

Paléontologie humaine et Préhistoire

Les « industries de transition » et le mode de spéciation des groupes néandertaliens en Europe entre 40 et 30 ka

Marie-Hélène Moncel *, Jean-Luc Voisin

Institut de paléontologie humaine, département de préhistoire, Muséum national d'histoire naturelle, 1, rue René-Panhard, 75013 Paris, France

Reçu le 9 novembre 2004 ; accepté après révision le 19 septembre 2005

Disponible sur internet le 28 novembre 2005

Rédigé à l'invitation du Comité éditorial

Résumé

En Europe, les calibrages des datations conduisent à des scénarios divergents quant au contact entre Néandertaliens et premiers Hommes modernes. Les traditions techniques mises en évidence ces dernières années ont amené à l'idée de « cultures de transition » qui, selon les régions, seraient le résultat d'une histoire indépendante des Néandertaliens ou d'apport exogène. L'anthropologie montre que les Néandertaliens forment un *ring species* avec l'Homme moderne, et certaines « industries de transition » peuvent alors être interprétées comme un « déplacement de caractères », ce qui est confirmé par les données techniques qui montrent que les Néandertaliens pouvaient en être les auteurs. **Pour citer cet article : M.-H. Moncel, J.-L. Voisin, C. R. Palevol 5 (2006).**

© 2005 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Abstract

The « transitional lithic assemblages » and the Neanderthal speciation in Europe between 40–30 ka. In Europe, ¹⁴C dating provides various histories about the relationship between Neanderthals and the oldest Modern Humans who inhabited Europe. 'Transitional cultures' have been identified these latest years in lithic assemblages according to the technical behaviour (Chatelperronian, Uluzzian, Bohunician, Szeletian...). According to the geographical areas, they could be the result of a local change of the Neanderthal groups or the proof of external influences. Some technical characters are linked to the Middle Palaeolithic behaviour (flake knapping, side-scrapers, denticulates, notches), while others are considered as Modern Human characteristics (blade knapping, Upper Palaeolithic tools, 'parure', bone tools). Actually, Neanderthals could be the authors of these assemblages. In the European early periods, they show similar abilities and a great variability in the behaviours depending on the areas, as for example the blade debitage observed in Europe around 250 ka or the ochre use. The observation of an east–west gradient of the Neanderthal characters (skull height, forehead width...) shows a Neanderthal speciation-type ring species with modern humans. Consequently, some 'transitional assemblages' as the Chatelperronian or the Uluzzian can be interpreted as character displacements when modern humans arrived in western Europe. Among Hominids, selection could be sometimes active on the behaviours and not only on the anatomical morphology. This new hypothesis on the systematic status of the Neanderthals is on half-way between the multi-regional model and the 'African Eve' model. It takes arguments both from each model. This kind of speciation leads to think about the Hennigian species concept and the use of the cladistic method in palaeoanthropology. **To cite this article: M.-H. Moncel, J.-L. Voisin, C. R. Palevol 5 (2006).**

© 2005 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.

* Auteur correspondant.

Adresse e-mail : moncel@mnhn.fr (M.-H. Moncel).

Mots clés : Châtelperronien ; Uluzzien ; Bohunicien ; Szélétien ; *Ring species* ; Déplacement de caractères ; Espèce hennigienne

Keywords: Chatelperronian; Uluzzian; Bohunician; Szeletian; Ring species; Character displacement; Hennigian species

1. Introduction

La question de la fin des Néandertaliens soulève de nombreuses hypothèses, complémentaires ou contradictoires. Les dates tardives obtenues par les méthodes conventionnelles ou AMS de ^{14}C et l'hypothèse de l'existence de zones refuges conduisent à l'idée que les Néandertaliens ont survécu tardivement en Europe, et qu'ils ont pu connaître une acculturation avec les Hommes modernes. De nombreux assemblages lithiques ont été nommés « industries de transition » dans différentes zones d'Europe de par leur caractéristiques qui allient traits du « Paléolithique moyen » et traits du « Paléolithique supérieur ». Ils sont, pour certains auteurs, la preuve de l'existence de contacts entre les groupes humains.

Les populations néandertaliennes et leurs ancêtres (*Homo heidelbergensis*) sont intimement liés à ce continent. Le peuplement des hautes latitudes a lieu vers le stade isotopique 12, et toutes les études montrent que ces hommes se sont adaptés à de grandes variations climatiques et ont développé une grande diversité de comportements techniques et de subsistance dans le temps et dans l'espace. Les conditions climatiques et leurs variations ont eu cependant un impact sur l'occupation des territoires au Pléistocène moyen et supérieur. Ainsi, durant les stades isotopiques 6 et 4, la grande plaine nord-européenne est presque abandonnée par l'homme, en raison des conditions extrêmes qui y règnent. À l'inverse, le Sud de l'Europe paraît être occupé en continu. En revanche, l'influence de l'environnement sur les traditions techniques est plus difficile à évaluer. De grandes traditions perdurent dans des zones géographiques et ne semblent pas réellement varier selon le cadre climatique. L'impact serait plus sensible à plus petite échelle, expliquant des variantes techniques très locales pouvant être dues à des isolats humains.

2. La question de la cohabitation entre Néandertaliens et Hommes modernes entre 40 et 30 ka

Selon les dates, Néandertaliens et Hommes modernes occuperaient ce vaste espace entre 40 et 30 ka. La cohabitation, attestée dès OIS 5, ne se limite donc pas au seul Levant. Dans ce contexte, nombre d'assemblages lithiques posent la question de leurs auteurs et des

liens éventuels qu'ils ont pu tisser au cours du temps. Cette période de temps se calque en partie sur le stade isotopique 3 et les problèmes de calibration du ^{14}C (méthodes conventionnelles et AMS) ne permettent pas toujours d'avoir une idée exacte de la position chronologique d'un gisement. Durant cet intervalle de temps, les assemblages lithiques sont rattachés à des Moustériens, de l'Aurignacien ancien et ce que l'on nomme « cultures de transition ». Les recherches de ces dernières années, les récentes datations et certaines découvertes, comme celles de restes néandertaliens dans des niveaux châtelperroniens en France (sites de Saint-Cézaire et d'Arcy-sur-Cure), ont montré qu'il n'était pas aussi simple de lier les industries à lames aux seuls Hommes modernes. La rareté des restes humains découverts pour ces périodes ne permet pas d'attribuer une paternité à ces assemblages, en particulier pour toutes ces industries qualifiées de transition par l'association de caractères techniques attribués aux Néandertaliens (mode de débitage d'éclats) et de comportements que l'on considère comme liés aux Hommes modernes (modes de débitage de lames, outillages et ornements) [64,75].

3. Cohabitation des Néandertaliens et des Hommes modernes en Europe : la question des dates ^{14}C

Selon les auteurs et le crédit qu'ils accordent aux datations, deux hypothèses s'affrontent :

- l'Europe a été peuplée par les Hommes modernes lors de l'interstade d'Hengelo-les-Cottès. Il y a donc bien eu cohabitation ou coexistence entre Hommes modernes et Néandertaliens, jusqu'à l'épisode froid suivant ; certaines interstratifications dans des sites de couches aurignaciennes et châtelperroniennes l'attestent [9]. La forte instabilité climatique du stade isotopique 3 aurait eu une influence sur la disparition des Néandertaliens [5,26] ;
- les dates sont incertaines et l'interstratification de couches n'est pas sûre. En Espagne, les Hommes modernes seraient arrivés à la fin de Hengelo-les-Cottès (H4), vers 36,5 ka au nord et entre 41,3–33,5 ka au sud [13,22]. La steppe arborée du Nord aurait favorisé l'occupation des Hommes modernes face à un sud plus aride, zone refuge pour les Néandertaliens. Le Châtelperronien serait en France anté-

rieur à l'Aurignacien, daté de 35 ka [19]. Dans le Jura souabe allemand, l'Aurignacien arrive vers 40 ka, remplaçant rapidement les Moustériens [16]. Les dates du site de Mladec I (locus A) donnent un âge de 35–34 ka pour les Hommes modernes et une persistance des Néandertaliens jusqu'à 29–28 ka à Vindija en Croatie [36,63].

Pour la première hypothèse, il y aurait donc eu cohabitation des Néandertaliens et des Hommes modernes, donc une possible acculturation. Dans la seconde hypothèse, la période de cohabitation aurait été très courte et donc peu de contacts sont à envisager. Ce que nous nommons « cultures de transition » seraient antérieures, donc attribuables aux Néandertaliens. Elles seraient l'expression de la grande variabilité des groupes humains lors de cette période et la persistance de groupes ayant une forte tradition « Paléolithique moyen ». L'influence de la forte instabilité climatique de OIS 3, si elle existe, porterait sur la variabilité des réponses adoptées par l'homme. L'instabilité n'aurait fait que ralentir la progression des Hommes modernes [19,77]. Ces hypothèses ne rendent cependant pas compte de la diversité des comportements, qui peuvent montrer un remplacement beaucoup moins net, selon les régions et sites, par des convergences de comportements (site de El Castillo) [53].

4. Des « industries de transition » en Europe ?

Ce qui a été dénommé « industries de transition » prend différentes formes selon les régions européennes. Certaines se distinguent par leurs caractéristiques spécifiques.

4.1. Châtelperronien

Situé dans la zone franco-cantabrique, en Europe du Sud-Ouest, principalement lors de l'interstade tempéré de Hengelo-les-Cottès, il se caractérise par la présence de pointes à dos abattu, obtenues à partir d'un débitage laminaire. Les outils les plus nombreux sont les grattoirs, les burins et les lames à troncature, associés à des racloirs, des denticulés et des encoches. Les lamelles Dufour apparaissent. Des sites comme Arcy-sur-Cure, Saint-Cézaire et Qinçay livrent de l'industrie osseuse (poinçons), des parures sur coquillages ou dents percées et l'usage du colorant [19,20]. Le type d'approvisionnement en matières premières montre que le silex de bonne qualité est recherché parfois sur de grandes distances [70]. Le comportement de subsistance est iden-

tique à celui des niveaux du Paléolithique moyen sous-jacents. Un lien avec le Moustérien de tradition acheuléenne et le Moustérien à denticulés est avancé.

4.2. Uluzzien

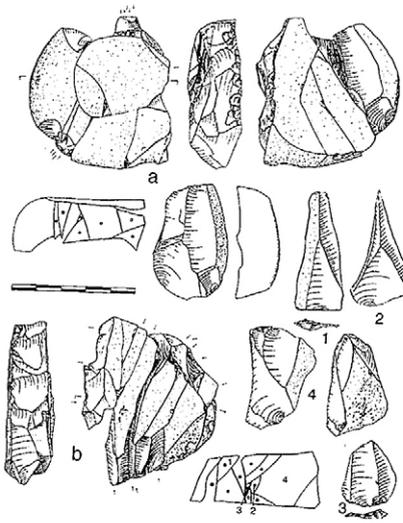
Il est observable en Italie entre 34 et 31 ka (*Grotte del Cavallo*), antérieur stratigraphiquement à l'Aurignacien, et se caractérise par des pointes à dos courbe, certaines pouvant être microlithiques. Les grattoirs sont les outils les plus nombreux. Des pièces esquillées sont également présentes [42]. Le débitage est peu laminaire, pratiqué souvent par percussion bipolaire. L'industrie osseuse est rare (petites pointes ou poinçons à section circulaire), de même que la parure (coquillages marins percés) et l'ocre. Certains traits de l'Uluzzien sont déjà présents dans le Paléolithique moyen, comme l'abondance d'outils type Paléolithique supérieur ou le débitage de lamelles (Ripare Tagliente, Fumane, Grotta Breuil).

4.3. Bohunicien

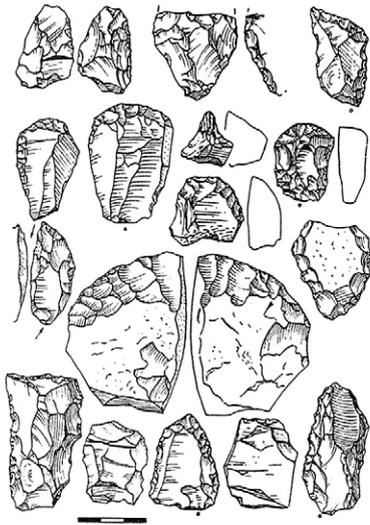
Le Bohunicien (Moravie, Slovaquie, Hongrie) est daté entre 42 et 36 ka à Brno-Bohunice et Stranska Skala III (Fig. 1) [40,64]. Dans des sites localisés sur les franges des massifs, les artefacts sont en roches variées dont 10% seraient importées [50]. Le débitage, sur silex, se déroule de manière à produire des lames et des pointes allongées par une gestion du volume du bloc avec un ou deux plans de frappe (préparation de lames à crête) [60]. Puis, la réduction conduit à un nucléus de type « Levallois ». Ce mode de débitage spécifique a été souvent assimilé à une variante d'un débitage laminaire avec tradition Levallois. Les pointes Levallois brutes ou retouchées (retouches distales fréquentes) sont nombreuses. La présence de quelques pièces foliacées dans certains niveaux laisse penser à des contacts avec le Szélétien.

4.4. Szélétien

Le Szélétien est lié à la Hongrie du Nord, à la Moravie, à la Pologne du Sud et à la Basse-Autriche, daté principalement entre 41 et 37 ka (grotte de Széléta, montagne de Bukk, Hongrie). Le débitage d'éclats se déroule sur des nucléus de type prismatique ou discoïde. Des échanges sont envisagés pour les matières premières entre la Moravie et le Nord de la Hongrie (habitats en bordure de massif peu élevés et éloignés des sources de silex) [48–50]. Les pointes foliacées ca-



Nucléus remonté et éclats du site bohunicien de Stanska Skala III (Sirdla, 2003)
Refitted core and flakes from Bohunician Stanska Skala III



Artefacts du Szelétien du site de Opatovice 1 (Moravie) (Svoboda, 2001)
Artefacts from the Szeletian site of Opatovice 1 (Moravia)

Fig. 1. Artefacts du Bohunicien et du Szelétien d'Europe centrale.
Fig. 1. Artefacts from the Bohunician and the Szeletian in central Europe.

caractérisent ces séries, avec des bifaces micoquiens et des bifaces à dos. La retouche plate est souvent utilisée sur le petit outillage. En raison de la présence de pièces foliacées, le Micoquien ou le « Keilmesser Gruppe » pourrait en être l'origine [27]. Il apparaît dans ces régions dès le stade isotopique 6, mais prédomine au cours du stade isotopique 4, associé à des restes néandertaliens dans le niveau 7a de Külna (45,6 à 38,6 ka) [10,71]. Certains traits du Szelétien se retrouveraient dans l'Aurignacien et le Pavlovien [47,72]. Ainsi selon

certaines études, le Szelétien serait la preuve d'une acculturation, pour d'autres le témoignage d'une évolution locale indépendante. Le phénomène est en réalité complexe, lié à des changements d'environnement et de type d'occupation [14,46]. La question des filiations est par ailleurs difficile à établir, les pièces foliacées se retrouvant dans le Taubachien (OIS 5) et dans le Bohunicien, perdurant ponctuellement jusqu'à OIS 2. Les limites géographiques et chronologiques sont également floues pour la plupart de ces ensembles [64].

5. Variabilité des comportements des Néandertaliens

L'émergence d'une industrie osseuse, de parures, de l'usage de colorants dans des assemblages du *Middle Stone Age* africain à plus de 70 ka est liée aux Hommes modernes [18,21,22,31,34]. Pourtant, des indices de symbolisme sont présents dès l'Acheuléen [29]. Par ailleurs :

- l'ocre et le manganèse sont présents dès l'OIS 4–3 (par exemple Pech de l'Azé I en France, Qafzeh en Israël, Borosteni en Roumanie) [15,35] ;
- le débitage laminaire est dans le registre des compétences techniques en Europe dès le stade isotopique 8 [59] ;
- le savoir-faire pour la production de lames est très différent entre le Châtelperronien, l'Aurignacien et le Bohunicien [52] ;
- la parure au Châtelperronien montre des techniques de fabrication spécifiques [19,20] ;
- l'industrie osseuse est rare, mais elle existe (sites du Latium en Italie, OIS 9–5) [2],
- les Néandertaliens et les Hommes modernes au Proche-Orient utilisent les mêmes comportements techniques [45].

Les traits qui caractérisent les industries qualifiées de « transition » peuvent donc avoir été le fait des Néandertaliens, sans qu'un contact avec des Hommes modernes ne soit établi. Si le décalage chronologique se confirme, ou si la notion de *ring species* se vérifie (voir plus bas), il y aurait rupture nette entre les Néandertaliens et les Hommes modernes. Les capacités des Néandertaliens paraissent, en l'état des connaissances, être de même type que celles des Hommes modernes [7,8,22]. La grande variabilité des comportements des groupes Néandertaliens est déjà observable en Europe dans des périodes antérieures à 40 ka, variabilité liée aux groupes humains qui l'occupent, mais aussi à la topo-

graphie de ce bout de continent qui a pu cloisonner et réduire les contacts. Il peut en être de même pour les périodes tardives, avec des groupes de traditions variées, montrant des ruptures ou des gradients techniques dans les étapes de leur transformation, en réponse à des contextes environnementaux eux-mêmes variés (stress écologique conduisant à conserver des techniques efficaces de fabrication d'armatures, comme les pointes foliacées au Szelétien, [39,41]). Il y aurait alors une mosaïque de traditions différentes, avec pour certaines le développement de la production de lames, pour d'autres d'outils tels les grattoirs, les pointes, pour d'autres encore la persistance tardive du débitage Levallois. L'Aurignacien ancien d'Europe centrale paraît présenter lui aussi des affinités avec les « industries de transition », montrant que la mosaïque de traditions a certainement été très grande et perdurant longtemps [65]. Au Proche-Orient, plusieurs traditions coexistent également : Moustérien (48–37 ka), groupe de Boker Tachtit (46–44 ka) avec des lames épaisses, des pointes allongées et des éclats Levallois, Ahmarien (39–38 ka), considéré comme appartenant déjà au Paléolithique supérieur, et Aurignacien (39–36 ka) [6,11,45]. De nombreuses hypothèses demeurent pour expliquer cette diversité, dont celle d'intrusions de groupes humains venant de la vallée du Nil. Une forte ressemblance entre le Bohunicien et Boker Tachtit conduit à l'hypothèse d'un lien phylétique et d'un déplacement de groupes humains vers l'Europe centrale, suivant des voies de circulation proches de celles qu'ont peut-être empruntées ensuite certains Aurignaciens [60].

La question de la cohabitation des Néandertaliens et des premiers Hommes modernes est donc loin d'être épuisée, et il est à parier que chaque région a vu un scénario propre à ses particularités, rendant impossible une généralisation sur les derniers comportements des groupes néandertaliens. L'instabilité climatique marquant le stade isotopique 3 a pu avoir un impact sur les populations, sans que l'influence liée à l'arrivée de groupes extérieurs représentés par les Hommes modernes soit prépondérante. Quelles que soient les hypothèses retenues d'une acculturation ou d'une transformation propre aux Néandertaliens, les variations climatiques n'ont dû être qu'un élément dans leur disparition. De même, rien ne permet de savoir si ces variations climatiques sont responsables de l'apparition de la mosaïque de traditions entre 40 et 30 ka en Europe.

Il semblerait qu'une partie de la réponse puisse être apportée par le mode de spéciation particulier des Néandertaliens, comme cela va être démontré ci-dessous.

6. Mode de spéciation des Néandertaliens

6.1. Un gradient est–ouest des caractères néandertaliens

Selon les auteurs, les Néandertaliens sont, soit considérés comme appartenant à notre espèce (par exemple, [23,28,30,37,61,62,76]), soit comme une espèce distincte d'*Homo sapiens* (par exemple, [54,56]). Ces divergences d'écoles au sujet de fossiles humains aussi connus ne peuvent pas s'expliquer uniquement par les difficultés classiques rencontrées en paléontologie pour attribuer un statut systématique à des restes. En effet, nous verrons que les caractères néandertaliens ne sont pas constants dans l'espace, mais, au contraire, présentent un gradient est–ouest (Fig. 2), traduisant l'existence d'une *ring species* au sein de l'ensemble Homme moderne–Neandertal. Ce type de spéciation rend difficile la définition de caractères apomorphiques entre les deux groupes humains, car il y a une transformation progressive des caractères de l'un des deux types humains vers l'autre type selon un cline.

Nous ne listerons évidemment pas tous les caractères néandertaliens, et seuls les plus intéressants seront traités, afin d'illustrer notre propos.

6.1.1. Caractères crâniens

Le processus mastoïde pointu est une apomorphie néandertalienne, qui est présente chez tous les individus occidentaux. Au contraire, il n'est présent, au Proche-Orient, que chez Shanidar 1 et Tabun 1 [68].

La hauteur auriculo-bregmatique, sans doute un peu moins caractéristique, est de 118,5 cm au Proche-Orient, contre 112,5 en Europe [73]. La variation au sein de la population occidentale est inférieure à 3 mm [73].

Les crânes néandertaliens du Proche-Orient ont une largeur frontale minimale plus importante (112,5 mm) que celle des Néandertaliens européens (108 mm), et il n'y a pas de recouvrement des valeurs entre les deux populations [73].

La région occipitale des Néandertaliens du Proche-Orient est plus arrondie, le chignon moins marqué, la fosse sus-iniaque plus étalée et moins profonde, ainsi que le torus occipital, qui forme une saillie moins importante que celui des Néandertaliens d'Europe occidentale [67,73].

6.1.2. Stature et squelette post-crânien

Les Néandertaliens du Proche-Orient présentent une stature moyenne de 171 cm contre 165,4 cm pour les

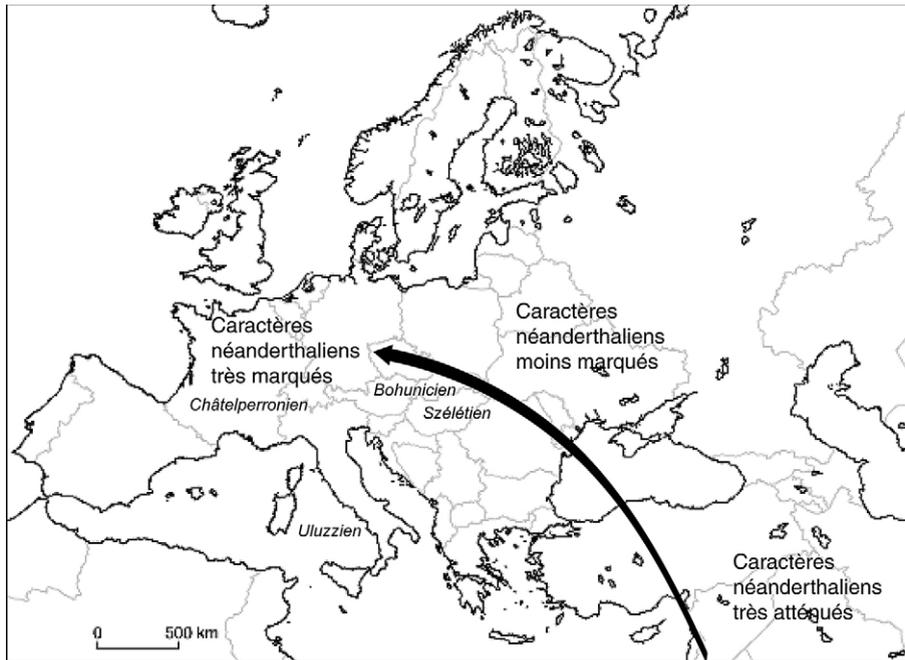


Fig. 2. Schéma du gradient des caractères néanderthaliens en Europe et localisation géographique de quelques « industries de transition ». Fig. 2. Map with the Neanderthal gradients and location of some 'transitional assemblages' in Europe.

individus d'Europe occidentale [73]. Cette augmentation de la taille est associée à un allongement des membres chez les individus du Proche-Orient par rapport à ceux d'Europe [66].

Plus les individus sont orientaux, plus la proportion de clavicule présentant une morphologie moderne en vue dorsale est importante [74].

6.1.3. Persistance de caractères dans les populations post-Neandertal

Par ailleurs, des auteurs tels que Frayer [28], Smith [61], Smith et Trinkaus [62] ont montré que des caractères apomorphiques néanderthaliens (c'est-à-dire fosse sus-iniaque, foramen mandibulaire, bord axillaire de la scapula) existent dans les populations d'hommes modernes qui succèdent directement aux populations néandertaliennes en Europe centrale, ce qui n'est pas le cas en Europe occidentale [25]. Il y aurait donc eu continuité, dans le premier cas, entre Hommes modernes et Néandertaliens, pas dans le second.

6.1.4. La question de l'ADN

De nombreux travaux portant sur l'ADNmt tendent à montrer que Néandertaliens et Hommes actuels forment deux espèces distinctes [37,38,51]. Cependant, les différences existant entre les ADNmt peuvent être dues à de nombreux facteurs, et ne traduisent pas seulement le remplacement d'une population par une autre [31]. De

plus, les différences observées entre l'ADNmt des Néandertaliens et celui des Hommes actuels sont inférieures à celles qui existent entre deux des trois sous-espèces de Chimpanzé [4,57]. Le plus important est l'existence d'artefacts liés à des lésions de l'ADN ancien lors de l'amplification [32], qui augmentent artificiellement les différences entre les ADNmt des deux populations humaines. Ainsi, les études sur l'ADN ne permettent pas de conclure quant au statut systématique des Néandertaliens.

6.2. Spéciation par chevauchement circulaire ou *ring species*

Ces observations montrent que les Néandertaliens présentent une variation morphologique clinale. Les populations d'*Homo erectus*, après s'être répandues dans l'Ancien Monde, et entre autres en Europe occidentale, ont évolué en un taxon polytypique, caractérisé par une succession de populations présentant des caractères néandertaliens de plus en plus prononcés à mesure que l'on progresse vers l'ouest. Pour les populations les plus occidentales, la différenciation aurait atteint un tel niveau lors de l'arrivée des premiers Hommes modernes dans l'Ouest de l'Europe que l'hybridation avec les populations locales n'aurait plus été possible, alors qu'elle aurait pu l'être encore au Proche-Orient. C'est la spéciation géographique par chevauchement

circulaire ou *ring species* des anglo-saxons [44,58,74]. L'incompatibilité d'hybridation peut prendre différents aspects, le plus connu étant l'isolement pré-zygotique. Cependant, d'autres forces biologiques peuvent intervenir pour créer un isolement reproducteur. Les hybrides peuvent exister, mais être stériles, ou encore être fertiles, mais présenter une faible *fitness* et donc ne pas présenter un apport génique suffisant pour permettre un brassage des populations. Par ailleurs, dans le cas de l'homme, les flux géniques ont pu être limités par la culture, qui aurait entraîné un rejet des autres groupes humains. Il peut aussi avoir eu une association entre des facteurs biologiques (faible *fitness* des hybrides) et des facteurs culturels, contribuant à diminuer d'autant le flux génique.

L'arrivée de l'Homme moderne en Europe a entraîné une augmentation des pressions de sélection, aussi bien sur les populations d'Hommes modernes que sur les Néandertaliens, car leurs niches écologiques étaient proches. Dans de nombreux taxons, lorsque deux espèces allopatriques, avec des niches écologiques proches, ont une partie de leur population en sympatrie, leurs différences morphologiques tendent à devenir plus marquées. Ce phénomène, nommé « déplacement de caractère » [12], n'est pas négligeable dans les événements de spéciations (par exemple, [1,43]).

Lorsque l'Homme moderne et les Néandertaliens formaient deux populations allopatriques, c'est-à-dire avant l'arrivée de l'homme moderne en Europe, ces deux groupes humains présentaient une culture similaire : le Moustérien. Puis, lorsque les hommes modernes arrivent en Europe, il y a apparition de cultures néandertaliennes, dites d'acculturation, telles que le Châtelperronien, le Szeletien, l'Uluzzien, etc., qui sont très caractéristiques, avec des technologies particulières. Ces cultures « d'acculturation » peuvent être interprétées comme un « déplacement de caractères » entre deux espèces ayant des niches écologiques proches et devenues sympatriques. Ainsi, chez les hominidés, les pressions de sélections pourraient, dans certains cas, agir sur la culture. Cette dernière remarque est en accord avec les conclusions de Brown et Wilson [12], pour qui les caractères impliqués peuvent être notamment comportementaux.

Cette hypothèse implique que les ancêtres de l'homme de Neandertal, arrivés en Europe, dans un cul-de-sac géographique, évoluèrent sur place, comme l'attestent les fossiles européens anciens. Ces derniers présentent, au cours du temps, de plus en plus de caractères néandertaliens, à la suite des faibles échanges génétiques qui existaient entre l'est et l'ouest. Ainsi, les

Néandertaliens du Proche-Orient ne doivent pas être interprétés comme résultant d'une migration de population vers l'est, mais comme des représentants d'une population humaine appartenant à une seule et même espèce, caractérisée par une variation morphologique importante. Cette hypothèse permet d'expliquer la particularité des Néandertaliens du Levant et clôt la discussion sur la validité systématique des Néandertaliens proche-orientaux [3,55,68,69].

Cette nouvelle interprétation du statut systématique des Néandertaliens doit entraîner une réflexion sur l'utilisation de la cladistique en paléanthropologie. En effet, avec les *ring species*, l'évolution n'est pas un système uniquement hiérarchique, mais aussi en partie réticulé. Ce problème d'une évolution réticulée n'est pas unique au genre *Homo*, et concerne de nombreuses espèces de primates [24,33]. L'évolution et les phénomènes de spéciation doivent être considérés d'une façon plus dynamique au sein du genre *Homo* [17].

7. Conclusion : Comportements techniques et spéciation en Europe

Les relations systématiques entre les Néandertaliens et les Hommes modernes sont beaucoup plus complexes que nous le pensions et peuvent être interprétées en termes de *Ring species*. Cette hypothèse est originale et enrichit notre vision de l'évolution humaine, car elle tient compte à la fois des différences morphologiques et culturelles entre ces deux groupes humains. Cependant, il faut rester prudent, car nous avons peu de fossiles à notre disposition et l'amplitude de variabilité des différents caractères n'est pas toujours connue.

Si l'hypothèse du *ring species* est juste, une cohabitation doit être envisagée entre les Néandertaliens et les premiers Hommes modernes. Il est vrai que les calibrages des datations ¹⁴C (méthodes conventionnelles et AMS) mis en place ces dernières années ont remis en cause l'idée d'un temps commun aux deux groupes humains dans certains sites ou certaines régions.

Les données concernant les comportements techniques ne permettent pas de conclure à un contact ou une absence de contact entre les groupes humains. Quant aux traits « symboliques » (parure, colorants, industrie osseuse), les manières de faire sont spécifiques et distinguent des traditions. Les capacités des Néandertaliens paraissent identiques à celles des premiers Hommes modernes.

La notion de *ring species* conduit à l'idée qu'au sein d'une même espèce, des différences suffisamment importantes se mettent en place dans un grand espace. Ces

différences entraînent l'apparition de sous-populations qui, au fur et à mesure de l'éloignement géographique, donnent aux groupes situés aux deux extrêmes de l'espace occupé des caractères qui interdisent toute hybridation. Ceci explique le gradient d'est en ouest de caractères néandertaliens atténués vers des caractères néandertaliens marqués. Dans cette optique, une hybridation entre Néandertaliens et Hommes modernes serait possible jusqu'en Europe centrale et impossible en Europe de l'Ouest. Le Châtelperronien serait alors une forme de tradition du Paléolithique moyen, comme l'Uluzzien. Cela pourrait s'interpréter comme un « déplacement de caractères ». En revanche, les nombreuses traditions observées en Europe centrale et orientale pourraient le résultat d'une histoire très complexe, où transformation indépendante et apport extérieur varieraient en fonction des lieux et des contextes environnementaux (Szélétien, Bohunicien...).

Références

- [1] D.C. Adams, F.J. Rohlf, Ecological character displacement in *Plethodon*: biomechanical differences found from a geometric morphometric study, *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 97 (4) (2000) 106–111.
- [2] A.P. Anzidei, Tools from elephant bones at La Polledrara di Cecanibbio and Rebibbia-Casal de' Pazzi, *Proc. 1st International Congress, The World of Elephants, Roma, Università 'La Sapienza', 2001*, pp. 415–419.
- [3] B. Arensburg, A. Belfer-Cohen, Sapiens and neandertals, Rethinking the Levantine Middle Paleolithic hominids, in: T. Akazawa, K. Aoki, O. Bar-Yosef (Eds.), *Neandertals and modern humans in western Asia*, Plenum Press, New York, 1998, pp. 311–322.
- [4] V. Barriol, A.-M. Tillier, L'enfant de Mezmaiskaya (Caucase) examiné dans une double perspective paléogénétique et paléoanthropologique, *Bull. Mém. Soc. Anthropol.* 14 (2002) 163–191.
- [5] R. Barton, A. Currant., Y. Fernandez-Jalvo., J.C. Finlayson, P.R. Goldberg Macphail, P. Pettit, C. Stringer, Gibraltar Neandertals and results of recent excavations in Gorham's Vanguard and Ibex Caves, *Antiquity* 73 (1999) 13–23.
- [6] O. Bar-Yosef, The Middle:Upper Palaeolithic Transition: A view from the eastern Mediterranean, in: E. Carbonell, M. Vaquero (Eds.), *The Last Neandertals, the First Anatomically Modern Humans. Cultural Change and Human Evolution: the crisis at 40 ka BP*, Universitat Rovira i Virgili, 1996, pp. 79–94.
- [7] E. Boëda, J. Connan, D. Dessort, S. Muhesen, N. Mercier, H. Valladas, N. Tisnerat, Bitumen as hafting material on Middle Paleolithic artifacts, *Nature* 380 (1996) 336–338.
- [8] E. Boëda, J.-M. Geneste, C. Griggo, N. Mercier, S. Muhesen, J.L. Reyss, A. Taha, H. Valladas, A Levallois point imbedded in the vertebra of a wild ass (*Equus africanus*) hafting, projectile, Mousterian hunting weapon, *Antiquity* 73 (1999) 394–402.
- [9] J.G. Bordes, Châtelperronian/Aurignacian interstratification at Roc de Combe and Le Piage. Lithic taphonomy and archaeological implications, *Palaeoanthropology Society Annual Meeting, Denver, CO, USA, 2001*.
- [10] G. Bosinski, et al., *The Palaeolithic and Mesolithic of the Rhineland, Quaternary field trips in Central Europe*, INQUA, Verlag Dr Dietrich Pfeil, Munich, Allemagne, 1995.
- [11] L. Bourguignon, Un Moustérien tardif sur le site d'Umm el Tlel (bassin d'El Khowm, Syrie). Exemples des niveaux IIBase' et III2A', in: E. Carbonell, M. Vaquero (Eds.), *The Last Neandertals, the First Anatomically Modern Humans. Cultural Change and Human Evolution: the crisis at 40 ka BP*, Universitat Rovira i Virgili, 1996, p. 336.
- [12] W.L. Brown, E.O. Wilson, Character displacement, *Syst. Zool.* 5 (1956) 49–64.
- [13] F. Brujachs, R. Julia, Palaeoenvironmental evolution during the Middle–Upper Palaeolithic transition in the NE of the Iberian Peninsula, in: E. Carbonell, M. Vaquero (Eds.), *The Last Neandertals, the First Anatomically Modern Humans. Cultural Change and Human Evolution: the crisis at 40 ka BP*, Universitat Rovira i Virgili, 1996, p. 376.
- [14] M. Burdukiewicz, The backed biface assemblages of East Central Europe, in: A. Ronen, M. Weinstein-Evron (Eds.), *Toward Modern Humans: Yabrudian and Micoquian, 400–50 kyr ago*, Bar S850, 2000, pp. 155–166.
- [15] M. Cârciuamaru, M.-H. Moncel, M. Angelhicu, R. Cârciuamaru, The Borosteni-Cioarei Cave, (Carpathian Mountains, Romania). Middle archaeological finds and technological analysis of the lithic assemblages, *Antiquity* 76 (2002) 681–690.
- [16] N.J. Conard, M. Bolus, Radiocarbon dating the appearance of modern humans and timing of cultural innovations in Europe: new results and new challenges, *J. Hum. Evol.* 44 (2003) 331–371.
- [17] J. Cracraft, Species concepts in theoretical and applied biology, in: Q.D. Wheeler, R. Meier (Eds.), *Species concepts and phylogenetic theory: a debate*, Columbia University Press, New York, 2000, pp. 3–14.
- [18] F. D'Errico, The invisible frontier. A multiple species model for the origin of behavioral modernity, *Evol. Anthropol.* 12 (2003) 188–202.
- [19] F. D'Errico, M.F. Sanchez Goni, Neanderthal extinction and the millennial scale climatic variability of OIS 3, *Quat. Sci. Rev.* 22 (2003) 769–788.
- [20] F. D'Errico, J. Zilhao, D. Baffier, M. Julien, J. Pellegrin, Neanderthal acculturation in western Europe? A critical review of the evidence and its interpretation, *Curr. Anthropol.* 39 (1998) S1–S44.
- [21] F. D'Errico, C.S. Henshilwood, P. Nilssen, An engraved bone fragment from ca. 75 kyr Middle Stone Age levels at Blombos Cave, South Africa: Implications for the origin of symbolism, *Antiquity* 75 (2001) 309–318.
- [22] F. D'Errico, et al., Archaeological evidence for the emergence of language, symbolism, and music – An alternative multidisciplinary perspective, *J. World Prehist.* 17 (2003) 1–70.
- [23] C. Duarte, J. Mauricio, P.B. Pettitt, P. Souto, E. Trinkaus, H. Plicht, (van der), J. Zilhao, The early Upper Paleolithic human skeleton from the Abrigo do Lagar Velho (Portugal) and modern human emergence in Iberia, *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 96 (1999) 7604–7609.
- [24] B. Dutrillaux, Comment évoluent les chromosomes des mammifères, *La Recherche* 296 (1997) 70–75.
- [25] M. Lyaqtine, La morphologie temporelle de Krapina 1 et le problème des relations entre la lignée néandertalienne et l'homme moderne en Europe centrale, *Bull. Mém. Soc. Anthropol.* 11 (1999) 361–369.

- [26] J.C. Finlayson, R. Bartin, C. Stringer, The Gibraltar Neanderthals and their extinction, in: J. Zilhao, T. Aubry, A. Faustino Carvalho (Eds.), *Les premiers hommes modernes de la péninsule Ibérique*, vol. 17, *Trabalhos de Arqueologia*, Lisboa, 2001, pp. 117–122.
- [27] E.M. Foltyn, E. Foltyn, J.K. Kozłowski, Première évidence de l'âge pré-Émien des industries à pièces bifaciales asymétriques en Europe centrale, in: A. Ronen, M. Weinstein-Evron (Eds.), *Toward Modern Humans: Yabrudian and Micoquian*, 400–50 kyr ago, *Bar S850*, 2000, pp. 167–172.
- [28] D.W. Frayer, The persistence of Neanderthal features in post-Neanderthal Europeans, in: G. Bräuer, F.H. Smith (Eds.), *Continuity or replacement; Controversies in Homo sapiens evolution*, A.A. Balkema, Rotterdam, 1992, pp. 179–188.
- [29] N. Goren-Inbar, A figurine from the Acheulian site of Berekhat Ram, *Mitekufat Haeven* 19 (1986) 7–12.
- [30] J. Hawks, M.H. Wolpoff, Brief communication: Paleoanthropology and the population genetics of ancient genes, *Am. J. Phys. Anthropol.* 114 (2001) 269–272.
- [31] B. Hayden, The cultural capacities of Neandertals: A review and re-evaluation, *J. Hum. Evol.* 24 (1993) 113–146.
- [32] M. Hofreiter, V. Jaenicke, D. Serre, A. von Haeseler, S. Pääbo, DNA sequences from multiple amplifications reveal artefacts induced by cytosine deamination in ancient DNA, *Nucleic Acids Res.* 29 (2001) 4793–4799.
- [33] T.W. Holliday, Species concepts, reticulation, and human evolution, *Curr. Anthropol.* 44 (2003) 653–673.
- [34] E. Hovers, B. Vandsermeersch, O. Bar-Yosef, A Middle Palaeolithic engraved artefact from Qafzeh Cave, Israël, *Rock Art Res.* 14 (2) (1997) 79–87.
- [35] E. Hovers, S. Ilani, O. Bar-Yosef, B. Vandermeersch, An early case of color symbolism. Ochre use by modern humans in Qafzeh Cave, *Curr. Anthropol.* 44 (2003) 491–522.
- [36] I. Karavanic, The Middle Paleolithic Settlement of Croatia, in: N.J. Conard (Ed.), *Settlement Dynamics of the Middle Palaeolithic and Middle Stone Age*, vol. II, Kerns Verlag, Tübingen, 2004, pp. 165–185.
- [37] M. Krings, A. Stone, R.W. Schmitz, H. Krainitzki, M. Stoneking, S. Pääbo, Neandertal DNA sequences and the origin of modern humans, *Cell* 90 (1997) 19–30.
- [38] M. Krings, H. Geisert, R.W. Schmitz, H. Krainitzki, S. Pääbo, DNA sequence of the mitochondrial hypervariable region II from the Neandertal type specimen, *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 96 (1999) 5581–5585.
- [39] J.K. Kozłowski, La signification des « outils foliacés », in: A. Ringer (Ed.), *Les industries à pointes foliacées d'Europe centrale*, Actes du colloque de Miskolc, Paléo 1, 1995, pp. 91–99.
- [40] J.K. Kozłowski, Cultural context of the last Neanderthals and early modern humans in central-eastern Europe, in: *The Lower and Middle Palaeolithic*, Congrès UISPP, Forlì, Italie, colloque n° 5, ABACA, 1996, pp. 205–219.
- [41] J.K. Kozłowski, The problem of cultural continuity between the Middle and Upper Palaeolithic in central and eastern Europe, in: O. Bar-Osef, D. Pilbeam (Eds.), *The Geography of Neanderthals and Modern Humans in Europe and the Greater Mediterranean*, vol. 8, Peabody Museum Bulletin, Harvard University, Peabody Museum of Archaeology and Ethnology, 2000, pp. 77–103.
- [42] S.L. Kuhn, A. Bietti, The late Middle and early Upper Palaeolithic in Italy, in: O. Bar-Osef, D. Pilbeam (Eds.), *The Geography of Neanderthals and Modern Humans in Europe and the Greater Mediterranean*, vol. 8, Peabody Museum Bulletin, Harvard University, Peabody Museum of Archaeology and Ethnology, 2000, pp. 49–76.
- [43] J.B. Losos, Ecological character displacement and the study of adaptation, *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 97 (2000) 5693–5695.
- [44] E. Mayr, *Populations, espèces et évolution*, Nouveau tirage 1994, Hermann, Paris, 1974.
- [45] L. Meignen, Les prémices du Paléolithique supérieur au Proche-Orient, in: E. Carbonell, M. Vaquero (Eds.), *The Last Neanderthals, the First Anatomically Modern Humans. Cultural Change and Human Evolution: the crisis at 40 ka BP*, Universitat Rovira i Virgili, 1996, pp. 107–127.
- [46] P. Neruda, The cultural significance of the bifacial retouch. The transition from the Middle to the Upper Palaeolithic age in Moravia, in: J. Orschiedt, G.C. Weniger (Eds.), *Neanderthals and Modern Humans. Discussing the transition: Central and Eastern Europe from 50 000–30 000 BP*, Neanderthal Museum, 2000, pp. 151–158.
- [47] P. Neruda, Z. Nerudova, The Upper Palaeolithic Levallois Industry from Hradsko, (Melnik district, Czech Republic), *Anthropologie, Brno XXXIII* (3) (2000) 271–281.
- [48] Z. Nerudova, A propos de l'utilisation des matières premières importées dans le Szélétien morave, *Acta Mus. Moraviae, Sci. Soc. LXXXII* (1997) 79–86.
- [49] M. Oliva, Le Szélétien de Tchécoslovaquie : industrie lithique et répartition géographique, in: A. Ringer (Ed.), *Les industries à pointes foliacées d'Europe centrale*, Actes du colloque de Miskolc, Paléo 1, 1995, pp. 83–90.
- [50] M. Oliva, Le Paléolithique moyen en Moravie : les industries lithiques et leurs matières premières, A. Ronen, M. Weinstein-Evron (Eds.), *Toward Modern Humans. The Yabrudian and The Micoquian*, 400–50 kyr ago, Congress, University of Haifa, 1996, *Bar Int. Ser* 850 (2000) 61–77.
- [51] I.V. Ovchinnikov, A. Götherström, G. Romanova, V. Kharitonov, K. Lidén, W. Goodwin, Molecular analysis of Neanderthal DNA from the northern Caucasus, *Nature* 404 (2000) 490–493.
- [52] J. Pélegrin, Technologie lithique : une méthode appliquée à l'étude de deux séries du Périgordien ancien, Roc-de-Combe, c.8 et La Côte, niv. III, thèse, université Paris-10, 1986.
- [53] A. Pike-Tay, V. Cabrera-Valdés, F. Bernaldo de Quiros, Seasonal variations of the Middle–Upper Palaeolithic transition at El Castillo, Cueva Morin and El Pendo (Cantabria, Spain), *J. Hum. Evol.* 36 (1999) 275–283.
- [54] Y. Rak, Morphological variation in *Homo neanderthalensis* and *Homo sapiens* in the Levant; a biogeographic model, in: W.H. Kimbel, L.B. Martin (Eds.), *Species, species concepts, and primate evolution*, Plenum Press, New York, 1993, pp. 523–536.
- [55] Y. Rak, Does any Mousterian cave present evidence of the two hominid species?, in: T. Akazawa, K. Aoki, O. Bar-Yosef (Eds.), *Neanderthals and modern humans in western Asia*, Plenum Press, New York, 1998, pp. 353–366.
- [56] Y. Rak, A. Ginzburg, E. Geffen, Does *Homo neanderthalensis* play a role in modern human ancestry? The mandibular evidence, *Am. J. Phys. Anthropol.* 119 (2002) 199–204.
- [57] J.H. Relethford, Absence of regional affinities of Neanderthal DNA with living humans does not reject multiregional evolution, *Am. J. Phys. Anthropol.* 115 (2001) 95–98.
- [58] M. Ridley, *Evolution*, Blackwell, Malden, USA, 2004.
- [59] S. Revillion, Technologie du débitage laminaire au Paléolithique moyen en Europe septentrionale : état de la question, *BSPF* 92 (4) (1995) 425–443.
- [60] P. Skrdla, Bohunian Technology. A refitting approach, in: J. Svoboda, O. Bar-Yosef (Eds.), *Stranska Slaka. Origins of the*

- Upper Palaeolithic in the Brno Basin, Peabody Museum of Archaeology and Ethnology, Harvard University, Moravia, Czech Republic, 2003, pp. 119–151.
- [61] F.H. Smith, The Neanderthals: evolutionary dead ends or ancestors of modern people?, *J. Anthropol. Res.* 47 (1991) 219–238.
- [62] F.H. Smith, E. Trinkaus, Les origines de l'homme moderne en Europe centrale : un cas de continuité, in: J.-J. Hublin, A.-M. Tillier (Eds.), *Aux origines d'Homo sapiens*, Presses universitaires de France, Paris, 1991, pp. 251–290.
- [63] F.H. Smith, E. Trinkaus, P.B. Pettit, I. Karavanic, M. Paunovic, Direct radiocarbon dates for Vindija G1 and Velika Pecina Late Pleistocene hominid remains, *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 96 (1999) 12281–12286.
- [64] J. Svoboda, La question szélétienne, in: D. Cliquet (Ed.), *Les industries à outils bifaciaux du Paléolithique moyen d'Europe occidentale*, ERAUL 98, Liège, 2001, pp. 221–231.
- [65] N. Teyssandier, The Aurignacian in Central Europe and the Balkans and its place in the Middle to Upper Palaeolithic transition, in: L. Meignen, J.-M. Geneste (Eds.), *Session : New researches on the late Middle Palaeolithic/early Upper Palaeolithic period, east of the Carpathes: continuity or discontinuity?* European Association of Archaeologists, Xth Annual Meeting Lyon, France, 2004, Abstracts, p. 162.
- [66] E. Trinkaus, Neanderthal limb proportions, in: C.B. Stringer (Ed.), *Aspect of human evolution*, 1981, pp. 187–224.
- [67] E. Trinkaus, *The Shanidar Neanderthals*, Academic Press, New York, 1983.
- [68] E. Trinkaus, The evolutionary origins of the Neanderthals or, why were there Neanderthals?, in: E. Trinkaus (Ed.), *L'homme de Neandertal*, Actes du colloque international de Liège (4–7 décembre 1986), ERAUL, Liège, n°30, 1988, pp. 11–29.
- [69] E. Trinkaus, C.B. Ruff, S. Churchill, Upper limb versus lower limb loading patterns among Near Eastern Middle Paleolithic hominids, in: T. Akazawa, K. Aoki, O. Bar-Yosef (Eds.), *Neanderthals and modern humans in western Asia*, Plenum Press, New York, 1998, pp. 391–404.
- [70] A. Turq, L'approvisionnement en matière première lithique au Moustérien et au début du Paléolithique supérieur dans le Nord-Est du Bassin aquitain : continuité ou discontinuité?, in: E. Carbonell, M. Vaquero (Eds.), *The Last Neanderthals, the First Anatomically Modern Humans, Cultural Change and Human Evolution: the Crisis at 40 ka BP*, Universitat Rovira i Virgili, 1996, pp. 355–362.
- [71] K. Valoch, *Die Erforschung der Kůlna-Höhle 1961–1976*, Brno : Anthropos Muzeum, Band 14, 1988.
- [72] K. Valoch, La Moravie il y a 40 000 ans, in: C. Farizy (Ed.), *Paléolithique moyen récent et Paléolithique supérieur ancien en Europe*, Colloque international de Nemours, 1988, Mémoires du musée de Préhistoire d'Île-de-France, 1990, pp. 115–124.
- [73] B. Vandermeersch, Homogénéité ou hétérogénéité des Néandertaliens, in: G. Giacobini (Ed.), *Hominidae, Actes du 2e Congrès international de paléontologie humaine*, Turin, Italie, 1987, Jaca Book, Milan, Italie, 1989, pp. 311–317.
- [74] J.-L. Voisin, Clavicule : approche architecturale de l'épaule et réflexions sur le statut systématique des Néandertaliens, *C. R. Palevol* 3 (2004) 133–142.
- [75] M. Wolpoff, Neanderthals of the Upper Palaeolithic, in: E. Carbonell, M. Vaquero (Eds.), *The Last Neanderthals, the First Anatomically Modern Humans, Cultural Change and Human Evolution: the crisis at 40 ka BP*, Universitat Rovira i Virgili, 1996, pp. 51–76.
- [76] M.H. Wolpoff, J. Hawks, M. Caspari, Multiregional, not multiple origins, *Am. J. Phys. Anthropol.* 112 (2000) 129–136.
- [77] J. Zilhao, F. d'Errico, The chronology and taphonomy of the Earliest Aurignacian and its implications for the understanding of Neanderthal extinction, *J. World Prehist.* 13 (1999) 1–68.