

Origine de l'Homme

L3VT



Année scolaire 2022-2023
Paris VII (Diderot)

Par Jean-Luc Voisin

Jeanlucvoisin2004@yahoo.fr

<http://jeanlucvoisin.free.fr>

REMARQUES

*Ce document correspond au support du cours de Novembre sur l'origine de l'Homme pour la L3 de Paris VII (Diderot).

*Le français et l'orthographe sont donc parfois aléatoires.

*Les tableaux et figures appelés dans le texte se trouvent dans le polycopié téléchargeable sur ce site (<http://jeanlucvoisin.free.fr>).

Origine de l'Homme

L'histoire des primates est longue et complexe. En effet, les plus vieux primates connus sans ambiguïté sont des Adapidés datant de l'Yprésien (base de l'Éocène, -55 Ma). La diversité actuelle des primates est importante, mais très différentes de ce qu'elle a pu être par le passé. Par exemple, les Hominoïdes (qui regroupent les grands singes et les hommes, voir la **figure 4**) qui constituaient un des groupes dominants de Primates en termes de diversité est actuellement très pauvres (7 genres pour 27 espèces). En revanche, les Cercopithecoïdes sont en pleine radiation évolutive depuis le Pléistocène ce qui se traduit par une diversité spécifique importante (23 genres et 159 espèces).

L'histoire de la lignée humaine est très récente (elle commence il y a moins de 10 Ma, à la fin du Pliocène) mais elle aussi très complexe. En effet, nous connaissons, depuis le début des années 2000, des Primates dont chacun peut, potentiellement, être l'ancêtre commun à l'homme et au chimpanzé. De même, l'histoire des formes pré-humaines (Australopithèque, Paranthropes, etc.) devient de plus en plus complexe au fur et à mesure des découvertes de nouvelles espèces. Elle se complexifie encore avec l'apparition du genre *Homo* et les nombreuses migrations de différentes espèces humaines sur presque tous les continents, associée à des phénomènes de spéciation variés.

I. LA PLACE DE L'HOMME AU SEIN DE LA CLASSIFICATION

I.1 *Systematique*

Les primates sont fondamentalement définis par certains caractères, qui chez certaines espèces ont pu disparaître secondairement (**Tableau 1, Projection**) :

- Le doigt I est opposable aux autres doigts, au pied comme à la main, ce qui autorise la préhension. ATTENTION, le gros orteil de l'homme et des Tarsiers n'est pas opposable. Cela est dû à des acquisitions secondaires en raison de la locomotion bipède de l'homme et saltatoire des tarsiers. De plus, les Toupayes (encore appelés Scandentiens) peuvent écarter le premier orteil sans atteindre une opposabilité complète permettant une préhension.
- Les doigts et les orteils portent des ongles plats, même si chez certains des griffes peuvent subsister sur certains doigts (mais jamais sur tous les doigts). C'est le cas des Callithricidés (une famille de singes américains) et des tarsiers par exemple.
- Les orbites migrent vers l'avant, autorisant une vision binoculaire et donc permettant de mieux appréhender les reliefs (vision stéréoscopique) et les distances (**Figure 1**). Les orbites sont toujours fermées par une barre post-orbitaire (mais cela existe aussi chez les Scandentiens). Cette migration entraîne une diminution du volume des zones olfactives dans le cerveau. Ces dernières sont donc plus petites chez les Primates que chez autres mammifères. L'olfaction n'est donc pas le sens le plus développé chez les Primates.
- Si on inclut les Scandentiens, on peut noter la présence d'une bulle auditive, renfermant l'oreille moyenne (qui contient les osselets), formée uniquement par l'os pétrosal (ou os pétreux ou rocher) qui fait partie de l'os temporal (**Figure dans poly TP**). Chez les autres mammifères, cette bulle tympanique est le plus souvent constituée de 4 os distincts.

- Les lobes occipitaux (Figure 1) siègent des centres visuels, sont très développés, ce qui est à mettre en corrélation avec la migration des yeux et la vision stéréoscopique. Ainsi, la vue devient le sens prédominant chez les Primates.

Actuellement, 478 espèces de Primates sont reconnues par l'IUCN (*Union Internationale pour la Conservation de la Nature*) en tenant compte des Prosimiens¹ (Strepsirrhiniens) et des Platyrrhiniens (singes américains). Si on ne considère que les Simiiformes (c'est-à-dire les singes « classiques », voir la phylogénie Figure 3), le nombre d'espèces actuelles descend à 340. En revanche, dans les années 1980 moins de 200 espèces de Simiiformes avaient été décrites. Cette augmentation du nombre d'espèce au sein de ce taxon est due aux progrès importants qui ont été réalisés ces 40 dernières années sur la biologie de ces animaux, ainsi qu'à leur écologie, leur éthologie et les études sur l'ADN.

I.2 Remarques générales sur les Primates

Les primates vivent pour la majorité d'entre eux en milieu tropical. Cependant, il existe de nombreuses espèces (toutes appartenant aux Cercopithecoïdes) vivant en milieu tempéré. Le macaque japonais, qui est le plus connu, est l'une des espèces les plus septentrionales. Il y a aussi une espèce en Europe, le Magot de Gibraltar, qui vit dans l'enclave anglaise de Gibraltar. Cependant les primates étaient courants en Europe à différentes périodes du Cénozoïque et à certains moments les néandertaliens allemands ont même côtoyé des macaques.

Au sein des Mammifères, l'ordre des Primates est le taxon qui présente la plus grande variabilité de taille interspécifique (Projection et couverture du poly). Les plus petits primates sont les Microcèbes (Lémuriens de 100 g pour 25 cm de long, queue comprise) et les plus gros sont les Gorilles avec presque 200 Kg pour certains mâles. Cependant il existe des Primates fossiles qui ont été encore plus gros que les Gorilles actuels, comme par exemple, le *Gigantopithecus blacki*.

Les Primates peuvent être divisés en deux groupes (Figures 2 & 3, Projection) : les Prosimiens et les Simiens (classification linnéenne) ou en Strepsirrhiniens et Haplorrhiniens (classification phylogénétique). Les différences entre les deux classifications résident dans la position des Tarsiers (qui n'est, cependant, pas totalement fixée).

Les Strepsirrhiniens n'ont pas de relation directe avec la lignée humaine. Ils sont pour leur très grande majorité localisés à Madagascar (Figures 2 & 3).

Les Simiiformes (Figure 4) sont constitués de deux groupes : les Platyrrhiniens et les Catarrhiniens. Les Platyrrhiniens, exclusivement sud-américains, n'ont aucun lien avec la lignée humaine et leur origine est mal connue.

Les Catarrhiniens se différencient en deux groupes : les Cercopithecoïdes (Babouin, Macaque, ...) et les Hominoïdes qui comprennent uniquement les humains et les grands singes (Gorille, Chimpanzé, Bonobo, Orang-outan et Gibbons). Les Cercopithecoïdes ne sont pas dans la lignée humaine et donc je n'en parlerais pas ici.

Les Hominoïdes se différencient des Cercopithecoïdes par de nombreux caractères (Tableau 2, Projection & Figures 5 à 9). En particulier la queue a disparue car les vertèbres caudales s'atrophient et se soudent en un coccyx.

¹ Les Prosimiens comprennent presque exclusivement les Lémuriens (Figure 2)

En ce qui concerne la systématique des grands singes, voir l'Annexe 1 à la fin du polycopié associé à ce cours.

II. PARTICULARITÉS DES HOMMES ACTUELS ET DES GRANDS SINGES

Les hommes se différencient des grands singes par de nombreux caractères (Tableau 3, Projection & Figures 10 & 11). Cependant, en faisant cette comparaison une double erreur est commise :

- on compare une espèce (en l'occurrence l'Homme) à un groupe d'espèce et non à une autre espèce, ce qui n'est pas logique.
- Le groupe de comparaisons (les grands singes) est paraphylétique et pour être monophylétique devrait inclure l'homme. Ainsi, seuls des caractères plésiomorphiques peuvent être utilisés chez les grands singes (car seuls ces caractères existent chez toutes les espèces) et apomorphiques chez l'homme.

Il est donc nécessaire de comparer l'Homme au Chimpanzé. Il est alors possible d'utiliser des caractères apomorphiques pour les deux espèces. Par ailleurs, dans l'imaginaire collectif, et des élèves en particulier, le chimpanzé est notre ancêtre, ce que tend à renforcer le fait de prendre que des caractères archaïques pour décrire les grands singes et des caractères dérivés pour décrire l'homme.

Cela dit, je vais présenter tout d'abord quelques différences entre l'homme et les grands singes avant de présenter une comparaison entre l'Homme et le Chimpanzé. La comparaison Homme / Grands Singes sera utilisée ici pour montrer les transformations importantes que le squelette a subi lors du passage à la bipédie constante et les interpréter d'un point de vue mécanique (Tableau 3 et Figures 10 & 11). Cela permet aussi de donner quelques caractéristiques morphologiques et chromosomiques des grands singes et de l'homme.

II.1 Morphologie crânienne (Figure 10)

Le neurocrâne est très développé et arrondi chez l'homme, où il atteint un volume d'environ 1500 cm³ contre environ 450 cm³ chez les chimpanzés et les gorilles. La face est très réduite et située sous le crâne chez le premier alors qu'elle est très développée et projetée en avant chez les seconds. Les crânes des grands singes sont caractérisés par des superstructures (crêtes osseuses, torus sus-orbitaire, insertions musculaires, etc.) très développées, surtout chez les mâles, contrairement à l'homme. Par ailleurs, le crâne humain adulte ressemble beaucoup à celui d'un juvénile de chimpanzé ou de gorille. De ce point de vu, l'homme peut être vu comme un grand singe néoténique.

Le trou occipital (ou *foramen magnum*) est sous la tête, permettant presque d'avoir la tête en équilibre sur la colonne vertébrale chez l'homme alors que ce foramen est excentré chez les grands singes.

Les canines humaines ne sont pas hyper développées chez les mâles contrairement aux grands singes. Le développement des canines n'est pas lié à un régime carnivore, mais est ici un caractère sexuel secondaire.

II.2 *Le squelette post-crânien (Figure 11)*

L'homme, contrairement aux grands singes, est le seul Hominoïde à être totalement bipède. Ce mode locomoteur très particulier a nécessairement des répercussions importantes sur le squelette post-crânien.

La position bipède entraîne une situation de compression de la colonne vertébrale contrairement aux animaux quadrupèdes où la colonne ne subit pas ce type de contraintes. Pour répondre à ces contraintes particulières, la colonne vertébrale humaine a développé des adaptations particulières :

- La présence de quatre courbures permettant de réduire l'action des muscles dorsaux sur la colonne vertébrale et ainsi diminuer les contraintes exercées sur cette dernière. En effet, la courbure cervicale (qui est une lordose car elle est concave dorsalement) ramène la tête en arrière et qui est ainsi pratiquement en équilibre au sommet du cou. De même la lordose lombaire ramène le thorax en arrière ce qui le met ainsi en équilibre au-dessus du sacrum.
- Le poids du thorax, des membres supérieurs, etc. doit passer par la colonne vertébrale avant d'arriver aux membres inférieurs. Ainsi, chaque vertèbre supporte un poids plus important que la précédente. Cela se traduit par des vertèbres lombaires et sacrées plus larges que les autres.

La bipédie est aussi responsable de la transformation du pied. En effet, chez l'homme, le gros orteil n'est pas opposable aux autres doigts contrairement au pouce de la main et tous les rayons sont presque parallèles. Il y a aussi le développement de la voûte plantaire.

Le bassin humain est caractérisé par une morphologie en cuvette permettant le soutien des viscères et le développement de certains muscles de la cuisse impliqués dans la marche. Au contraire, chez les grands singes et les autres animaux quadrupèdes, les viscères sont portés par la ceinture abdominale. Le bassin est alors vertical.

Les membres supérieurs des grands singes sont beaucoup plus longs que les membres inférieurs (l'exemple le plus extrême étant les gibbons), alors que c'est le contraire chez l'homme. L'allongement des membres inférieurs chez l'homme est une adaptation à la bipédie constante. En revanche, l'allongement des membres supérieurs est une adaptation à l'arboricolisme suspendu (l'individu se déplace suspendu sous les branches, et non en marchant au-dessus comme chez les Cercopithecoïdes).

La ceinture scapulaire présente aussi des différences marquées entre les grands singes et l'homme, en particulier la scapula (Figure 5). Chez les grands singes, l'épine est orientée cranialement ainsi que la cavité glénoïdale. En revanche, chez l'homme l'épine est orientée latéralement tout comme la cavité glénoïdale. Ces différences d'orientation ont de nombreuses implications locomotrices, en particulier, elle favorise le déplacement suspendu chez les grands singes et favorise la manipulation chez l'homme.

II.3 *L'ADN (Figure 12 & Projection)*

Lorsque l'on compare l'homme aux grands singes, on ne peut alors s'intéresser qu'aux caryotypes. Chez les grands singes, sauf les gibbons, il y a 48 chromosomes par cellule, contre 46 chez l'homme. Chez les gibbons le nombre de chromosomes, variable d'un genre à

un autre, est compris entre 38 et 52 (voir annexe 1). Chez les autres Primates, le nombre de chromosome est variable en fonction des espèces. Il est compris entre 20 (*Lépilémur mustelin* & *Cheracebus torquatus*) et 84 (*Chlorocebus aethiops*).

Le chromosome 2 humain correspond à la fusion télomérique de deux petits chromosomes acrocentriques (à centromère terminal) présent chez les Chimpanzés, les Gorilles et les Orangs-outans (Figure 12). Par ailleurs, dans le chromosome 2 humain, les séquences télomériques sont toujours présentes au point de fusion des deux chromosomes. En effet, il existe deux jeux de séquences TTAGGG, caractéristiques des télomères, orientées en sens opposée sur une longueur de plusieurs kilobases (Figure 13).

II.4 Culture et outils.

L'Homme est caractérisé par un langage articulé et des activités culturelles et culturels importantes. Ainsi, l'Homme a, pendant longtemps, été défini à partir de l'outillage. Cependant, de nombreux animaux (Chimpanzés, Corvidés, etc.) utilisent des outils suite à un apprentissage par les adultes, en particulier les parents. La particularité de l'homme n'est donc pas tant la présence d'outils, mais l'importance de ces derniers dans notre vie. En outre, nous avons la particularité de développer de nouveaux outils à partir d'invention passée, ce qui augmente la complexité de nos inventions avec le temps.

En revanche, l'homme est aussi le seul animal à contrôler le feu et à domestiquer d'autres espèces, aussi bien animales que végétales.

III. COMPARAISON HOMME / CHIMPANZÉ

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

III.1 Les différences Hommes.- Chimpanzés

Les chimpanzés se différencient des hommes par différents caractères (Tableau 4 Projection & Figures 13 & 14).

Le déplacement au sol des chimpanzés se fait par knuckle-walking. Ce mode locomoteur particulier est une adaptation à des membres supérieurs allongés par rapport aux inférieurs et à de longues phalanges. Ce mode locomoteur qui existe aussi chez les gorilles serait apparu deux fois indépendamment (voir l'annexe 2 à fin du polycopié). Ce mode locomoteur existe aussi chez les fourmiliers et tamanoirs (images à la fin du document projeté).

Les grands singes en général et le chimpanzé en particulier diffèrent de l'homme par certains caractères génétiques. Il y a environ une dizaine de remaniements chromosomiques majeurs affectant les deux caryotypes (chromosomes 1, 2, 4, 5, 9, 12, 15, 16, 17, 18) voir Annexe 3 sur la nomenclature des chromosomes.

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

Le génome humain contient 3,2 milliards de bases, parmi lesquelles 100 millions diffèrent entre les humains et les chimpanzés. Ainsi, entre les chimpanzés et les hommes, le génome est identique à 99% dans la petite portion (moins de 1% du génome) qui porte les

instructions nécessaires à la production des protéines (l'ADN codant). Si on considère l'ensemble du génome, l'homme et le chimpanzé sont identiques à presque 97%.

III.2 Spécificité génétiques et moléculaires humaines

Depuis une quinzaine d'années, les études comparatives des génomes de chimpanzé et d'homme sont réalisées, permettant de dépasser les comparaisons de caryotypes. Les 4% de différence génétique entre les chimpanzés et nous portent soit directement sur des gènes soit sur de l'ADN non codant. Il existe nécessairement des spécificités chez chaque espèce de grands singes, à l'image des HAR (voir plus bas), mais elles n'ont pas été découvertes car elles n'ont pas été recherchées.

a) Un exemple d'évolution d'un gène : le gène FOXP2

Certains gènes sont étudiés en priorité car leurs mutations altèrent profondément une fonction propre à l'homme. Le gène emblématique est le gène FOXP2² (localisé sur le chromosome 7 ; **Figure 15**) associé au langage articulé. Ce n'est pas le gène du langage comme on peut le voir écrit parfois. En effet, le langage articulé est un phénomène complexe qui ne dépend pas d'un gène unique. En outre le gène FOXP2 n'est pas uniquement impliqué dans le langage.

Ce gène a été découvert en 1998 suite à des études menées sur une famille londonienne dont près de la moitié des membres de la famille possèdent des troubles graves du langage. Ce gène a une transmission autosomale dominante. Il semble donc nécessaire d'avoir deux copies fonctionnelles de la protéine FOXP2 pour développer un langage normal. Dans cette famille, le trouble provient d'une mutation ponctuelle qui remplace une arginine par une histidine dans le domaine en hélice ailée de la protéine traduite.

La protéine FOXP2 est un facteur de transcription (protéine, qui en se fixant sur les séquences régulatrices d'autres gènes, en régule la transcription) et donc contrôle, en aval, l'expression de très nombreux gènes, en particulier certains liés au développement des aires cérébrales impliquées dans le langage. Ainsi, toute mutation entraînant une protéine FOXP2 non fonctionnelle aura des conséquences graves lors du développement embryonnaire.

De nombreux gènes orthologues (gènes homologues présents dans deux espèces différentes) de la protéine FOXP2 humaine sont connus chez les Vertébrés. Le séquençage comparé du gène FOXP2 chez différentes espèces de mammifères montre qu'il y a peu de mutations modifiant la protéine FOXP2. En effet, ces protéines sont extrêmement similaires (i.e. conservées) : il n'y a que 3 acides aminés différents entre la protéine FOXP2 de la souris et celle de l'Homme.

En revanche, il y a de très nombreuses mutations ponctuelles silencieuses car synonymes à cause de la redondance du code génétique et n'ont donc pas de conséquence sur la protéine (**Figure 16**).

La fréquence des substitutions non synonymes est nettement inférieure sur chaque branche (hors celle de la lignée humaine) à celle des mutations synonymes (**Figure 16**). Le taux de mutation étant stable dans tout le génome, le résultat ci-dessus ne signifie pas que la fréquence d'apparition des substitutions non synonymes ait été plus faible mais seulement que la plupart n'ont pas été conservées au cours de l'évolution à cause d'une sélection négative :

² Voir aussi le polycopié associé à ce cours pages 9 à 11 ainsi que les figures 15 et 16.

les individus qui en étaient porteurs avaient un désavantage sélectif à cause de la protéine mutée qui devait être moins fonctionnelle.

La branche de la lignée humaine offre une originalité par rapport aux lignées des autres primates. Elle présente deux substitutions uniquement, et ces dernières sont non synonymes. Ces deux mutations font que la protéine FOXP2 humaine diffère de celle du Chimpanzé par deux acides aminés. La conservation de ces 2 mutations indique qu'elles devaient conférer un avantage sélectif à leur porteur au point de se généraliser dans les populations de la lignée humaine où elles sont apparues. L'analyse du génome de Neandertal a montré que ce groupe humain possédait la **même** version de FOXP2 que nous, ce qui suggère que les mutations sont apparues avant la séparation des lignées néandertalienne et sapiens.

La spécificité de la protéine humaine FOXP2 suggère que ce gène a joué un rôle important dans l'acquisition de l'aptitude au langage dans la lignée humaine au point qu'on l'a qualifié abusivement de « gène du langage ». Cela est confirmé par des expériences de transgénèses qui ont montré que les réseaux de gènes activés par le gène FOXP2 humain sont différents de ceux activés par la version du chimpanzé. Cela renforce l'idée que l'évolution du gène FOXP2 dans la lignée humaine a joué un rôle important dans la genèse des structures nerveuses impliquées dans l'aptitude au langage.

Le gène FOXP2 semble avoir subi une sélection positive³. En effet, on constate que deux des trois différences qui existent entre l'homme et la souris ont lieu après la divergence entre le Chimpanzé et l'Homme. Cela ne peut être le résultat d'une diminution de la sélection négative car alors on devrait avoir un polymorphisme important au sein de notre espèce pour ce gène, ce qui n'est pas le cas. En outre il y a un profil anormal de variation nucléotidique neutre à proximité des sites subissant la sélection positive dans notre espèce (**Figure 17**).

D'autres gènes comme ASPM et MCPH1 ont été étudiés de la même façon que FOXP2 car ils sont supposés avoir subi une sélection positive dans l'espèce humaine. Des mutations dans les ASPM et MCPH1 entraînent des microcéphalies. Il a été supposé que l'évolution de ces gènes dans la lignée humaine a joué un rôle dans l'accroissement du volume cérébral. Cependant, ces études sont très critiquées car il est difficile de faire un rapport entre un gène et les capacités cognitives d'un individu.

b) Les Human Accelerated Regions (HAR)

L'étude de gènes isolés ne permet pas de déterminer totalement les causes des spécificités humaines. C'est ainsi que dans les années 2000 il a été proposé de déterminer, par la comparaison de génomes entiers de plusieurs espèces, des séquences qui sont très semblables chez toutes les espèces sauf chez l'espèce humaine et cela sans connaître a priori le rôle de ces séquences. Ces régions sont donc très conservées au cours de l'évolution des lignées des diverses espèces mais ont beaucoup évolué dans la lignée humaine : ce sont ces deux propriétés qui font qu'on les qualifie de HAR. Le fait que la séquence soit très conservée indique que les mutations dans les lignées ont été éliminées (sélection négative) ce qui suggère que ces séquences ont un rôle important. L'évolution accélérée dans la lignée humaine suggère que les mutations dans cette lignée ont été soumises à une sélection positive

³ Pour une explication détaillée de la sélection positive, voir le polycopié associé à ce cours (Figure 17, page 11).

et ont donc contribué à l'acquisition de caractéristiques phénotypiques nouvelles propres à la lignée humaine.

49 HARs ont ainsi été définies et elles sont nommées en fonction de leur degré de différence entre les humains et les chimpanzés (HAR1 présentant le plus grand degré de différences homme-chimpanzé). Celles chez qui l'implication dans les caractéristiques humaines est le plus nettement établie sont les HAR1 et HAR2.

HAR1 est une séquence de 118 nucléotides localisée sur le chromosome 20. Les séquences de la Poule et du Chimpanzé dont le plus récent ancêtre commun est de 300 millions d'années environ, ne diffèrent que par deux nucléotides alors qu'entre celles du Chimpanzé et de l'Homme, il existe 18 différences bien que le dernier ancêtre commun soit daté de 6 millions d'années environ.

La séquence HAR1 est transcrite au cours du développement, entre les 7^{ème} et 19^{ème} semaines de gestation, dans des neurones corticaux qui participent à l'organisation du cortex cérébral, en particulier du néocortex. Un dysfonctionnement de ces neurones peut engendrer une maladie congénitale appelée lissencéphalie (cortex cérébral sans replis et de surface réduite). Cela a laissé supposer que l'évolution de cette séquence dans la lignée humaine a contribué à la genèse des spécificités du cortex cérébral humain.

La séquence HAR1 est transcrite en ARN dans ces neurones corticaux mais non traduite. Il ne s'agit donc pas d'une séquence dont l'expression aboutit à la synthèse d'un polypeptide mais à un petit ARN mais qui n'est pas un ARN messager. Il s'agit d'une catégorie d'ARN dont le rôle est de réguler l'expression de nombreux gènes. Les structures spatiales des ARN issues de la transcription des séquences HAR1 du Chimpanzé et de l'Homme sont différentes (**Figure 18**), suggérant que la régulation de l'expression des gènes qu'ils effectuent est propre à chacun d'entre eux.

c) L'ADN perdu et développement de caractéristiques humaines

Contrairement à ce que l'on pense habituellement, certaines caractéristiques qui nous distinguent des grands singes ne proviennent pas d'ajout à nos gènes, mais elles résultent de disparitions de morceaux d'ADN.

Pendant les 8 Ma qui ont suivi notre séparation des chimpanzés, les génomes de nos ancêtres se sont délestés de fragments d'ADN qui activent des gènes clés lors du développement embryonnaire. Les néandertaliens partagent nos pertes, qui ont donc eu lieu avant la séparation des deux lignées. La perte de ces séquences d'ADN semble être liée au développement de traits typiquement humains :

- des cerveaux volumineux,
- la bipédie
- des habitudes particulières d'accouplement.

Actuellement, un peu plus de 500 séquences d'ADN manquent dans notre génome alors qu'ils sont très conservés au sein des mammifères. La très grande majorité de ces séquences ne correspondent pas à de l'ADN codant. Ces fragments concernent essentiellement des régions amplificatrices. Il a ainsi été montré que beaucoup de ces régions amplificatrices étaient associées à des gènes impliqués dans la neuro-genèse lors du développement embryonnaire. En particulier, il existe un gène (GADD45), localisé sur le chromosome 9 qui participe à la destruction de certains neurones produit en excès. Ce gène

possède une séquence amplificatrice (séquence d'ADN qui active un gène quand celui-ci est présent et l'inactive quand il n'est pas présent) qui est présente chez les grands singes mais est absente chez l'homme. La perte de cette séquence amplificatrice pourrait expliquer, en partie, le développement important du cerveau humain, du moins du néocortex (couche externe des hémisphères cérébraux).

IV. LA LIGNÉE HUMAINE : DES PREMIERS PRIMATES JUSQU'AU AUSTRALOPITHÈQUES

En paléanthropologie, il est fréquent de considérer qu'Hominidés et Homininés sont synonymes. Cela est dû au fait que les fossiles des lignées des gorilles et des chimpanzés sont inexistantes ou presque bien que de très nombreux fossiles de primates, notamment d'Hominoïdes, sont connus de par le monde.

IV.1 Les primates à la base de la lignée humaine. (Tableau 5)

Ils sont localisés à la fin du Tertiaire, et plus particulièrement à la fin du Miocène (23-5,8 Ma) dans le Messinien (7 à 5,3 Ma) et actuellement trois à quatre espèces, appartenant à trois genres différents, sont connues :

- Ardipithèque (*Ardipithecus sp.*), en Éthiopie
- *Orrorin tugenensis*, au Kenya
- Toumaï (*Sahelanthropus tchadensis*), au Tchad

Ces trois primates sont compris dans l'intervalle 8 à 6 Ma (Sauf *Ardipithecus* qui est connu entre 6 et 4,4 Ma). Ces fossiles, très fragmentaires (Projection), présentent des caractères permettant de les rapprocher de la lignée humaine.

**Orrorin tugenensis* (Kenya, Monts Tugens, 2001) (Projection)

Il présente des caractères à la fois archaïques dans la partie supérieure du corps (mandibule et membre supérieur) et des caractères dérivés dans la partie inférieure (fémur). Les dents sont petites et proches des dimensions de celles des chimpanzés. L'émail dentaire est épais mais les canines sont grandes et rappelle ce qui existe chez les grands singes femelles actuels.

La tête fémorale est bien développée par rapport à la longueur du col fémoral, ce qui correspond à un caractère humain. En effet, chez les grands singes et les australopithèques, le diamètre de la tête humérale est à peine plus long que le col. Le col du fémur est plus long chez *Orrorin* que chez les grands singes et se rapproche ainsi de la morphologie humaine. En outre, la répartition de l'os cortical dans le col du fémur est plus proche de ce qui existe chez l'homme que chez les grands singes. Chez ces derniers, l'épaisseur de l'os cortical est à peu près homogène sur tout le col alors que chez l'homme, l'os cortical est plus épais dans la partie inférieure du col (Voir TP/TD sur structure osseuse pour une explication de la structure osseuse). Tous ces caractères vont dans le sens d'une utilisation de la bipédie comme mode locomoteur plus ou moins usuel (en tout cas plus fréquent que chez les grands singes actuels).

Le fémur est plus long que celui des Australopithèques, et la stature d'*Orrorin* a été estimée à 1,20 m pour 30 à 50 kg.

En revanche, les caractéristiques des membres supérieurs traduisent des capacités arboricoles importantes comme des insertions musculaires traduisant des muscles puissants,

des phalanges longues et courbes, un humérus avec un aplatissement latéral de la diaphyse, etc.

****Sahelanthropus tchadensis* (Projection)**, dit Toumaï (Tchad, 2002)

Les restes comprennent un crâne, plutôt complet, deux mandibules, deux portions de mandibules et quelques dents isolées et d'autres restes non encore décrits. Le crâne est relativement déformé. Ces restes présentent de nombreux caractères archaïques comme une base du crâne longue et étroite avec une arcade dentaire upsiloïde (en forme de U), des insertions musculaires de la base du crâne et des crêtes nucales traduisant une musculature des épaules et du cou puissante. De plus le volume endocrânien a été estimé entre 360 et 370 cm³ ce qui correspond au volume le plus petit de tous les hominidés fossiles connus.

En revanche, le trou occipital est disposé plus antérieurement que chez les grands singes, ce qui pourrait traduire une bipédie relativement fréquente. De plus, les incisives et les canines de ce fossile sont petites en regard de celles des grands singes (mais plus grandes que celles de l'homme actuel), ce qui correspond à des caractères dérivés. La face de Toumaï est faiblement projetée en avant (moins que celle d'*Australopithecus afarensis*) ce qui lui confère un aspect très humain. Ce sont ces raisons, essentiellement, qui ont permis aux découvreurs d'inclure cette espèce dans la lignée humaine.

Il y a aujourd'hui tout un débat sur un fémur de Toumaï qui aurait été découvert dans les restes de faune et qui présenterait peu de caractères liés à la bipédie, mais qui n'a toujours pas été décrit.

****Ardipithecus ramidus et kadabba* (Éthiopie, 1994) (Projection)**

Ce primate a été trouvé en Éthiopie, la première fois en lors de fouille dans la vallée de l'Awash en 1992 et 1993. Il a été décrit en 1994 sur la base des 17 restes (humérus droit, os du bras gauche, des fragments de dents, un morceau de mandibule et des fragments de deux crânes) qui avaient été mis au jour et attribué à une nouvelle espèce d'Australopithèque : *Australopithecus ramidus*. Depuis de nombreux restes ont été découverts permettant de connaître les pieds, le bassin et le crâne (Projection).

Il y a un débat sur la systématique de ce genre et selon les auteurs soit deux espèces existent, soit une seule avec deux sous-espèces. Les restes les plus anciens (5,8 – 5,6 Ma) sont pour certains attribuables à l'espèce *Ardipithecus kadabba* et les plus jeunes (4,4 Ma) attribuable à l'espèce *Ardipithecus ramidus*.

Le trou occipital sur le crâne est en position plus antérieur que chez les grands singes, ce qui traduit une bipédie plus ou moins usuelle, ce qui est corroboré par les os du pied, en particulier l'articulation des orteils, qui présentent une morphologie proche de celle de l'homme moderne traduisant un pouce nettement moins opposable que chez les autres primates. En revanche le volume crânien est plus faible que celui des australopithèques avec une valeur de 300 à 350 cm³.

Le bras est plus long et plus robuste que chez les Australopithèques tels que Lucy et les phalanges des mains sont longues et incurvées, ce qui montrent des capacités arboricoles importantes.

Les dents montrent un émail mince et les molaires sont légèrement plus petites que celles des *Australopithecus afarensis*.

Pour ces trois primates il y a beaucoup de débats pour savoir QUI est notre ancêtre et quelle était son degré de bipédie. Mais peut être qu'aucun de ces trois-là n'est notre ancêtre. Finalement, ce qui est important à retenir, c'est qu'à cette époque, de nombreux primates ont évolué vers une lignée de type humaine, c'est-à-dire en développant une bipédie comme mode de déplacement majeur et qu'une de ces espèces est à l'origine de la lignée humaine. Les autres ont disparu sans laisser de descendance

IV.2 Les australopithèques

a) **Systématique (Tableau 6)**

Les australopithèques forment un groupe très diversifié, avec un nombre important d'espèce : 9 graciles (en incluant le Kenyanthrope) et trois robustes. Ces espèces sont datées entre 4,2 Ma (*Australopithecus. anamensis*) et environ 1 Ma pour *Parathropus boisei*. Ils proviennent tous d'Afrique de l'Est et du Sud, le long de la Rift Valley, sauf *Australopithecus bahrelghazali* qui a été trouvé au Tchad, donc beaucoup plus à l'ouest. Les australopithèques sont issus du groupe des « primates à la base des hominidés ».

*Les australopithèques graciles

Les neuf espèces graciles sont les suivantes (les espèces fondamentales, car bien connues, sont en gras) :

- ***Australopithecus anamensis*** (4,2 – 3,9 Ma)
- *Australopithecus deyiremeda* (3,3 – 3,5 Ma)
- ***Australopithecus afarensis*** (dont Lucy datée de 3,2 Ma) (3,7 – 2,9 Ma)
- ***Australopithecus africanus*** (3 – 2,3 Ma)
- *Australopithecus garhi* (2,5 Ma)
- ***Australopithecus sediba*** (2 – 1,8 Ma)
- *Australopithecus platyops* (3,5 Ma)
- *Australopithecus bahrelghazali* (cette espèce comprend Abel) (3 – 3,5 Ma)
- *Australopithecus prometheus* (vers 3,6 Ma)

Les trois dernières espèces *Australopithecus platyops*, *Australopithecus bahrelghazali* et *Australopithecus prometheus* sont sujettes à discussion.

L'espèce *Australopithecus bahrelghazali* (Tchad, 1995 ; **Projection**) n'est représentée que par une mandibule incomplète et quelques dents. Ces restes avaient été attribués à une nouvelle espèce car la mandibule présente une symphyse mandibulaire plus verticale que celle d'*Australopithecus afarensis* qui lui est contemporain et les prémolaires inférieures possèdent trois racines et non deux. Cependant, des découvertes de nouveaux restes d'*Australopithecus afarensis* montrent que ces caractères ne sont pas aussi distinctifs que ce qui était supposés auparavant.

Ainsi, actuellement de nombreux auteurs considèrent que l'espèce *Australopithecus bahrelghazali* n'existe pas et doit être rapporté à *Australopithecus afarensis*. Quoiqu'il en soit, plus de restes provenant du Tchad doivent être mis au jour, ce qui, au vu des conditions politiques de la région, est impossible dans un futur proche et même moyen.

L'espèce *Australopithecus platyops* (**Projection**) a été initialement décrite, en 2001, comme étant le représentant d'un nouveau genre : *Kenyanthropus*, avec *Kenyanthropus*

platyops. Cette espèce aurait alors divergé rapidement du groupe des australopithèques et n'aurait pas donné de descendances. La reconstruction proposait une face beaucoup trop grande et plate pour un australopithèque de cet âge. Cependant, ce crâne a subi des transformations diagénétiques importantes ayant entraîné une fracturation et une déformation significative du crâne. Par exemple, la face est constituée de plus de 1100 fragments osseux isolés par du sédiment d'épaisseur variable. C'est le crâne, avec celui de Yunxian (Chine), le plus déformé parmi tous les restes fossiles. Ainsi, sa morphologie générale ne peut qu'être approchée. Actuellement, l'espèce *kenyanthropus platyops* tend à être abandonnée et considérée comme synonyme d'*Australopithecus afarensis*. D'autres découvertes seront nécessaires pour conclure.

Australopithecus prometheus (Projection) est un taxon « fantôme » mais peut être plus pour très longtemps. Ce taxon avait été défini en 1948 par Raymond Dart après la découverte de restes à Makapansgat (Afrique du Sud). Rapidement ces restes avaient été réattribués à *Australopithecus africanus*.

Cependant, la mise au jour du squelette de Little Foot, complet à 97%, à Sterkfontein (Afrique du Sud) entre 1997 et 2017 (La mise au jour particulière de ce fossile ainsi que la gangue rocheuse très dure qui contenait le squelette explique les 20 ans qu'il a fallu pour le dégager complètement) pourrait changer les choses. Ce squelette a été présenté au public en 2018, mais l'étude paléanthropologique est en cours.

Australopithecus anamensis (Kenya, 1995 ; Projection). C'est le plus ancien Australopithèque connu. Depuis les 1^{ers} restes décrits en 1967 (mais attribués alors à aucune espèce) de nombreux restes ont été découverts. Il possède des capacités arboricoles importantes comme le montre les insertions musculaires prononcées de ces bras. De plus *Australopithecus anamensis* ne possède pas encore de nombreux caractères dérivés caractéristiques des Australopithèques. Par exemple, l'arche dentaire est franchement upsiloïde comme chez les grands singes alors que chez les australopithèques plus récents elle a une forme plus en V. De même, les méats auditifs sont petits et elliptiques chez *Australopithecus anamensis* alors qu'ils deviennent, par la suite, plus circulaires et grands. Les dents sont plutôt grandes, ce qui est un caractère archaïque. Le volume crânien n'est pas connu car les restes crâniens sont trop fragmentaires pour le déterminer.

En revanche, l'aspect de l'articulation du genou et de la cheville montre qu'*Australopithecus anamensis* était bipède.

Le dimorphisme sexuel est très important chez *Australopithecus anamensis* : 51 kg pour les mâles et 33 kg pour les femelles.

Australopithecus afarensis (Éthiopie, Kenya, Tanzanie, 1979 ; projection). Cette espèce est bien connue car de très nombreux restes lui sont attribués. La très connue Lucy appartient à cette espèce. *Australopithecus afarensis* présente encore de nombreux caractères archaïques. Par exemple, le crâne de cette espèce est de petite taille avec un volume endocrânien est de 450 cm³. Cette valeur est identique à celle des chimpanzés. De plus, il existe un diastème entre les canines et les incisives supérieures (cela n'est pas observé sur *Australopithecus anamensis* car aucun maxillaire suffisamment complet n'a été découvert) créant un espace pour loger la canine inférieure lorsque la mâchoire est fermée. Le prognathisme sous nasal est important (l'importance du prognathisme n'est pas connu chez

Australopithecus anamensis) et le dimorphisme sexuel des canines est important (bien que moindre que chez le Chimpanzé) (Figure 19). De manière générale, le dimorphisme sexuel était important chez cette espèce. Les mâles étaient 1,5 fois plus grands que les femelles (ce qui correspond à l'écart qui existe chez les Gorilles et les Orangs outangs). Les plus grands individus avaient une taille de 1,50 m pour une masse de 45 kg et les plus petits avaient une taille de 1 m pour une masse de 30 kg.

Australopithecus garhi (Éthiopie, 1999 ; projection). Cette espèce est composée de différents restes crâniens et post crâniens (très fragmentaires). La capacité crânienne de cette espèce est similaire à celle d'*Australopithecus afarensis* et *africanus*. En revanche, ce neurocrâne est placé au-dessus d'une face dont le prognathisme sous nasal est très important. Toutes les dents sont plus grandes que celles des autres australopithèques graciles. Cette espèce possède aussi une crête sagittale (moins prononcé que celles des Paranthropes). En revanche, les restes post-crâniens montrent que les fémurs sont plus longs, par rapport à l'humérus, que chez *Australopithecus afarensis* et *africanus*. Il y a donc un allongement des membres inférieurs en regard des membres supérieurs chez *Australopithecus garhi*. Cette espèce devait donc être moins arboricole que les précédentes et donc pratiquer davantage la bipédie.

Des outils de pierre taillée rappelant l'industrie de l'Oldowayen (voir partie sur *Homo habilis*) ont été découverts dans des sites voisins de celui ayant permis la découverte des fossiles attribués à *A. garhi*, donc ces outils ne sont pas en association directe avec les restes osseux. En revanche, des ossements de gazelle trouvés associés avec les restes d'*A. garhi* présentent des traces interprétées comme des marques de découpe avec un outil en pierre. Ces traces seraient une preuve indirecte de l'une des plus anciennes utilisations d'outils connues. Les outils en question seraient plus vieux que ceux attribués à *Homo habilis* mais il est impossible d'assurer qu'*A. garhi* en est bien l'auteur. Cependant, la découverte du Lomekwien (voir partie sur *H. habilis*), une industrie plus ancienne que l'Oldowayen (et donc ne pouvant pas avoir été faite par les 1^{ers} représentant du genre *Homo*), confirme l'idée que les australopithèques, ou tout du moins certains d'entre eux, pourraient bien avoir réalisés des outils.

Australopithecus sediba (Afrique du Sud, 2010 ; projection). Cette espèce est la plus récente de tous les australopithèques graciles et seuls deux individus, très complets, de cette espèce sont pour l'instant connus. Leur masse est de 30 et 37 kg. Cette espèce présente de nombreux caractères dérivés qui la rapproche de la lignée humaine : dents petites par rapport aux autres espèces d'australopithèques, ailes iliaques verticales, jambes plus longues que chez les autres australopithèques.

Australopithecus deyiremeda (Éthiopie, 2015 ; projection). Cette espèce est limitée à une mandibule et quelques dents, mais présente de nombreux caractères qui le distinguent des autres australopithèques. En particulier, sa mandibule est plus épaisse que celle des *Australopithecus afarensis* mais avec des molaires plus petites, sauf les M3 inférieures. Les molaires sont situées plus en avant que chez *Australopithecus afarensis*. De mon point de vu (mais je ne suis pas le seul), de nouveaux fossiles sont nécessaires pour infirmer ou confirmer cette espèce (voir l'historique d'*A. bahrelghazali*).

Australopithecus africanus (Afrique du Sud, 1924 ; **projection**) est le premier australopithèque décrit et, depuis sa découverte de très nombreux restes, représentés parfois par des individus très complets, lui ont été attribués. La description de cette espèce a été faite en 1924 par Raymond Dart sur le fossile appelé depuis « l'enfant de Taung ». Fossile qui présente une face complète et un moulage endocrânien, mais sans le crâne. Le moulage est dû au remplissage de la boîte crânienne par des sédiments.

Le dimorphisme sexuel y est important, mais cependant déjà moindre que chez *Australopithecus afarensis* : les mâles atteignent 1,40 m pour 40 kg et les femelles 1,15 m pour 30 kg. Les mâles sont légèrement moins lourds que ceux d'*Australopithecus afarensis*. En revanche, les femelles sont plus grandes que celles d'*Australopithecus afarensis*.

Le squelette post-crânien d'*Australopithecus africanus* est très semblable à celui d'*Australopithecus afarensis*. En revanche, les dents d'*Australopithecus africanus* ont un aspect plus moderne que ceux d'*Australopithecus afarensis*. En particulier, les incisives centrales et latérales sont de tailles similaires. En revanche, les molaires d'*Australopithecus africanus* sont plus larges que celles d'*Australopithecus afarensis*. La relative petitesse des dents antérieures d'*Australopithecus africanus* est due à la diminution du prognathisme sous nasal dans cette espèce en comparaison de celui d'*Australopithecus afarensis*.

*Les australopithèques robustes

Il existe trois espèces d'australopithèques robustes (pouvant aussi être nommés *Paranthropus*, *Zinjanthropus* (obsolète), ou *Paraustralopithecus* (obsolète) :

- *Australopithecus aethiopicus* (Éthiopie, Kenya, 1968 ; **projection**) entre 2,7 et 2,3 Ma. C'est la plus ancienne des formes robustes. Cette espèce est surtout connue par des restes crâniens. Les mandibules présentent un aspect plus en V qu'en U. Les dents post-canines sont de très grandes dimensions et il y a une molarisation des prémolaires (c'est-à-dire qu'elles prennent une morphologie de molaires). Les incisives sont de petites tailles. La face est massive avec un prognathisme important. Le neurocrâne présente des crêtes sagittale et nucale développées, au moins chez les individus les plus robustes (les mâles ?). Bien que les restes post-crâniens soient peu connus, on estime la taille de ces individus proche de celle des *Australopithèques afarensis* avec un dimorphisme sexuel proche.

- *Australopithecus robustus* (Afrique du Sud, 1938 ; **projection**) entre 2 et 1,2 Ma. Les incisives et les canines de cette espèce sont plus petites que celles de d'*Australopithecus aethiopicus* alors que les prémolaires et les molaires sont plus grandes avec un émail plus épais. Le corps mandibulaire est aussi plus épais chez *Australopithecus robustus* que chez *Australopithecus aethiopicus*. Le crâne présente des crêtes sagittale et nucale développées, au moins chez les individus les plus robustes (les mâles ?). Le volume crânien est légèrement plus important que celui d'*Australopithecus afarensis* et d'*Australopithecus aethiopicus* car il atteint 530 cm³.

Les mâles devaient mesurer 1,30 m pour 40 kg et les femelles 1,10 m pour 30 kg. Le squelette post-crânien est mieux connu que celui d'*Australopithecus aethiopicus* et montre qu'*Australopithecus robustus* était très tourné vers la bipédie mais ne diffère pas beaucoup de celle pratiquée par *Australopithecus africanus*.

- *Australopithecus boisei* (Kenya, Tanzanie, 1959 ; projection) entre 2,4 et 1,4 Ma. Pour faire simple, un *Australopithecus boisei* est un *Australopithecus robustus* particulièrement robuste ! Les molaires d'*Australopithecus boisei* sont plus grandes que celles de n'importe quel australopithèque avec un émail super épais et un corps mandibulaire plus important que celui d'*Australopithecus robustus*. Les mâles pesaient 55 kg et leur taille était de 1,50 m, tandis que les femelles pesaient 30 kg pour 1,20 m. Il s'agit de l'un des plus importants dimorphismes sexuels connus chez les hominidés. Le neurocrâne présente des crêtes sagittale et nucale développées, au moins chez les individus les plus robustes (les mâles ?). Le volume crânien est identique à celui des autres espèces robustes. Le squelette post-crânien est mal connu mais il montre une morphologie proche de celle d'*Australopithecus robustus*.

b) *Quelques caractéristiques des australopithèques*

Les australopithèques étant bipède, ils présentent de nombreuses adaptations du squelette qui leur donne un aspect très humain (bassin portant les viscères, ...).

Cependant, ils présentent des particularités propres, comme par exemple :

- Les membres inférieurs présentent encore des capacités arboricoles (un gros orteil encore divergent (mais pas opposable), comme le montrent les traces de pas de Laetoli (Tanzanie) (Projection).
- les membres supérieurs sont longs en regard des membres inférieurs (avec des variations en fonction des espèces)
- Acetabulum et tête fémorale de petite taille
- Les vertèbres lombaires sont de petites tailles
- Les ailes iliaques des australopithèques sont moins enroulées autour de l'abdomen que celles de l'homme (Figure 11)

Ces caractéristiques impliquent que leur bipédie était différente de la nôtre. Leur démarche devait être plus chaloupée, mais il ne faut pas les considérer comme des bipèdes imparfaits. Au contraire, ils étaient parfaitement adaptés à leur environnement de savane arborée, où ils utilisaient la bipédie et l'arboricolisme.

En ce qui concerne les Paranthropes (voir aussi Figure 21), leurs caractéristiques post-crâniennes sont beaucoup moins bien connues que celles de la plupart des formes graciles d'australopithèques. Ils étaient peut-être moins adaptés à l'arboricolisme et peut être plus à la bipédie, mais cela reste très discuté.

Les formes robustes présentent des adaptations pour une nourriture (molarisation des prémolaires, grosses dents, développement important des superstructures crâniennes, ...) coriace type tige, racine, graine, bulbe et, donc, pendant longtemps on a considéré que ces espèces ne se nourrissaient que de ce type d'aliment. Cependant, il a été montré (à l'aide des rapports d'isotopes stables suivants : Sr/Ca et Ba/Ca)⁴, au moins pour *Australopithecus boisei*, qu'il consommait aussi de la viande et des fruits (en moins grande quantité cependant que les

⁴ Des taxons ayant une relation proie-prédateur peuvent être discriminés à partir des rapports (Sr/Ca) et (Ba/Ca) des bioapatites, qui constituent la phase minérale de leur squelette. Le Sr (Strontium) et le Ba (Baryum) sont préférentiellement éliminés (bioségrégation) au cours des processus métaboliques par rapport au Ca (Calcium).

Homo). C'est un exemple du paradoxe de Liem⁵, à savoir que la morphologie adaptative et l'écologie d'une espèce ne sont pas toujours liées (en l'occurrence la morphologie trophique de ces dents n'est pas adaptée à la nourriture la plus riche d'un point de vue nutritif mais aux ressources alimentaires les plus abondantes).

Ces mêmes études ont montré que les *A. africanus* avaient une alimentation plus variée que les *Homo* ou les Paranthropes. Les *Homo* ont une alimentation plus carnée et les Paranthropes plus végétales.

Aussi bien chez les australopithèques robustes que chez les graciles, le dimorphisme sexuel, très apparent par les différences de taille, est toujours très marqué. Bien que ce dimorphisme soit très prononcé, les australopithèques et en particulier, *Australopithecus afarensis*, ne présentent pas de canine aussi développée que chez les grands singes. Cette association de caractères n'existe pas chez les primates actuels, ce qui rend difficile la détermination de leurs structures sociales. En effet, il existe une corrélation entre la taille des canines et le type de comportement social chez les grands singes (Gibbons, Orang-outan, Gorille, Chimpanzé).

L'apparition du genre *Homo* et des Paranthropes semblent correspondre à deux réponses adaptatives différentes à un même changement climatique. D'un côté les Paranthropes qui ont développé une capacité à manger une alimentation coriace et de l'autre, le genre *Homo* qui est resté omnivore mais qui a développé l'encéphale (Figure 20 & Projection).

V.) LES PREMIERS REPRÉSENTANT DU GENRE *HOMO*

V.1 *Homo habilis* et *Homo rudolfensis*

Les *Homo habilis* ont été définis en 1964 par Leakey *et al* (Projection). Depuis de nombreux restes ont été découverts. Actuellement 3 restes de mandibules sont en concurrence pour le titre de reste humains le plus anciens (et attribuable alors à *Homo habilis*, même si cela est débattu) :

- Le maxillaire AL 666-1 provenant de l'Hadar (Éthiopie), daté de 2,33 Ma
- La mandibule HCRP UR 501 provenant du Malawi (et plutôt attribué à *H. rudolfensis*), daté de 2,3 à 2,5 Ma
- La mandibule LD 350-1 provenant du site de Ledi-Geraru, dans les Afars (Éthiopie), daté de 2,8 Ma.

Les *Homo habilis* les plus récents semblent datés de 1,6 Ma et ils sont connus uniquement en Afrique de l'Est. Des restes en Afrique du Sud ont été un temps attribués à *Homo habilis* mais cela est très discuté au point que certains auteurs proposent d'attribuer un autre nom d'espèce pour les restes sud-africain : *Homo gautengensis*.

Comparés aux Australopithèques et aux Paranthropes, les premiers individus du genre *Homo* sont caractérisés par des dents plus petites, en particulier les molaires, un émail dentaire plus mince, une mandibule plus parabolique et plus mince, ... (il y a une gracilisation, par rapport aux Australopithèques). D'une manière générale, la gracilisation des individus au cours de l'évolution du genre *Homo* est une caractéristique de la lignée humaine. Le passage au genre *Homo* ne se traduit pas par un saut important du volume crânien,

⁵ Le paradoxe de Liem est la divergence parfois constatée entre le régime alimentaire d'un vertébré et celui auquel sa denture paraît adaptée (Wikipédia).

contrairement à ce qui a pu être avancé. En effet, chez *Homo habilis* le volume crânien est compris entre 550-650 cm³ en moyenne, mais KNM-1813 atteint tout juste 510 cm³ et KNM-ER 1470 atteint 775 cm³, contre 450 cm³ chez les Australopithèques. De plus les insertions des muscles temporaux sont plus basses que chez les australopithèques. L'insertion de ces muscles temporaux va descendre au cours de l'évolution. Ainsi, au cours de l'évolution humaine, le neurocrâne est de moins en moins protégé par les muscles masticateurs. Cette libération du neurocrâne facilite l'accroissement en taille du cerveau.

L'anatomie des *Homo habilis* traduit une bipédie similaire à la nôtre comme le montre l'architecture du pied, même si certaines articulations, notamment avec le calcaneum, semblent encore très mobiles (voir le pied OH8, **Projection**). En revanche, les membres supérieurs présentent de nombreux caractères normalement associés à l'arboricolisme, comme, par exemple, des membres supérieurs encore allongés en regard des membres inférieurs. D'ailleurs certains auteurs le considèrent comme un Australopithèque avancé.

Avec *Homo habilis* la main est en train de perdre son rôle locomoteur pour devenir un organe uniquement manipulateur. Ce phénomène est très important car nous avons alors des organes spécialisés pour la locomotion et d'autres pour la manipulation, ce qui est un phénomène rare au cours de l'évolution. Chez les autres animaux bipèdes, les membres supérieurs ont d'autres rôles. En effet, chez les oiseaux carinates, les membres supérieurs se sont développés en ailes fonctionnelles et chez les oiseaux ratites (autruches, kiwis, émeus, etc.), ces dernières se sont atrophiées et ne possèdent qu'un rôle secondaire dans la locomotion.

En revanche, certains Dinosaures Théropodes comme le *T. rex*, possèdent des membres supérieurs atrophiés qui n'ont aucune fonction locomotrice mais qui possèdent encore une fonction « manipulateur⁶ ».

La définition d'*Homo habilis* reposait aussi sur la notion d'outil (*Homo habilis* signifie l'homme habile). En effet, lors de la description de l'espèce *Homo habilis*, les auteurs proposent d'associer les outils découverts dans ce niveau à cette nouvelle espèce et non au Paranthrope découvert dans le même niveau. Cependant, l'outil est utilisé par différents taxons, dont les chimpanzés et certaines espèces de corvidés (Corbeaux, Pies, etc). Au moins chez ces deux derniers groupes, l'utilisation d'outils résulte d'un apprentissage, comme chez l'homme, et il est caractérisé par une transformation de l'objet initial. Ainsi, l'attribution d'un fossile au genre *Homo* ne peut plus être définie uniquement par la présence d'outils. D'autant plus que la découverte en 2012 (publié en 2015) dans le site de Lomekwi 3 (Kenya) d'une industrie vieille de 3,3 Ma nommée Lomekwien (**Figure 22**) confirme que d'autres Hominidés ont utilisé des outils bien avant l'apparition du genre *Homo*. En effet, l'industrie Lomekwienne est plus ancienne de 700 000 ans que les outils les plus vieux connus auparavant (et appartenant à l'industrie Oldowayenne, voir plus bas) et plus ancienne de 500 000 ans du reste le plus vieux attribué à *Homo habilis* (LD 350-1). Cette industrie est très rudimentaire et elle a donc été réalisée par des individus n'appartenant pas au genre *Homo*, certainement par des australopithèques. L'industrie Lomekwienne est plus frustre que l'Oldowayenne.

⁶ Les membres supérieurs des *Tyrannosaurus rex* ne sont pas vestigiaux car ils pouvaient supporter des masses de plus de 200 kg. Ils devaient aider à la reproduction et / ou à maintenir des proies afin de faciliter la morsure mortelle.

Ainsi, l'industrie oldowayenne (du site d'Olduvai en Éthiopie) n'est plus l'industrie la plus ancienne (Figure 23). Cette dernière a été réalisée très certainement par les *Homo habilis/rudolfensis* et peut être par quelques Australopithèques comme *A. garhi*.

L'Oldowayen est une industrie réalisée sur des galets de taille imposante, mais se tenant toujours bien en main. Sur ces galets quelques éclats sont retirés par percussion à une des extrémités afin de dégager un tranchant.

L'espèce *Homo habilis* a été scindée en deux : les *Homo habilis* (s.s.) et les *Homo rudolfensis*. Cette dernière est caractérisée par un volume crânien plus important et une anatomie crânienne plus « humaine », en particulier une face moins prognathe. La scission d'*Homo habilis* en deux espèces distinctes n'est pas acceptée par tout le monde. En effet, ces différences ne tiennent pas compte de la variabilité intra-spécifique qui est importante déjà au sein des australopithèques puis au sein des *Homo erectus* (voir ci-dessous) et bien sûr au sein de notre propre espèce. Par ailleurs, la répartition de ces deux espèces se recouvre en grande partie. Ainsi, dans ce document, le terme *Homo habilis* inclut les *Homo habilis* et les *Homo rudolfensis*.

Le plus probable est que les *Homo habilis/rudolfensis* aient émergé à partir d'un groupe d'australopithèque gracile. Jusqu'en 2010, les candidats les plus probables étaient *A. afarensis* et *Australopithecus garhi*. Cependant, l'arrivée d'*Australopithecus sediba* change la donne et il pourrait bien être l'ancêtre du genre *Homo*. En effet, ce dernier australopithèque est le plus récent et c'est aussi celui dont la morphologie est la plus proche de celle des *Homo habilis*.

V.2 2°) Les *Homo erectus*

a) Historique et localisations géographiques

Le premier *Homo erectus* a été découvert en 1898 par Eugène Dubois (médecin militaire hollandais) à Java (Indonésie) et nommé *Pithecanthropus erectus* (Projection). Les *Homo erectus* ont été scindés en de nombreuses espèces (*Homo erectus* (s.s.), *Homo ergaster*, *Homo antecessor*, *Homo heidelbergensis*, ...).

Actuellement le nom d'espèce *Homo erectus* se réfère essentiellement aux *Homo erectus* d'Asie, mais cela n'est pas accepté par tous, en particulier les anglo-saxons. De plus, il n'existe pas d'appellation simple englobant les différentes espèces issues des *Homo habilis* et ainsi la dénomination *Homo erectus* peut aussi être utilisée pour parler de tous les hominés issus des *Homo habilis* (il vaut mieux alors écrire *Homo erectus* s.l.⁷). Il faut donc faire attention à son utilisation.

Bien que certains auteurs tiennent absolument à ces dénominations spécifiques, elles n'ont aucune valeur systématique pour de nombreuses raisons, dont deux en particuliers. En premier lieu, ces espèces sont définies d'après quelques critères morphologiques (ce qui est déjà limite) mais ne tient pas ou peu compte de la variabilité intra-spécifique (par exemple, *Homo antecessor*, un *Homo erectus* européen est défini d'après la morphologie d'une seule dent). En second lieu, on ne tient pas compte du temps nécessaire pour que deux populations arrivent au stade espèce (c'est-à-dire que la reproduction entre les deux populations ne soit plus possible) qui est de 4 Ma environ. Il faut donc voir ces différentes espèces d'*Homo erectus* comme des espèces géographiques quand elles sont contemporaines (dont le rôle est

7 s.l. pour *sensus lato*.

de rendre les discussions plus claires, mais elles n'ont aucun intérêts systématiques) et lorsqu'elles sont diachroniques, certaines peuvent alors former des chrono-espèces.

Les premiers *Homo erectus*, encore appelés *H. ergaster* (Projection) apparaissent en Afrique de l'est, il y a environ 1,95 Ma. Ces *Homo erectus s.l.* sortent d'Afrique et envahissent le monde sauf l'Amérique et l'Australie (cela est discuté). Avec les premiers *Homo erectus s.l.* la bipédie est identique à la nôtre.

Les *Homo erectus* sont issus des *H. habilis/rudolfensis* avec actuellement une préférence pour *rudolfensis* (mais voir ci-dessus dans la partie sur *Homo habilis*).

b) Caractéristiques des *Homo erectus*

Avec les *Homo erectus s.l.*, la bipédie « moderne » est définitivement acquise et il n'existe pas de différences significatives entre eux et nous sur ce point-là. En outre, la morphologie générale des *Homo erectus s.l.* est similaire à la nôtre et ce, dès les 1^{ers} représentants (avec *Homo ergaster*) : membres inférieurs longs en regard des supérieurs, hanches et épaules étroites, une cage thoracique en tonneau. Par rapport aux hominidés précédents les *H. erectus s.l.* sont caractérisés par (Figure 25) :

- une augmentation croissante du volume crânien, qui passe de 800 cm³ pour les plus anciens à 1100 cm³ pour les plus récents.
- une stature beaucoup plus importante. Les mâles mesuraient environ 1,8 m pour 65 kg et les femelles 1,60 m pour 50 kg (contre 50 et 30 kg respectivement chez les mâles et femelles *H. habilis*). Le dimorphisme sexuel est encore fort, mais tend à diminuer en comparaison des hominidés plus anciens.
- une bipédie similaire à la nôtre ; c'est le 1^{er} homininés à être capable de se déplacer sur des kilomètres soit en marchant, soit en trottinant. Nous sommes parmi les Mammifères les plus lents en termes de vitesse de pointe, mais peu d'animaux sont capables de parcourir les distances importantes que nous sommes capables de couvrir en quelques semaines.

Les *Homo erectus s.l.* se différencie des homininés plus récents par :

- des tables osseuses (os cortical) très épaisses. Par exemple, les os du crâne peuvent dépasser 10 mm d'épaisseur alors qu'elle ne dépasse pas 5 mm chez l'homme moderne. L'augmentation de l'épaisseur osseuse est due au développement important de l'os cortical (ce qui différencie aussi les *Homo erectus* des formes plus anciennes).
- des capacités langagières faibles voir absentes pour certains auteurs (du moins pour les *Homo ergaster*) ; le canal vertébral de la cage thoracique (voir TD) est très étroit chez les *Homo erectus*, en particulier les *Homo ergaster*, où les dimensions sont proches de celles des grands singes. Or le canal vertébral entoure la moelle épinière et l'augmentation du volume de ce canal est directement liée à l'augmentation des nerfs innervant les muscles de la cage thoracique et le diaphragme. En d'autres termes, le contrôle des muscles respiratoires de ces individus n'était pas aussi précis qu'aujourd'hui et donc rend impossible le contrôle précis de la coordination respiratoire complexe nécessaire à la parole.
- la présence d'une carène sagittale sur le crâne (ce n'est pas une crête) et son rôle (si elle en avait une) est inconnu.

- le crâne à une forme en « tente » en vue postérieure (les os pariétaux ne sont pas bombés).

Les restes d'*Homo erectus* sont très nombreux et leur variabilité, qui est importante (Figure 26), est donc mieux connue que pour des hominidés plus anciens.

Avec *H. erectus* s.l. il y a de nombreuses premières culturelles dont :

- les premières sorties d'Afrique,
- les premières véritables structures d'habitat,
- la première utilisation du feu.

Avec les premiers *H. erectus*, l'industrie Oldowayenne caractéristique des premiers hominidés sera peu à peu remplacée par des industries plus diversifiées, dont l'industrie Acheuléenne (le nom provient de Saint-Acheul dans la Somme car c'est dans cette commune qu'a été découverte la première industrie connue de ce type en 1872 par Gabriel de Mortillet). Cette dernière est caractérisée par la présence de bifaces taillés à même le nucléus (c'est le nucléus qui devient l'outil et les éclats sont abandonnés, Figure 24), puis des industries sur éclats se développeront (le nucléus sert à produire des éclats de forme et de dimensions prévues à l'avance ; chaque éclat servira à la confection d'un outil).

Comme on l'a vu plus haut, les premiers *Homo erectus* s.l., encore appelés *Homo ergaster*, apparaissent vers 1,95 Ma en Afrique de l'est et les derniers disparaissent à des dates différentes selon les régions : 200 000 à 100 000 ans en Europe (voir plus bas), vers 130 000 ans en Afrique. Ils arrivent en Asie et aux portes de l'Europe dès 1,8 Ma, comme l'atteste le site de Dmanisi (Géorgie) et les nombreux restes humains qu'il contient. Les derniers représentants asiatiques sont datés entre 117 000 et 108 000 ans dans le site de Ngandong (Java, Indonésie) En d'autres termes, les *Homo erectus* s.l. occupent le monde entier à l'exception des continents américains et australien. Cependant, pour ce dernier continent il y a de nombreux débats. Pour l'Amérique, il est étonnant qu'au cours du dernier million d'années, aucun représentant du genre *Homo* ne soit passé en Amérique alors qu'il y a eu des échanges fauniques à différentes reprises, entre l'Eurasie et les Amériques. Cependant, tous les restes humains nord-américains connus ont moins de 20 000 ans et sont associés à une industrie lithique très élaborée, la culture Clovis, rappelant en de nombreux points, le Solutréen. Cette dernière, surtout localisée en France, est un peu plus ancienne. Tout comme le Solutréen, la culture Clovis a toutes les caractéristiques des industries du Paléolithique supérieur. En outre, les restes humains de cette période sont tous typiquement modernes.

Cependant, en 2017 une étude sur des pièces provenant de Cerutti Mastodon (un site californien), a été publiée. Ce travail tente de montrer que certains des artefacts lithiques provenant de ce site correspondraient à une industrie archaïque. Elle a été datée de 130 700 ans et associée à des restes d'un jeune Mastodonte (famille des Mammuthidés). Cependant, aucun reste humain n'est associé à ces artefacts et cette découverte est aujourd'hui très controversée. L'élément essentiel de cette controverse est l'absence d'autres sites aussi vieux sur les continents américains, malgré le nombre important de fouilles qui ont lieu sur ces continents.

La date de disparition des *H. erectus* européens correspond à une fourchette temporelle très large car ces derniers se sont transformés, au moins certains d'entre eux, en néandertaliens. Cette transformation s'est faite progressivement. Certains individus présentent des caractères néandertaliens, d'autant plus important en nombre qu'ils sont récents. Donc à partir de quand considère-t-on que les *H. erectus* disparaissent et que les néandertaliens apparaissent ? Ainsi, la date de 200 000 ans est souvent retenue comme le début des néandertaliens et la fin des *Homo erectus*. À cette date la très grande majorité des restes présente presque exclusivement des caractères néandertaliens.

c) *Quelques remarques sur le feu*

Avant le feu, aucune évolution technologique et culturelle n'a entraîné de modifications significatives de l'environnement naturel ou culturel dans lequel vivaient les Homininés. Avant cette découverte, l'impact de l'homme est donc resté très faible. La domestication du feu change radicalement les relations de l'homme avec son environnement car il permet :

- l'allongement de la durée du jour, donc de l'augmentation du temps de travail,
- la production de chaleur, donc la conquête de terres septentrionales ; il permet d'augmenter la surface de répartition des hommes préhistoriques,
- la protection contre les prédateurs,
- une alimentation cuite et/ou chaude (lutte contre le froid, meilleure conservation des aliments, plantes toxiques qui deviennent comestible, lutte contre les parasitoses, les infections, meilleure assimilation des aliments...),
- un resserrement des liens sociaux (on se regroupe autour de la source de lumière et de chaleur),
- un travail plus efficace lors du façonnage, notamment, de l'industrie osseuse et lithique.

La cuisson permet une meilleure assimilation des aliments car elle augmente la digestibilité de nombreux éléments (digestibilité de l'amidon est augmentée de 12 à 35 % et celle des protéines est augmentée de 45 à 78%). Ainsi, la cuisson augmente la valeur énergétique des aliments. La cuisson a donc joué un rôle déterminant dans l'accroissement du cerveau (le cerveau consomme près de 20 % du métabolisme basal alors qu'il ne représente que 2 % du poids du corps humain). La réduction de l'appareil masticateur au cours de l'évolution humaine et du tube digestif a été rendue possible par l'amélioration de la digestibilité induite par la cuisson des aliments.

Les traces de feu les plus anciennes **ET** incontestables sont datées de 450 000 ans (les sites plus anciens sont très contestés) et l'usage ne s'est généralisé qu'à partir de 200 000 ans. Cependant, ce n'est qu'à partir de 30 000 ans que les foyers se complexifient avec la présence de galet et de pierre calorifère. Cependant, il existe des traces de feux des 1,4 Ma, mais il est alors délicat de déterminer s'ils sont l'œuvre de l'homme ou non. Vers 450 000 ans, il y a des foyers avec des pierres disposées de façons précises et donc indubitablement d'origine anthropique.

Cependant, en 2022 il a été montré que les *Homo erectus* du site de israélien de Gesher Benot Ya'aqov (daté de 780 000 ans) ont cuits des poissons. Cela signifie que le feu a été utilisé, au moins de façon sporadique bien avant 450 000 ans. Il a ainsi été montré que ces

poissons (essentiellement deux espèces de Cyprinidés : *Luciobarbus longiceps* et *Carasobarbus canis*) ont été cuits à des températures comprises entre 300°C et 500°C.

La domestication du feu a nécessité chez l'homme de passer outre la peur instinctive du feu qui existe chez tous les animaux. Cette étape, déjà importante en soi d'un point de vue évolutif, signifie que l'homme perçoit différemment son environnement. Il a conscience de pouvoir le modifier. Avec le feu il y a une modification importante de l'environnement naturel car, au moins très localement, au niveau du campement, l'espace peut être entièrement contrôlé par l'homme. Ainsi, avec le feu, l'homme est moins tributaire des conditions du milieu et plus des relations culturelles.

VI. LES INCLASSABLES

Depuis 2004 des restes d'Hominidés particuliers ont été découverts et posent des problèmes de classification et d'interprétation malgré leur très bonne conservation pour certains d'entre eux.

VI.1 L'homme de Flores dit le « Hobbit »

En Indonésie, des restes humains très particuliers ont été mis au jour en septembre 2003 (publié en 2004) sur la petite île de Flores, dans la grotte de Liang Bua, associés à une faune typiquement insulaire (voir plus bas).

Ces restes correspondent à deux individus adultes (noté LB1 et LB2) bien conservés et très complets (**Projection**) ayant la taille d'un enfant actuel de 6 ans environs, soit 1,10 m. Le crâne est très petit (**Projection**), de la taille de celui des petits australopithèques (capacité crânienne environ 400 cm³). Depuis d'autres restes (très fragmentaires) ont été découverts, portant à 9 le nombre d'individus attribués à cette espèce.

Les différentes fouilles et datations montrent que les individus les plus anciens sont âgés 700 000 ans (**et une industrie de près 1 Ma** a aussi été mise au jour) et les plus récents de 50 000 ans (les 1^{ères} datations donnaient un âge de 18 000 ans). Cette date de 50 000 ans correspond à la période d'arrivée de l'homme moderne dans la région. Il pourrait donc être responsable de la disparition de cette espèce particulière qu'est *Homo floresiensis*. En effet, lorsque l'homme moderne arrive dans un nouvel environnement, il entraîne la disparition de l'essentielle de la macrofaune locale (l'exemple le plus marquant est la disparition de la macrofaune endémique de l'Australie).

Les Hommes de Flores présentent des caractères caractéristiques des *Homo erectus* et ils sont certainement issus de ce grand groupe, même si certains auteurs les considèrent comme directement issus des *Homo habilis*. En effet, *Homo floresiensis* présente de nombreuses particularités en plus de sa petite taille qui peuvent, pour certains, les rapprocher des *Homo habilis* (s.s.), comme un pied très grand par rapport au tibia.

Une industrie lithique élaborée et des traces de feu ont été trouvées associées à ces restes. Par ailleurs, cette découverte montre que l'homme répond aux contraintes environnementales comme tout autre mammifère car cette espèce est apparue à la suite d'un isolat insulaire. La faune associée à ces restes humains montre eux aussi un « nanisme

insulaire », comme l'atteste par exemple la présence d'un stégodon⁸ nain (*Stegodon florensis insularis*).

Cette espèce pose la question de la taille du cerveau et de sa relation avec les capacités cognitives, surtout si ce sont bien des représentants d'*Homo floresiensis* qui sont les auteurs des outils découverts dans ce site.

L'île de Flores est à la limite Est du plateau continental de la Sonde (Projection, Figure 27). Ce dernier est régulièrement exondé lors de la baisse du niveau des mers suite au développement des inlandsis pendant des périodes glaciaires. Cependant, entre ce plateau continental et l'île de Flores le niveau des mers n'est jamais descendu suffisamment bas pour que cette île soit rattachée au continent (Projection, Figure 27). Les ancêtres de l'homme de Flores ont donc dû traverser un bras de mer, volontairement ou non, pour accéder à cette île.

VI.2 *Homo luzonensis* ou Homme de Callao

Cette espèce a été découverte lors de fouilles menées en 2007, 2011 et 2015 (publié en 2019) sur la petite île de Luzon (ou Luçon) aux Philippines (Projection), dans la grotte de Callao. Les restes (quelques phalanges de mains et de pieds ainsi que quelques dents), datés de 50 000 ans, sont de très petites tailles (Projection). Ainsi, cette espèce aurait subi, elle aussi, le nanisme insulaire. Pour l'instant, il n'y a pas de proposition pour brancher cette espèce sur l'arbre phylogénétique.

VI.3 *Homo naledi* (Projection)

Les premiers restes d'*Homo naledi* ont été découverts en 2013 et publiés en 2015 et proviennent d'une cavité du complexe karstique nommé « Rising Star » en Afrique du Sud. Plus de 2000 restes appartenant à cette espèce y ont été sortis, correspondent au minimum à 15 individus différents. Contrairement à beaucoup de fossiles, tout le squelette est représenté et donc l'aspect général de cette nouvelle espèce est très bien connu.

Le site de Rising Star est situé à moins de trois kilomètres de Sterkfontein et à moins de 800 mètres de Swartkrans, deux des sites à australopithèques les plus importants d'Afrique australe (Figure 28).

Cette espèce est caractérisée par une morphologie particulière. Le haut du corps présente surtout des caractères rappelant les australopithèques : petit volume crânien⁹ (entre 465 et 610 cm³), phalanges des mains recourbées, structure de l'épaule adaptée à l'arboricolisme, petite stature (stature moyenne 1,44 m, pour une variation entre 1,39 et 1,56 m) et masse moyenne de 44,2 kg (variation entre 35,2 et 52,9 kg), ... En revanche, les membres inférieurs et les pieds se rapprochent plus de ce qui est connu chez tous les représentants du genre *Homo*, à savoir une adaptation à la bipédie très proche de celle de l'homme actuel. Cependant, la paume de la main est « rigide », comme chez l'homme actuel. Ce caractère est associé à la manipulation d'outil.

8 Les stégodons appartiennent à la famille des stégodontidés qui appartient à l'ordre des Proboscidiens. Le genre *Stegodon* comprend les plus grandes espèces de Proboscidiens et aussi l'une des plus petites avec l'espèce endémique de l'île de Flores. Le nanisme insulaire a affecté de nombreux Proboscidiens comme le montre les éléphants nains de certaines îles méditerranéennes (Malte, Sicile, etc.) et les Mammouths nains des îles de « Channel Islands » (Californie), de Sardaigne (Italie) et de Wrangel (Russie). Ces deux dernières espèces sont beaucoup plus petites que l'espèce dont elles sont issues mais n'atteignent pas les dimensions réduites des éléphants des îles de Méditerranée.

9 À cette période, tous les hominidés, sauf ceux isolés sur des îles, ont un volume cérébral supérieur à 1000 cm³.

Homo naledi a été daté entre 236 000 et 335 000 ans en 2017. Ce très jeune âge a fait l'effet d'une bombe dans le monde de la paléanthropologie. En effet, un âge d'environ 1,95 Ma avait été avancé pour ce fossile suite à sa morphologie particulière. Cette dernière ainsi que la datation étonnamment jeune rendent très délicate le branchement d'*Homo naledi* à l'arbre de parenté de la lignée humaine. Quelques soient les études phylogénétiques réalisées, les « nalédiens¹⁰ » sont toujours branchés dans la lignée humaine, avec les espèces du genre *Homo*. En revanche, sa position exacte varie d'une étude à l'autre.

Les restes d'*Homo naledi* ont été découverts au fond de deux cavités (cavités Dinaledi et Lesedi), très difficile d'accès (aussi bien aujourd'hui qu'à l'époque où cette espèce vivait), surtout sans lumière (Figures 29 & 30), et sans aucune industrie lithique associée ni le moindre restes faunique, tout du moins dans la cavité Dinaledi¹¹. En revanche, dans la cavité Lesedi les restes fauniques sont plus nombreux et comprennent des restes de Mammifères, d'Oiseaux et de Reptiles. Les restes de Mammifères, les seuls étudiés actuellement, correspondent soit à des petits rongeurs (musaraignes, souris, etc.), soit à des animaux plus gros, mais ne dépassant pas 10 à 15 kg. Tous ces restes de Mammifères de taille moyenne appartiennent aux Carnivores, à l'exception d'une dent de Lagomorphe. Actuellement, ces restes fauniques ne sont pas datés et leur attribution chronologique pose problèmes.

Le mode d'accumulation de ces restes dans ces deux cavités est difficile à expliquer. En effet, l'état des pièces osseuses et des sédiments qui les entoure, montrent que ces individus ne sont pas arrivés là suite à un transport par l'eau (le chemin d'accès, rend aussi difficile ce mode de transport). Tous les individus présentent une très faible variabilité et montre que le dépôt c'est fait en une fois ou sur une période très courte. L'équipe de Lee Berger voit dans ce dépôt une nécropole, donc renvoi à un comportement volontaire.

Cette espèce, comme les espèces insulaires, pose encore une fois le problème de la taille du cerveau et de son association avec les capacités cognitives.

VII. NÉANDERTAL, DÉNISOVIEN ET HOMME MODERNE

VII.1 *L'homme de Néanderthal*

Néanderthal peut s'écrire avec ou sans h. Ce nom signifie « vallée de Néander » en allemand. Or à l'époque de la découverte du premier néandertalien dans cette vallée, le mot vallée, Thal, s'écrivait avec un h. Depuis il y a eu de nombreuses réformes de l'orthographe et l'une d'entre elle a supprimé la lettre h au mot Thal. La découverte de ce premier individu a eu lieu en 1856, dans une carrière de la vallée de Néander, près de Düsseldorf. Cette découverte suscita de nombreuses réactions, mais il est amusant de constater que deux crânes néanderthaliens avaient été mis au jour plus tôt mais n'avaient suscité aucune réaction particulière. Ce sont les crânes de Gibraltar (1848) et d'Engis, Belgique (1830) (Projection).

Les hommes de Neandertal sont issus d'une population qui s'est installée en Europe puis qui a évolué sur place.

10 Avec François Savatier du journal Pour la Science, nous proposons Nalédien comme nom vernaculaire pour *Homo naledi*.

11 Plus exactement, quelques restes de rongeurs et 4 os de chouette effraie (*Tyto alba*), ont été trouvés associés aux ossements d'*Homo naledi*. Les premiers proviennent de deux poches sédimentaires, nettement plus anciennes que les restes humains. Les os de chouette effraie ont été soit déposés là par la seule expédition spéléologique ayant atteint cette cavité dans les années 1990, avant l'arrivée de l'équipe de L. Berger, soit être les restes d'un individu qui s'est perdu dans ce réseau karstique.

a) Répartition

Les néandertaliens sont issus de l'évolution sur place des *H. erectus* européens. Ainsi, au cours du temps on assiste à une transformation progressive des *Homo erectus* en néandertaliens. Cette évolution, ne se fait pas linéairement par ajout de caractères néandertaliens précis cours du temps (il n'y a donc pas un caractère qui se fixe en premier, puis un second, puis un troisième, etc. jusqu'à la mise en place de la morphologie néandertalienne), mais par accréation. Ainsi, plus les fossiles sont récents, et plus ils présentent un nombre élevé de caractères néandertaliens, mais ces derniers ne sont pas nécessairement identiques entre deux individus de la même région et de la même période. Il est donc difficile de donner une date d'apparition des néandertaliens et, en fonction des auteurs, elle est placée entre 200 et 100 000 ans. Les néandertaliens sont donc un groupe entièrement européen comme le montre sa répartition (Figure 31) qui couvre l'Europe et une partie de l'Asie centrale, jusqu'en Sibérie.

b) Caractéristiques

Les hommes de Neandertal sont assez petits, entre 1,5 et 1,70 m (ce qui les différencie des *Homo erectus* s.l. et des Hommes modernes) et très large d'épaule. Ils présentent eux aussi des os épais, mais cette épaisseur est surtout due à un développement important de la partie spongieuse de l'os et non de la partie corticale, contrairement aux *Homo erectus*. Les os longs (comme l'humérus, l'ulna, le radius, le fémur et le tibia) présentent une courbure prononcée. Cette particularité a été considérée au XIXe siècle par certaines personnalités telles que Virchow, grand médecin allemand (1821 – 1902), comme étant des séquelles du rachitisme¹². Ainsi les néandertaliens n'auraient pas été des hommes « antédiluvien » mais des hommes récents. Cependant, les différences majeures entre néandertaliens et hommes moderne concernent surtout le crâne (Figure 32).

Les néandertaliens, sont bien sûr, parfaitement bipèdes et aussi adroits que nous. Ils présentent un certain nombre de caractères qui peuvent être interprétés comme une adaptation au froid (cependant, cela n'est pas accepté par tous, car durant toute la période couverte par les néandertaliens, il y eu des successions de phases chaudes et de phases froides) :

- petite taille, près de 1,65 m pour les mâles, et corps massif (leur masse corporelle est supérieure à la nôtre)
- membres courts en regard du tronc
- un avant-bras et une jambe courts en regard respectivement du bras et de la cuisse
- un nez très large

c) Cultures

Les hommes de Neandertal possédaient des activités culturelles et culturelles importantes comme le prouvent les nombreuses sépultures découvertes ainsi que les différentes expressions artistiques qui lui sont associées.

Pendant longtemps on considérait que l'art néandertalien était essentiellement, voire uniquement, mobilier (parure, collier, etc.). De plus, jusqu'à récemment, on considérait que les néandertaliens ne pratiquaient pas l'art pariétal (c'est-à-dire sur les parois des grottes).

¹² Le rachitisme est une maladie de la croissance et de l'ossification du nourrisson et du jeune enfant. Elle se caractérise par une insuffisance de calcification des os et des cartilages suite à une carence en vitamine D. Cette déficience est principalement liée à un défaut d'exposition aux rayonnements ultra-violet, plus accessoirement à des carences alimentaires. Cette pathologie a pratiquement disparue des pays développés.

Cependant, des études récentes de peintures pariétales dans la grotte espagnole d'El Castillo donnent des dates compatibles avec les derniers néandertaliens. Par ailleurs, il a été découvert récemment des structures complexes dans la grotte de Bruniquel qui sont datées de 176 000 ans. Ces dernières correspondent à des murs circulaires, constituées de stalagmites entassés, de taille similaire et situé loin dans la grotte nécessitant l'utilisation de torche afin de s'éclairer.

Il y aurait des choses à dire sur la musique des néandertaliens, mais cela sera pour une prochaine fois.

L'industrie principale associée aux néandertaliens est l'industrie moustérienne. Ce type d'industrie correspond à l'utilisation des éclats obtenus par débitage d'un nucléus (les industries précédentes utilisaient le nucléus, après qu'il ait été façonné, en tant qu'outil). Dans l'industrie moustérienne, le nucléus est préparé par des enlèvements successifs, afin que le dernier coup permette l'enlèvement de l'éclat avec la forme désirée. Puis, on peut recommencer. Une des méthodes de débitage la plus connue de cette époque est le débitage Levallois (Figure 33, Projection). Les enlèvements sont toujours obtenus par l'utilisation d'un percuteur dur. En d'autres termes, les enlèvements sont obtenus en frappant le nucléus avec un autre caillou.

Ce type d'industrie correspond à la période appelée Paléolithique moyen. Cependant, les derniers néanderthaliens, lorsqu'ils ont été en contact avec les hommes modernes, développèrent alors des industries de type Paléolithique supérieur (Châtelperronien, Uluzzien¹³, ...). L'industrie devient plus complexe (notamment, l'os et les bois de cervidés sont travaillés pour obtenir des outils) avec l'utilisation, notamment, de percuteurs tendres (bois) et de débitages plus perfectionnés qui permettent d'augmenter le nombre d'enlèvements pour un nucléus de taille donnée.

Les néandertaliens disparaissent vers 40 000 ans (les derniers sont en Espagne et en Asie centrale), 10 000 ans après l'arrivée de l'homme moderne en Europe. Il y a donc eu cohabitation de deux types d'hominidés. Quelques dates de moins de 30 000 ans avaient été annoncées dans des sites espagnols. De nouveaux travaux montrent que ces datations sont sujettes à caution.

d) Neandertalien et COVID19

Il existe de nombreux facteurs augmentant les risques de développer une forme sévère du SRAS-CoV-2, voire la mort. En particulier le fait d'être âgé et d'être un homme (Figures 35 & 36). Mais un variant génétique provenant de notre héritage néandertalien multiplie le risque par 1,6 de développer une forme grave à une infection au COVID 19.

Le variant rs11385942¹⁴, long de 49,4 kb et localisé sur un intron du gène LZTFL1 (*Leucine zipper transcription factor like 1*, c'est-à-dire un facteur de transcription à glissière de leucine), qui est situé sur le chromosome 3 (Figure 37). Ce variant comprend 13 SNPs (voir annexe 5) et se retrouve chez de nombreux néandertaliens mais chez aucun dénisovien (voir juste après « les Denisoviens »).

Ce variant se retrouve dans environ 30% de la population sud-asiatique et 8% de la population européenne (Figure 34). Étrangement, 63% des bengalis (habitant du Bangladesh)

¹³ Depuis 2011, l'Uluzzien n'est plus attribué aux néandertaliens mais à l'homme moderne.

¹⁴ rs11385942 correspond au numéro d'identification d'un SNP ou d'un groupe de SNP référencé dans la base de données hébergée par le *National Center for Biotechnology Information* : <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/snp/>

portent au moins une copie de ce variant de facteur de risque. En Asie de l'Est, le gène est présent chez environ 4% des individus et il est absent des populations africaines.

VII.2 *Les Denisoviens*

a) *Localisation et caractéristiques morphologiques*

Denisova est un site en grotte des monts de l'Altaï, situé au sud de la Sibérie. Dans ce site, 6 restes humains (Figure 38) ont été mis au jour et 4 sont attribués à un nouveau groupe humain : les Denisoviens. Parmi les deux restes non dénisoviens, un est attribué aux néandertaliens et l'autre à un hybride de génération F1 Néandertaliens/Denisoviens (Figure 39).

Les dénisoviens et les néandertaliens se seraient séparés il y a environ 400 000 ans (Figures 39 & 47).

L'attribution à un nouveau groupe humain a été réalisée uniquement d'après l'ADNmt et nucléaire (les premiers restes ont été reconnus en 2010).

Autant la phalange n'était distinguable ni des hommes modernes, ni des néandertaliens, autant la dent présente des dimensions nettement plus importantes que celles de la majorité des dents des néandertaliens et des hommes modernes.

Jusqu'en 2019, aucun autre reste de Denisoviens n'était connu en dehors de la grotte de Denisova. Cette année-là, une mandibule (Figure 41, projection) découverte dans la grotte de Baishiya (plateau tibétain, Tibet), en 1980 mais restée depuis dans un monastère, a été attribuée aux Denisoviens. Cette attribution taxinomique avait été faite en comparant les séquences d'acides aminés du collagène. Pour confirmer ces résultats, de l'ADNmt a été découvert dans les sédiments de cette grotte dans des couches datées entre 100 000 et 60 000 ans, et peut être même jusqu'à 40 000 ans. Cette grotte présente une particularité importante : son altitude. En effet, elle est située à 3 280 m d'altitude, ce qui n'est pas sans conséquence sur l'adaptation des dénisoviens à la haute altitude (voir la partie suivante).

Cette découverte est importante pour deux raisons car cette mandibule montre que :

- les dénisoviens avaient une très vaste répartition et confirme la longue période d'existence de ce groupe humain.
- L'adaptation à la très haute altitude est très ancienne et celle caractérisant les populations vivants actuellement au Tibet (Tibétain, Sherpas, etc.) est hérité des dénisoviens (voir plus bas)

De mon point de vu, les dénisoviens ne sont qu'une forme particulière des néandertaliens (Figure 47). Pour bien comprendre cette façon de voir les choses lisez les deux articles suivants dans Hominides.com :

- <https://www.hominides.com/html/actualites/neandertaliens-denisoviens-hybridation-1261.php>
- <https://www.hominides.com/html/dossiers/denisoviens-groupe-humain-realite-biologique.php>

b) *Denisoviens et origine de l'adaptation à la haute altitude*

L'adaptation à l'altitude est dépendante de nombreux gènes, en particulier les gènes EPAS1 et EGLN1 (pour plus de précision, voir le poly page 24 & 25). Nous intéresserons au premier gène car il a une histoire singulière.

Le gène EPAS1 (situé sur le chromosome 2, **figure 44**) code la protéine EPAS1 (*Endothelial PAS¹⁵ domain-containing protein 1*) aussi connue sous le nom HIF-2 α (*hypoxia-inducible factor-2 alpha*) qui est un facteur de transcription (voir le poly pages **24** & 25 pour avoir plus de précisions sur le fonctionnement de ce facteur de transcription). Comme tous les facteurs de transcription, il contrôle l'expression de nombreux gènes dont ceux impliqués dans le métabolisme énergétique des cellules et le gène de l'érythropoïétine (EPO). Ce dernier s'exprime dans certaines cellules rénales et code pour l'érythropoïétine qui stimule la prolifération des cellules souches d'hématies dans la moelle osseuse rouge, et donc la production de ces cellules sanguines. L'essentiel de la production de la protéine HIF-2 α est dégradée par l'enzyme PHD2 (produite par le gène (EGLN1) en condition de normoxie. Plus l'hypoxie est forte et plus l'enzyme PHD2 est inhibée entraînant alors l'augmentation du taux sanguin d'érythropoïétine et donc la production d'hématie.

Le gène EPAS1 participe donc à l'acclimatation des individus à la haute altitude (>2 000 – 2 500 m). Il est aussi important pour le développement du cœur et pour le maintien de l'équilibre catécholaminique nécessaire au bon fonctionnement du cœur. Les mutations affectant ce gène conduisent souvent à l'apparition de tumeurs neuroendocrines.

Toute personne vivant en haute altitude et non physiologiquement adaptée (contrairement aux individus issus des populations tibétaines par exemple) va rapidement être confrontée à différents problèmes physiologiques. En premier lieu, l'individu doit faire face à la polycythémie ou polyglobulie (augmentation importante du nombre d'hématie dans le sang) suite à la diminution de l'activité de l'enzyme PHD2. La polycythémie entraîne une élévation de la viscosité du sang, ce qui accroît les risques d'œdèmes pulmonaire et cérébral ainsi que les accidents cardio-vasculaires (Maladie de Monge). En second lieu, la fécondité d'un individu non adapté à l'altitude va aussi être affectée, en particulier le développement des fœtus. Ces derniers ont un poids nettement plus faible à la naissance que ceux nés à basse altitude. La mortalité infantile de ces populations non adaptées est elle aussi accrue par rapport à celle des personnes restées à basse altitude, etc. (**Tableau 7**)

Le gène EPAS1 des tibétains diffère de celui des autres populations humaines (même celles vivants à haute altitude dans d'autres massifs montagneux) par un intron de 2 500 nucléotides. Ce dernier est remarquable par une séquence de 5 SNP successif. Cette séquence de SNP est donc un haplotype (une association de SNP situés sur la même portion d'ADN forme un haplotype particulier).

Dans les populations humaines actuelles, l'haplotype le plus fréquemment représenté correspond à la séquence GAAGG. Cette séquence atteint une fréquence de 100% dans de très nombreuses populations. En revanche, les tibétains présentent, à une fréquence de plus de 80%, une séquence particulière : l'haplotype AGGAA. La fréquence de ce dernier augmente de façon exponentielle avec l'altitude. De plus, cet haplotype ne se retrouve dans aucune autre population humaine. Il est donc spécifique aux tibétains et ainsi corrélé à leurs caractéristiques phénotypiques. Cette adaptation leur permet d'avoir une quantité normale de

15 Le domaine PAS (Per-Arnt-Sim) est un domaine protéique présent dans tout le monde vivant (archées, procaryotes et eucaryotes). Le domaine PAS agit comme un capteur moléculaire créant des liaisons avec de nombreuses petites molécules et d'autres protéines. Le domaine PAS est le motif structurel clé impliqué dans des fonctions essentielles des organismes vivants comme l'horloge circadienne et les protéines de signalisation. Le nom Per-Arnt-Sim provient des trois protéines où ce domaine a été découvert (**Per** : *period circadian protein* ; **Arnt** : *aryl hydrocarbon receptor nuclear translocator protein* et **Sim** : *single-minded protein*)

globules rouges dans le sang (et sans hyperventilation) alors que certaines de ces populations vivent à des altitudes comprises entre 3 000 et 4 500 m d'altitude, soit avec 40% d'oxygène en moins par rapport au niveau de la mer !

Par ailleurs, ces haplotypes ont été séquencés chez les néandertaliens et les dénisoviens. L'haplotype néandertalien correspond à la séquence GGGAG et celui des dénisoviens à la séquence AGGAA. Ainsi, les tibétains ont hérité des dénisoviens leur capacité à vivre à haute altitude. Cela est confirmé par l'étude de l'ADN de deux hommes modernes datés d'environ 40 000 ans et provenant de Chine, au pied du massif himalayen c'est-à-dire à faible altitude, montre le même haplotype que les dénisoviens. L'haplotype caractérisant les tibétains aujourd'hui a été transmis par ces derniers aux hommes modernes lors de leur arrivée dans la région (entre 40 000 et 30 000 ans) puis s'est répandu au sein des populations modernes d'altitude car il confère un net avantage sélectif à ces dernières. C'est le phénomène de l'introgression. Les mécanismes permettant d'éviter une production importante d'hématie tout en conservant des capacités respiratoires normales à hautes et très hautes altitudes avec cet haplotype d'origine dénisovien (ainsi qu'avec les quelques autres allèles non hérités des dénisoviens) sont pour l'instant mal compris.

c) Les peuplements actuels de hautes altitudes.

Après les côtes, les zones d'altitudes sont les plus densément peuplées. Actuellement, plus de 140 millions de personnes vivent à une altitude supérieure à 2500 m. À cette altitude les personnes non adaptées subissent une chute de la saturation en oxygène sanguine.

Au-dessus de 2 500 m d'altitude un individu vivant normalement à des altitudes inférieures doit s'acclimater, ce qui prend environ 48 heures. C'est l'hypoxie passagère. L'hypoxie chronique est plus sournoise car elle met en jeu les mêmes phénomènes d'acclimatation que pour l'hypoxie passagère mais ces derniers sont sources de problèmes graves dans le long terme. En effet, cette acclimatation réduit les capacités de travail, la fécondité et la croissance des enfants, et ceux même pour les enfants nés en altitude mais issus de parents adaptés aux basses altitudes. Elle aggrave aussi certaines maladies, notamment pulmonaires.

De plus, les plateaux d'altitude sont des environnements difficiles à vivre car les pluies sont irrégulières et les sols subissent une forte érosion. Par ailleurs, le froid, qui caractérise tous les hauts plateaux, renforce les effets de l'hypoxie car les besoins en énergie et en oxygène sont plus importants. Les effets du froid sont renforcés car la violence du vent augmente avec l'altitude, intensifiant les risques de gelures. Ces dernières ont des conséquences graves pour l'organisme. La cécité par excès de lumière est aussi un risque important due à la plus grande exposition aux rayonnements UV (l'atmosphère étant plus fine qu'au niveau de la mer, les rayons UV sont donc moins absorbés) et à l'albédo important dû à la présence de neige et de glace une bonne partie de l'année.

Les hommes du Paléolithique ont dû rapidement trouver des solutions, à l'image des Inuits qui savent faire des « lunettes de soleil » depuis des siècles (Figure 43).

En revanche, l'altitude présente aussi de nombreux avantages. En effet, les moustiques¹⁶ ne montent pas très haut. Les moustiques dépassent rarement les 1 500 m d'altitude et ils ne vont jamais au-dessus de 2 500 m, notamment à cause des vents. Les moustiques, outre le fait qu'ils sont source de nuisance par les piqûres qu'ils infligent, constituent le plus important groupe de vecteurs d'agents pathogènes transmissibles à l'être humain. Ils sont vecteurs de trois groupes d'agents pathogènes pour l'humain :

- Les plasmodiums qui sont responsables du paludisme (aussi appelée malaria) : cette pathologie est responsable de plus de 400 000 décès par an dans le monde.
- Les filaires qui sont responsables des filarioses ; ce sont des parasitoses pouvant être très handicapantes.
- Les arbovirus, dont certains sont très connus comme la fièvre jaune, la dengue ou le chikungunya, qui ont des conséquences importantes pour les populations humaines.

De plus en haute altitude, l'eau est souvent plus propre et donc potable car les basses températures hivernales sur de longues périodes de temps diminue aussi le nombre d'espèces de parasites pouvant s'y développer.

Il existe trois grandes populations humaines qui se sont adaptées à la haute altitude (Figure 42) : les populations du plateau tibétains, les populations andines (en particulier les populations de l'Altiplano) et les populations du plateau Simien (Éthiopie). L'adaptation à l'hypoxie chronique de ces trois grandes populations n'est pas identique (voir tableau 7).

Les Andes sont peuplées depuis un peu plus de 11 000 ans et le Tibet depuis 40 000 ans (pour l'homme moderne).

VII.3 L'homme moderne

a) *Caractéristiques générales*

Pendant presque 50 ans, on a considéré que l'homme moderne était apparu en Afrique de l'Est. En effet, les restes les plus anciens d'homme moderne étaient datés de 195 000 ans et provenaient d'un site au bord du fleuve Omo (Éthiopie) (Projection).

Depuis 2017, des restes bien conservés (mandibules, fragments crâniens) ont été découverts au Maroc et ils seraient âgés de 315 000 ans (bien que certains auteurs les considèrent plus jeunes, avec un âge de 160 000 ans). Ainsi, l'homme moderne a dû apparaître en Afrique dans sa globalité, et non dans une région donnée, suite à la transformation graduelle de populations d'*Homo erectus* africaines.

Les restes provenant d'Éthiopie sont mieux connus et ils sont attribués à deux individus Omo I et Omo II (Omo pour vallée de l'Omo). Omo 1 & 2 possèdent chacun une belle calotte crânienne. De plus, de nombreux restes post-crâniens provenant de ce site sont aussi connus. Ainsi, on peut affirmer que la morphologie de ces individus est très proche de la nôtre à quelques détails près comme une robustesse osseuse plus importante que la nôtre. En outre, l'histologie osseuse montre une trame plus proche de celle des derniers « *Homo erectus* » africain que des hommes actuels.

16 Les moustiques sont des insectes appartenant à la famille des Culicidés (Ordre des Diptères). Actuellement 3 578 espèces de moustiques, réparties en 111 genres, sont connues, dont une petite partie seulement pique l'Homme. Les moustiques prélèvent le nectar des fleurs et sont donc des agents fondamentaux de la pollinisation. Ce n'est que lorsque la femelle est prête à pondre qu'elle prélève du sang !

Les premiers hommes modernes étaient grands. La stature d'Omo 1 est estimée entre 178 cm et 182 cm. Plus proche de nous (et plus connus) les individus de Cro Magnon (28 000 ans B.P.) avaient une taille moyenne de 180 cm, tout comme l'individu Sunghir 1 (site de Sunghir, Russie). L'individu 4 de la Grotte des Enfants (Italie, frontière Franco-Italienne) atteignait 190 cm.

b) Cultures

La première industrie attribuée à l'homme moderne correspond aussi au Moustérien. L'homme moderne ne doit donc pas être associé uniquement aux industries du Paléolithique supérieur comme on peut le voir souvent. Les industries caractéristiques du Paléolithique supérieur façonnées par l'homme moderne se mettent en place en même temps que celles mises en place par les néandertaliens¹⁷. Les hommes modernes, comme les néandertaliens, enterrent ses morts. Il y a donc mise en place d'une pensée symbolique. L'art se développe et prend une ampleur nettement plus importante que chez les néandertaliens (Projection).

Beaucoup plus tard, l'homme moderne va se sédentariser (ce qui correspond au Néolithique puis aux âges des métaux) et domestiqué animaux et végétaux.

VIII. L'ADN ANCIEN

La première étude sur l'ADN néandertalien a été publiée en 1997 (Projection). Cette étude était réalisée sur un individu, celui de Neander à partir des régions hypervariables de l'ADNmt. Depuis de nombreuses études se sont succédé donnant des résultats parfois totalement contradictoires. Par ailleurs on met en avant uniquement le nombre de différences entre néandertaliens et hommes modernes sans tenir compte qu'il existe un recouvrement des valeurs.

En 2012, l'ADNmt de 16 néandertaliens (Tableau 8) ont été séquencé (10 partiels et 6 complètes). Il en ressort que l'ADNmt des néandertaliens montre plus de 20 différences avec la Séquence de Référence de Cambridge (CRS) contre 5 à 8 pour n'importe quel humain actuel.

Le plus ancien ADN récupéré correspond à celui de l'enfant de Scladina (Belgique) qui date de 100 000 ans, soit antérieur à l'arrivée de l'homme moderne.

Avec l'ADN fossile, des restes sujets à discussion (certains restes de Vindija, de Oklanikov (Russie), etc.) ont pu être formellement identifiés comme néandertalien.

Les 13 gènes codant pour des protéines, les 22 gènes codant pour les ARNt et les deux qui codent pour l'ARNr de l'ADNmt de Neandertal montrent de grandes différences structurales par rapport à la séquence de l'ADNmt de l'homme actuel.

L'ADN nucléaire de néandertalien a été séquencé et montre que notre génome contient 1 à 4% de matériel néandertalien. Il semble que l'ADN des européens soit plus proche de celui des néandertaliens que celui des individus provenant d'Afrique.

En outre, 4 gènes nucléaires ont été séquencés entre 2007 et 2012 :

- Le gène FOXP2 qui est impliqué dans la parole et le langage
- Le gène MC1R, qui code pour un récepteur membranaire qui aide à réguler l'équilibre entre le rouge-jaune de la phéomélanine et le noir marron de

¹⁷ L'Aurignacien, qui est une industrie contemporaine (au moins pour sa base nommée souvent « Aurignacien 0 » ou « Ancien ») des industries du Paléolithique supérieur façonnées par les néandertaliens, est souvent avancé comme preuve de présence de l'homme moderne. Or aucuns restes humains n'a jamais été découverts associés à cette industrie. On ne connaît donc pas les auteurs de cette industrie.

l'eumélanine. Certains variant réduisant l'action de ce récepteur tendent à avoir une peau pâle et des cheveux roux. Au moins deux néandertaliens (El Sidron (43 000) et Monte Lessini-Mezzena (35 000 ans)) présentent une mutation ponctuelle qui n'existe pas chez l'homme actuel. Ce variant aurait eu une peau claire et des cheveux roux. L'activité de ce gène a pu être étudiée *in vivo* en étant transféré dans des lignées cellulaires. Pour la première fois on examine la fonction d'un gène néandertalien.

- L'allèle O du groupe sanguin ABO
- Le gène TAS2R38 code des protéines linguales qui permettent de ressentir le goût amer de la phénylthiocarbamine.

Il a été montré qu'il est possible de différencier l'ADN originel de celui contaminant. En effet, l'ADN ancien est caractérisé par un excès de purine en 5' et un excès de pyrimidine en 3' de chacun brin.

Les principaux problèmes liés à l'ADN fossiles sont la faible quantité d'ADN disponible, son état très fragmentaire, sa grande fragilité, les mutations post-mortem et la contamination par de l'ADN moderne.

IX. LES BIPÉDIES

On a tous l'image de l'évolution de l'homme simpliste allant du chimpanzé à l'Homme actuel (diaporama). Cette image véhicule de nombreuses erreurs (voir le lien dans la diapo 48) mais il y en a une qui m'intéresse particulièrement. En effet, cette image donne l'impression que la bipédie est apparue après le knuckle-walking et que l'humanité est passé d'une bipédie maladroite et non adaptée à une bipédie parfaite chez l'homme actuel.

L'évolution humaine étant buissonnante, il y a plusieurs bipédies différentes. Aucune est maladroite ou mal adaptée. Une espèce est toujours adaptée à son environnement. De plus certaines bipédies peuvent sembler imparfaite si on ne regarde qu'un maillon de la chaîne articulaire allant du pied jusqu'au bas du dos et permettant.

Ainsi, la période charnière entre 5 et 3 Ma correspond à celle où la bipédie s'est mise en place dans la lignée humaine. On connaît beaucoup de reste de pieds et 5 pieds a peu près complets :

- le pied d'*Ardipithecus ramidus* (Éthiopie),
- le pied d'*Australopithecus afarensis* (Afrique de l'Est),
- le pied d'un autre Ardipithèque découvert à Gona (mais considéré comme *A. ramidus* par ses découvreurs)
- le pied d'*Australopithecus prometheus* (le squelette de Little Foot, daté de 3,67 Ma, Afrique du Sud)
- le pied du site Burtele à Woranso-Mille (genre et espèce indéterminé datée de 3,4 Ma, Éthiopie).

Ces cinq pieds montrent tous des adaptations à la bipédie différentes et des mélanges différents de caractères dérivés et archaïques. Il est difficile de décrire ces bipédies car nous n'avons pas les chaînes articulaires complètes.

Les évolutions des bipédies ont continué par la suite. En effet, une a amené à la bipédie humaine que nous connaissons et qui était déjà présente, à peu de chose près, chez les

Homo erectus (s.l.) et les néandertaliens mais il y a eu d'autres directions évolutives. C'est le cas d'*Australopithecus sediba* (1,98 Ma) qui possèdent un pied ayant des les caractéristiques d'un « pied plat » mais associé à une chaîne articulaire avec des articulation ayant des caractéristiques particulières. Ces caractéristiques montrent une démarche ressemblant à celle des personnes dont la marche est affectée par un affaissement de la voûte plantaire qui distribue trop de poids sur la partie médiane du pied. Chez nous, ces pieds plats entraînent de nombreux problèmes articulaires. Ainsi, la forme de la chaîne articulaire allant de la cheville au bas du dos serait une solution anatomique à ces problèmes articulaires que devraient poser ces pieds plats. En d'autres termes, *Australopithecus sediba* était adapté à une bipédie avec les pieds plats. Les épaules et les bras d'*Australopithecus sediba* nous indiquent que cet australopithèque grimpait aux arbres. Ses dents conservent de microscopiques traces de cellules végétales provenant de feuilles, de fruits et d'écorces, qui prouvent qu'*Australopithecus sediba* se nourrissait souvent dans les arbres. Sa façon de marcher traduit l'adaptation à la fois à la locomotion au sol et dans les arbres d'un homininé contemporain d'autres espèces déjà engagées depuis très longtemps dans des modes de vie terrestres.

Homo floresiensis montre une bipédie encore différente car il a des pieds plats relativement grands, des jambes courtes avec de petites articulations. Il devait se déplacer comme les gens qui utilisent aujourd'hui des raquettes c'est-à-dire en faisant des pas courts et en poussant fortement sur les genoux.

X. QUELQUES THÉORIES SUR LES HOMINIDÉS.

X.1 L'apparition des homininés

Pendant longtemps la théorie de Coppens « l'East Side Story » a prévalu pour expliquer l'apparition des Australopithèques.

Cependant, la découverte d'un Australopithèque au Tchad et la découverte des premiers primates (Toumai, Orrorin, Ardipithèque) a remis en cause cette théorie. En effet, ces premiers homininés ne vivaient pas en milieu sec, mais en milieu humide et plutôt arboré. Donc la bipédie n'est pas apparue à cause de la sécheresse du milieu. Cependant la sécheresse du milieu a pu favoriser son développement.

Actuellement, la théorie de Coppens ne tient plus, mais il n'y a pas grands choses pour la remplacer.

X.2 L'apparition de l'homme moderne

Les diverses espèces du genre *Homo* apparaissent de façon graduelle, mais l'arrivée de l'Homme moderne pose des problèmes. Soit il est apparu une fois en Afrique puis il a remplacé tout le monde (Projection). C'est la Théorie de « l'Ève africaine » de Stringer (Figure 48). Soit il y a toujours eu un flux génique suffisamment important entre les différentes populations pour que l'apparition de l'homme moderne se fasse partout dans le monde. C'est la théorie Multirégionale (ou du candélabre) de Wolpoff (Figure 48, Projection).

Les débats ont été très vifs sur ce sujet, mais aujourd'hui il y a un consensus qui est un mixe des deux modèles.

Les populations humaines fossiles les mieux connues sont les populations européennes. On va donc voir les néandertaliens et leur disparition.

X.3 La disparition des néandertaliens et spéciation par distance

Les deux théories sont valables selon la partie de l'Europe que l'on regarde. Plus les individus sont occidentaux, plus les caractères néandertaliens sont prononcés. Par ailleurs, les premières populations modernes en Europe présentent des caractères néandertaliens que dans les populations d'Europe centrale et au Levant (Figure 49).

Il y aurait donc eu une spéciation par distance des néandertaliens et quand les hommes modernes sont arrivés ils ont pu se reproduire avec les néandertaliens tant qu'ils étaient au Levant ou au proche orient, mais pas en occident (Figure 49).

XI. CONCLUSION

L'évolution humaine est comme celle de tous les êtres vivants : buissonnantes (Figure 50). Ainsi, de nombreuses espèces ont cohabité (Homme moderne, Néandertaliens, Homme de Flores, *H. erectus* sl, etc.), ou tout du moins ont existé au même moment. Aujourd'hui la sous-famille des Homininés est limitée à une seule espèce : la nôtre. Par ailleurs, certaines populations humaines ont subi des contraintes particulières entraînant des morphologies étonnantes comme l'homme de Flores. Les disparitions des différentes espèces de la lignée humaines est le résultat de nombreux facteurs ; assimilation ; compétition entre espèces, etc. et généralement pas encore bien identifiés.

L'homme a conquis de nombreux environnements grâce à sa capacité d'adaptation liée aux évolutions importantes des capacités cognitives. Ces dernières sont le résultat de modifications génétiques (voir les HAR ainsi que les « pertes » d'ADN) qui ont permis une augmentation conséquente du volume cérébral suite à un grand développement du néocortex¹⁸.

Deux grandes révolutions conceptuelles concernant l'évolution humaine ont eu lieu ces dernières années :

- L'origine de l'industrie lithique (outil en pierre)
- Notre vision de l'humanité néandertalienne.

Avec la première révolution conceptuelle, le genre *Homo* a définitivement perdu son aspect culturel le plus humain : l'outil. En effet, il apparaît aujourd'hui que les outils lithiques ont été développés avant l'apparition du genre *Homo* avec la découverte, en 2012, de l'industrie Lomekwienne (âgée de 3,3 Ma, au Kenya) ainsi que l'outillage associé aux restes d'*Australopithecus garhi*. Avec la seconde révolution conceptuelle, l'homme moderne (*Homo sapiens*) a définitivement perdu sa place d'intellectuel de la préhistoire. En effet, on considérait jusqu'à récemment que les néandertaliens étaient certes capables d'activités culturelles et culturelles, mais cela restaient marginales. Les découvertes récentes montrent que les néandertaliens avaient des activités culturelles et culturelles aussi nombreuses et complexes que l'homme moderne. En d'autres termes, on accepte l'idée que les néandertaliens étaient une humanité à part entière.

Les progrès en génétique aussi bien actuel que fossile a permis de nombreux progrès concernant l'évolution humaine. En particulier, cela a changé notre vision sur le dynamisme des populations fossiles qui se sont révélées beaucoup plus mobiles que ce qui était perçue auparavant.

¹⁸ Le néocortex est la couche externe des hémisphères cérébraux des mammifères et il est impliqué dans les fonctions cognitives comme les perceptions sensorielles, les commandes motrices volontaires, le raisonnement spatial, la conscience ou encore le langage.

Il faut aussi garder présent à l'esprit que les individus du genre *Homo* était de grande taille depuis les 1^{er} *Homo erectus*. La taille à commencer à se réduire avec le Néolithique.

Des résultats surprenant devraient continuer à arriver suite au progrès technologiques et aux nombreuses fouilles qui sont conduites de par le monde.

Glossaire

Débitage laminaire : Le débitage laminaire correspond à l'ensemble des méthodes de débitage de la pierre dont la finalité est l'obtention d'une ou plusieurs lames.

Éclat : Résultat de la taille d'un nucléus ; l'éclat a une forme et une dimension prévue à l'avance et il servira d'outil (voir *Lame*).

Industrie lithique : Ce terme désigne l'ensemble des objets en pierre transformés intentionnellement par les humains (voir wikipedia pour une définition plus étendue). Il y en a de très nombreuses répartie un peu partout dans le monde Oldowayen, Acheuléen, Gravettien, Aurignacien, etc.

Lame : Une lame est un éclat allongé et produit de manière récurrente dans le cadre d'un débitage laminaire. Conventionnellement, la longueur d'une lame doit égaler ou excéder le double de la largeur

Nucléus : bloc rocheux à partir duquel des éclats sont retirés par percussion.

Paléolithique : Le terme « Paléolithique » vient du grec *παλαιός / palaios* (ancien) et *λίθος / lithos* (pierre), ce qui signifie « ancienne pierre ». Il a été proposé en 1865 par le préhistorien John Lubbock pour désigner l'âge de la pierre taillée, par opposition à l'âge de la pierre polie ou Néolithique, « nouvelle pierre ». Le Paléolithique correspond à la première et la plus longue période de la Préhistoire (voir annexe 5 dans le poly pour plus de précision).