

L'histoire évolutive mouvementée

Les premiers hommes modernes auraient eu d'autant plus de mal à s'hybrider avec les Néandertaliens qu'ils les rencontraient vers l'Ouest de l'Europe.

En août 1856, deux ouvriers explorent une carrière dans la vallée de Neander (en Allemagne, *Neandertal*), à proximité de Düsseldorf, et découvrent dans une petite cavité des ossements. Ces restes conduiront à la définition d'un nouveau type humain, l'homme de Neandertal, qui depuis a fait couler beaucoup d'encre. Étonnamment, ce fossile mis au jour en 1856 n'est pas le premier représentant de ce groupe humain découvert! Avant lui, deux autres individus avaient été exhumés: l'un en 1833, à Engis, en Belgique, et l'autre en 1848, à Forbe's Quarry, à Gibraltar. À l'inverse de l'individu de Neander, ces deux individus n'ont ému personne. De fait, le premier correspond à une calotte crânienne d'enfant dont les traits néandertaliens sont peu marqués. En revanche, l'indifférence pour le second est plus surprenante, car il s'agit d'un crâne adulte en parfait état de conservation.

Un homme malade?

Depuis 1856, les Néandertaliens ont essuyé toutes les critiques. Ils ont notamment été décrits comme des hommes actuels souffrant de diverses pathologies. Selon le médecin allemand Rudolf Virchow (1821-1902), l'homme de Neander et les autres Néandertaliens découverts ultérieurement sont des hommes modernes ayant souffert de rachitisme. Cette idée, aujourd'hui abandonnée, a eu ses partisans jusqu'en 1970, l'article de Francis Ivanhoe, de l'Université de Londres (*Was Vichow right about Neandertal?*), dans la revue *Nature* en attestant. Pour d'autres, les Néandertaliens forment une espèce distincte de la nôtre, nommée *Homo neanderthalensis* en 1864 par le géologue britannique William King (1809-1886). Pour d'autres encore, les Néandertaliens forment une sous-espèce de l'homme moderne (*Homo sapiens neanderthalensis*).

Depuis 1856, de nombreux restes néandertaliens ont été mis au jour tandis que les techniques

Jean-Luc VOISIN travaille à l'Institut de paléontologie Humaine (UMR 7194), au Muséum national d'histoire naturelle, à Paris, et à l'Université Aix-Marseille (UMR 7268).

L'ESSENTIEL

- Néandertaliens et hommes modernes formaient-ils une ou deux espèces? L'idée de spéciation par distance apporte des éléments de réponse.
- Elle postule que des individus sont d'autant moins compatibles génétiquement qu'ils vivent dans des endroits éloignés. Pourtant aucune frontière génétique ne sépare deux populations voisines.
- Cette hypothèse est conforme aux résultats des études morphologiques et génétiques des restes de Néandertaliens.



des Néandertaliens



CETTE RECONSTITUTION
d'une Néandertalienne tient compte des derniers résultats d'études morphologiques et génétiques, notamment en ce qui concerne la couleur des cheveux, la pigmentation de la peau, la forme du menton...

d'investigations et les méthodes de datation ont beaucoup évolué. Ainsi, depuis 1997, on a pu séquencer l'ADN de plusieurs Néandertaliens. D'abord, nous présenterons quelques traits caractéristiques des Néandertaliens ainsi que leur distribution. Puis nous aborderons la variabilité de ces caractères morphologiques. Enfin, nous nous intéresserons aux informations révélées par l'ADN « fossile ».

Portrait-robot d'un Néandertalien

Les Néandertaliens, qui ont vécu approximativement de $-200\ 000$ à $-30\ 000$ ans, se différencient des hommes modernes et des espèces précédentes du genre *Homo* par divers caractères (voir la figure page 17). Les Néandertaliens étaient plutôt petits, de 1,55 à 1,65 mètre de hauteur en moyenne, alors que les *Homo ergaster*, qui vivaient en Afrique il y a 1,8 à 1 million d'années, approchaient 1,80 mètre. Les hommes modernes du Paléolithique supérieur (à partir de $-30\ 000$ ans) sont plutôt grands, et atteignaient eux aussi 1,80 mètre de hauteur en moyenne, voire 1,90 mètre pour certains individus, tel *Barma Grande 2* découvert à Grimaldi. Les hommes modernes du Paléolithique moyen, représentés par des fossiles mis au jour à Skhul et à Qafzeh, en Israël, datés de 100 000 ans, et contemporains des Néandertaliens avaient également une taille moyenne d'environ 1,80 mètre. De même, le squelette partiel d'Omo I, en Éthiopie, qui est le premier représentant de notre espèce (195 000 ans), était aussi grand.

Certes petits, les Néandertaliens étaient en revanche dotés de larges épaules, avec une musculature développée. Leurs thorax sont volumineux avec une forme en cloche, alors que ceux des hommes modernes, actuels et fossiles, sont plus

étroits et cylindriques (voir la figure page ci-contre). Les membres des Néandertaliens sont plus courts et plus robustes que ceux des hommes modernes. Les os longs des Néandertaliens, en particulier les radius et les fémurs, sont notablement plus courbes que ceux des hommes modernes. C'est d'ailleurs ce caractère qui avait conduit Virchow à diagnostiquer le rachitisme des Néandertaliens. Les articulations de leurs os longs sont plus volumineuses que les nôtres et leur crâne est plus allongé. La face des Néandertaliens présente un nez et des orbites larges, un torus sus-orbitaire (la saillie osseuse située au-dessus des orbites) développé. La mandibule est dépourvue de menton et les dents sont volumineuses (voir la figure page précédente). On distingue aussi un espace rétromolaire, c'est-à-dire un espace entre la troisième molaire et la branche montante de la mandibule.

Les restes néandertaliens sont répartis de l'Europe occidentale (France, Allemagne, Espagne) jusqu'en Ouzbékistan avec les restes de l'enfant de Techik-Tach (voir la carte page 18). Des restes fragmentaires, découverts en Sibérie, dans la grotte d'Okladnikov, dans l'Altaï, ont été attribués, selon les études, aussi bien aux Néandertaliens qu'à l'homme moderne. Cependant, en 2007, l'ADN mitochondrial de cet individu a été partiellement séquencé et correspond à celui des Néandertaliens. Ainsi, l'aire de répartition de ces hommes s'étendait bien plus à l'Est que ce qui était admis encore récemment.

Leur distribution s'étend aussi loin vers le Nord, jusqu'aux Pays-Bas et en Allemagne. En effet, les restes les plus septentrionaux connus proviennent de Sarstedt, en Allemagne, soit une latitude d'environ 55° Nord. En outre, ils sont aussi dans des régions libérées des eaux lors des périodes froides, lorsque l'accumulation de grosses

quantités de glace aux pôles entraîne une diminution du niveau marin qui a atteint 120 mètres au dernier maximum glaciaire. Par exemple, un os frontal néandertalien a ainsi été mis au jour en mer du Nord, en 2001, à 15 kilomètres des côtes néerlandaises suite à l'exploitation des sédiments marins. Les Néandertaliens supportaient donc des climats très rudes.

Les caractères néandertaliens se mettent en place progressivement au sein des populations humaines existantes en Europe. À partir de 200 000 ans, les caractères néandertaliens sont fixés chez tous les individus. Les Néandertaliens disparaissent vers 30 000 ans et les sites les plus récents ne dépassent pas 28 000 ans. Précisons que, à l'inverse d'une hypothèse répandue, les derniers Néandertaliens ne sont pas exclusivement ibériques. En effet, les derniers Néandertaliens espagnols, tels que ceux des sites de Gorham, à Gibraltar, et de Zafarraya, disparaissent entre 30 000 et 28 000 ans, mais c'est aussi le cas en Europe centrale. Les restes provenant du niveau de Vindija, en Croatie, et de Mezmaiskaya, en Russie, sont âgés respectivement de 28 000 et de 29 000 ans. Le niveau néandertalien le plus récent de Gorham a été daté de 28 000 ans, mais ce résultat est contesté et des dates comprises entre 32 000 et 30 000 ans semblent plus plausibles.

Une disparition énigmatique

Toutefois, en 2011, sur site de Byzovaya, dans le Nord de la Sibérie, près du cercle polaire, une industrie lithique de type moustérien a été découverte et est datée de moins de 30 000 ans ! À qui l'attribuer ? En Europe occidentale, seuls les Néandertaliens sont connus pour ce type d'industrie. Mais au Proche-Orient, Néandertaliens et hommes modernes ont développé cette industrie. En outre, en Sibérie, au moins un autre groupe humain, nommé Denisoviens et dont les restes ont été trouvés à Denisova, semble avoir coexisté avec les Néandertaliens et les premiers hommes modernes en Europe (voir *Neandertal, Sapiens et Denisova racontés par leurs gènes*, par A. Degioanni, page 20). Or on ignore tout de l'industrie de ce groupe humain particulier.

La description anatomique que nous avons faite conforte l'idée de Néandertaliens tous identiques. Ce n'est pas le cas, et on connaît depuis longtemps des différences anatomiques aussi bien entre individus qu'entre régions distinctes de leur aire de répartition. En revanche, les liens de ces variations avec l'environnement et la géographie sont inconnus. En 2004, une étude sur la clavicule a montré, d'une part, que la morphologie de cet os est distincte au Proche-Orient et en Europe occidentale et, d'autre part, qu'entre ces deux

DANS LA GROTTA DE VINDIJA, en Croatie, on a mis au jour des restes néandertaliens dont certains sont associés à une industrie du Paléolithique supérieur. Trois fragments osseux, appartenant à trois individus différents, ont livré pour la première fois l'ADN nucléaire des Néandertaliens.



J.-L. Vaisin

régions, en Europe centrale, l'os a un aspect intermédiaire. En d'autres termes, la morphologie claviculaire suit un gradient Est-Ouest.

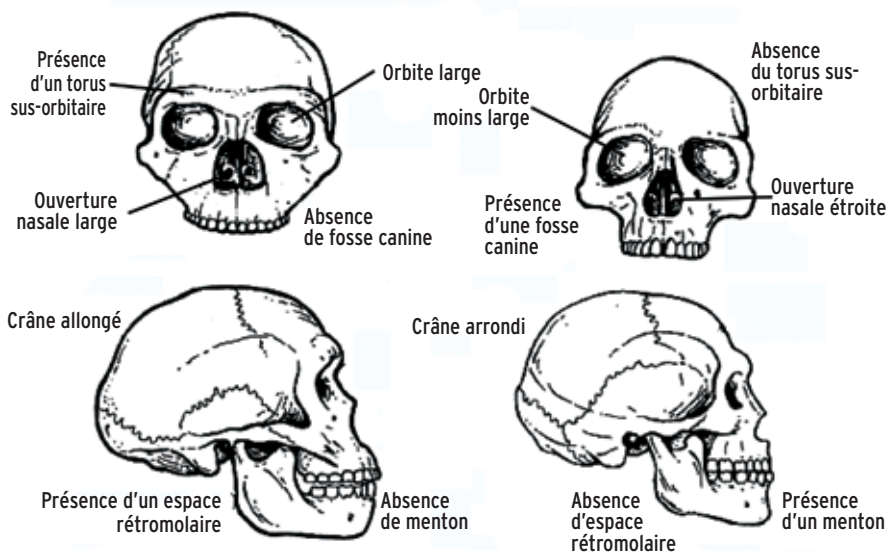
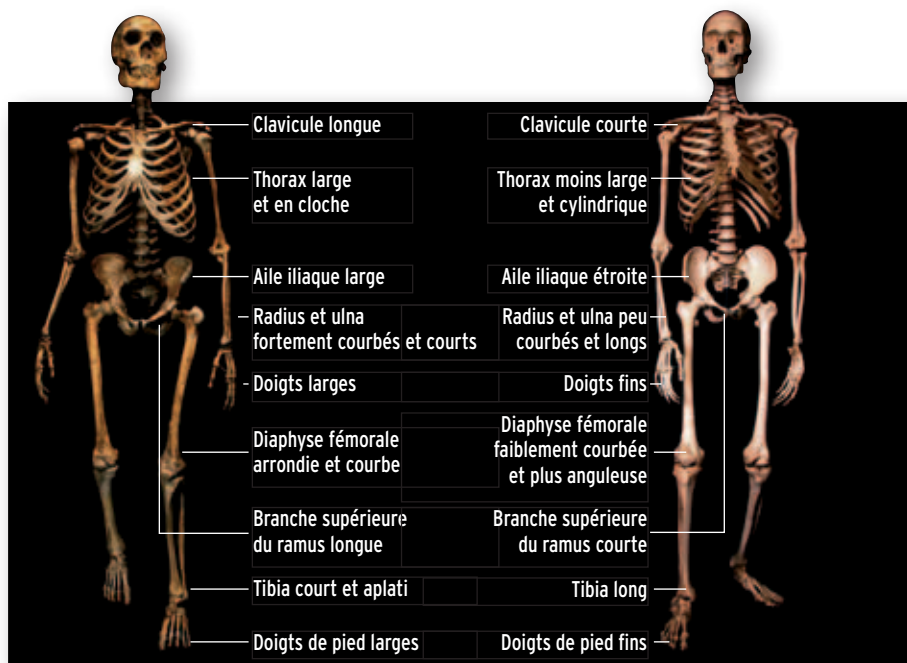
De fait, une synthèse des données morphologiques a mis en évidence un gradient Est-Ouest pour la plupart des caractères néandertaliens. Ainsi, plus les restes de Néandertaliens ont été trouvés à l'Ouest, plus leurs traits caractéristiques sont marqués. Par exemple, les individus du Proche-Orient sont plus grands (plus de 1,70 mètre de hauteur) que leurs contemporains occidentaux et ont un thorax plus étroit et plus cylindrique. En outre, leurs membres sont plus longs, identiques à ceux des hommes modernes du Paléolithique moyen de la même région tels que Skhul et Qafzeh. La courbure des os longs suit aussi ce gradient puisqu'elle est d'autant plus forte que les restes osseux sont occidentaux. Les Néandertaliens du Proche-Orient sont à ce point différents de ceux d'Europe occidentale que certains spécialistes ont même proposé de sortir les premiers du groupe des Néandertaliens !

De même, en 2011 et en 2012, des travaux ont révélé deux informations supplémentaires. D'abord, à l'instar de la clavicule, l'ensemble des caractères architecturaux de l'épaule suit un gradient morphologique Est-Ouest. Ensuite, la scapula néandertalienne (l'omoplate) est d'autant plus similaire à celle de l'homme moderne qu'elle provient d'individus orientaux.

Les premières populations d'hommes modernes en Europe sont mal connues. En effet, des datations récentes ont modifié notre regard sur un grand nombre de restes que l'on a longtemps pris pour des représentants des premiers hommes modernes en Europe, en particulier en Europe centrale. C'est le cas des sites Zlatý Kůn, en République tchèque, Velika Pečina, en Croatie, Vogelherd et Paderborn-Sande, en Allemagne, qui ont tous été rajeunis. Les restes des deux derniers sites dateraient de l'Holocène, c'est-à-dire de moins de 13 700 ans, ceux de Paderborn-Sande ayant même moins de 300 ans ! Ces restes avaient été attribués à tort à des périodes anciennes, car ils étaient associés aux premières industries du Paléolithique supérieur. Le mélange des niveaux archéologiques résulterait des inhumations.

Une spéciation par distance

Cependant, les quelques restes encore attribuables aux premiers représentants du Paléolithique supérieur en Europe centrale, tels que ceux de Pestera cu Oase, en Roumanie, et de Mladec, en République tchèque, montrent des caractères néandertaliens. Ce n'est pas le cas des restes d'Europe occidentale de la même époque. Par exemple, le torus sus-orbitaire diminue au cours du temps en Europe centrale sans qu'il y ait de frontière nette



entre les derniers Néandertaliens et les premiers hommes modernes, à l'inverse de ce qui est observé en Europe occidentale. Comment expliquer ces observations ? L'idée la plus vraisemblable est la spéciation par distance.

Selon cette hypothèse, les différentes populations issues d'une même espèce sont fécondes tant qu'elles sont proches géographiquement : plus ces populations sont distantes et moins elles se croisent. Au final, les populations situées aux deux extrémités de l'aire de répartition ne s'hybrident plus, bien qu'elles soient reliées par un flux génique constant (des gènes peuvent circuler d'un bout à l'autre par croisement selon les mouvements locaux des individus).

Les cas de spéciation par distance les plus spectaculaires sont ceux réalisés par les « ring species », ou spéciation par chevauchement circulaire. Les deux exemples les plus caractéristiques sont les populations de salamandres *Ensatina eschscholtzii*

LES NÉANDERTALIENS (à gauche) se distinguent des hommes modernes (à droite) par plusieurs caractéristiques de leur squelette.

qui entourent la Vallée centrale de Californie, ainsi que les différentes sous-espèces de Pouillot verdâtre *Phylloscopus trochiloides*, autour du plateau Tibétain. La population originelle de cette espèce d'oiseau, située au Sud du plateau Tibétain, s'est étendue vers le Nord en contournant ce plateau par l'Est et par l'Ouest. Les populations orientales et occidentales, qui se rencontrent en Sibérie, au Nord du plateau, ne se reconnaissent pas et ne s'accouplent plus. Elles se comportent donc comme deux espèces distinctes bien qu'elles soient reliées l'une à l'autre par un flux génique passant par le Sud du plateau Tibétain.

Dans le cas des Néandertaliens, le scénario serait le suivant. Une première espèce archaïque du genre *Homo* s'installe en Europe et se maintient. Les populations qui la constituent évoluent vers une morphologie d'autant plus néandertalienne qu'elles sont occidentales. Un flux génique existe entre deux populations consécutives, mais il est insuffisant pour maintenir l'intégralité de l'espèce sur l'ensemble de l'aire de répartition des Néandertaliens.

La présence de caractères néandertaliens dans les premières populations d'hommes modernes en Europe centrale ainsi qu'au Proche-Orient et leur absence dans les populations occidentales montrent que l'hybridation n'a pas été possible partout. Aussi, lorsque l'homme moderne est entré en Europe, il a rencontré des populations présentant des caractères néandertaliens d'autant plus prononcés qu'il progressait vers l'Ouest. Dès lors, les croisements entre ces groupes devenaient de plus en plus difficiles jusqu'à être impossibles en Europe occidentale (voir la figure page suivante). Deux études récentes, fondées sur des simulations informatiques, corroborent cette hypothèse : elles montrent que l'extinction néandertalienne a suivi un gradient Est-Ouest, en étant plus ancienne à l'Est qu'à l'Ouest.

L'AIRES DE RÉPARTITION des Néandertaliens et quelques sites majeurs. Les points rouges correspondent aux sites ayant permis d'extraire de l'ADN.



Ainsi, la différenciation des deux groupes humains aurait conduit à la mise en place d'une barrière reproductrice. C'est étonnant, car le temps moyen pour obtenir deux espèces chez les mammifères (le groupe de vertébrés chez qui le phénomène est le plus rapide), est compris entre deux et quatre millions d'années. Cependant, on connaît des exceptions, mais surtout, dans le cas de populations humaines ayant atteint un haut niveau de réflexion et d'abstraction, des barrières culturelles ont aussi pu jouer un rôle important.

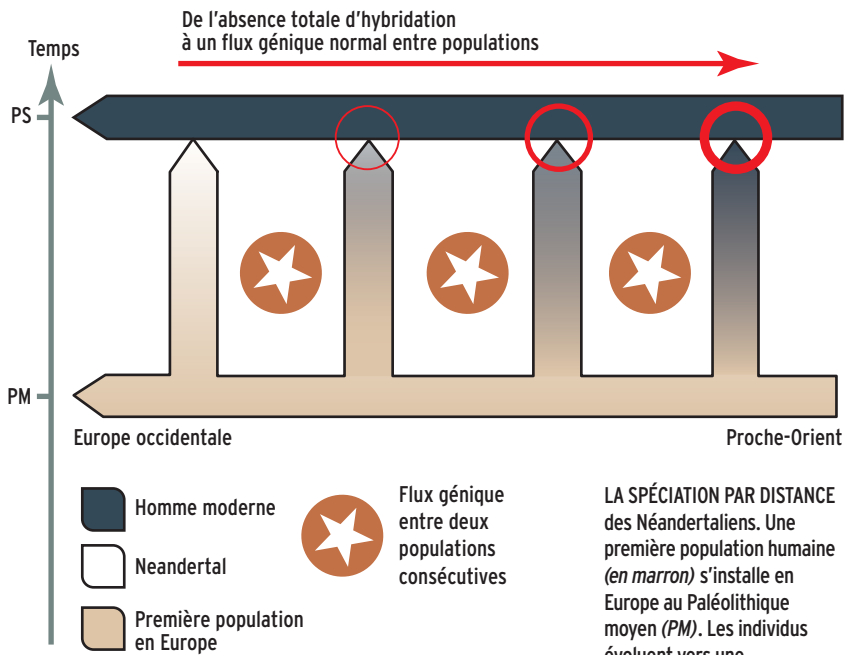
Par ailleurs, chez les vertébrés, de nombreuses barrières dites prézygotiques empêchent la rencontre d'individus de deux espèces proches et donc leur hybridation. Lorsque ces barrières, essentiellement comportementales, tombent, les espèces se croisent et peuvent fusionner en une seule. De telles disparitions sont nombreuses. Par exemple, le genre *Coregonus* (des poissons de la famille des salmonidés) a subi des radiations dans neuf systèmes lacustres alpins (17 lacs) à la fin de la dernière glaciation. Aux XIX^e et XX^e siècles, l'eutrophisation rapide de ces étendues d'eau a modifié le comportement des espèces : certaines qui ne se croisaient pas se sont hybridées et le nombre d'espèces a diminué dans les lacs les plus pollués.

Ce que l'ADN nous apprend

Depuis 1997, l'ADN plus ou moins complet de 19 Néandertaliens a été séquencé. Les échantillons correspondent essentiellement à de l'ADN mitochondrial (les organites qui produisent l'énergie des cellules) et à quelques gènes nucléaires. Les séquences publiées s'intéressent aux deux régions hypervariables de l'ADN mitochondrial, qui sont les plus discriminantes pour étudier les divergences entre les Néandertaliens et les hommes modernes. De plus, six individus ont permis d'établir la séquence complète de l'ADN mitochondrial néandertalien.

Enfin, en 2010, une première version complète du génome nucléaire néandertalien a été publiée. Précisons que ce génome est une chimère, car il est établi à partir des restes de trois individus provenant de la grotte de Vindija, en Croatie. Aujourd'hui, une dizaine de gènes nucléaires néandertaliens sont connus et montrent pour la plupart d'entre eux peu de différences significatives avec l'homme moderne, mais d'autres révèlent des caractéristiques propres aux Néandertaliens (voir *Neandertal, Sapiens et Denisova racontés par leurs gènes*, par A. Degioanni, page 20).

Les travaux sur l'ADN mitochondrial ont, notamment, révélé que les Néandertaliens, du point de vue génétique, se répartissaient en trois grands groupes (occidental, méditerranéen et oriental). Ces études plaident aussi pour l'absence d'hybridation entre les deux groupes humains. À l'inverse, selon le séquençage de l'ADN nucléaire,



les Européens et Asiatiques actuels partagent de un à quatre pour cent de leur génome avec celui des Néandertaliens. Ce patrimoine commun ne concerne pas les Africains.

Ces résultats sont compatibles avec la spéciation par distance. En effet, les points communs entre l'ADN nucléaire néandertalien et celui des hommes actuels confirment l'existence de croisements entre les deux populations, mais ces derniers n'auraient pas été très fréquents, du moins en Europe. Cependant, notons que le message génétique néandertalien a pu être « dilué » au cours du temps. L'importance de l'introgession, c'est-à-dire la dispersion des gènes néandertaliens dans le génome moderne, est donc difficile à mesurer. En effet, durant les 30 000 ans qui nous séparent des derniers Néandertaliens, de nombreux événements ont ponctué l'histoire de l'homme moderne en Europe.

Une histoire mouvementée

En particulier, le Néolithique (quand l'homme est devenu sédentaire et a développé l'agriculture et l'élevage) est marqué par une explosion démographique et de grands mouvements migratoires en provenance, notamment, du Proche-Orient. Entre ces nouveaux arrivants et les populations locales de chasseurs-cueilleurs, des échanges génétiques ont inévitablement eu lieu. Or la petite taille des populations locales a donné l'avantage au flux génétique des populations arrivantes, plus nombreuses : en quelques générations, la proportion de génome commun aux Néandertaliens et aux hommes modernes a pu diminuer rapidement.

La « révolution néolithique » a aussi entraîné des modifications alimentaires importantes, tel l'apport de lait dû à l'élevage, auxquelles les individus chasseurs-cueilleurs n'étaient pas adaptés. Ils ont donc eu plus de difficultés à transmettre leur génome « riche » en gènes néandertaliens. En outre,

LA SPÉCIATION PAR DISTANCE des Néandertaliens. Une première population humaine (*en marron*) s'installe en Europe au Paléolithique moyen (PM). Les individus évoluent vers une morphologie d'autant plus néandertalienne qu'ils sont occidentaux. Lorsque l'homme moderne (*en gris*) entre en Europe, au Paléolithique supérieur (PS), il rencontre des populations d'autant plus néandertaliennes qu'il avance vers l'Ouest : les croisements (*cercles rouges*) sont alors d'autant moins possibles.

livres

• J. AHERN *et al.*, *Modern human origins in Central Europe*, in *The Origins of Modern Humans : Biology Reconsidered*, F. Smith et J. Ahern (Eds), Wiley-Blackwell, à paraître.

• J.-L. VOISIN, *Speciation by distance and temporal overlap : A new approach to understanding Neanderthal evolution*, in *Neanderthals revisited : new approaches and perspectives*, K. Harvati et T. Harrison (Eds), *Paleontology and Paleoanthropology series*, Springer, pp. 299-314, 2006.

articles

• F. DI VINCENZO *et al.*, *The Vindija Neanderthal scapular glenoid fossa : Comparative shape analysis suggests evo-devo changes among Neanderthals*, in *J. Hum. Evol.*, vol. 62, pp. 274-285, 2012.

les contacts constants avec les animaux domestiques et la déforestation ont favorisé l'émergence de nouvelles maladies qui ont eu aussi des effets sélectifs importants. Les populations européennes autochtones auraient été affaiblies par rapport aux nouveaux arrivants déjà immunisés.

Précisons que l'on ne connaît ni le génome nucléaire de Néandertaliens plus occidentaux ni l'ADN – nucléaire ou mitochondrial – d'individus du Proche-Orient. On ignore donc la variabilité de l'ADN nucléaire, ainsi que le taux d'hybridation selon la géographie.

Par ailleurs, nous avons vu que l'ADN mitochondrial de l'individu d'Okladnikov est strictement néandertalien. Mais sa morphologie prête à confusion, la difficulté tenant à deux facteurs. D'abord, c'est un adolescent, ses caractères adultes étant donc encore peu marqués. Ensuite, ces caractères sont moins prononcés en raison de sa localisation géographique. Cette observation concorde également avec la notion de spéciation par distance.

Comment expliquer que l'ADN mitochondrial, à l'inverse de l'ADN nucléaire ne montre aucune trace d'échange génétique entre les Néandertaliens et l'homme moderne ? L'ADN mitochondrial est, avec les mitochondries, transmis uniquement par la mère, à la différence de l'ADN nucléaire. Les pressions de sélection exercées sur ces deux génomes sont donc distinctes. Certaines ont pu favoriser la fixation de certains allèles nucléaires néandertaliens dans les populations d'hommes modernes et interdire celle d'allèles mitochondriaux. Les histoires évolutives reconstruites à partir de l'ADN mitochondrial et de l'ADN nucléaire sont parfois en désaccord.

Les Néandertaliens ne constituaient une population homogène ni du point de vue morphologique ni du point de vue génétique. La morphologie des populations occidentales était ainsi « hypernéandertalienne » alors que celle des populations du Proche-Orient était plutôt « hyponéandertalienne ». Ce gradient morphologique traduit une spéciation par distance. Ainsi, lorsque l'homme moderne entre en Europe *via* le Proche-Orient, il rencontre des populations d'autant plus néandertaliennes qu'elles sont occidentales et peut d'autant moins s'hybrider avec (*voir la figure ci-dessus*).

Un tel gradient morphologique empêche de délimiter précisément des populations, car on passe de l'une à l'autre sans croiser de vraie frontière morphologique. Les études génétiques semblent plus efficaces pour distinguer des populations, mais elles ne sont fondées que sur quelques individus dispersés sur une grande aire, renforçant ainsi les différences. Ces dernières seront peut-être moins flagrantes quand l'ADN d'un nombre supérieur d'individus, notamment du Proche-Orient, aura été séquencé.