et al. 2000 ; Rosenzweig 2001 ; Bradshaw et al. 2009, et voir par exemple les regards 6, 16, 22, 30 et 37 sur cette plateforme).

Au plan théorique comme en pratique, les résultats de ces recherches indiquent plus précisément que le bouleversement massif des écosystèmes lié aux activités humaines induit tout à la fois le déclin d'espèces spécialistes, vulnérables au changement de leurs conditions de vie, et l'expansion d'espèces généralistes qui, moins exigeantes sur les conditions de vie locales, sont de ce fait plus compétitives dans les habitats perturbés ou transformés (ex : Mc Kinney et Lockwood 1999 ; Olden et Ronney, 2006 ; Clavel et al. 2010 ; et voir regard n°16).

Tandis qu'à l'échelle locale voire régionale ces dynamiques opposées peuvent se traduire par une augmentation temporaire du nombre total d'espèces, et par une désorganisation des écosystèmes locaux (réseaux écologiques, cf. regard

n°30), elles se soldent à plus vaste échelle et à moyen terme par une perte nette d'espèces et par l'homogénéisation structurale et fonctionnelle des communautés animales et végétales.

De l'échelle locale aux échelles régionale et supérieures, la modélisation prévoit en tout cas une baisse de l'indice de spécialisation moyen des espèces, et donc des communautés, avec la fragmentation et la transformation progressive des habitats (Teyssède et Robert 2013), que des chercheurs ont d'ores et déjà, pour certaines communautés, vérifiée sur le terrain (Devictor et al 2008 ; Le Viol et al. 2012). La dynamique actuelle des primates hominoïdes, entre autres taxons, correspond clairement à ce schéma : déclin des grands singes d'Afrique et d'Asie, spécialistes des forêts tropicales humides, expansion de notre espèce généraliste sur l'ensemble du Globe.

Peut-on utiliser les résultats de ces recherches en écologie pour mieux comprendre l'évolution des communautés de primates en Europe au Miocène, décrite dans cet article ?

Le déclin des hominoïdes et pliopithèques d'Europe, en réponse aux changements de l'environnement du Miocène supérieur, suggère que ces espèces étaient spécialistes de leurs habitats respectifs et qu'elles n'ont pu faire face à ces changements. Les données paléontologiques confirment-elles cette hypothèse écologique ?

Les grands singes considérés dans cette étude ont été *Dryopithecus* ? en Allemagne (Franzen et al., 2003), *Rudapithecus branchoi* en Hongrie (Kordos and Begun, 2001), et

*Ouranopithecus macedoniensis* en Grèce (Bonis et al., 1990).

Selon Gildas, l'anatomie (post-crânienne et dentaire) et les micro-usures dentaires des deux premières espèces indiquent qu'elles avaient probablement un mode de vie forestier semblable à celui des chimpanzés ou des orangs outans actuels (Begun et al., 1990; Ungar, 1996; Kordos and Begun, 2002; Nargolwalla and Begun, 2005), et leur absence d'Europe de Sud-Est – où la faune fossile signale très clairement des milieux ouverts – suggère qu'elles étaient inféodées aux forêts.



Crâne de *Dryopithecus* (cliché G. Merceron)

De même, l'anatomie et la distribution géographique des pliopithèques au Miocène indiquent qu'il s'agissait d'espèces arboricoles forestières.

Au nord de la Grèce, *Ouranopithecus* quant à lui avait une écologie surprenante pour un grand singe. Son mode de vie était très vraisemblablement similaire à celui d'un babouin consommant des objets coriaces (tubercules, noix) dans des environnements ouverts (Bonis and Melentis, 1977, 1978 ; Ungar, 1996; Merceron et al., 2005).



Crâne d'*Ouranopithecus* (cliché G. Merceron)

L'ensemble des données sur l'anatomie et la distribution des primates considérés dans cette étude, avant les changements environnementaux du Miocène supérieur, indique donc qu'il s'agissait pour la plupart d'espèces spécialistes de leurs habitats respectifs.

L'expansion du colobiné *Mesopithecus* dans l'ensemble de l'Europe (au Miocène supérieur), probablement depuis le nord de l'Afrique et à travers savanes, forêts et prairies, indique en revanche que ce singe était généraliste. Cette assertion est confirmée par les études du squelette post-crânien qui en fait un singe semi-terrestre, et par les analyses de micro-usures dentaires qui dépeignent une alimentation variée, – alors que la majorité des colobinés actuels sont folivores (Merceron et al., 2009a; 2009b; Youlatos and Koufos, 2010; Clavel et al., 2012).

Il est donc tentant de faire un parallèle entre les dynamiques des communautés de primates en Europe au Miocène supérieur et sur l'ensemble du Globe aujourd'hui. Aux deux époques, en réponse aux changements ou à la disparition de leur habitat, les espèces spécialistes des forêts se sont raréfiées (ou se raréfient actuellement) au

profit d'une minorité d'espèces généralistes, capables de se nourrir et prospérer dans des habitats variés, ouverts (ex : prairies) ou « fermés » (forêts).

Tout comme le colobiné généraliste *Mesopithecus* a colonisé l'Europe au Miocène Supérieur, quelques espèces actuelles de cercopithèques au régime alimentaire et autres exigences écologiques très souples s'adaptent aux changements globaux en cours et colonisent de nouveaux habitats plus ou moins ouverts (dont des habitats agricoles et suburbains, voire urbains !), ignorant leurs cousins primates arboricoles menacés par la destruction des forêts. C'est le cas en particulier du Babouin Anubis en Afrique, du Macaque rhésus et du Langur sacré (un colobiné lui aussi) en Asie.



Crâne de *Mesopithecus* (cliché G. Merceron)

Le cas des hominoïdes est encore plus frappant : A l'exception de l'Homme et du Chimpanzé commun (*Pan troglodytes*), toutes les espèces actuelles d'hominoïdes sont inféodées aux forêts tropicales (d'Afrique ou d'Asie) et lourdement menacées par la destruction de leur habitat. Bien qu'omnivore et plus généraliste, le Chimpanzé commun est quant à lui menacé en Afrique non seulement par la destruction de ses habitats (forêt tropicale, bush, savane boisée), mais aussi par la

chasse et les épidémies infectieuses (Ebola). Toutes ces espèces se raréfient actuellement au profit d'une unique espèce généraliste d'hominidé, en expansion sur l'ensemble des continents : *Homo sapiens*.

## Epilogue – Quel futur pour les grands singes de l'Anthropocène?

Bien que similaires et toutes deux liées à la transformation des habitats, ces dynamiques évolutives des communautés de primates il y a quelque 9 Ma en Europe et aujourd'hui sur l'ensemble du Globe diffèrent par un point important : la cause première de cette transformation. Au Miocène supérieur, *Mesopithecus* n'est en rien responsable des changements climatiques et environnementaux qui ont permis son expansion et favorisé l'extinction des hominoïdes et plioptèques en Europe. L'espèce -opportuniste- n'a fait que profiter de ces changements.

En revanche, par leur capacité d'action sur l'environnement (ingénierie écologique, 'progrès' technologiques), les sociétés humaines -ou plus exactement les sociétés industrialisées- en expansion sont bien la cause principale du bouleversement actuel des écosystèmes, de la transformation massive des habitats et du déclin de nombreuses espèces spécialistes telles que leurs cousins hominoïdes... dont une fraction notable vit aujourd'hui en captivité (cf. photo ci-contre). *Homo sapiens* est bien l'artisan de la crise actuelle de biodiversité, dite à juste titre de « l'Anthropocène ».



Orangs-outans en captivité (cliché A. Teyssède)

Mais ne nous arrêtons pas à ce sombre constat. A la différence de *Mesopithecus*, notre espèce peut agir pour freiner la dynamique de transformation des écosystèmes dont elle dépend et le déclin des espèces qui en pâtissent. Les capacités d'ingénierie écologique et d'adaptation au changement démontrées par *Homo sapiens* depuis des millénaires, qui expliquent son expansion démographique et la dominance croissante des sociétés agricoles puis industrialisées sur terres et mers, s'appuient en effet sur des capacités d'analyse, de communication et d'organisation collective hors du commun. Ces capacités cognitives et collaboratives peuvent être appliquées à réduire les pressions des sociétés 'modernes' sur les écosystèmes, et ainsi permettre à une bonne partie des espèces spécialistes ou menacées de s'adapter aux changements - moins drastiques- de leurs conditions de vie.

-----

## Glossaire

- **Anthropocène** : Néologisme (construit du grec anthropos, Homme, et de la racine cène indiquant une communauté vivante) désignant la période de changements globaux actuels. Terme popularisé par le Prix Nobel de chimie Paul Crutzen et d'autres scientifiques dans les années 2000, pour souligner le rôle prépondérant de notre espèce dans ces changements, c.-à-d. l'ampleur de l'impact des activités humaines sur l'environnement depuis deux cent ans, voire depuis l'expansion de l'agriculture.
- **Catarhiniens** : Distribués dans l'Ancien Monde (à l'exception de l'Homme, de distribution mondiale), les primates catarhiniens incluent les superfamilles des hominoïdes, des cercopithécoïdes et des plioithécoïdes (groupe fossile). Ils diffèrent des singes sud-américains (platyrhiniens) par un tube tympanique ossifié et par une formule dentaire comportant uniquement deux prémolaires entre canine et molaires (contre trois chez les platyrhiniens).
- **Cercopithécoïdes**: Primates catarhiniens, très diversifiés aujourd'hui en Asie et Afrique. Avec une seule famille actuelle (les cercopithécidés), deux sous-familles (les cercopithécinés et colobinés) représentées par plusieurs dizaines d'espèces chacune, les cercopithécoïdes sont les primates les plus diversifiés de l'Ancien Monde. Ils sont présents depuis les Hauts Plateaux éthiopiens (le Gélada) jusqu'aux cimes des forêts équatoriales (le Nasique en Asie). La première occurrence des cercopithécoïdes est africaine et est datée de 23 millions d'années environ. La morphologie occlusale des molaires propres aux cercopithécoïdes est déjà acquise à cette période. C'est seulement au cours du Pliocène et Pléistocène (c.-à-d. depuis 5 Ma) que les cercopithécidés connaissent une véritable radiation adaptative, aboutissant à la diversité actuelle.
- **Hominoïdes** : Primates catarhiniens dont la première occurrence est africaine et datée d'environ 25 Ma, comprenant plusieurs familles dont deux actuelles : les hominidés (famille des humains, chimpanzés, gorilles et orangs outans) et les hylobatidés (famille des gibbons et siamangs). Au sein des catarhiniens, les hominoïdes diffèrent des cercopithécoïdes par l'absence de queue et par une morphologie occlusale des molaires plus primitive.
- **Miocène** : Division stratigraphique de l'ère tertiaire, subdivisé en Miocène inférieur, moyen, et supérieur. Le Miocène s'étage entre 23,3 et 5,2 millions d'années.
- **Pliocène** : Dernière division stratigraphique de l'ère tertiaire, le Pliocène s'étage entre 5,2 et 1,6 millions d'années.
- **Pliopithécoïdes** : Primates catarhiniens, groupe-frère du clade regroupant les hominoïdes et les cercopithécoïdes, très diversifiés au Miocène sur toute l'Eurasie. En Europe, la famille des Pliopithécidés comprend deux sous-familles (les crouzélinés et pliopithécinés), 5 genres et une dizaine d'espèces. Ces primates étaient vraisemblablement inféodés aux milieux forestiers car ils sont absents du Sud-Est de l'Europe au Miocène supérieur, où la faune fossile signale très clairement des milieux ouverts sans couvert arboré dense dans ces régions. Les plio-pithécoïdes disparaissent d'Europe avec les grands singes, vers la fin du Miocène.
- **Turolien** : Etage mammalien au sein du Miocène supérieur, défini par les assemblages de mammifères. Le Turolien est compris entre 8,7 et 5,2 millions d'années.
- **Vallésien** : Etage mammalien au sein du Miocène supérieur, défini par les assemblages de mammifères. Le Vallésien est compris entre 11,9 et 8,7 millions d'années. Ces bornes sont toutefois sujettes à discussion.

## Bibliographie

- Andrews P., Harrison T. et al., 1996. Distribution and biochronology of European and southwest Asian Miocene catarrhines, in: Bernor, R.L., Fahlbusch, V., Mittman, H.W. (Eds.), *The Evolution of Western Eurasian Neogene Mammal Faunas*. Columbia University Press, New York, pp. 168-207.
- Bradshaw CJA, Sodhi NS & Brook BW., 2009. Tropical turmoil – a biodiversity tragedy in progress. *Front Ecol Environ* 7:79-87.
- Begun D. R., 2002. The Pliopithecoidea, in: Hartwig, W.C. (Ed.), *The Primate Fossil Record*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 221-240.
- Begun D. R., 2007. Fossil record of Miocene hominoids. *Handbook of Palaeoanthropology* 2, 921-977.
- Begun D. R., Moya-Sola & S. & Kohler M., 1990. New miocene hominoid specimens from Can Llobateres (Vallès Penedès, Spain) and their geological and paleoecological context. *J. Hum. Evol.* 19, 255-268.
- Begun D. R., Nargolwalla M. C. & Hutchison, M. P., 2006. Primate diversity in the Pannonian basin: In situ evolution, dispersals, or both? *Beitr. Paläontol.* 30, 1 – 12.
- Boisserie J.-R., Zazzo et al., 2005. Diet of modern and late miocene hippopotamids: evidence from carbon isotope composition and micro-wear of tooth enamel. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 221, 153-174.
- Bonis L. de., Bouvrain G. et al., 1990. New hominid skull material from the late Miocene of Macedonia in Northern Greece. *Nature* 345, 712-714.
- Bonis L. de., Bouvrain et al., 1992. Diversity and paleoecology of Greek late Miocene mammalian faunas. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 91, 99-121.
- Bonis L. de & Melentis J., 1977. Les Primates hominoïdes du Vallésien de Macédoine (Grèce). *Etude de la machoire inférieure*. *Géobios* 10, 849-885.
- Bonis, L. de. & Melentis J., 1978. Les Primates hominoïdes du Miocène supérieur de Macédoine. *Etude de la machoire supérieure*. *Annales de Paléontologie (Vertébrés)*. 64, 185-202.
- Casanovas-Vilar I. et al., 2010. Updated chronology for the Miocene hominoid radiation in Western Eurasia. *P. natl. Acad. Sci. USA* 208, 5554-5559.
- Chaimanee Y., Jolly D. et al., 2003. A Middle Miocene hominoid from Thailand and orangutan origins. *Nature* 422, 61-65.
- Chaimanee Y., Suteethorn V. et al., 2004. A new orang-utan relative from the Late Miocene of Thailand. *Nature* 427, 439-441.
- Clavel J, Julliard R & Devictor V. 2010. Worldwide decline of specialist species: Toward a global functional homogenization? *Front Ecol Environ* 9: 222-28.
- Clavel J., Merceron G. et al., 2012. On *Mesopithecus* habitat: insights from late Miocene fossil vertebrate localities of Bulgaria. *J. Hum. Evol.* in press.
- Devictor V. & Robert A. 2008. Measuring community responses to large-scale disturbance in conservation biogeography. *Diversity and Distributions* 15: 122–30.
- Franzen J.L., Fejfar O. et al., 2000. New discoveries at a classic locality, in: Reumer, J.W.F., Wessels, W. (Eds.), *Distribution and migration of tertiary mammals in Eurasia*. Deinsea, Rotterdam, pp. 217-234.
- Griffin J.N., Jenkins S.R. et al, 2009. Spatial heterogeneity increases the importance of species richness for an ecosystem process. *Oikos* 118, 1335-1342.
- Hamon N., Sepulchre P. et al., 2012. Growth of subtropical forests in Miocene Europe: The roles of carbon dioxide and Antarctic ice volume. *Geology* 40, 567-570.
- Jaeger J.-J., Soe A.N. et al., 2011. First hominoid from the Late Miocene of the Irrawady Formation (Myanmar). *PLoS ONE* 6, 1-14.
- Kordos L. & Begun D., 2001. A new cranium of *Dryopithecus* from Rudabánya, Hungary. *J. Hum. Evol.* 41, 689-700.

- Kordos L. & Begun D.R., 2002. Rudabanya: a late miocene subtropical swamp deposit with evidence of the origin of the African apes and humans. *Evolutionary Anthropology* 11, 45-57.
- Koufos G.D., 2009. The Neogene cercopithecids (Mammalia, Primates) of Greece. *Geodiversitas* 31, 817-850.
- Le Viol I., Jiguet F. et al., 2012. More and more generalists : two decades of changes in the European avifauna. *Biol Lett*, in press.
- Merceron G., Blondel C. et al., 2005. A new dental microwear analysis: application to extant Primates and *Ouranopithecus macedoniensis* (Late Miocene of Greece). *Palaios* 20, 551-561.
- Merceron G., Kaiser T.M. et al., 2010. Ruminant diet and the Miocene extinction of European great apes. *Proceedings of the Royal Society B* 277, 3105-3112.
- Merceron G., Koufos G.D. & Valentin X., 2009a. Feeding habits of the first European colobine, *Mesopithecus* (Mammalia, Primates): evidence from a comparative dental microwear analysis with modern cercopithecids. *Geodiversitas* 31, 865-878.
- Merceron, Scott J. et al., 2009b. Folivory or fruit/seed predation for *Mesopithecus*, an earliest colobine from the Late Miocene of Eurasia? *J. Hum. Evol.* 57, 732-738.
- McKinney M.L. & Lockwood J.L. 1999. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends Ecol Evol* 14: 450-53.
- Nargolwalla M.C. & Begun D.R., 2005. Late Miocene hominid biogeography and extinction patterns.
- Nelson S., 2003. The extinction of *Sivapithecus*: faunal and environmental changes in the Siwaliks of Pakistan. Brill Academic Press, Boston.
- Peigné S., Goillot C. et al., 2009. Predormancy omnivory in European cave bears evidenced by a dental microwear analysis of *Ursus spelaeus* from Goyet, Belgium. *P. natl. Acad. Sci. USA* 106, 15390-15393.
- Olden J.D. and Rooney T.P., 2006. On defining and quantifying biotic homogenization. *Global Ecol Biogeogr* 15: 113-20.
- Rosenzweig M.L., 2001a. Loss of speciation rate impoverishes future diversity. *PNAS* 98: 5404-10.
- Rowe N., 1996. The pictorial guide to the living primates. Pogonias Press, East Hampton, New York.
- Sala O.E., van Vuuren D.P. et al., 2005. Biodiversity across scenarios. Pp 375-408 in *Ecosystems and human wellbeing: Scenarios*, Carpenter et al (eds). Washington, DC: Island Press.
- Spasov N., Geraads D. et al., 2012. A hominid tooth from Bulgaria: The last pre-human hominid of continental Europe. *J. Hum. Evol.* 62, 138-145.
- Teyssède A. & Robert A. Contrasted impacts of habitat reduction, conversion and alteration on neutral and non neutral living communities (article soumis, en révision).
- Ungar P.S., 1996. Dental microwear of European Miocene catarrhines: evidence for diets and tooth use. *J. Hum. Evol.* 31, 335-366.
- Vitousek P.M., Mooney H.A. et al., 1997. Human domination on Earth's ecosystems. *Science* 277: 294-99.
- Youlatos D. & Koufos G.D., 2010. Locomotor evolution of *Mesopithecus* (Primates: Colobinae) from Greece: evidence from selected astragalar characters. *Primates* 51, 23-35.

-----

### Pour en savoir plus (en français) :

de Bonis L., 1999. La Famille de l'Homme: des lémurien à *Homo sapiens*. Belin, Pour la Science.

Clavel J., 2011. L'homogénéisation biotique, une réponse aux changements globaux. *Regards et débats sur la biodiversité*, SFE, [Regard n°16](#) du 18 avril 2011.

Lavorel S., Barbault R. et J-C. Hourcade, 2012. Impacts et enjeux du changement climatique. *Regards et débats sur la biodiversité*, SFE, [Regard n°30](#) du 3 avril 2012.

Masson-Delmotte V., 2011. Le climat de notre biosphère. *Regards et débats sur la biodiversité*, SFE, [Regard n°10](#) du 26 janvier 2011.

Pour la Science, 2007. Sur la trace de nos ancêtres. Dossier Pour la Science n°57, oct.-déc. 2007.

Teyssède A., 2007. Quelle Nature voulons-nous ? Observatoires et conservation de la

biodiversité. DVD + DVDrom, MNHN, 2007, distribution CNDP (<http://www2.cndp.fr/produits/>)

Teyssède A. et R. Barbault, 2009. Invasions d'espèces : Cause ou conséquence de la perturbation des écosystèmes ? Pour la Science n°376, février 2009, pp. 22-25.

Thompson J.D. et O. Ronce, 2010. Fragmentation des habitats et dynamique de la biodiversité. *Regards et débats sur la biodiversité*, SFE, [Regard n°6](#) du 18 novembre 2010.

-----

Regard [R40](#) édité par A. Teyssède pour la Société Française d'Ecologie (SFE)  
<https://sfecologie.org/regard/r40-g-merceron-et-a-teyssedre/>

Regards et débats sur la biodiversité :  
<https://www.sfecologie.org/regards/>

-----