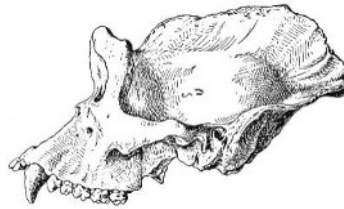


Jean-Luc Voisin

jeanlucvoisin2004@yahoo.fr

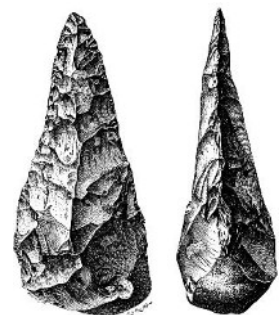
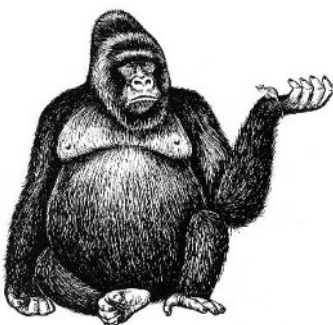


ORIGINE DE L'HOMME

Licence L3 VT



Année scolaire 2022-2023
Paris VII (Diderot) - Université de Paris



Par Jean-Luc Voisin

Jeanlucvoisin2004@yahoo.fr

 Université
de Paris

Les apomorphies des primates

Tableau 1 : Quelques caractères apomorphes des primates

Région anatomique	Caractères
Région céphalique	Diminution du massif facial et corrélativement, augmentation du neurocrâne
	Accroissement du cerveau en taille et en complexité
	Bulle auditive formée par un seul os : le rocher
	Les orbites sont en position faciale (vision binoculaire), entourées d'une barre postorbitaire et, à partir des Simiiformes, il y a fermeture postérieure de l'orbite par une paroi osseuse (Figure 1)
	Développement importants des lobes occipitaux (Figure 1)
	Diminution des lobes olfactifs
Région postcrânien	La main peut exécuter d'amples mouvements de pronation et de supination
	La main est préhensile avec le pouce opposable aux autres doigts
	Le pied est préhensile avec gros orteil opposable (sauf chez les Tarsiers et les Hommes car c'est une acquisition secondaire)
	Les griffes sont remplacées par des ongles sauf certains doigts chez le Aye-Aye (Lemuriformes), les Tarsiers et les Callithricidés
	Deux mamelles pectorales

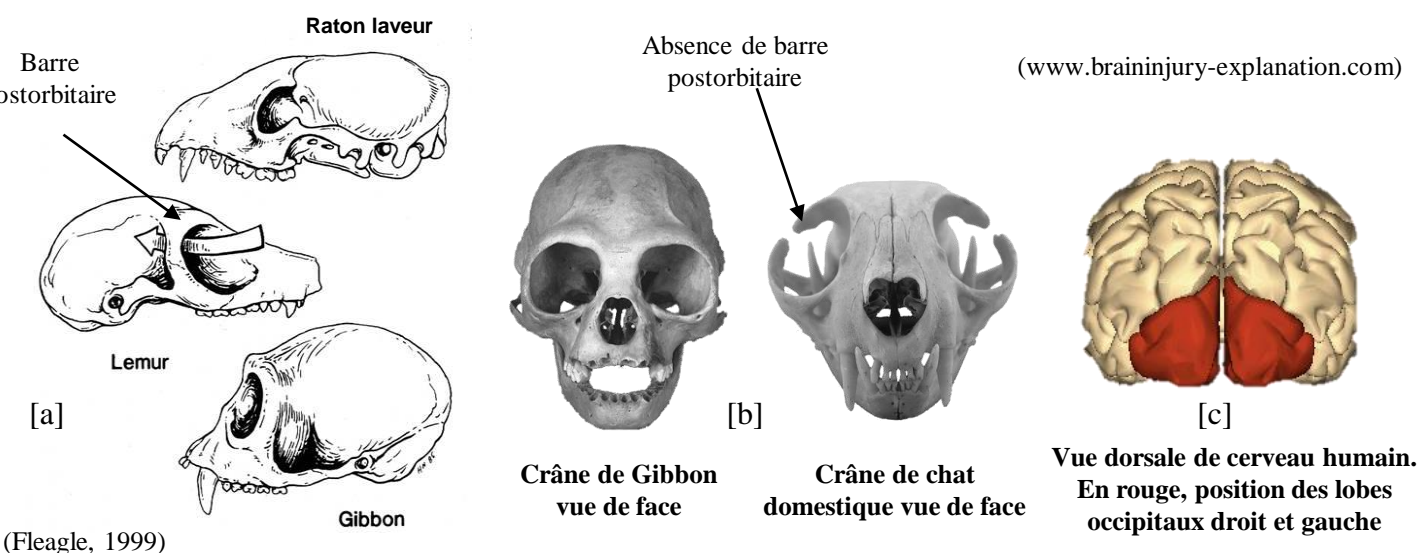


Figure 1 : Morphologie de l'orbite (images [a] et [b]) chez les Mammifères et position des lobes occipitaux (image [c])

Classifications des Primates (1)

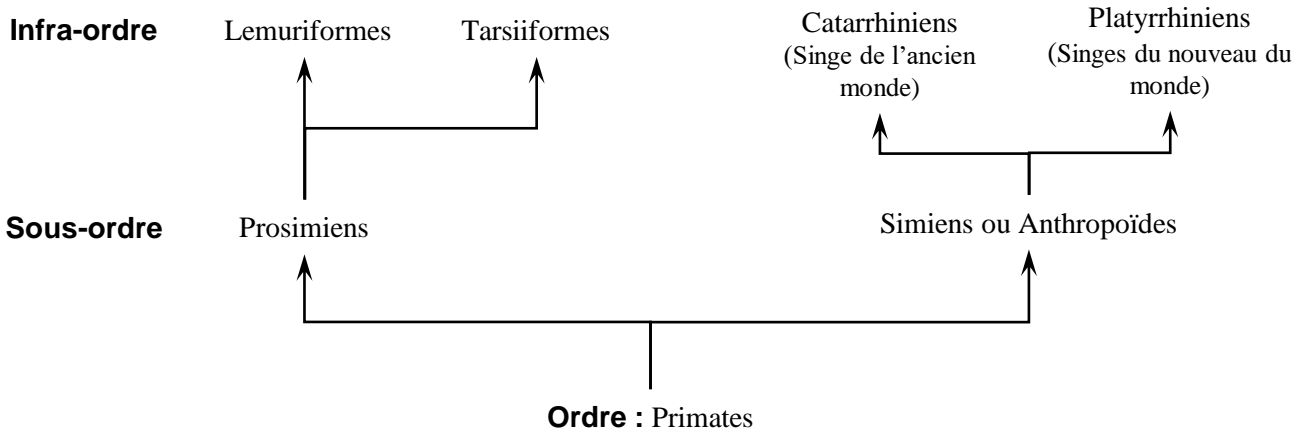


Figure 2 : Classification linnéenne des Primates

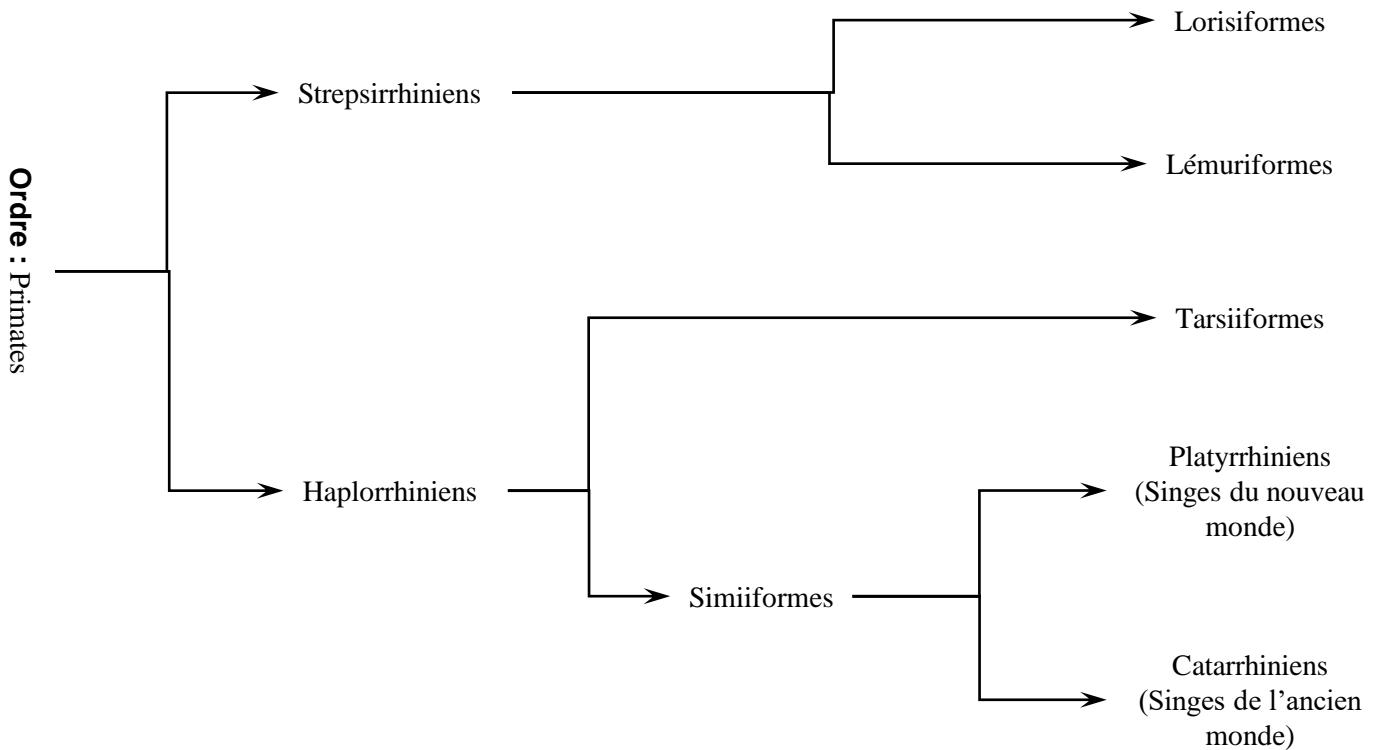


Figure 3 : Classification phylogénétique des Primates

Remarque

Entre les deux classifications il n'existe pas de différences majeures. Seuls les Tarsiiformes changent de place, mais la position de ce groupe est toujours source de nombreux débats.

Classification des primates (2)

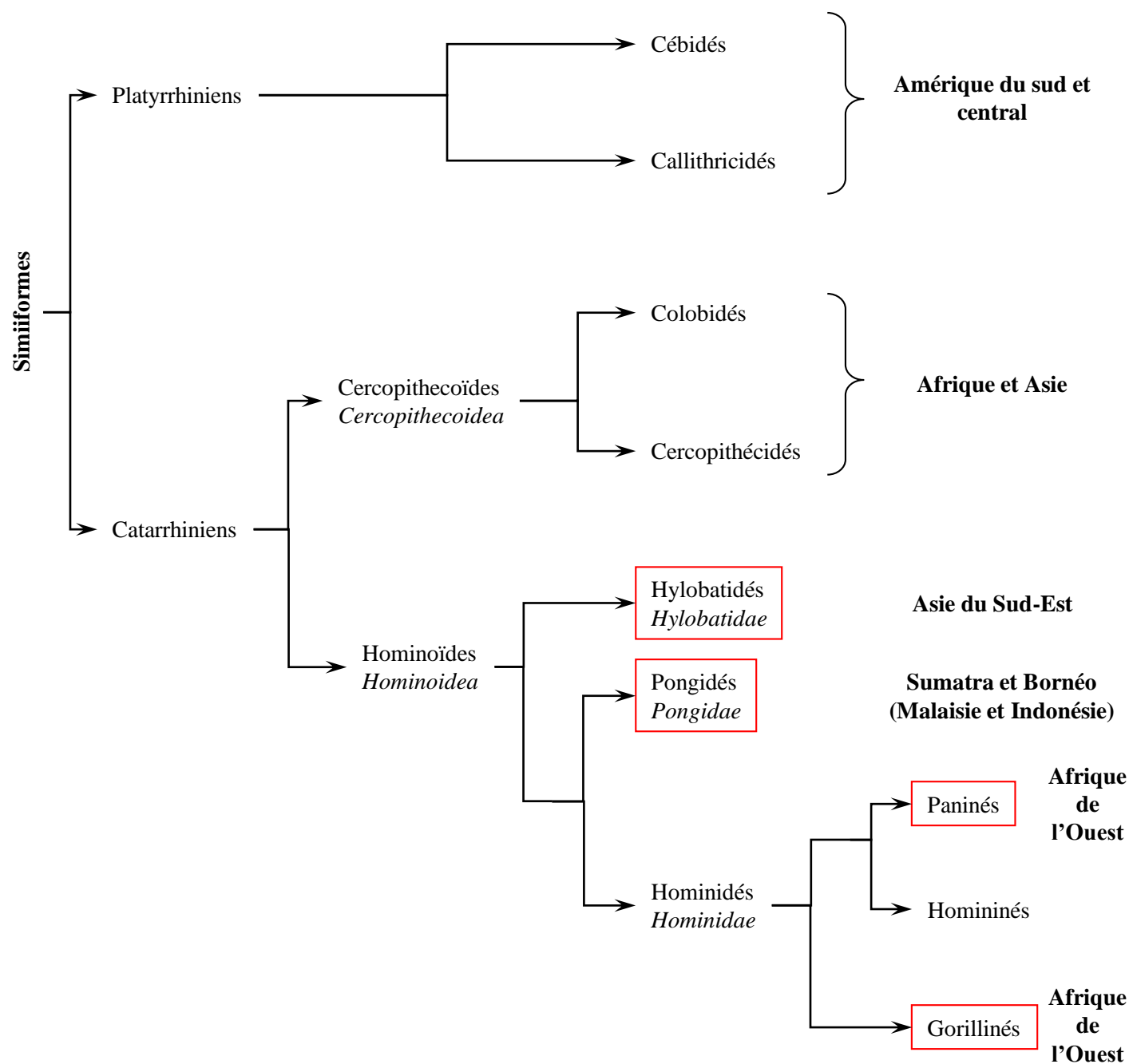


Figure 4 : Arbre phylogénétique des Simiiformes ; encadrés : les grands singes

Remarques :

*Gibbons, Orangs-outans, Chimpanzés et Gorilles forment les « grands singes ». Cette expression n'a aucune validité systématique, mais elle est très utile.

*Pratiquement toutes les espèces de primates, et en particulier les Hominoïdes, sont en grand danger d'extinction pour deux raisons principales : (1) destruction de leur habitat et (2) braconnage pour fournir de la viande de brousse et pour vendre des trophées aux touristes, qui raffolent, par exemple, de mains de gorille.

Cercopithécoïdes et Hominoïdes

Tableau 2 : Quelques caractères apomorphes différenciant Cercopithecoïdes et Hominoïdes

Cercopithecoïdes	Hominoïdes
Présence d'une queue Plésiomorphie	Absence de queue (prés. coccyx) Apomorphie
Épicondyle médian absent (Figure 6) Apomorphie	Épicondyle médian présent (Figure 6) Plésiomorphie
Molaires bi-lophodontes (Figure 9) Apomorphie	Molaires : sillons en Y (Figure 9) Plésiomorphie
Thorax plus profond que large (comme chez le chien) Plésiomorphie (Figure 7)	Thorax plus large que profond (comme chez nous,) Apomorphie (Figure 7)
Scapula latérale (Figure 7) Plésiomorphie	Scapula dorsale (Figure 7) Apomorphie
Scapula allongée selon l'axe de l'épine (Figure 5) Plésiomorphie	Scapula allongée perpendiculairement à l'épine (Figure 5) Apomorphie
Os scaphoïde et central indépendants (Figure 8) Plésiomorphie	Os scaphoïde et central fusionnés (Figure 8) Apomorphie

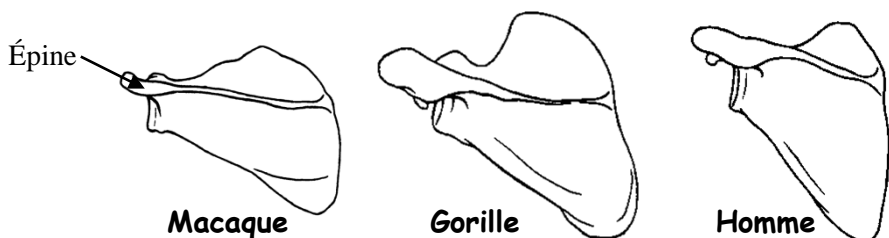


Figure 5 : Scapulas gauches, en vue dorsale, de trois primates différents

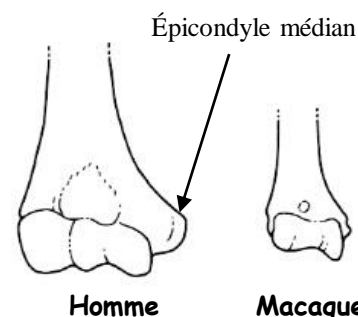


Figure 6 : Extrémité distale d'humérus droit (Lecointre & Leguyader, 2001)

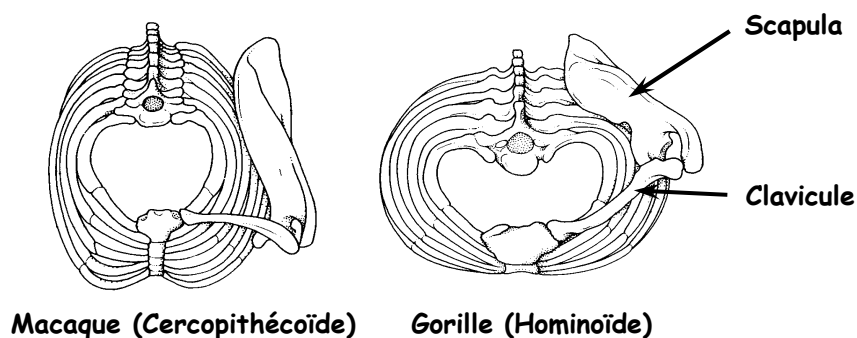


Figure 7 : Position de la scapula chez un Cercopithécoïde et un Hominoïde sur le thorax et morphologie de ce dernier (Schultz, 1972)

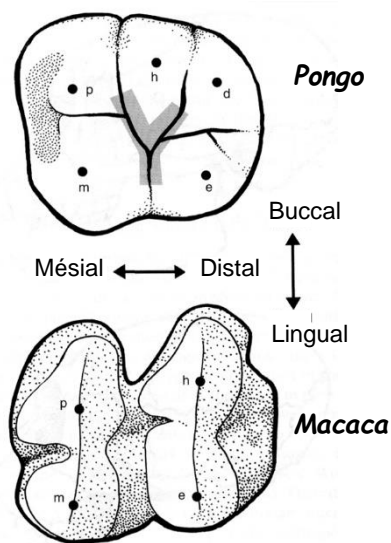


Figure 9 : 2nd molaires inférieures, faces occlusales (Cartmill & Smith, 2006)

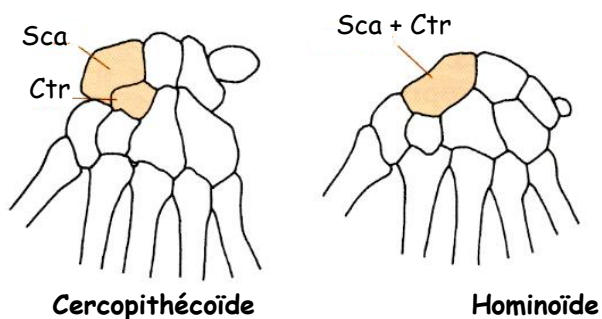
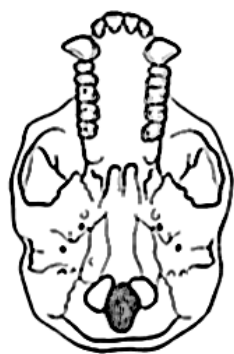


Figure 8 : os de la main. Sca : scaphoïde, Ctr : os central. (Lecointre & Leguyader, 2001)

Grands singes et Hommes (1)

Tableau 3 : Quelques caractères différenciant Hommes (apomorphies) / Grands singes (plésiomorphies)

Grands singes	Homme
Volume crânien (350 - 530 cm ³)	1200 cm ³ en moyenne
Foramen magnum excentré	Foramen magnum sous le crâne
Neurocrâne peu développé en regard de la face associée à un fort prognathisme, superstructures développées	Neurocrâne très développé et face très réduite associée à un prognathisme faible, sans superstructures
Grandes canines chez les mâles (sauf les gibbons)	Petites canines
Pouce du pied opposable aux autres doigts et absence de voute plantaire	Pouce du pied non opposable aux autres doigts et présence de voute plantaire
Colonne vertébrale avec deux courbures	Colonne vertébrale avec quatre courbures
Bassin vertical	Bassin en cuvette
Phalanges des mains longues	Phalanges des mains courtes
Membres supérieurs plus longs que les inférieurs	Membres supérieurs plus courts que les inférieurs
<i>Pongo, Pan</i> et <i>Gorilla</i> 2n=48 chromosomes <i>Hylobatidae</i> 2n=38 à 52 (fonction des espèces)	2n=46 chromosomes



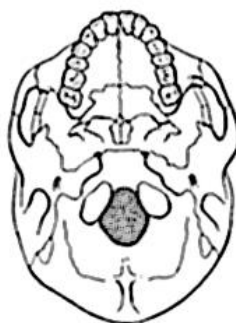
Vue de dessous



Vue de profil

Chimpanzé

<http://www.inrp.fr/>

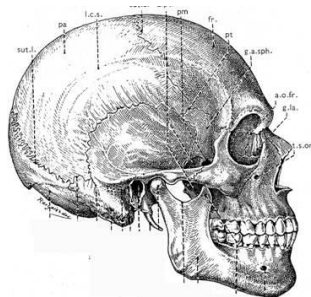


Vue de dessous

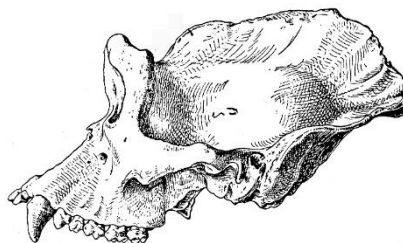


Vue de profil

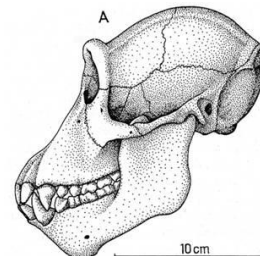
Homme



Homme



Gorille (Piveteau 1957)

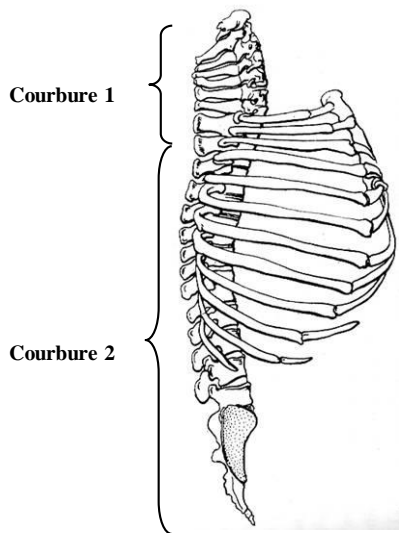


Chimpanzé (Piveteau et al. 1978)

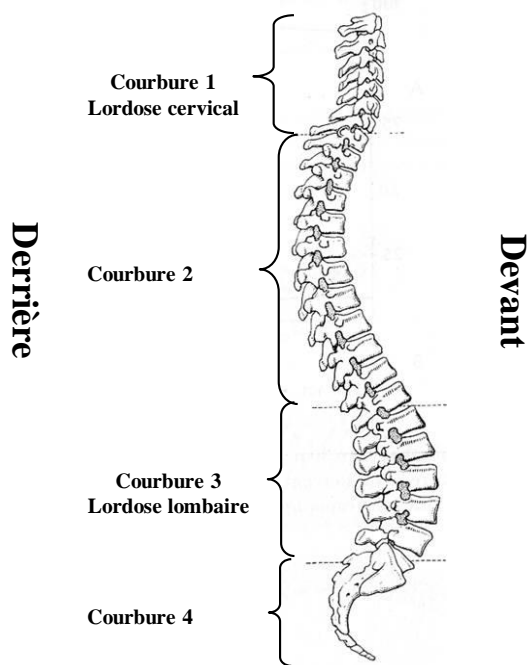
Figure 10 : Quelques caractéristiques crâniennes chez les grands singes et l'homme

Grands singes et Hommes (2)

Colonne vertébrale



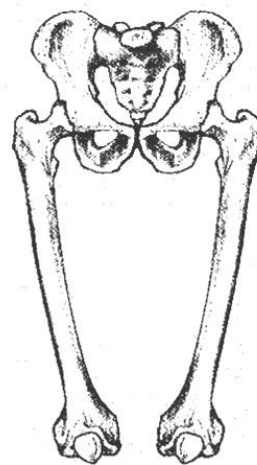
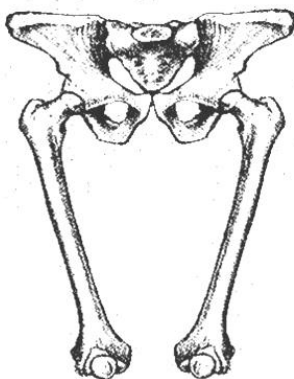
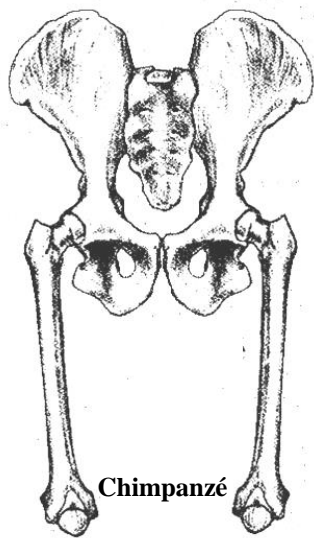
Colonne vertébrale d'orang-outan, vue de profil, avec la cage thoracique



Colonne vertébrale humaine, vue de profil

Bassin

Vue de face



Vue de dessus

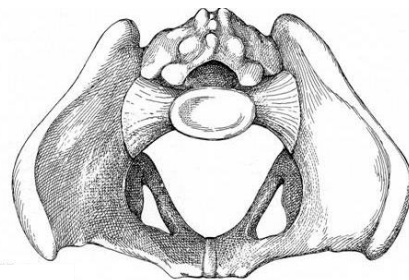
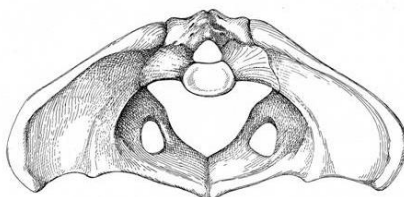
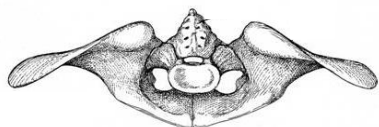
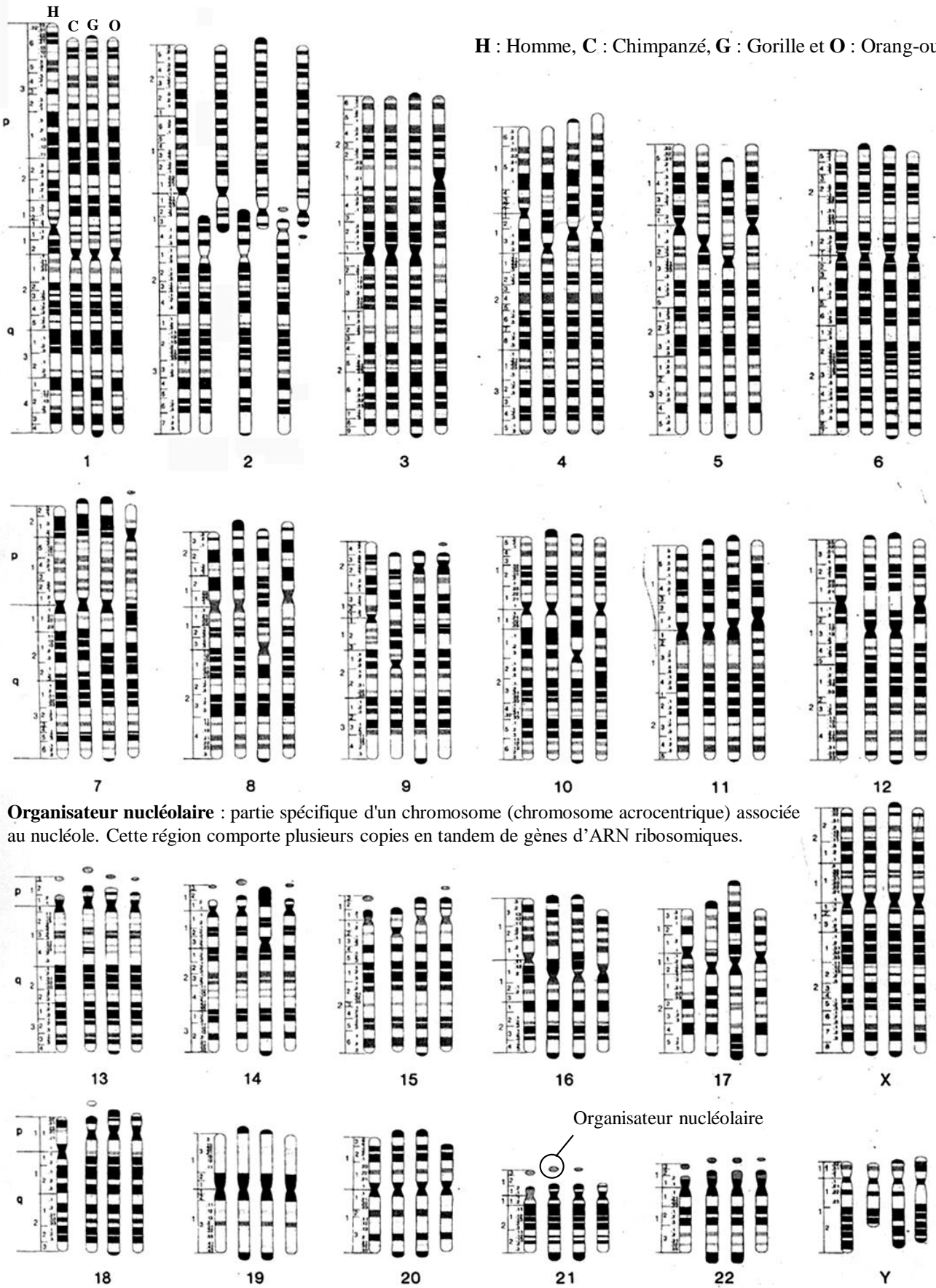


Figure 11: Quelques caractéristiques humaines post-crâniennes

H : Homme, C : Chimpanzé, G : Gorille et O : Orang-outan



Organisateur nucléolaire : partie spécifique d'un chromosome (chromosome acrocentrique) associée au nucléole. Cette région comporte plusieurs copies en tandem de gènes d'ARN ribosomiques.

Figure 12 : Caryotypes d'Homme, de Chimpanzé, de Gorille et d'Orang-outan (Yunis & Prakash, 1982)

Hommes & Chimpanzés

Tableau 4 : Quelques caractères différenciant les Hommes des Chimpanzés.

Chimpanzé	Homme
Volume crânien de 350 cm ³ Plésiomorphie	Volume crânien de 1200 cm ³ Apomorphie
Knuckle-walking (Figure 14 et Annexe 2) Apomorphie	Bipédie constante Apomorphie
Absence de langage articulé Plésiomorphie	Langage articulé Apomorphie
48 chromosomes (Figure 12) Plésiomorphie	46 Chromosomes (Figure 12) Apomorphie
Duplication importante de séquences d'ADN en région subtélomérique	Duplication importante de séquences d'ADN au niveau des centromères
Télomères riches en hétérochromatine Apomorphie	Télomères pauvres en hétérochromatines Plésiomorphie
Absence d'organisateur nucléolaire sur le chromosome 15 Apomorphie	Présence d'organisateur nucléolaire sur le chromosome 15 Plésiomorphie
Présence d'organisateur nucléolaire sur le chromosome 18 Apomorphie	Absence d'organisateur nucléolaire sur le chromosome 18 Plésiomorphie
Chromosome Y très court (Figure 12) Apomorphie	Chromosome Y très long (Figure 12) Apomorphie

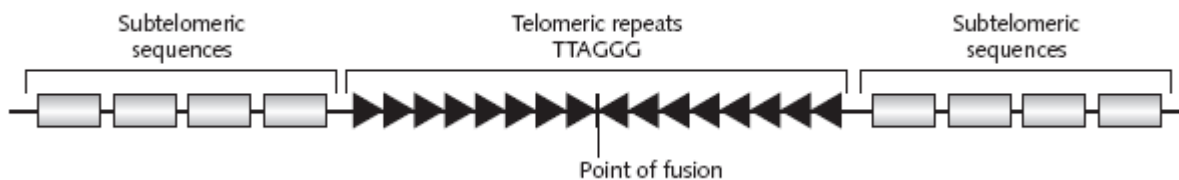


Figure 13 : Arrangement de séquences télomériques et subtélomériques au point de fusion du chromosome 2 humain (2q13). Les séquences télomériques forment deux groupes orientés de façon opposés, représentées par la direction des flèches, et entourés par les séquences subtélomériques, elles même constituées de séquences répétées (Summer, 2003).



Figure 14 : Position de la main de chimpanzé lors du knuckle walking (Cartmill & Smith 2008)

Gène et protéine FOXP2

La protéine Forkhead-Box P2 (FOXP2) est un facteur de transcription appartenant au groupe des protéines FOX. Elle a été découverte en 1998 et possède un rôle essentiel dans la transmission du langage, y compris les capacités grammaticales.

Gène FOXP2

Le gène FOXP2 code la protéine FOXP2. Le gène FOXP2 occupe environ 600 kb sur le chromosome 7 humains, (plus précisément sur le bras long (noté q) du chromosome, dans la bande 7q31.1, figure 15 et voir Annexe 3) et il comprend 17 exons (l'essentiel du gène est composé d'intron).

Protéine FOXP2

La protéine FOXP2 est une chaîne de 715 acides aminés avec une structure tertiaire formant 4 domaines distincts :

- une région riche en polyglutamine, consistant en deux domaines voisins de polyglutamine, codés par des séquences répétitives de CAG et CAA,
- un domaine en doigt de zinc,
- un domaine en bZIP (glissière à leucine ou *leucine zipper* en anglais),
- un domaine en hélice ailée, formé par les acides aminés 508 à 584.

Le domaine en hélice ailée se lie à l'ADN. Les domaines en doigt de zinc et bZIP sont importants pour les interactions entre protéines, et participent aussi à la liaison à l'ADN.

Fonction

La protéine FOXP2 contrôle, en tant que facteur de transcription, de très nombreux gènes, mais seuls quelques uns sont connus. Elle est indispensable au bon développement du cerveau et des poumons.

La fonction de la protéine FOXP2 commence tôt car elle s'exprime déjà dans l'embryon. Elle s'exprime avant tout dans les régions qui se développeront ultérieurement en cervelet, en thalamus et en ganglions de la base. Le cervelet et les ganglions de la base jouent un grand rôle dans l'apprentissage des capacités motrices complexes, telles que le langage.

La protéine FOXP2 jouant un rôle central dans le développement du langage et de la parole, la moindre perte des propriétés de la protéine, suite à des mutations, conduit chez l'homme à des perturbations spécifiques de ces deux fonctions. Ainsi, certaines perturbations du langage et de la parole sont pour cela rapportés au gène FOXP2. D'autres troubles sont aussi rapportés à des modifications de cette protéine, tel que l'autisme. Les mutations responsables des différents troubles entraînent la création d'un allèle dominant. Ce gène est l'un des rares exemples connus d'hérédité mendélienne pour un trouble affectant la parole et le langage, qui ont généralement une base complexe impliquant de multiples gènes.

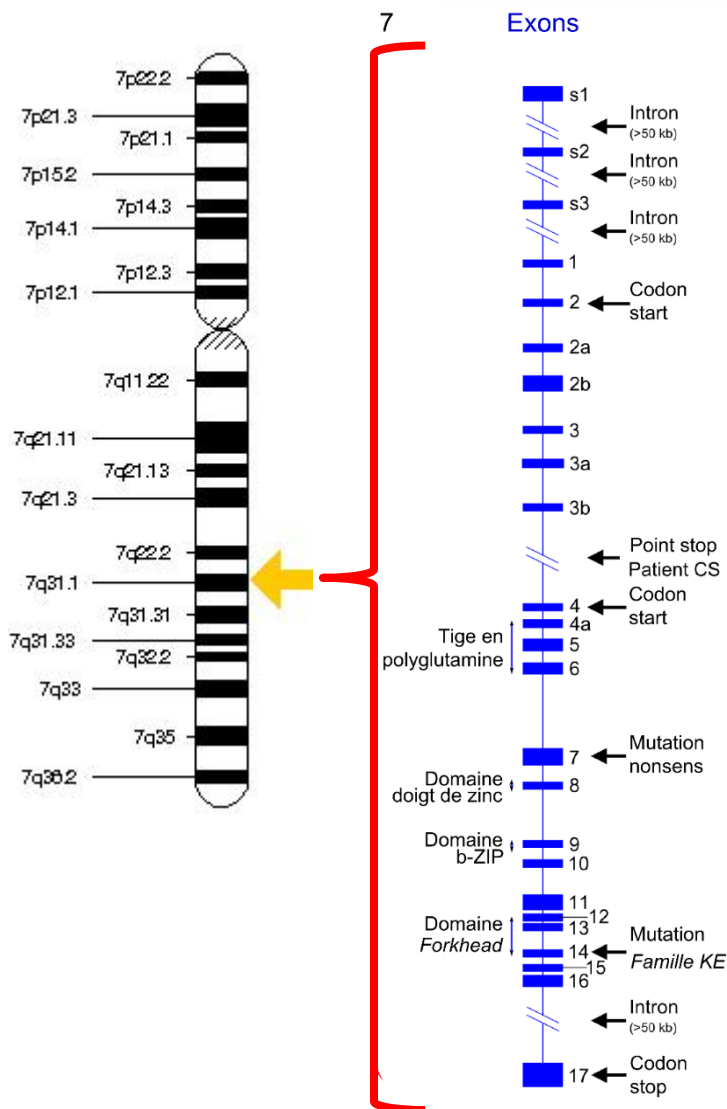


Figure 15 : Locus du gène FOXP2 sur le chromosome 7 (à gauche et la carte du gène FOXP2 humain. En bleu, les 17 exons de FOXP2, ainsi que l'emplacement des mutations de la famille KE et du patient CS.

Gène et protéine FOXP2 – Suite

Le gène FOXP2 est présent chez de nombreux vertébrés où il a le plus souvent un rôle dans la communications. Les cétacées sont caractérisés par une protéine FOXP2 ayant 3 acides aminés propres, mais aucune différence n'a été constatée entre les espèces pratiquant l'écholocalisation et celles ne la pratiquant pas. En revanche, chez chiroptères les changements en acides aminés sont corrélés avec les différents modes d'écholocalisation.

Découverte

Dans les années 1990, des études sur une anomalie héréditaire du langage qui affecte trois générations d'une même famille britannique, nommée « KE-family » dans la littérature scientifique, ont été réalisées. Environ la moitié des 30 membres de la famille avait des problèmes sévères en grammaire, syntaxe et vocabulaire. En 1998, Le généticien Anthony Monaco et son équipe découvre chez les membres de cette famille affectés par les troubles du langage ainsi que sur un jeune (le patient CS, qui n'est pas parent avec la famille KE) le gène FOXP2 qu'ils ont pu associer au problème de langage de ces personnes. Dans le cas de la famille KE, le trouble vient d'une mutation ponctuelle qui entraîne la substitution de l'arginine en position 553 (situé dans l'exon 14), sur 715 acide aminés par une histidine (Figure 15). Le patient CS a une translocation équilibrée entre un exemplaire du chromosome 5 et un du chromosome 7. Le point de rupture sur le chromosome 7 est dans le gène FOXP2, entre les exons 3b et 4 (Figure 15).

Neandertal et FOXP2

L'ADN issu des restes des néandertaliens montre que le gène FOXP2 de ce groupe humain présente des différences mineurs avec la grande majorité des hommes actuels. Cependant, ces différences existent, avec une faible fréquence, dans certaines populations africaines ayant des capacités d'élocution normales.

Protéines FOX (abréviation de **Forkhead-**B**ox) :** Les protéines FOX forment une famille de facteurs de transcription qui contiennent un domaine de liaison à l'ADN particulier (constitué d'une centaine d'acides aminés) et très conservé au cours de l'évolution : « l'hélice ailée » (*winged helix*). Ces protéines ont été nommées à partir du phénotype du mutant de la drosophile où ces protéines ont été découvertes. Les protéines FOX sont impliquées dans de nombreux processus physiologiques, notamment le développement, le métabolisme, la progression du cycle cellulaire et le remodelage de la chromatine.

Les mutations dans les gènes FOX sont souvent à transmission autosomale dominante. Il semble donc qu'il soit nécessaire d'avoir deux allèles fonctionnels de ces gènes pour qu'ils fonctionnent correctement.

Actuellement, une cinquantaine de protéines FOX ont été identifiés chez l'homme et plus de 40 chez la souris. Une nomenclature unifiée a été adoptée pour ces protéines : FOX (pour Forkhead-Box) une lettre pour désigner la sous-famille (FOXA à FOXS) à laquelle appartient le facteur et un numéro pour identifier chaque membre de la sous-famille (exemple FOXP2 : protéine FOX, sous famille P, numéro 2).

Gène FOXP2 et sélection positive

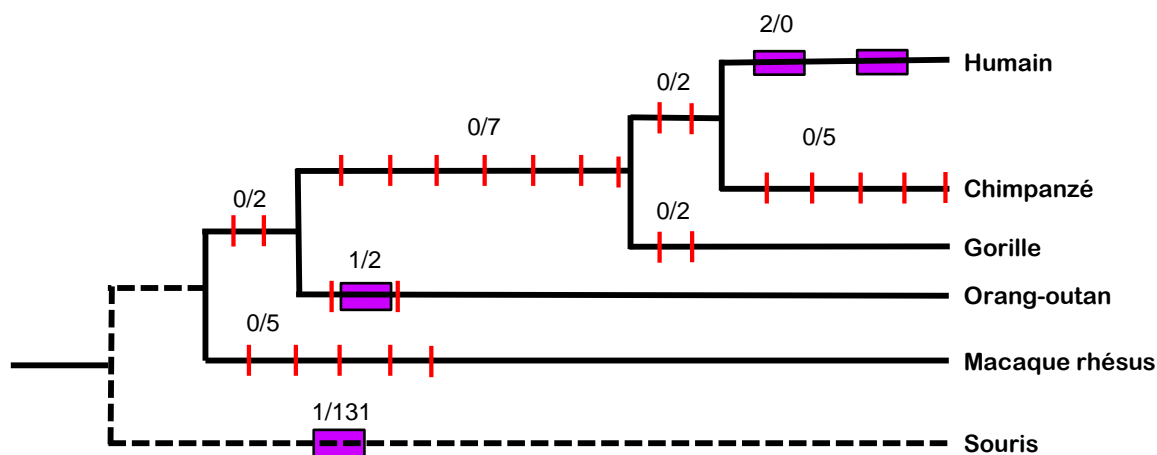


Figure 16 : Évolution du gène FOXP2 chez les Mammifères (Enart et al., 2002 ; Hervé, 2017). Les fractions indiquent, au numérateur et pour chaque branche, le nombre de substitutions non synonymes (rectangle violet) et au dénominateur le nombre de substitutions synonymes (traits rouges). Dans le cas de la souris, les 131 mutations silencieuses n'ont pas été représentées.

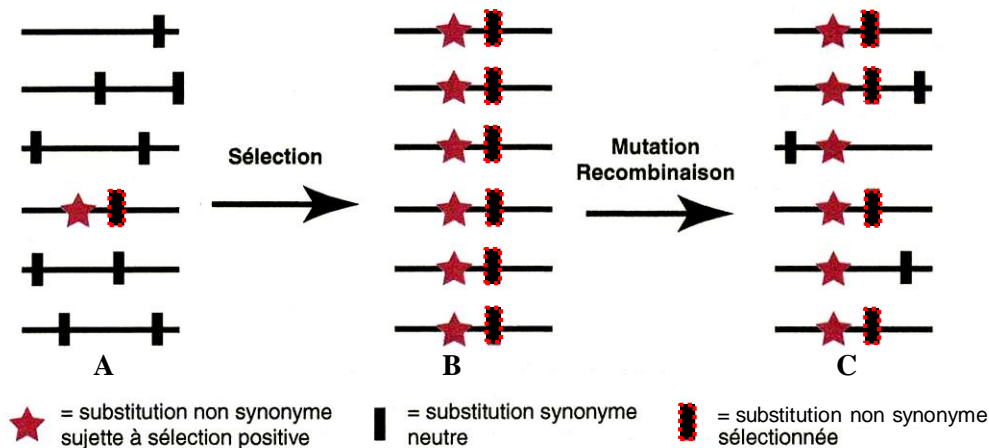


Figure 17 : Une signature de l'existence d'une sélection positive (Luchetta et al., 2005)

A : Polymorphisme pour un gène donné au sein d'une population. De nombreux allèles de ce gène existent qui correspondent, pour la plus part à des substitutions synonymes neutres. **B** : Une substitution non synonyme et sélectionnée positivement va voir sa fréquence augmentée dans la population pour finalement atteindre la fixation. Une, ou plusieurs substitutions neutres, situées sur le même chromosome que la substitution positivement sélectionnée, vont se voir elle-même sélectionnées grâce à leur liaison génétique. C'est le fameux *hitch-hiking* (auto-stop) des anglo-saxons. **C** : Des mutations et des recombinaisons vont continuer à se produire, modifiant un certain nombre de ces chromosomes. Cependant, à la, ou les substitutions neutres situées à proximité de la substitution positivement sélectionnée vont se retrouver avec une fréquence anormalement élevée par rapport à d'autres mutations neutres. Cette anomalie de fréquence représente une signature de la sélection positive. Cette signature n'est valable que pour des évènements de sélection positive récents.

ARN et Human Accelerated Regions

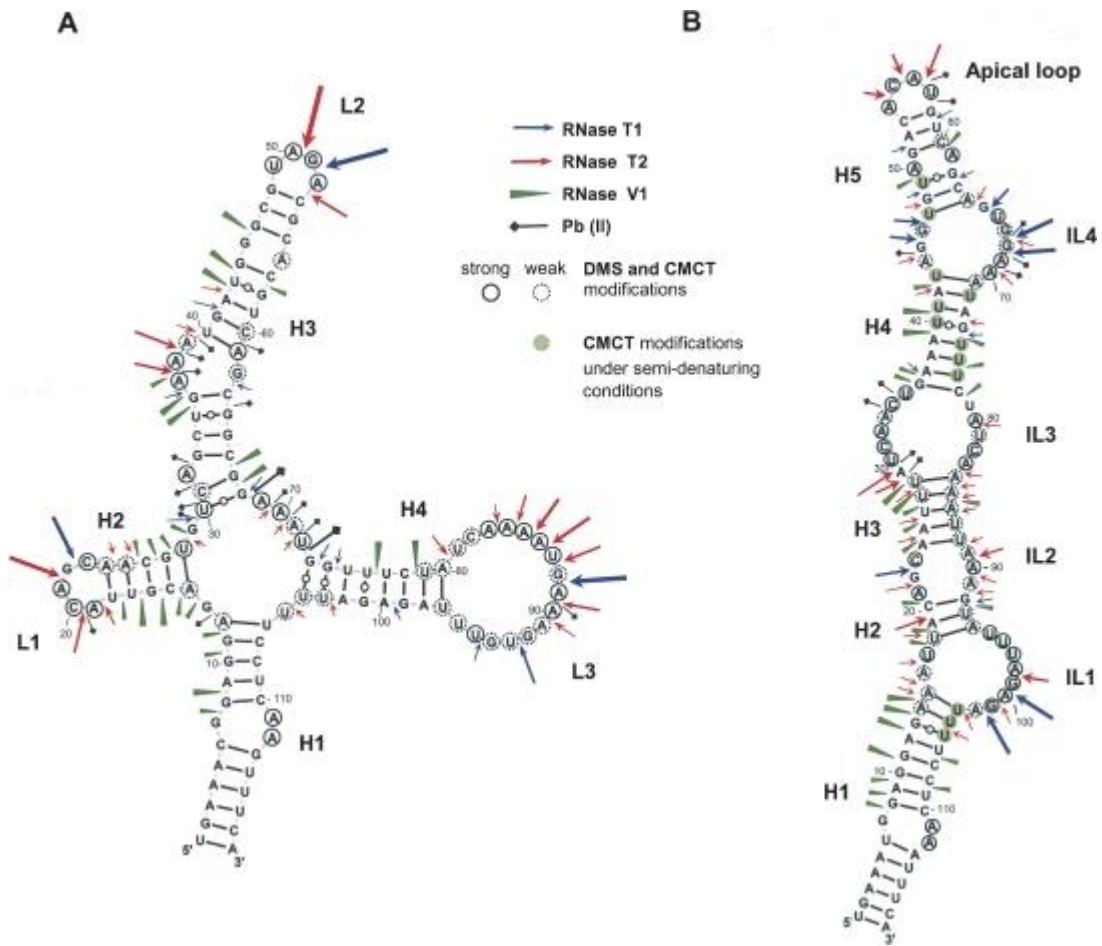


Figure 18 : ARN issu de la transcription de la HAR1. **A** : structure de l'ARN en feuille de trèfle chez l'Homme.

B : structure en épingle à cheveux chez le Chimpanzé (Benjaminov et al., 2008).

La base de la lignée humaine

Tableau 5 : Les 3 primates à la base de la lignée humaine. Le genre *Ardipithecus* comprend 2 espèces (même si le consensus n'est pas absolu), mais il suffit de retenir le genre *Ardipithecus*.

1 ^{ERS} PRIMATES À LA BASE DE LA LIGNÉE HUMAINE			
Espèce	Période	Localisation	Date de publication
<i>Sahelanthropus tchadensis</i>	7 – 6 Ma	Tchad	2002
<i>Orrorin tugenensis</i>	6 Ma	Kenya	2001
<i>Ardipithecus kadabba</i>	5,8 – 5,6 Ma	Éthiopie	1994
<i>Ardipithecus ramidus</i>	4,4 Ma		

Différences dentaires entre *Australopithecus afarensis*, *Pan troglodytes* et *Homo sapiens*

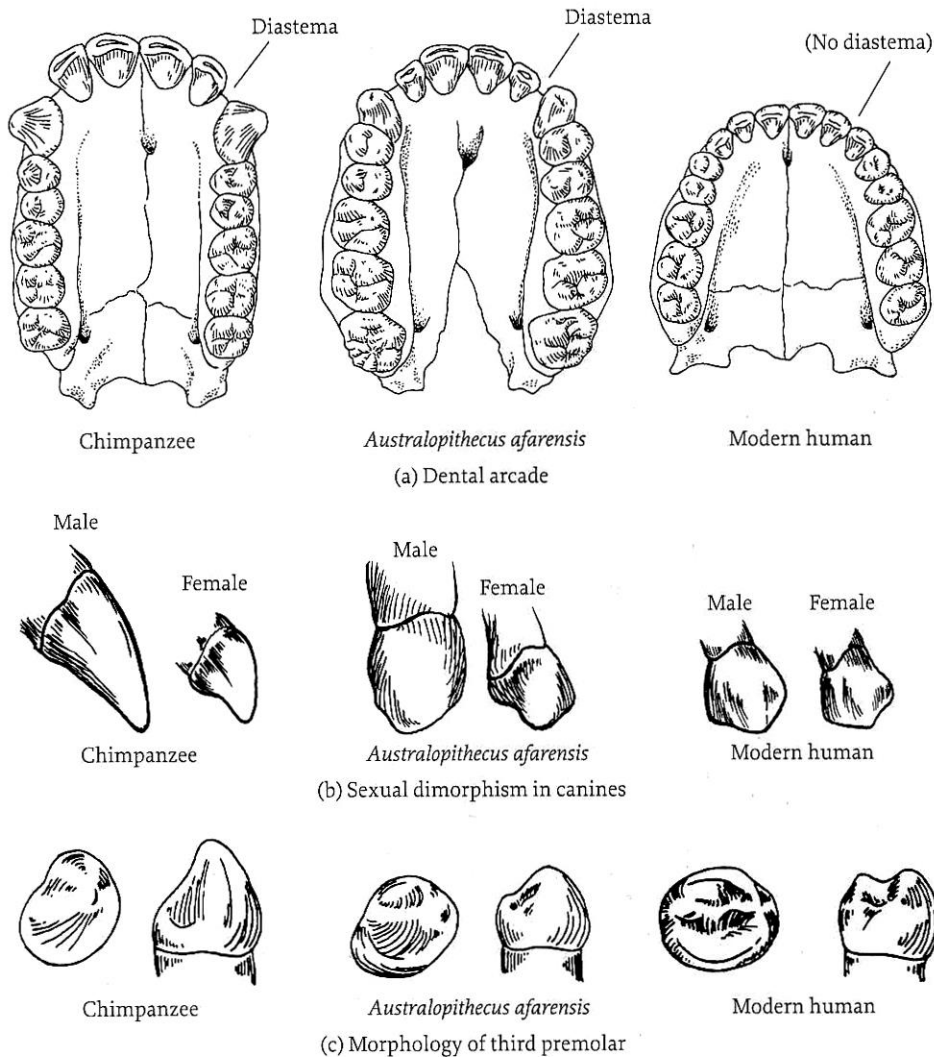


Figure 19 : Quelques caractéristiques des *Australopithecus afarensis* en comparaison des hommes et des chimpanzés (*Pan troglodytes*).

En haut, l'arcade dentaire supérieure montrant un diastème entre la canine et la 2^{ème} incisive chez les chimpanzés et *Australopithecus afarensis*. Ce diastème n'existe pas chez l'homme. En outre l'arcade dentaire est moins en forme de U chez *Australopithecus afarensis* et plus que chez l'homme.

Au milieu, schéma illustrant le dimorphisme sexuel des canines qui est plus important chez les chimpanzés que chez *Australopithecus afarensis*, qui est plus prononcé que chez l'homme.

En bas, la morphologie de la 3^{ème} prémolaire qui n'a qu'une cuspide¹ chez les chimpanzés et deux de taille similaire chez l'homme. *Australopithecus afarensis* à deux cuspides mais de taille différente (d'après Boyd & Silk, 2009).

¹ : La cuspide est une éminence de la couronne, plus ou moins pointue, et de volume variable qui est présente sur la face occlusale (face supérieure des dents) d'une prémolaire ou molaire ou le bord libre d'une canine. Les cuspides et les intercuspides s'emboîtent avec celles de la dent en vis-à-vis.

Les Australopithèques

Tableau 6 : Les différents australopithèques. Le ? indique les espèces sujettes à débat et celles écrites en gras sont les espèces bien connues car associées à de nombreux restes.

AUSTRALOPITHÈQUES GRACILES			
Espèce	Période	Localisation	Date de publication
<i>Australopithecus anamensis</i>	4,2 – 3,9 Ma	Éthiopie, Kenya	1995
<i>Australopithecus deyiremeda</i>	3,3 - 3,5 Ma	Éthiopie	2015
<i>Australopithecus afarensis</i>	3,7 – 2,9 Ma	Éthiopie, Kenya, Tanzanie	1979
<i>Australopithecus garhi</i>	2,5 Ma	Éthiopie	1999
<i>Australopithecus bahrelghazali ?</i>	3 – 3,5 Ma	Tchad	1995
<i>Australopithecus africanus</i>	3 – 2,5 Ma	Afrique du Sud	1924
<i>Australopithecus prometheus ?</i>	3,6 Ma	Afrique du Sud	1948
<i>Australopithecus sediba</i>	1,95 – 1,78 Ma	Afrique du Sud	2010
<i>Kenyanthropus platyops ?</i>	3 – 3,5 Ma	Kenya	2001
AUSTRALOPITHÈQUES ROBUSTES OU PARANTHROPES			
Espèce	Période	Localisation	Date de publication
<i>Paranthropus robustus</i>	2 - 1,2 Ma	Afrique du Sud	1938
<i>Paranthropus aethiopicus</i>	2,7 – 2,3 Ma	Éthiopie, Kenya	1968
<i>Paranthropus boisei</i>	2,4 – 1,4 Ma	Kenya, Tanzanie	1959

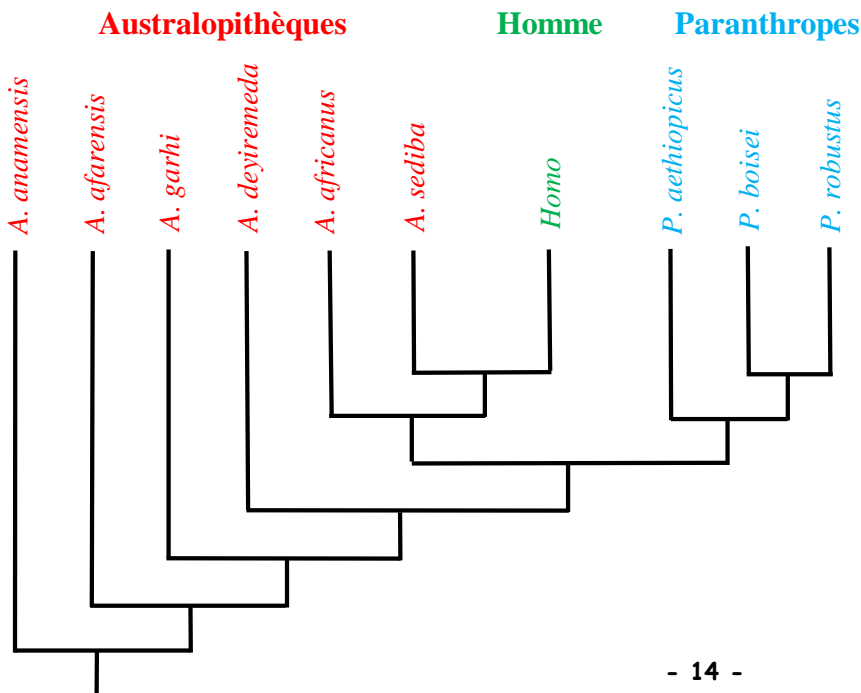


Figure 20 : Relations phylétiques australopithèques et paranthropes. *A. bahrelghazali* et *K. platyops* ne sont pas présents dans cet arbre car il n'existe pas, actuellement, de consensus les concernant (d'après Berger *et al.*, 2010 et Haile-Selassie *et al.*, 2015).

Australopithèques & 1^{ères} industries lithiques

Australopithecus

Constriction post orbitaire moins marquée

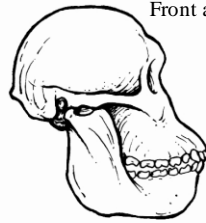


Prognathisme fort

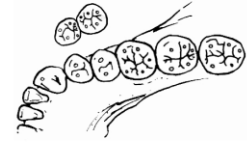


Absence de crête

VI cérébral : 450 cm³



Front arrondi



Dents de petite taille

Paranthropus

Constriction post orbitaire marquée



Prognathisme plus faible

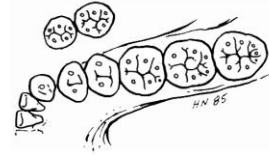


Présence de crête (mâle)

VI cérébral : 450 cm³



Front fuyant



Dents de grande taille et molarisation de toute les dents derrière les canines

Figure 21 : Quelques différences entre crânes d'australopithèques et de paranthropes (d'après Fleagle, 1999)

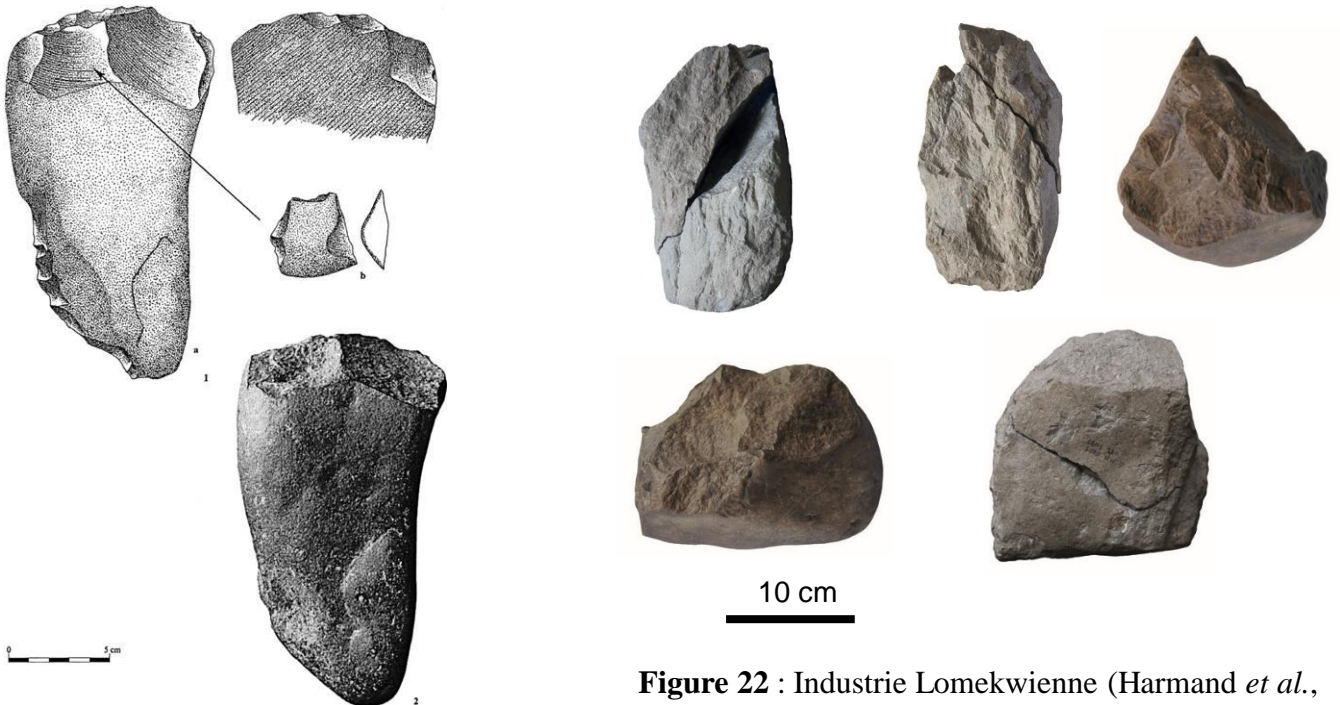
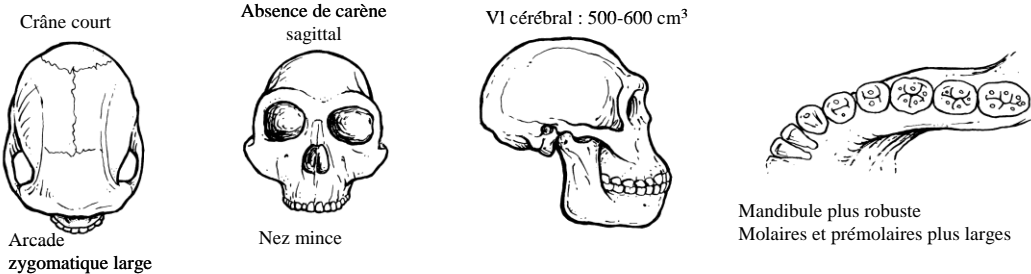


Figure 22 : Industrie Lomekwienne (Harmand *et al.*, 2015)

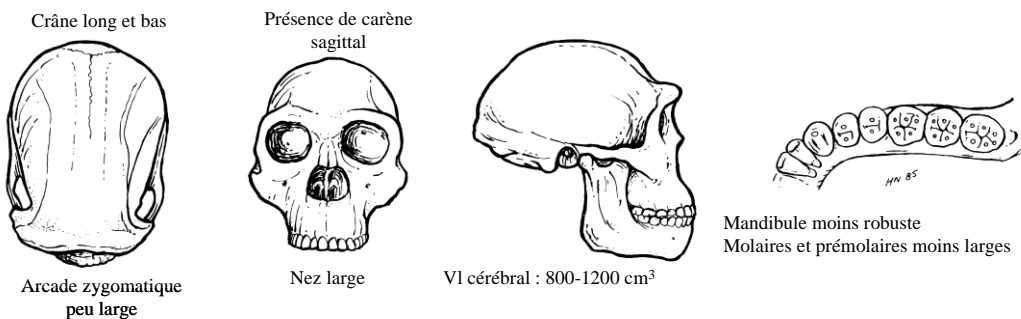
Figure 23 : Chopper (industrie Oldowayenne) (de Lumley *et al.*, 2005)

Début du genre Homo – Industrie acheuléenne

Homo habilis



Homo erectus



D'après Fleagle, 1999

Figure 25 : Quelques différences entre crânes d'*Homo habilis* et d'*Homo erectus*.



Figure 26 : Deux calottes crâniennes d'*Homo erectus* illustrant la grande variation de taille pouvant exister au sein de ce taxon. Dimorphisme sexuel ? Variation géographique ? Variation individuelle ? (Gibbon, 2007).

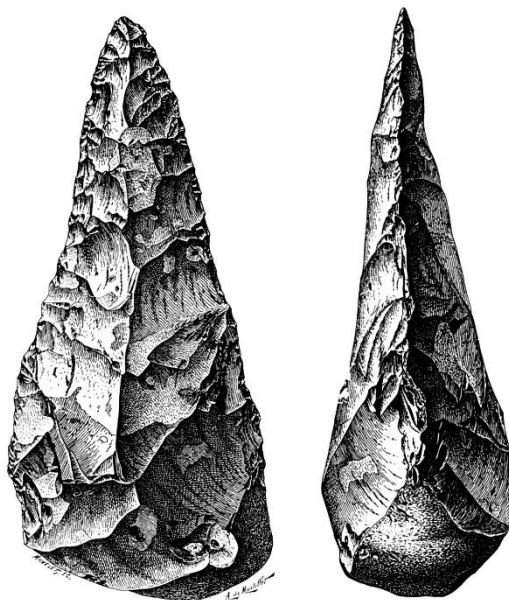


Figure 24 : Biface (industrie acheuléenne) (de Lumley *et al.*, 2005)

Plateaux continentaux de Sahul et de la Sonde

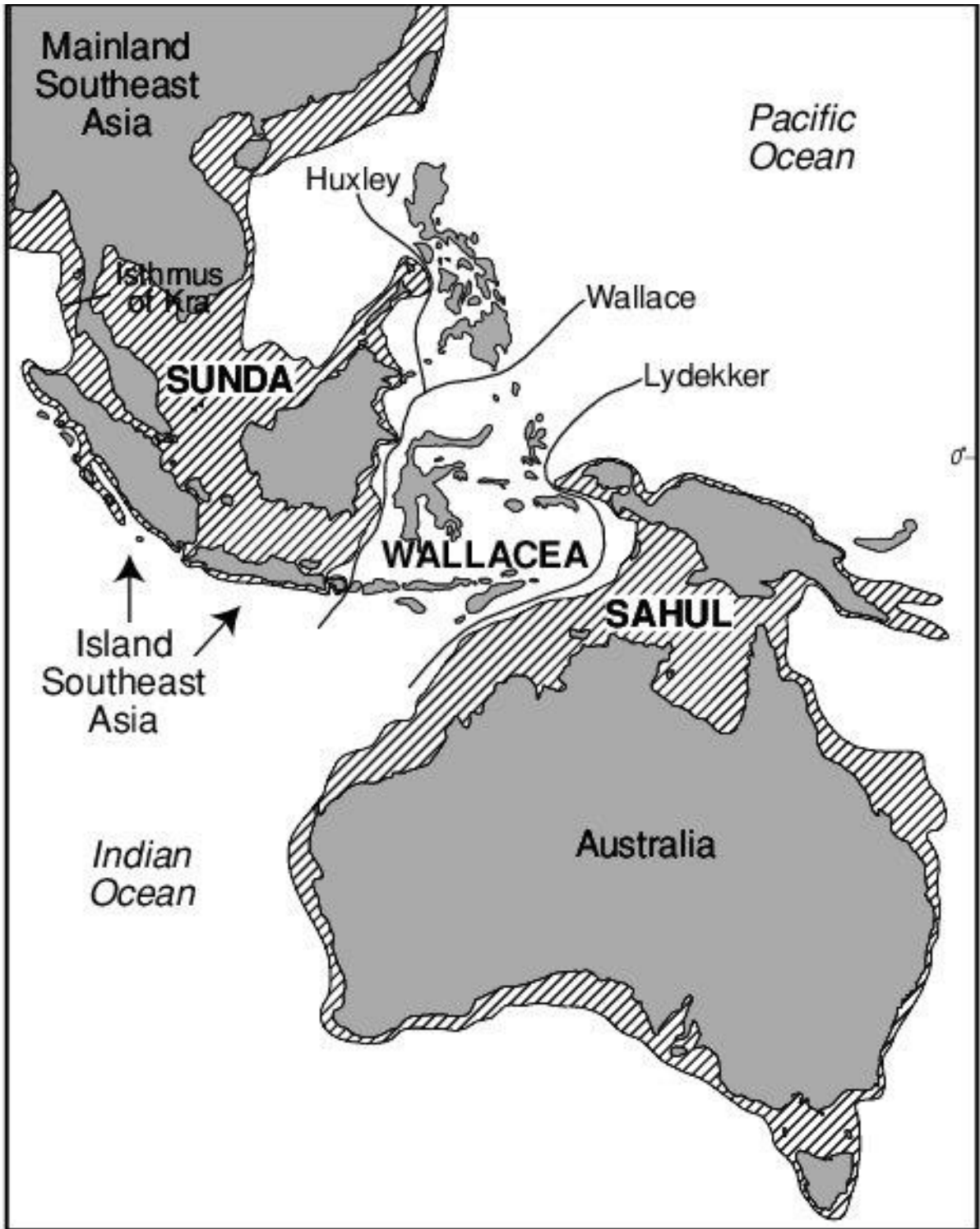


Figure 27 : Les zones émergées des plateaux continentaux de Sahul et de la Sonde lors du dernier maximum glaciaire (les zones hachurées correspondent aux parties des plateaux continentaux aujourd'hui immergés). La ligne de Wallace désigne une frontière biogéographique entre les écozones indomalaise et australasienne. D'autres lignes, telles que celles de Lydekker, de Webber, etc. ont été définies pour limiter ces mêmes écozones. Elles ne coïncident pas exactement les unes avec les autres, en fonction des critères choisis. Aujourd'hui on considère que la séparation entre deux écozones ne correspond pas à une limite linéaire mais à une surface. Ainsi on utilise préférentiellement le terme de Wallacea qui correspond, pour faire simple à la surface comprise entre les lignes de Wallace et de Lydekker.

Homo naledi

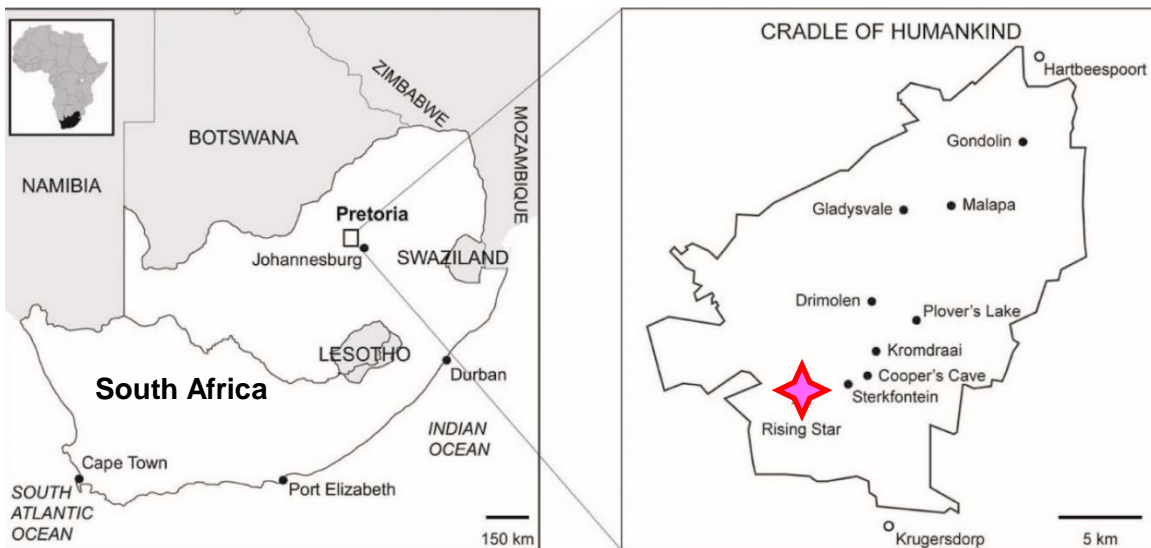


Figure 28 : Localisation des sites majeurs à Australopithèques et celui à *Homo naledi* (Rising star) en Afrique du Sud (<https://www.wikiwand.com>)

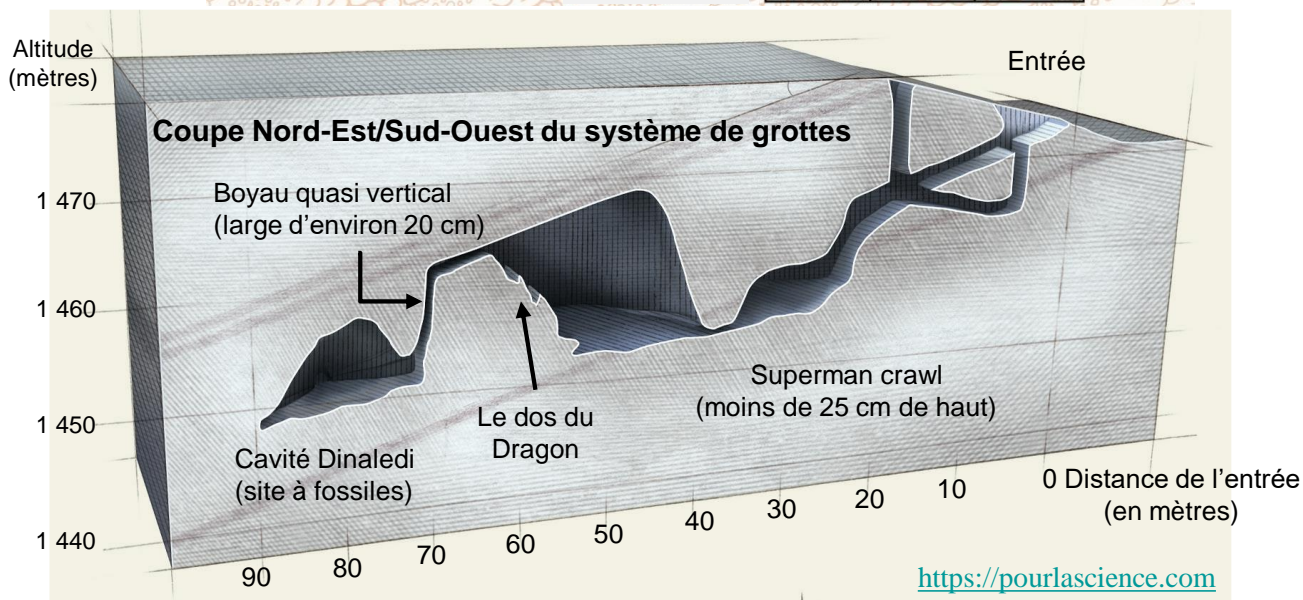
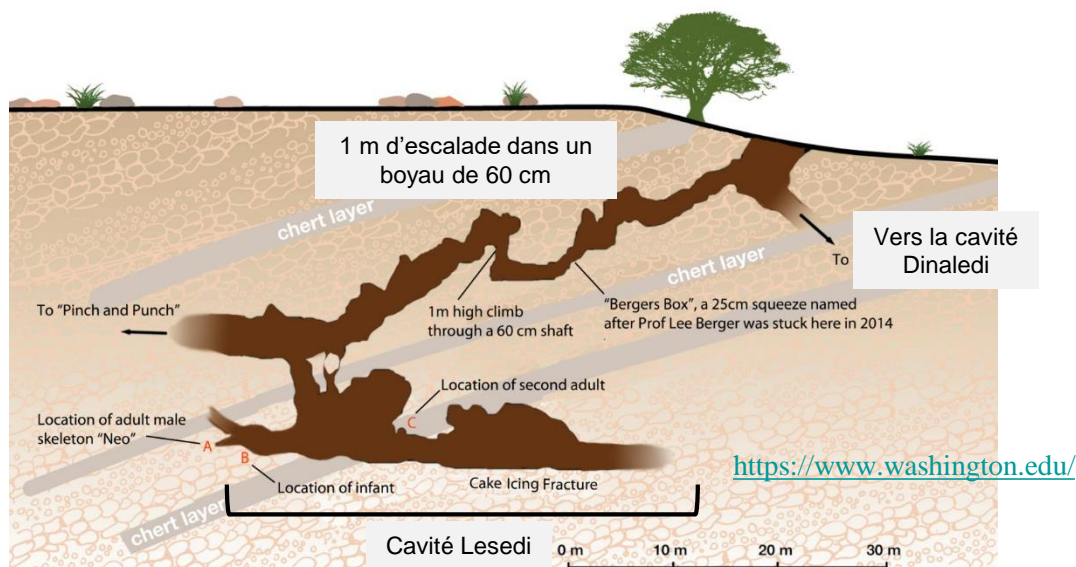


Figure 29 : Chemin d'accès aux cavités Dinaledi et Lesedi. Ces derniers sont complexes et se font dans l'obscurité totale

Homo naledi

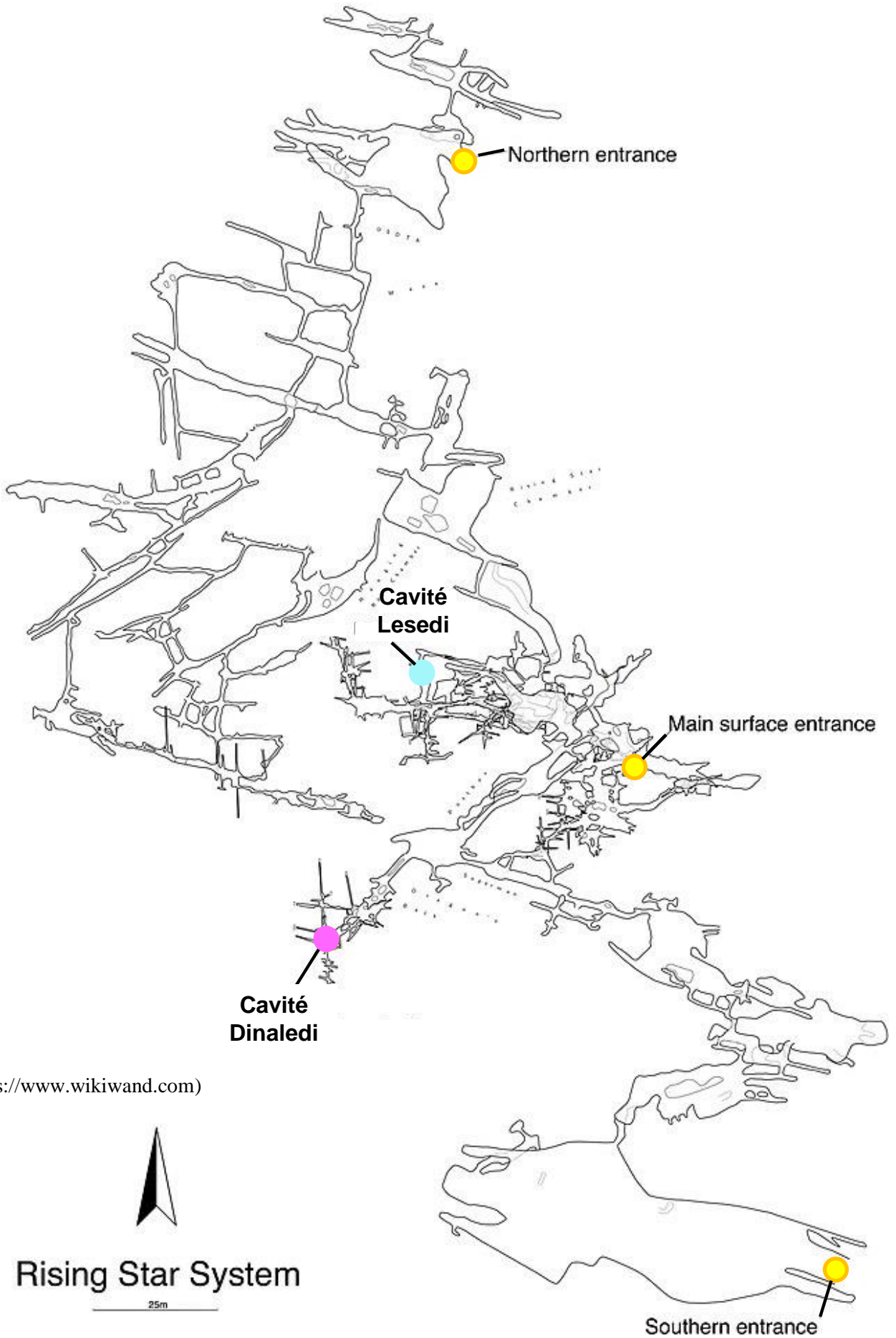


Figure 30 : Localisation des cavit s Dinaledi et Lesedi au sein du r seau karstique de « Rising Star »

Néandertaliens

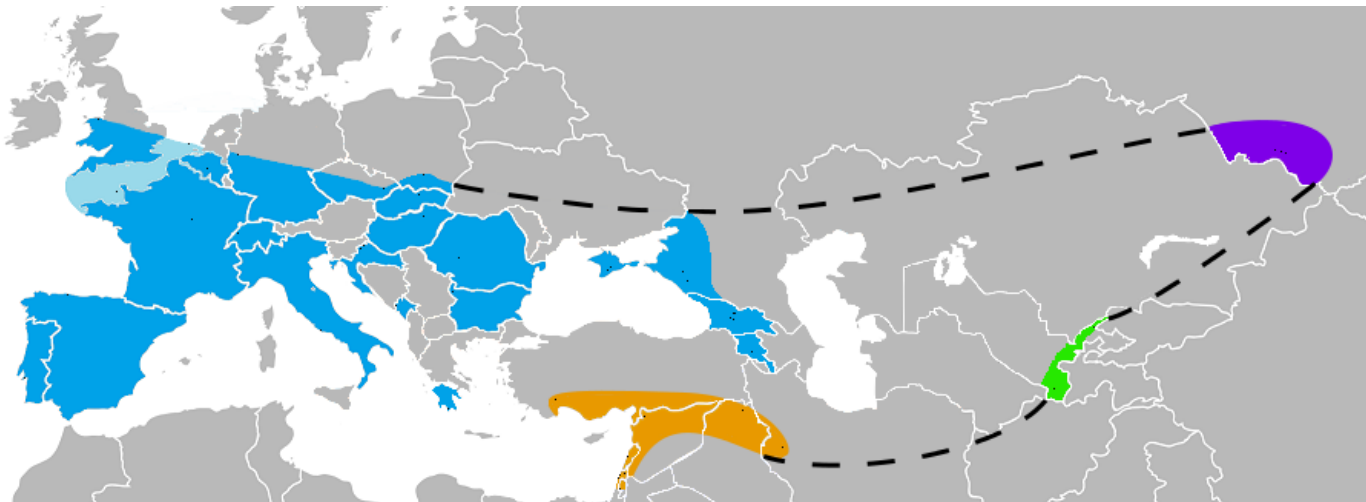
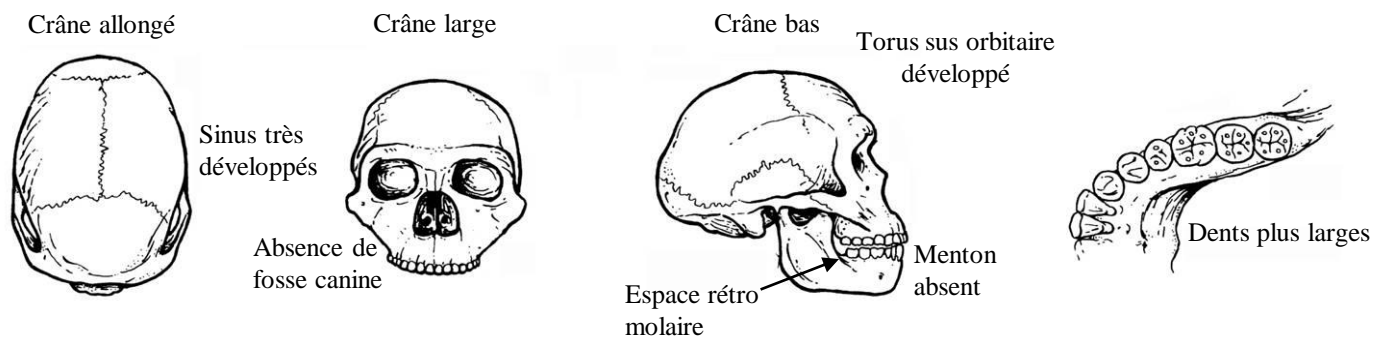
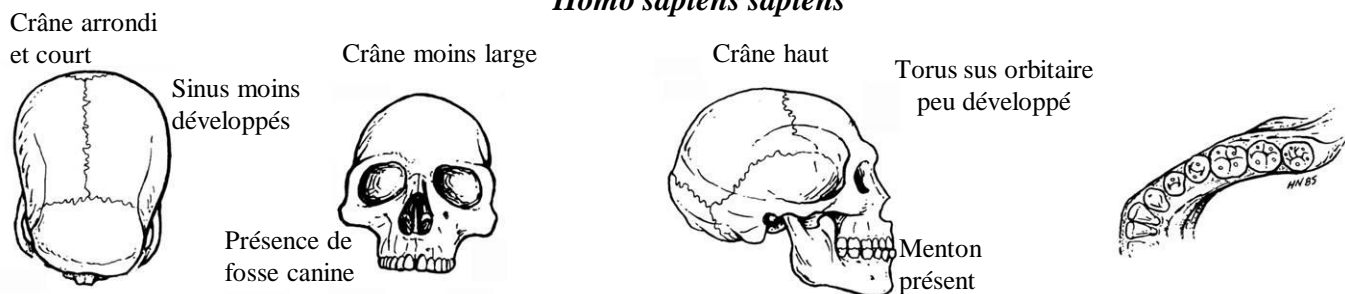


Figure 31 : Répartition des néandertaliens en Europe (bleu), au Moyen Orient (orange), en Asie centrale (vert) et dans l'Altai (violet) (wikipedia, 2018)

Néandertal

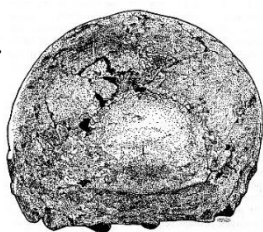


Homo sapiens sapiens



Forme en bombe :

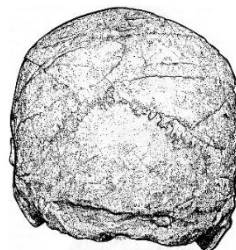
La plus grande largeur est à mi-hauteur



Néandertal (La Ferrassie I) :
crâne en vue dorsale

Forme en toit :

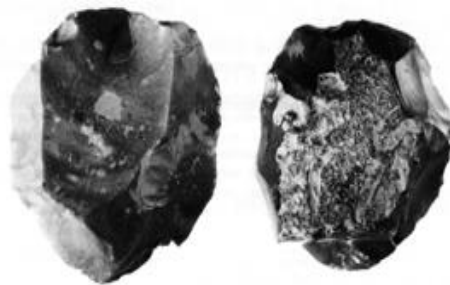
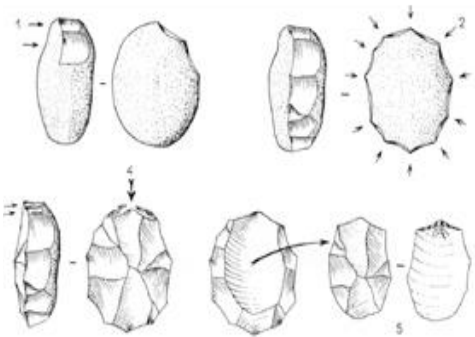
La plus grande largeur est en bas du crâne



Homme moderne (Skhul V) :
crâne en vue dorsale

Figure 32 : Quelques différences entre crânes de néandertaliens et d'hommes modernes (D'après Fleagle, 1999 et Cartmill & Smith, 2009)

Débitage Levallois – Lames et éclats



Le débitage Levallois à gauche et un nucleus restant à droite (d'après Piel-Despruisseaux, 1990).

Pointe Levallois - Grotte du Placard (Wikipedia).



Lames solutréennes (pouvant atteindre jusqu'à 30 cm (Wikipedia et Hominides.com)).



Une lame caractéristique du Paléolithique supérieur (Hominides.com).

Figure 33 : Éclats lithiques du paléolithique moyen (éclats) et du paléolithique supérieur (lames)

COVID-19 et néandertaliens

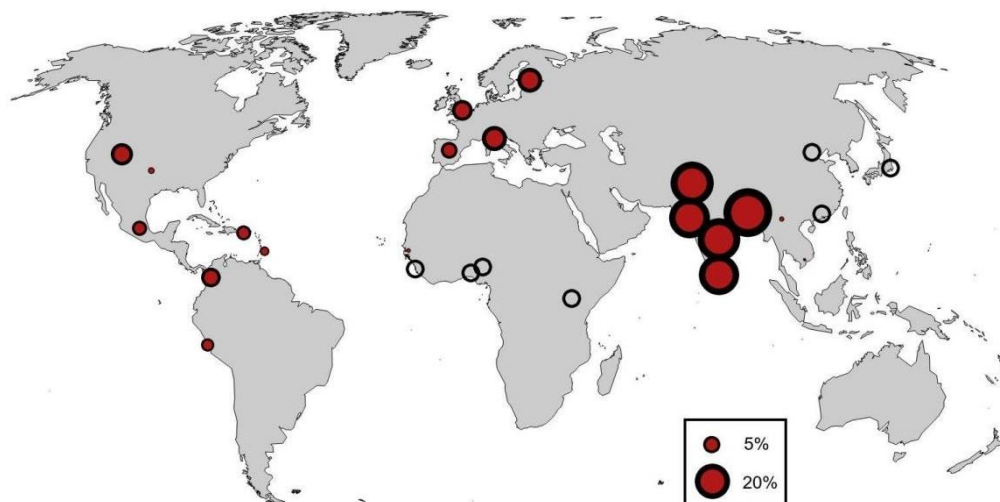


Figure 34 : Distribution de l'haplotype néandertalien conférant un risque de développer un COVID sévère (<https://www.news-medical.net>)

COVID-19 et néandertaliens

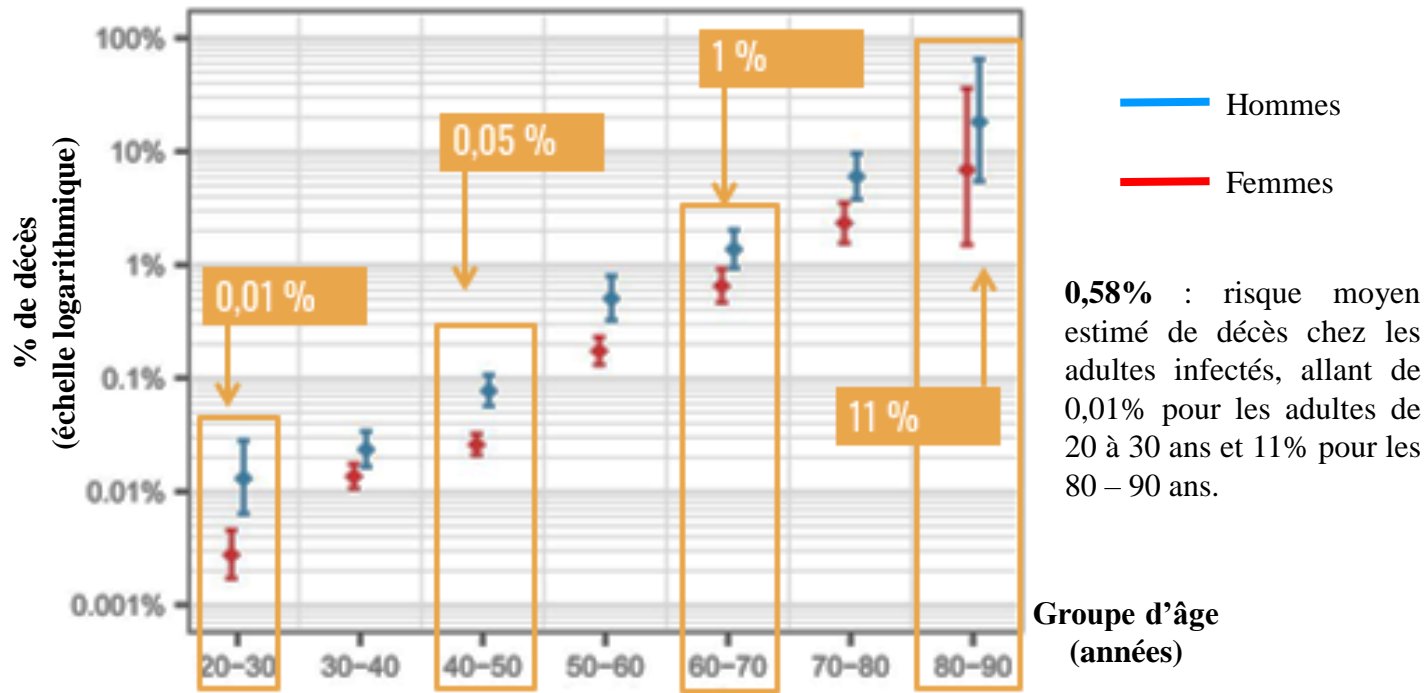


Figure 35 : Taux de mortalité estimé chez les personnes infectées, par âge et par sexe (<https://www.e4n.fr/covid-19-risque-de-mourir-jeunes>).

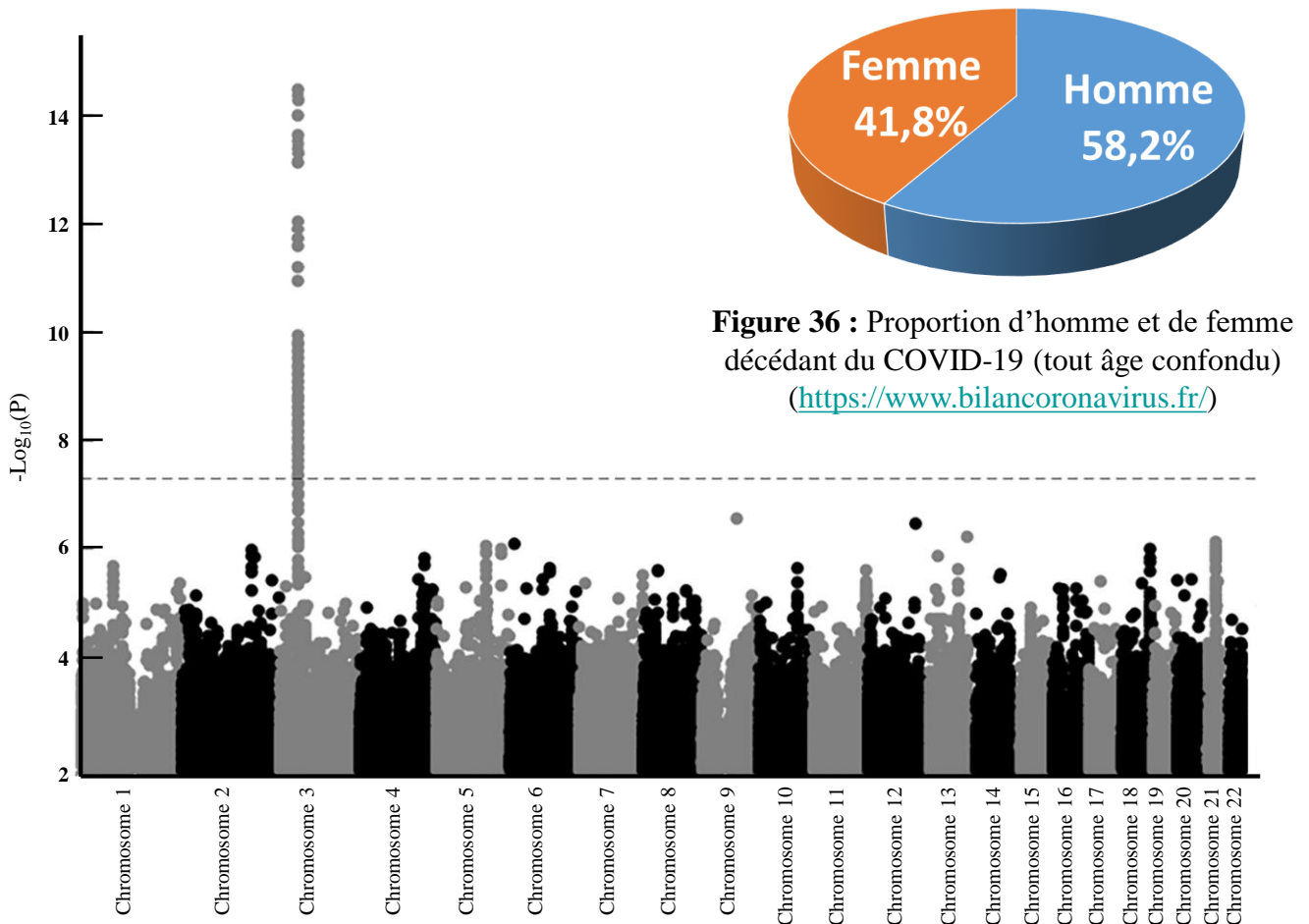


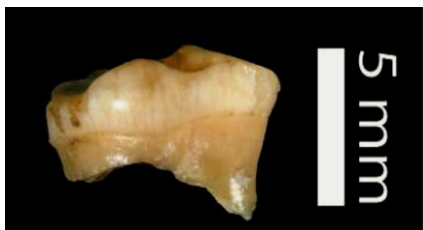
Figure 36 : Proportion d'homme et de femme décédant du COVID-19 (tout âge confondu) (<https://www.bilancoronavirus.fr/>)

Figure 37 : Graphique de Manhattan (Annexe 4) d'une étude d'association pangénomique (Annexe 4) à l'échelle du génome de 3199 patients hospitalisés atteints de COVID-19 et de 897 488 populations témoins. La ligne en pointillés indique une signification à l'échelle du génome ($P = 5 \times 10^{-8}$) (Zeberg & Pääbo, 2020).

Dénisoviens



Denisova 8



Denisova 2



Emplacement de la grotte de Denisova



Denisova 3



Denisova 4

Figure 38 : Les 4 restes attribués aux dénisoviens (uniquement sur critères génétiques) et localisation de la grotte de Denisova (Hominidés.com / Voisin).

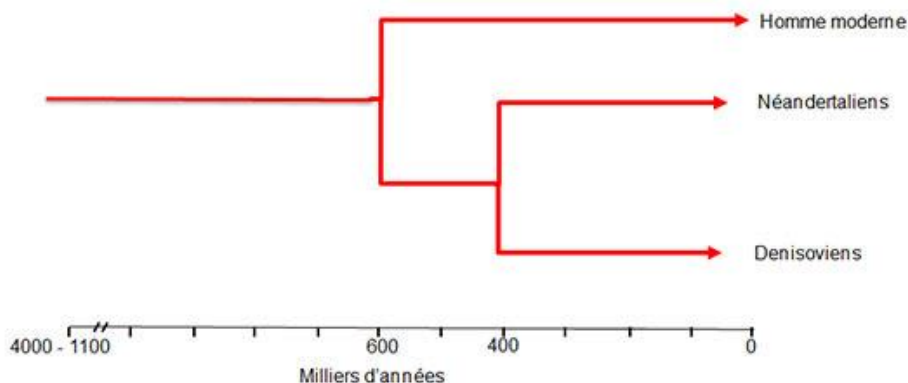


Figure 39 : Relations phylétiques entre l'homme moderne, les néandertaliens et les dénisoviens (Hominidés.com / Voisin).



Figure 40 : L'hybride Denisova 11. Le père était un dénisovien et la mère une néandertalienne (Hominidés.com)



Figure 41 : Localisation de la grotte de Baishiya (Tibet), située à plus de 3 000 m d'altitude et la demi-mandibule qui y a été trouvée. Son appartenance au Dénisovien a été établie d'après des critères génétiques (Hominidés.com).

Adaptations à l'altitude

Tableau 7 : Adaptations majeures à l'hypoxie des trois populations vivants à haute altitude (> 2 500 m).

- 1 :** Les populations du plateau simien ne sont étudiées que depuis peu. Beaucoup d'information concernant leurs adaptations à l'altitude ne sont donc pas encore connues.
- 2 :** L'acclimatation correspond à la réponse à l'hypoxie d'individu non adapté à l'altitude et séjournant plus de 48 h à plus de 2 500 m d'altitude.
- 3 :** La concentration en oxyde nitrique (NO) est un facteur qui n'a été que récemment pris en compte et qui est donc encore souvent ignoré. Le NO est un vasodilatateur puissant qui est exprimé dans de nombreux types cellulaires, dont les cellules endothéliales vasculaires et participe à la régulation du flux sanguin ainsi qu'à la résistance vasculaire.

Caractéristiques physiques	Andes	Plateau tibétain	Plateau simien ¹
Ventilation de repos	Identique aux populations vivants au niveau de la mer	Élevée	Pas d'information
Réponse ventilatoire à l'hypoxie	Inexistante	Identique à celle des populations de faible altitude	Pas d'information
Concentration en hémoglobine	Élevée et correspond aux valeurs d'individus acclimaté ² à la haute altitude	Augmentation faible	Identique à celle des populations de faible altitude
Saturation en oxygène	Supérieure à celle de populations arrivées récemment en altitude	Similaire à celle de populations arrivées récemment en altitude	Élevée (Pb dans tableau Bigham & 2014 par rapport à leur texte)
Pression artérielle pulmonaire	Élevée (associée à un épaissement des parois des artères pulmonaires)	Identique à celle des populations de faible altitude	Élevée
Concentration en oxyde nitrique (NO)³	Élevée	Nettement élevée	Pas d'information
Poids à la naissance	Normal	Normal	Pas d'information

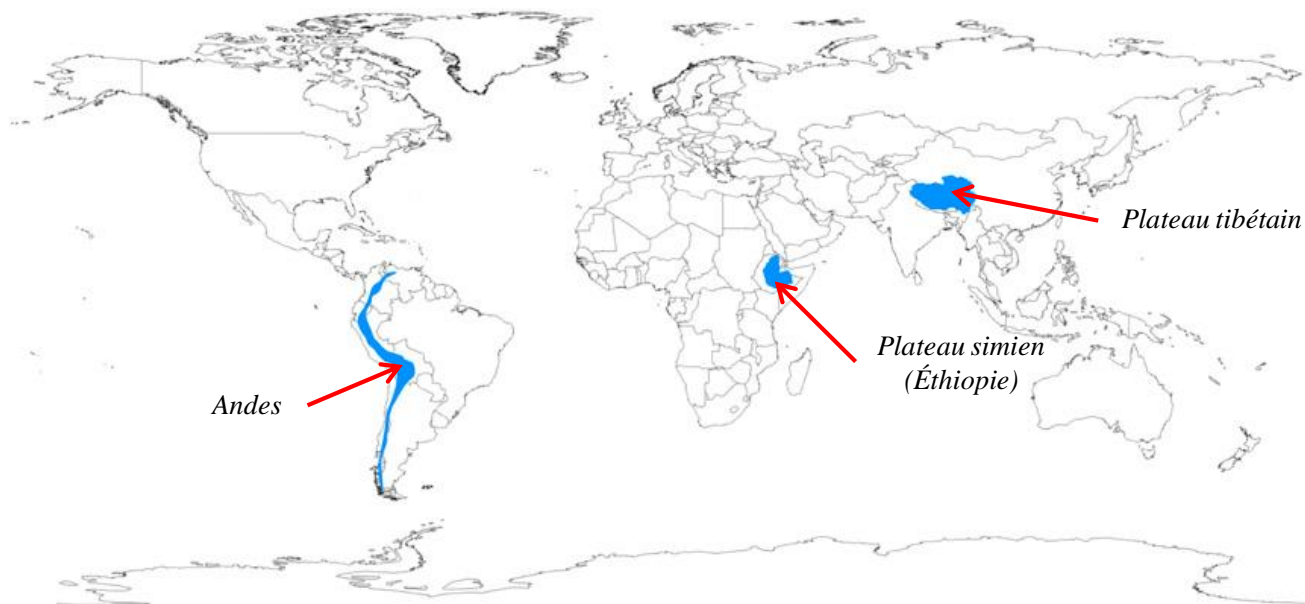


Figure 42 : En bleu, géographie des populations humaines vivant à plus de 2 500 m d'altitude (Bigham & Lee, 2014).

Particularités de la vie à haute altitude

Particularités de la vie en haute altitude

La vie en haute altitude impose des contraintes écologiques et physiologiques particulières :

- Hypoxie (voir la page précédente pour plus de précisions)
- Pluies irrégulières
- Très forte érosion des sols
- Grand froid renforçant les effets de l'hypoxie car les besoins en énergie sont augmentés entraînant une plus grande consommation d'oxygène.
- Augmentation de la violence des vents en fonction de l'altitude amplifiant ainsi l'effet du froid (donc la consommation en oxygène) et donc les risques de gelures.
- Augmentation de la quantité de lumière en fonction de l'altitude et donc accroissement des risques de photokératite, donc de cécités plus ou moins temporaires.

La photokératite

La photokératite est une kératite (inflammation de la cornée) douloureuse causée par l'exposition non-protégée des yeux aux rayons ultraviolets. Elle est aussi appelée « cécité des neiges » ou « ophtalmie des neiges », parce qu'elle se produit couramment en altitude ou en milieu polaire. En effet, l'intensité des UV augmente de 10 à 12 % par 1 000 mètres d'altitude et la présence de neige augmente fortement l'albédo en réfléchissant jusqu'à 80 % des rayons UV incidents.

La cécité des neiges est le plus souvent temporaire mais laisse fréquemment des séquelles.

Le seul moyen de s'en protéger est de porter des lunettes de soleil couvrantes. Les populations préhistoriques ont dû développer des solutions à l'image des populations Inuits subactuelles qui ont créé des lunettes limitant la quantité de lumière arrivant dans les yeux (Figure 43).



Figure 43 : Lunettes en os de caribou traditionnelles Inuit avec de fines fentes pour limiter l'arrivée de lumière dans les yeux et permettant d'éviter la cécité des neiges (Wikipedia).

Gène EPAS1

Chr 2

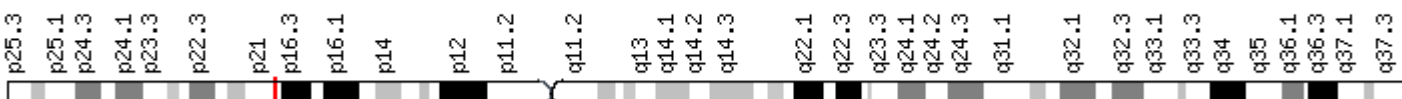


Figure 44 : Chromosome 2 humain et position (en rouge) du gène EPAS1 (d'après <https://www.genecards.org/cgi-bin/carddisp.pl?gene=EPAS1&keywords=EpAS1>)

Le tandem HIF-2 α et PHD2

a) Version simplifiée

L'expression du gène EPAS1 (sur le chromosome 2) entraîne la synthèse du facteur de transcription appelée HIF-2 α ou EPAS1. Cette protéine contrôle l'expression de nombreux gènes, en particulier des gènes impliqués dans le métabolisme énergétique ainsi que le gène de l'érythropoïétine. Ce dernier, qui s'exprime dans le rein, code pour une glycoprotéine appelée *érythropoïétine* (connu aussi sous le sigle EPO), qui stimule la prolifération des cellules souches des hématies dans la moelle osseuse.

En revanche, le gène EGLN1 (sur le chromosome 1) synthétise l'enzyme PHD2 qui dégrade le facteur de transcription HIF-2 α . L'action de l'enzyme PHD2 est dépendante de l'oxygénation cellulaire. Si l'oxygénation est normale, l'enzyme PHD2 dégrade HIF-2 α . Cette dégradation n'est jamais complète et donc il y a toujours une petite production d'EPO. En revanche, plus la teneur en oxygène est faible et plus l'action de l'enzyme PHD2 diminue et plus la quantité du facteur de transcription HIF-2 α augmente et plus la production d'hémoglobine augmente et donc la quantité d'hématie (voir figure 45).

b) Version plus complète

La version simplifiée permet de bien comprendre le fonctionnement du tandem de protéines HIF-2 α et PHD2 mais risque d'entraîner une image fonctionnelle erronée (Figure 46).

Le facteur HIF (*hypoxia-inducible factor*) est le facteur de transcription majeure de la réponse à l'hypoxie chez les métazoaires. C'est un hétérodimère constitué d'une sous unité β (constante, notée HIF- β et aussi connue sous l'appellation ARNT) et d'une sous unité α . Il existe 3 sous unités α différentes : HIF-1 α , HIF-2 α et HIF-3 α (qui a été très peu étudiée). Les sous unités α et β possèdent un domaine hélice-boucle-hélice et un domaine PAS (Per-Arnt-Sim) à l'extrémité terminale N. Les sous unités α contiennent aussi un domaine C-terminale oxygène-dépendant et un autre d'activation de la transcription.

En normoxie (Figure 43), une proline du site oxygène dépendant de la sous unité α est hydroxylée grâce aux enzymes PHD (*Prolyl Hydroxylase Domain*). Il en existe 4 : PHD1, PHD2, PHD3 et PHD4 (qui a été découverte récemment). PHD3 et PHD4 sont mal connues contrairement aux deux autres. Ainsi, PHD1 est essentiellement localisée dans le noyau contrairement à PHD2 qui est surtout dans le cytoplasme. Cette hydroxylation permet d'établir une liaison avec la protéine von Hippel-Lindau (VHL). Ce complexe hydroxyle + VHL permet à la sous unité HIF- α d'être dégradée via le système ubiquitine/protéasome (le système de protéolyse majeur de toutes les cellules eucaryotes).

En hypoxie (Figure 43), l'hydroxylation ne se fait pas et donc la sous unité HIF- α n'est pas dégradée et peut se lier avec la sous unité HIF- β (via les domaines PAS et hélice-boucle-hélice). Le facteur de transcription est alors complet et peut donc activer la production d'EPO dans les cellules rénales. Seule la sous unité HIF-2 α active les gènes de l'EPO. Les sous-unités HIF- α sont complémentaire et participent à des degrés divers à l'acclimatation à l'hypoxie, donc à l'altitude en agissant sur de très nombreux gènes.

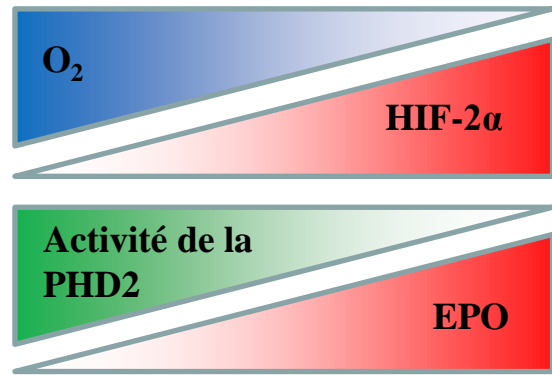


Figure 45 : Fonctionnement du tandem de gènes EPAS1 et EGLN1. Lorsque l'oxygénation cellulaire est normale, l'activité enzymatique de PHD2 est élevée, et dégrade alors l'essentiel du facteur de transcription HIF-2 α . En revanche, l'activité de l'enzyme PHD2 est d'autant plus inhibée que l'hypoxie est importante. Ainsi, la dégradation de l'HIF-2 α est d'autant plus conséquente que l'hypoxie est élevée, entraînant une plus grande production d'EPO (d'après <http://accés.ens-lyon.fr>)

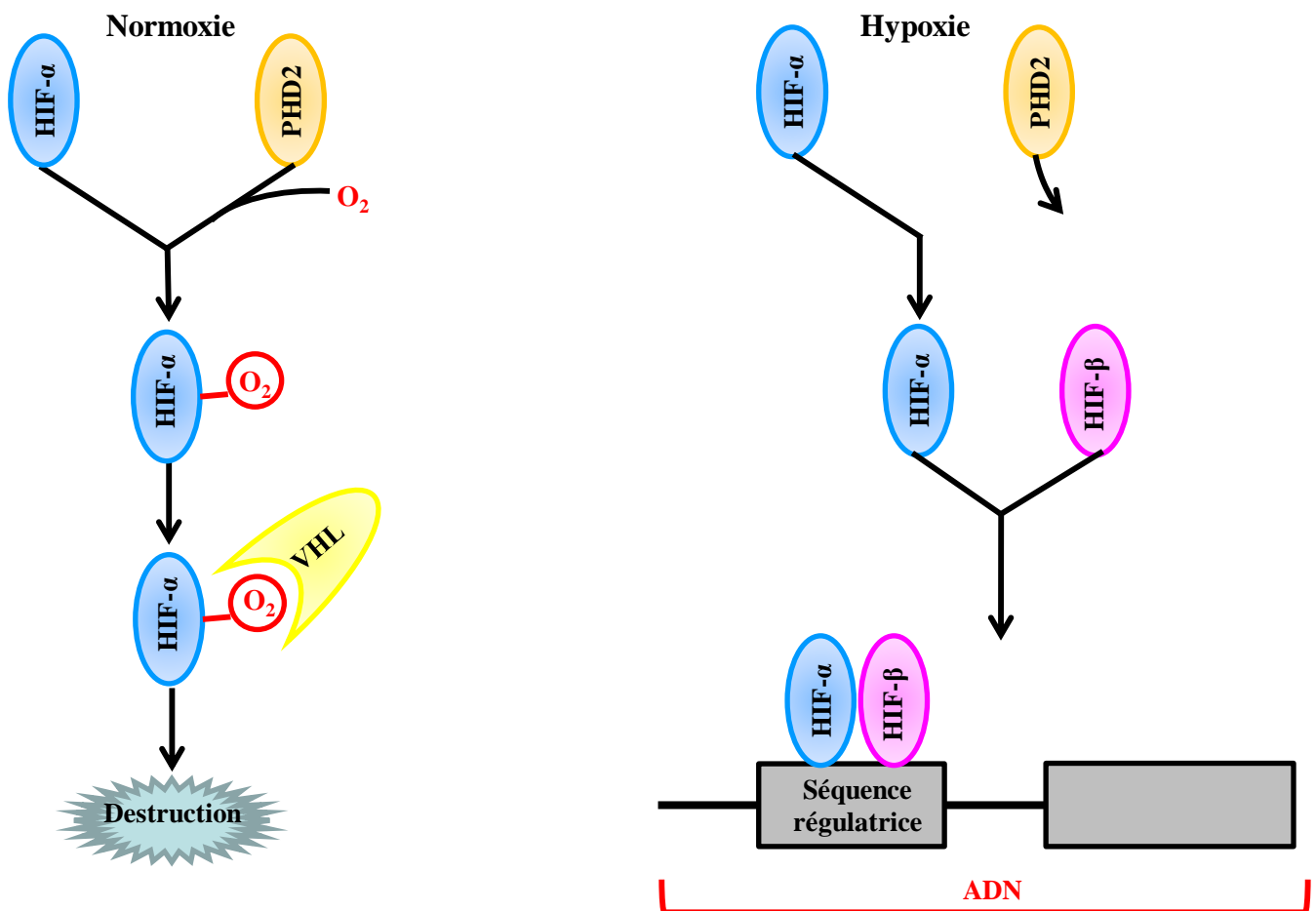


Figure 46 : Fonctionnement précis du tandem HIF et PHD pour l'acclimation à l'hypoxie

L'acclimation à l'altitude

Lors d'une montée en altitude d'individus non acclimatés, l'hypoxie entraîne une baisse de l'activité de l'enzyme PHD2, d'autant plus importante que le manque d'oxygène est marqué. Cela provoque une moindre dégradation du facteur de transcription HIF-2 α , ce qui stimule, entre autre, le gène de l'érythropoïétine et donc augmente le taux sanguin de cette hormone. Cette augmentation stimule la production d'hématie et donc entraîne une polyglobulie. Cependant, cette augmentation du nombre d'hématie entraîne un épaissement du sang qui peut se révéler dangereux à moyen terme en augmentant les risques d'accidents cardio-vasculaires. Le danger est augmenté par le froid qui induit une vasoconstriction importante.

L'adaptation à l'altitude des tibétains

L'enzyme PHD2 des Tibétains a une activité plus importante que l'enzyme PHD2 « classique », caractéristique de la très grande majorité des populations mondiales, lorsque l'oxygénation des cellules est basse. Ainsi, l'enzyme PHD2 des tibétains reste active même lorsque l'oxygénation est très faible, ce qui entraîne la dégradation du facteur de transcription HIF-2 α et donc interdit l'augmentation du taux sanguin d'EPO, d'où l'absence de polyglobulie chez ces populations d'altitude.

Cependant, il faut aussi tenir compte du gène EPAS1 qui est lui aussi spécifique aux tibétains et qui contribue à leur adaptation à l'altitude. Trois hypothèses concernant ce gène sont alors possibles :

- Le gène EPAS1 est moins exprimé chez les tibétains que dans les autres populations.
- Le facteur de transcription HIF-2 α stimule moins efficacement la production d'érythropoïétine
- Le facteur de transcription HIF-2 α est plus facilement dégradé chez les tibétains que dans les autres populations humaines.

Les mutations caractéristiques du gène EPAS1 des tibétains ne portent que sur les introns et n'affectent aucune séquence codante et donc infirment les deux premières hypothèses. Les mutations dans les introns pourraient affectées l'épissage du gène et ainsi conférer l'action particulière du facteur de transcription HIF-2 α des tibétains.

Dénisoviens et relations avec les néandertaliens et les hommes modernes

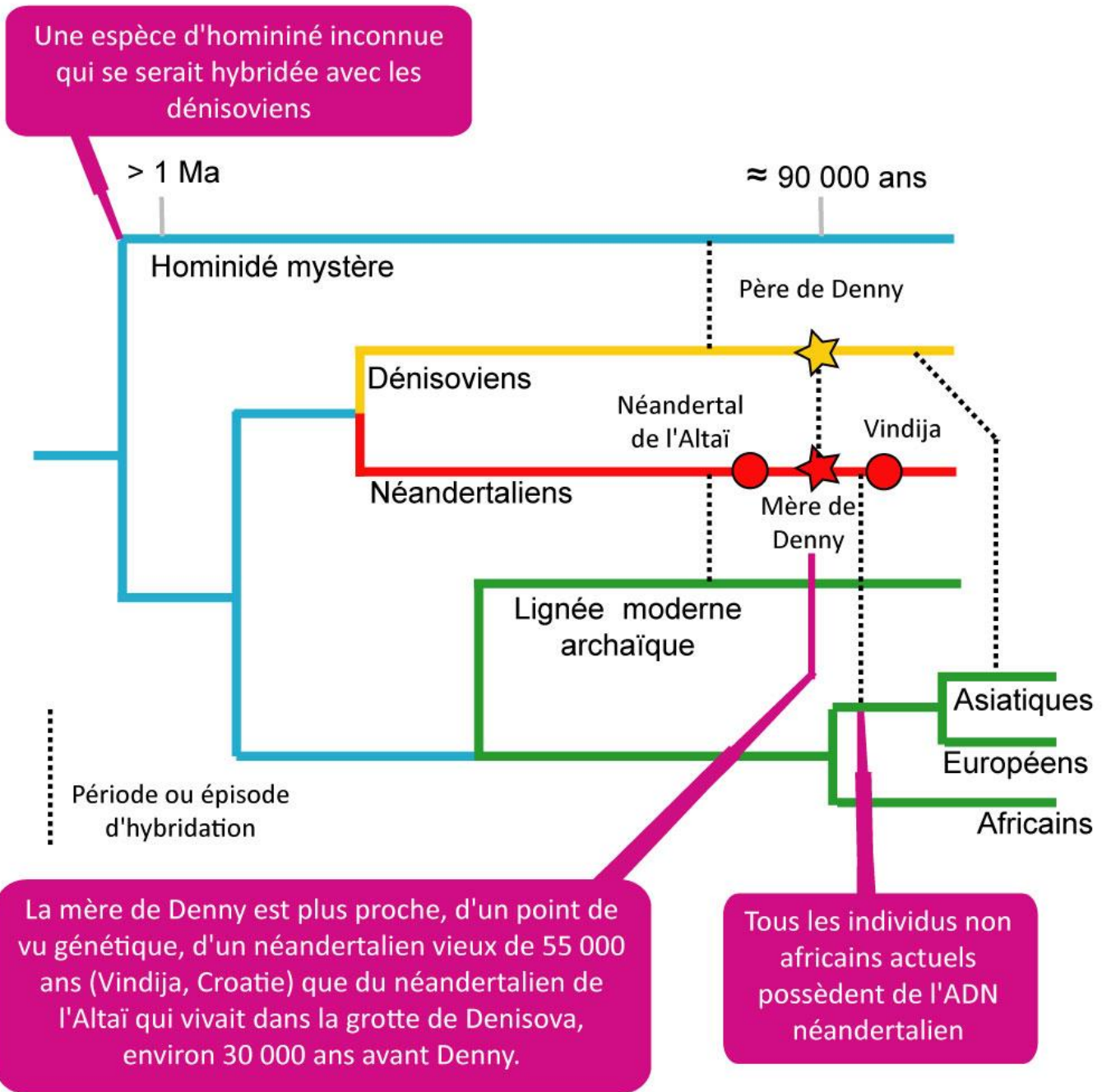


Figure 47 : Les relations entre néandertaliens et denisoviens (Homines.com/ Voisin)

ADN néandertalien

Tableau 8 : Les différents spécimens néandertaliens dont l'ADN a été séquencé au moins partiellement, jusqu'en 2012. *ADNmt* : ADN mitochondrial et *ADNn* : ADN nucléaire.

Fossiles	Origine	Datation	Type d'ADN	Gènes
El Sidron 1252	Espagne	48 000 ans	ADNmt / ADNn	MC1R
El Sidron 1253	Espagne	48 000 ans	ADNmt / ADNn	ABO, TAS2R38, FOXP2
El Sidron 1351	Espagne	48 000 ans	ADNmt / ADNn	ABO, FOXP2
El Sidron 441	Espagne	48 000 ans	ADNmt	
Engis 2	Belgique	35 000 ans	ADNmt	
Feldhofer 1	Allemagne	42 000 ans	ADNmt	
Feldhofer 2	Allemagne	42 000 ans	ADNmt	
La Chapelle-aux-Saints	France	45 000 ans	ADNmt	
Les Rochers-de-Villeneuve	France	45 200 ans	ADNmt	
Mezmaiskaya	Russie	29 000 ans	ADNmt	
Monte Lessini	Italie	34 000 ans	ADNmt / ADNn	MC1R
Okladninov	Sibérie	40 000 ans	ADNmt	
Scladina	Belgique	100 000 ans	ADNmt	
Teshik-Tash	Ouzbekistan	45 000 ans	ADNmt	
Vindija 33.25	Croatie	38 000 ans	ADNmt / ADNn	
Vindija 75	Croatie	38 000 ans	ADNmt	
Vindija 77	Croatie	38 000 ans	ADNmt	
Vindija 80	Croatie	38 000 ans	ADNmt / ADNn	
Vindija 33.26	Croatie	38 000 ans	ADNn	

Industrie Levallois – Modèles évolutifs

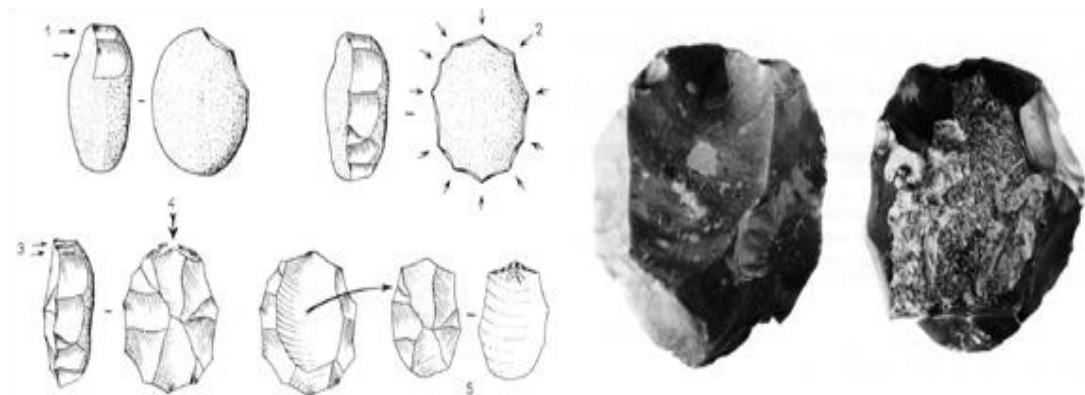
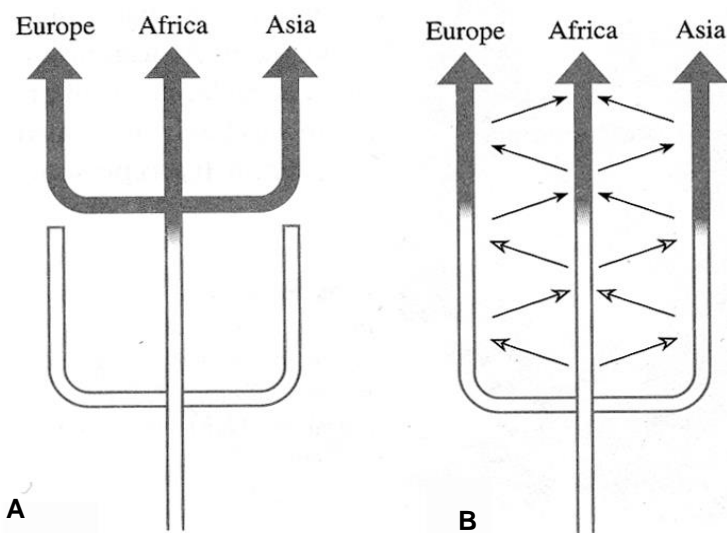


Figure 48 : Le débitage Levallois (d'après Piel-Despruisseaux, 1990).



A : Modèle de l'Ève Africaine
B : Modèle multirégional

Figure 49 : Les deux modèles de l'apparition des hommes modernes (Lewin, 1998)

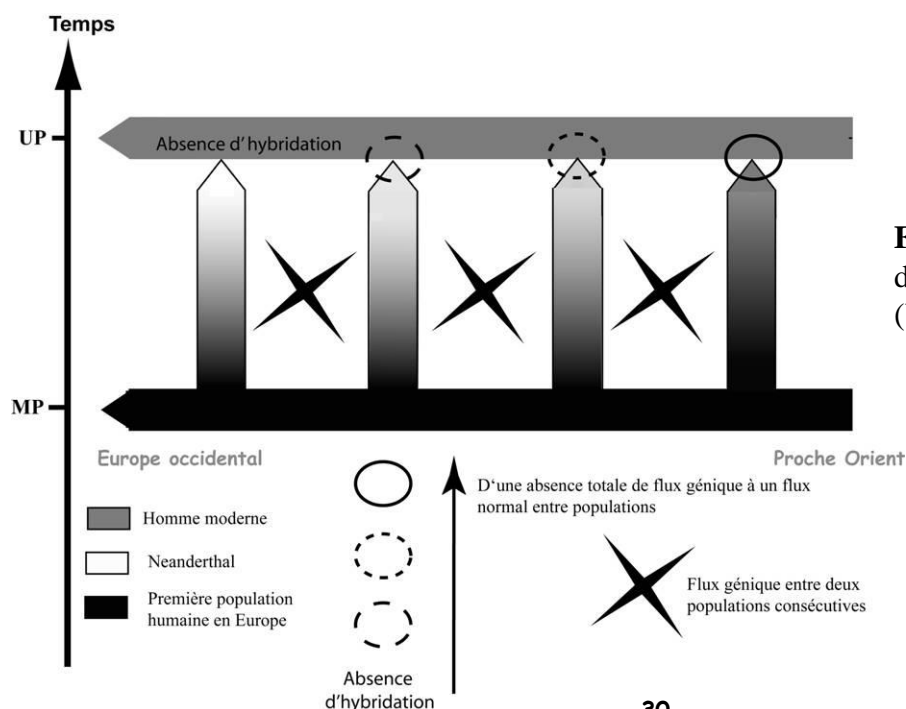
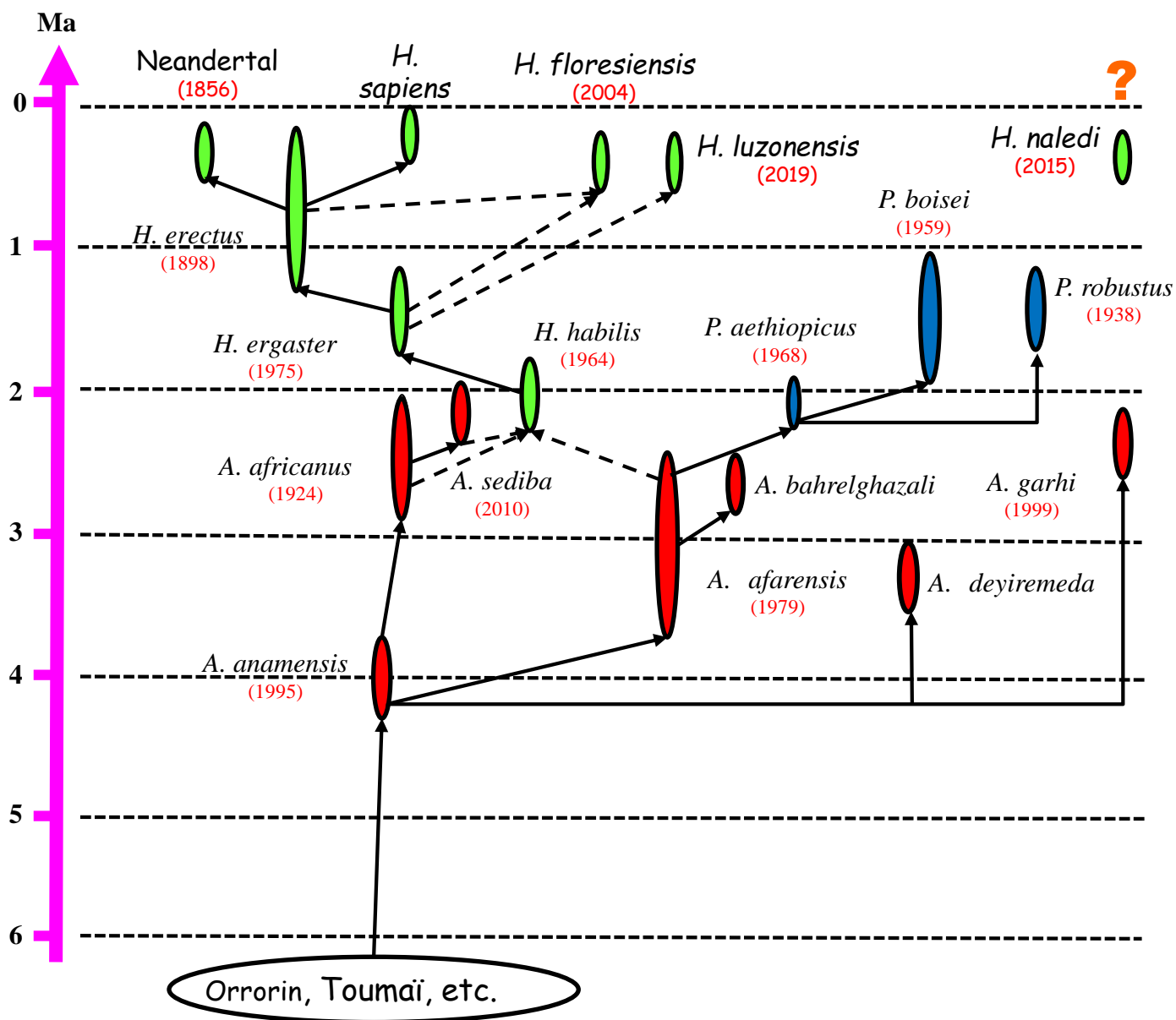


Figure 50 : La spéciation par distance et les Néandertaliens (Voisin, 2006)

UP : Paléolithique supérieur
 MP : Paléolithique moyen



? : Comment cette nouvelle espèce se branche t'elle aux autres ? Il n'y a pas de réponses pour l'instant.

(1999) : Année de publication

A : Australopithecus

→ Relation "certaine"

H : Homo

--> Relation probable

P : Paranthropus

Figure 51 : Phylogénie probable des hominidés (d'après Lieberman, 2001 & Lahr, 2004, réajusté avec *A. sediba*, *H. naledi* (Berger *et al* 2010, 2015), Denisova (Reich *et al* 2010) et *A. deyiremeda* (Haile-Selassie *et al* 2015)). Ceci est un arbre simplifié. En effet, les Kenyanthropes ne sont pas considérés ici car ils sont maintenant considérés comme étant des *Australopithecus afarensis*. Les *Homo erectus* présentés ici comprennent toutes les espèces comme *Homo heidelbergensis*, *Homo antecessor*, etc

ANNEXES

Annexe 1 : *Systématique des grands singes*

Annexe 2 : *Locomotion chez les Primates*

Annexe 3 : *Nomenclature chromosomique*

Annexe 4 : *Étude d'association pangénomique*

Annexe 5 : *Les SNP (Single Nucleotide Polymorphism)*

Annexe 6 : *Qu'est-ce que le Paléolithique ?*

Annexe 7 : *Bibliographie succincte*

ANNEXE 1 : Taxonomie des grands singes : Les Gibbons (1)

La taxonomie des gibbons est depuis longtemps source de vifs débats. Actuellement il y a 4 genres et 20 espèces.

Tableau A1-1 : Caractéristiques des Gibbons (*Hylobates*) (d'après Mittermeier et al., 2013 et Fan et al., 2017)).

Genre	Espèce	Nom vernaculaire	Nb chromosome	Masse	Pays
<i>Hoolock</i>	<i>H. hoolock</i>	Gibbon hoolock	38	6 à 9 kg	Inde, Bangladesh, Birmanie, Chine
	<i>H. tianxing</i>	Gibbon tianxing	38	6 à 9 kg	Chine, Birmanie
	<i>H. leuconedys</i>	Gibbon de Groves	38	6 à 9 kg	Inde, Birmanie, Chine
<i>Hylobates</i>	<i>H. agilis</i>	Gibbon agile	44	4,5 à 8 kg	Péninsule malaise, Sumatra
	<i>H. albibarbis</i>	Gibbon à barbe blanche	44	5 à 7 kg	Bornéo
	<i>H. alossii</i>	Gibbon de Kloss	44	4,5 à 8 kg	Îles Mentawai (face à Sumatra)
	<i>H. lar</i>	Gibbon à mains blanches	44	4 à 7,5 kg	Chine, Thaïlande, Laos, Birmanie, Malaisie, Sumatra
	<i>H. moloch</i>	Gibbon cendré	44	6 kg	Java
	<i>H. muelleri</i>	Gibbon de Müller	44	4,5 à 7 kg	Bornéo
	<i>H. abbotti</i>	Gibbon d'Abbott	44	4,5 à 7 kg	Bornéo
	<i>H. funereus</i>	Gibbon de Geoffroy	44	5 à 6,4 kg	Bornéo
	<i>H. pileatus</i>	Gibbon à bonnet	44	6 à 10 kg	Thaïlande, Laos, Cambodge
<i>Nomascus</i>	<i>N. concolor</i>	Gibbon noir	52	4,5 à 9 kg	Chine, Viet Nam, Laos
	<i>N. nasutus</i>	Gibbon du Tonkin	52	Aucune donnée	Frontière sino-vietnamienne
	<i>N. hainanus</i>	Gibbon de Hainan	52	5,5 à 10 kg	Île de Hainan (Chine)
	<i>N. annamensis</i>	Gibbon annamite	52	7 kg	Laos, Viet Nam, Cambodge
	<i>N. leucogenys</i>	Gibbon à joues blanches	52	5 à 6 kg	Chine, Laos, Viet Nam
	<i>N. siki</i>	Gibbon siki	52	6 à 8 kg	Laos, Viet Nam
	<i>N. gabriellae</i>	Gibbon de Gabrielle	52	6 kg	Viet Nam, Cambodge
<i>Symphalangus</i>	<i>S. syndactylus</i>	Siamang	50	9 à 13 kg	Sumatra, Péninsule malaise

ANNEXE 1 : Taxonomie des grands singes : Les Gibbons (2)

Remarques :

- La taxonomie des gibbons est depuis longtemps source de vifs débats. Actuellement, les progrès dans l'écologie, de l'éthologie ainsi que ceux sur la morphométrie et la génétique ont permis de valider les 4 genres (parfois considérés comme des sous-genres) définis auparavant (seul le nom de genre « *Bunopithecus* » est invalide pour les espèces actuelles et remplacé par « *Nomascus* ») et de déterminer 20 espèces. Le nombre d'espèces a donc augmenté par rapport aux années 80 – 90 et a finalement remis à l'ordre du jour des espèces décrites au cours du XIX^e siècle.
- Cependant deux espèces ont été décrites récemment : *Nomascus annamensis* (en 2010) et *Hoolock tianxing* (2017).
- Il n'y a pas eu d'extinction d'espèce de Gibbon depuis le XVII^e siècle. Les écrits historiques et la découverte d'une nouvelle espèce dans une tombe vieille de 2200 ans montrent que diverses espèces de gibbons existaient à l'Holocène en Chine et ce plus au Nord que la répartition actuelle des Hylobatidés. Ces disparitions sont dues essentiellement à la déforestation.
- Les gibbons vivent dans les canopées des forêts tropicales du Sud-Est asiatiques et ne descendent que très rarement au sol.
- Les gibbons sont frugivores exclusifs, à l'exception des Siamangs et des gibbons du genre *Nomascus* qui complètent leur alimentation par de jeunes feuilles quand les fruits sont temporairement peu nombreux.
- Les gibbons sont de masses et de tailles assez semblables, à l'exception des Siamangs qui atteignent les 13 kg pour presque 1 m de haut.

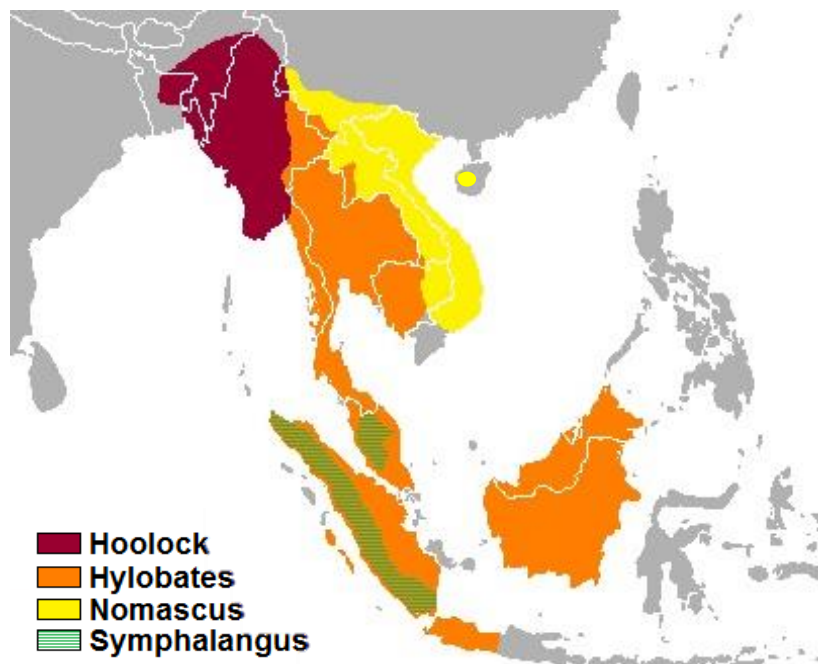


Figure A1-1 : Répartition des 4 genres de Gibbons (Wikipedia)

ANNEXE 1 : Taxonomie des grands singes : les Orangs-outans

Tableau A1-2 : Masse corporelles longueur totale, nombre de chromosomes et localisation des Orangs-outans (d'après Mittermeier et al., 2013 et Nater et al., 2017)

Groupe	Espèce	Masse	Longueur Tête + corps	Nombre de chromosomes	Région
Orang-outan	<i>Pongo abelii</i>	30 – 100 kg	85 – 100 cm	48	Sumatra
	<i>Pongo tapanuliensis</i>	Aucune donnée	110 – 140 cm	48	Sumatra
	<i>Pongo pygmaeus</i>	30 – 80 kg	70 – 100 cm	48	Bornéo

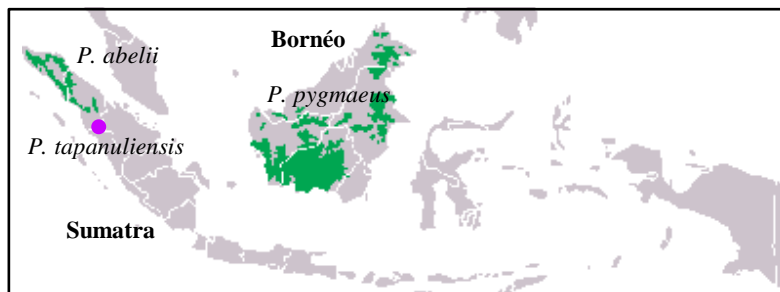


Figure A1-2 : Aire de répartition des Orangs-outans (Wikipedia)

Remarques :

- L'espèce *Pongo tapanuliensis* a été découverte en 2017. Elle est à l'extrême Sud de l'aire de répartition de *Pongo abelii*, sans connexion spatiale. L'espèce la plus proche de *Pongo tapanuliensis* n'est pas *Pongo abelii* mais *Pongo pygmaeus* (figure A1-3). L'espèce *Pongo tapanuliensis* n'a été découverte que récemment car elle est constituée d'une unique population de moins de 800 individus, localisée dans une région très difficile d'accès.
- *Pongo abelii* est l'espèce d'orang-outan présentant le dimorphisme sexuel le plus important et ne comprend aucune sous-espèce.
- Il existe 3 sous-espèces de *Pongo pygmaeus* : *P. p. pygmaeus*, *P. p. morio* et *P. p. wurmbii*.

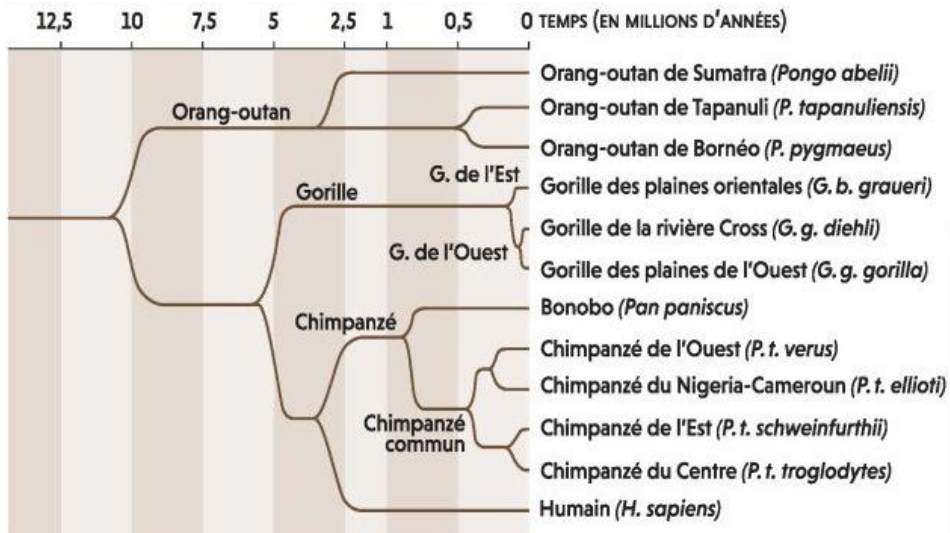


Figure A1-3 : Phylogénie des grands singes. Notez la relation étonnante entre *P. pygmaeus* et *P. tapanuliensis* (Le Guyader, 2018)

ANNEXE 1 : Taxonomie des grands singes : les Gorilles

Tableau A1-3 : Caractéristiques des gorilles ; **Chrm** : nombre de chromosomes (d'après Mittermeier et al., 2013)

Groupe	Espèce	Nom vernaculaire	Masse	Hauteur debout	Chrm	Pays
Gorille	<i>Gorilla beringei beringei</i>	Gorille de l'Est ou des Montagnes	♂ 120 – 209 kg	159 – 196 cm	48	RD du Congo (Zaïre), Ouganda, Rwanda
			♀ 60 – 98 kg	130 – 150 cm		
	<i>Gorilla gorilla gorilla</i>	Gorille de l'Ouest ou des plaines	♂ 145 – 191 kg	138 – 180 cm	48	Cameroun, République Centre Africaine, Guinée équatoriale, Gabon, République du Congo
			♀ 57 – 73 kg	109 - 152 cm		

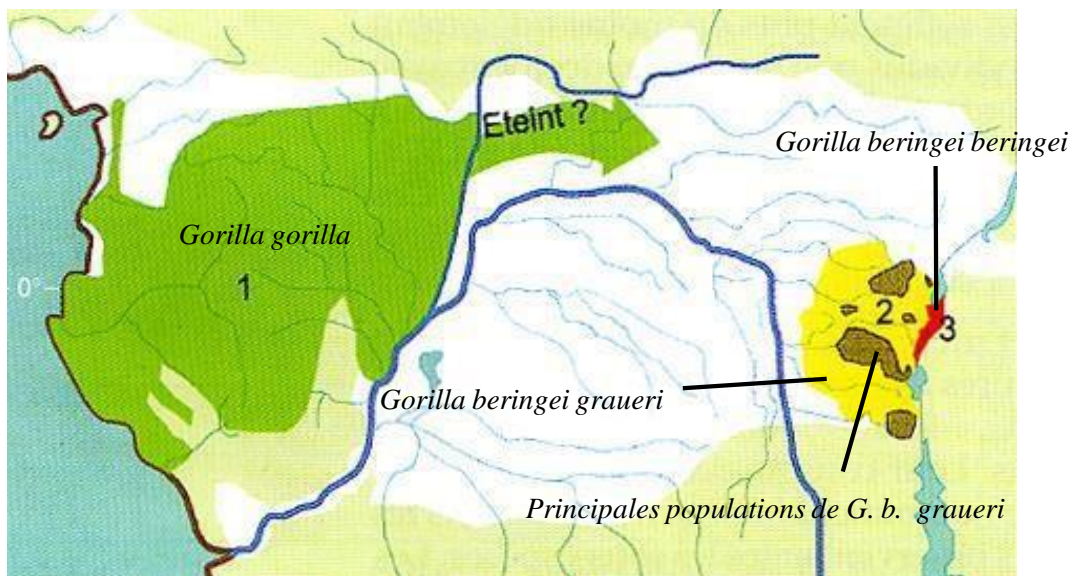


Figure A1-4 : Aire de répartition des Gorilles (Gautier-Hion, 1999)

Remarques :

- Il n'y a que deux espèces de gorille : *Gorilla gorilla* et *Gorilla beringei*.
- L'espèce *Gorilla gorilla* est constituée deux sous-espèces : *G. g. gorilla* et *G. g. diehli*.
- L'espèce *Gorilla beringei* est constituée elle aussi deux sous-espèces : *G. b. beringei* et *G. g. graueri*. Cette dernière sous-espèce a, pendant un temps, été considérée comme une espèce à part entière.

ANNEXE 1 : Taxonomie des grands singes : les Chimpanzés

Tableau A1-4 : Caractéristiques des chimpanzés ; Nb chrn : nombre de chromosome
(d'après Mittermeier et al., 2013)

Espèce	Variations	Longueur Tête + corps	Nb de chrn	Répartition
<i>Pan paniscus</i> (Bonobo, Chimpanzé nain)	♂ 36 – 43 kg ♀ 26 – 36 kg	73 – 83 cm 70 – 76 cm	48	République Démocratique du Congo (Zaïre)
<i>Pan troglodytes</i> (Chimpanzé commun)	♂ 28 – 70 kg ♀ 20 – 50 kg	77 – 96 cm 70 - 91 cm	48	Cameroun, Centre Afrique, Guinée équatoriale, Gabon, Congo, Zaïre

Remarques :

- Depuis la découverte des Bonobos en 1933, la taxinomie des Chimpanzés se limite à deux espèces : *Pan troglodytes* et *Pan paniscus*.
- L'espèce *Pan paniscus* ne comprend aucune sous-espèce.
- L'espèce *Pan troglodytes* est constituée de 4 sous-espèces : *P. t. troglodytes*, *P. t. schweinfurthii*, *P. t. verus* et *P. t. ellioti* (anciennement *vellerosus*).
- La sous-espèce *P. t. verus* est considérée par certain comme une espèce indépendante car elle se serait séparée des autres bien avant mais surtout par son comportement qui présente de nombreuses particularités. En effet, les individus de cette espèces dorment parfois dans des grottes, ils réalisent des lances en bois et se déplacent de nuit.

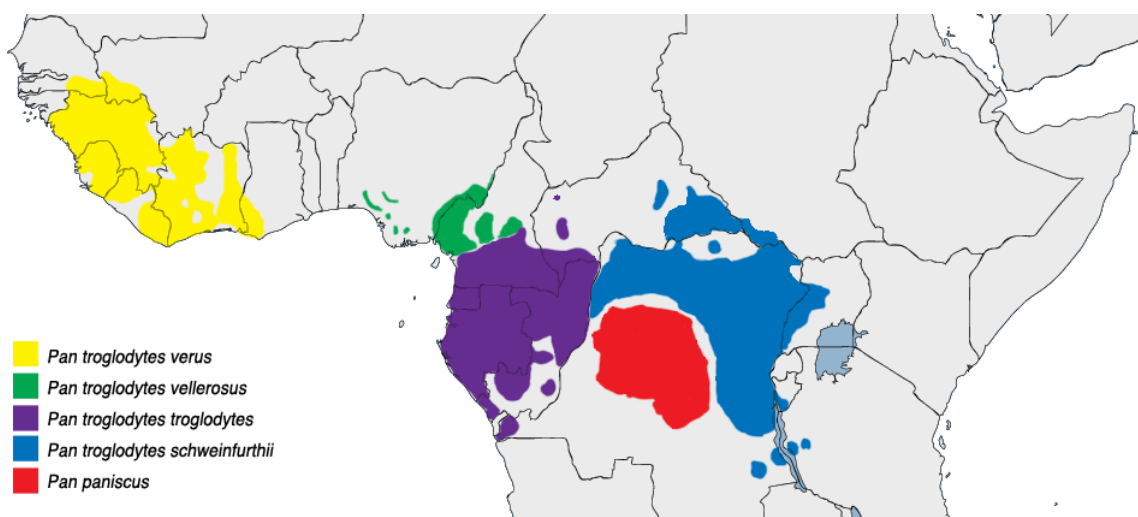


Figure A1-5 : Aire de répartition de *Pan paniscus* (en rouge) et des différentes sous-espèces de *Pan troglodytes* (wikipedia)

ANNEXE 2 : La locomotion des grands singes

Les modes locomoteurs des grands singes sont variés et dépendent du substrat, des individus et de l'espèce. Cependant, des modes locomoteurs dominants ont pu être déterminé pour chaque espèce.

Les Gibbons (Genre *Hylobates*, Figure A2-1)

Les gibbons sont caractérisés par des membres supérieurs très longs, nettement plus que les inférieurs. Ainsi, le mode locomoteur dominant des gibbons est la brachiation (Figure A1-2), c'est-à-dire que l'individu se déplace sous les branches en pendulant de bras en bras. Il y a deux types de brachiation : une lente (figure A1-2) où une main est toujours en lien avec le support et une rapide où, pendant un instant, l'animal n'a plus aucun contact avec le support. Lorsque les gibbons se déplacent à l'aide de leurs membres inférieurs ils deviennent bipèdes (mais cela reste occasionnel) car la longueur de leurs membres supérieurs leur interdit toute locomotion quadrupède. Les gibbons descendent que très rarement au sol et pratiquent la bipédie sur les branches.



Figure A2-1 : *Hylobates lar* (Rowe, 1995)



Figure A1-2 : La brachiation ou le déplacement suspendu par les bras.

Les Orangs outans (Genre *Pongo*, Figure A2-3)

Les orangs outans passent l'essentiel de leur temps dans les arbres et ne descendent au sol que très rarement. Ils passent d'arbre en arbre par les branches. En revanche, lorsque les Orangs outans sont au sol, ils se déplacent à quatre pattes par « fist-walking ». C'est-à-dire que la main repose sur le poing (sur les 1^{ères} phalanges) et le pied est plantigrade. Dans les arbres, leur poids, jusqu'à 100 kg pour les mâles, font que ces animaux se déplacent en utilisant leur quatre « mains ». Ils ne pratiquent pas de brachiation.



Figure A2-3 : *Pongo pygmaeus* (Voisin 2006)

Les Chimpanzés (Genre *Pan*) et les Gorilles (Genre *Gorilla*, Figure A2-4)

Les chimpanzés sont arboricoles, mais se déplacent fréquemment au sol. Ils passent le plus souvent d'arbre en arbre en redescendant au sol. Une fois au sol, les chimpanzés pratiquent le « knuckle-walking » (Figure A2-4). C'est-à-dire qu'ils se déplacent en prenant appui sur les 2^{èmes} phalanges de la main et le pied est plantigrade (Figure A2-5). Dans les arbres, ils peuvent pratiquer la brachiation mais beaucoup moins fréquemment que les gibbons.

Les Gorilles se déplacent essentiellement au sol, surtout les mâles qui grimpent très peu à cause de leur masse imposante, contrairement aux femelles et surtout aux jeunes. Au sol ils se déplacent eux-aussi par « knuckle-walking ».

D'autres espèces, éloigné des Primates, ont aussi développé le knuckle-walking. C'est le cas des fourmiliers par exemple (Ordre des Xénarthres) car les longues griffes présentes sur leurs membres antérieurs les empêchent de poser la main à plat sur le sol.

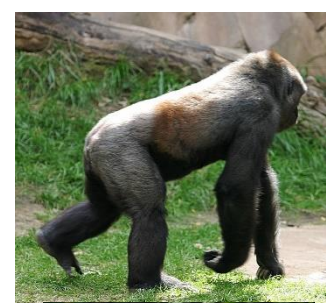


Figure A2-4 : *Gorilla gorilla* et *Pan troglodytes* (wikipedia) se déplaçant par knuckle-walking.



Figure A2-5 : Position de la main de chimpanzé lors du knuckle walking (A : wikipedia , B : Cartmill & Smith 2009)

ANNEXE 3 : Nomenclature chromosomique

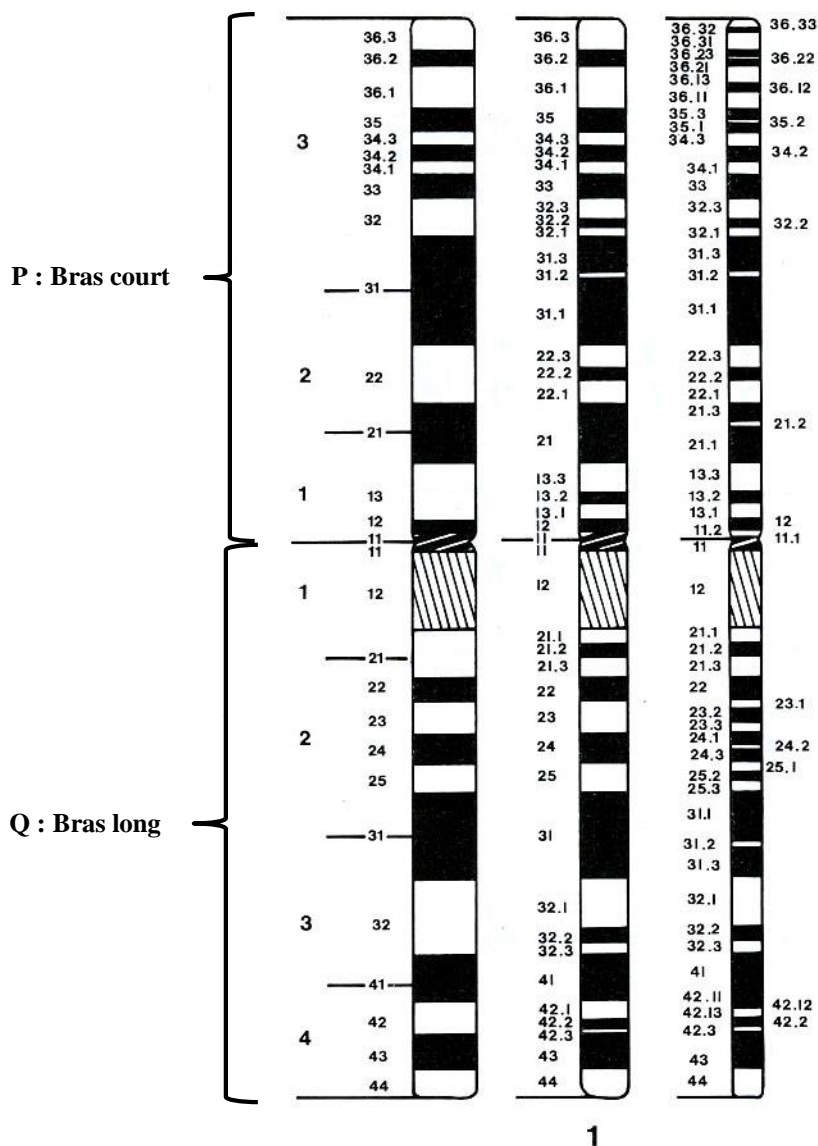


Figure A3-1 : Exemple de nomenclature internationale sur le chromosome 1 humain. Trois stades de résolution ont été présentés. Chaque bras est divisé en bandes et sous-bandes. Ainsi la 3^{ème} bande noire en partant du haut (chromosome de gauche) est désignée ainsi : 1p34.2 (1 correspond au chromosome, p au bras court, 3 à la 3^{ème} bande, 4 à la sous-bande n°4 et 2 à la 2^{ème} subdivision de la 4^{ème} sous-bande (d'après de Grouchy, 1986).

Remarque : pour obtenir un caryotype, des cellules de lymphocytes ou de fibroblastes sont mises en culture. Les mitoses sont bloquées en métaphase par de la colchicine. Les chromosomes sont ensuite dispersés dans le noyau par choc hypotonique puis fixés par une solution alcool-acide acétique et étalés sur lames. Ces préparations sont ensuite colorées selon différentes techniques de marquages qui permettent d'obtenir les bandes Q, R, G, C, etc.

ANNEXE 4 : Étude d'association pangénomique

Une étude d'association pangénomique (en anglais *genome-wide association study*, GWAS) est une analyse de nombreuses variations génétiques chez de nombreux individus, afin d'étudier leurs corrélations avec des traits phénotypiques, en particulier des pathologies ou des sensibilités à des pathologies.

Ces études se concentrent généralement sur les associations entre les SNP et des phénotypes. Les études portent actuellement surtout sur les maladies génétiques humaines. Une GWAS est appliquée sur l'entièreté du génome, ce qui permet d'obtenir une vision globale de la variance expliquée pour des traits phénotypiques contrôlés par plusieurs gènes. Néanmoins, les GWAS ne donnent pas une relation de causalité du SNP à son caractère mais renseignent plutôt sur les variants corrélés avec ce trait.

Les études d'association pangénomique nécessite des milliers d'individus qui fourniront l'ADN nécessaire à l'étude. Ensuite deux groupes seront comparés : un groupe témoin en bonne santé et un groupe comprenant les individus affectés par une pathologie. La comparaison entre les deux groupes se fait à partir des SNPs.

Pour chacun de ces SNPs, il est étudié si la fréquence de l'allèle est significativement modifiée entre le groupe cas et le groupe témoin. Ceci est calculé grâce à un Odds ratio qui est le rapport de deux cotes, qui sont les chances de maladie pour les individus ayant un allèle spécifique et les chances de maladie pour les individus qui n'ont pas ce même allèle. Lorsque la fréquence de l'allèle dans le groupe cas est beaucoup plus élevée que dans le groupe témoin, le rapport de cotes est supérieur à 1, et vice versa.

Les résultats sont souvent présentés sous forme d'un diagramme de Manhattan. C'est un diagramme de Manhattan est un nuage de points, avec les coordonnées génomiques affichées en abscisses et le logarithme négatif de la valeur P de l'association pour chaque SNP affiché en ordonnées. Ainsi chaque point du diagramme représente un SNP. Du fait que les associations les plus fortes ont les plus petites valeurs de P leurs logarithmes négatifs seront les plus grands. Donc lorsque la valeur p est très petite (donc significative), le point sera très élevé (wikipedia).

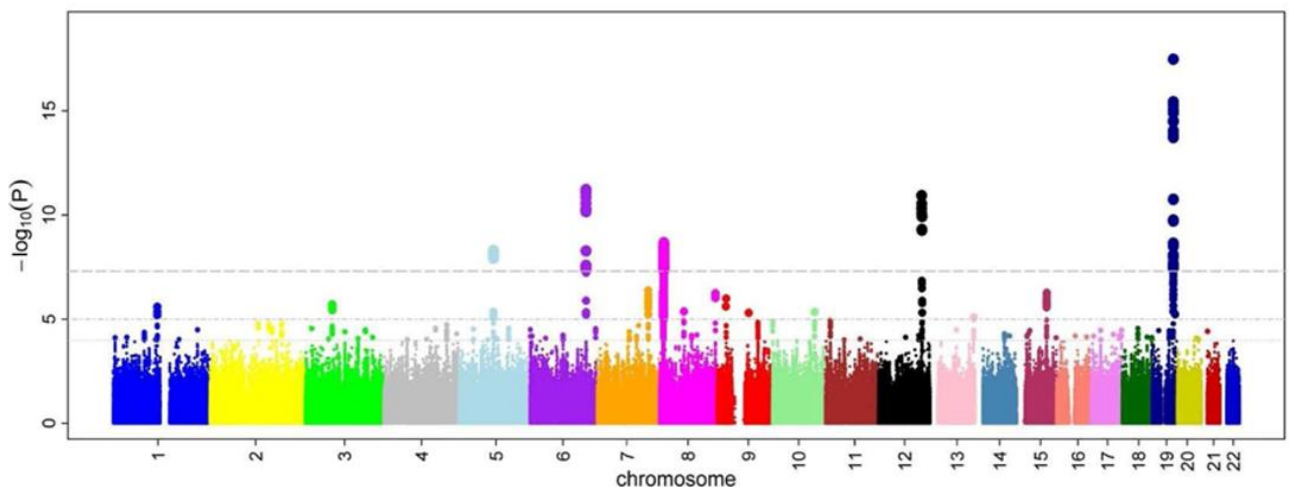


Figure A4-1 : Un graphique de Manhattan montrant des variants génétiques se trouvant le plus souvent chez des individus ayant des constrictions dans les petits vaisseaux sanguins (au-dessus des pointillés). Chaque point représente un SNP, l'axe des abscisses indiquent l'emplacement génomique et l'axe des ordonnées indiquent le niveau d'association (wikipedia).

Annexe 5 : Les SNP (*Single Nucleotide Polymorphism*)

Le polymorphisme nucléotidique (PN), ou polymorphisme d'un seul nucléotide (PSN) et *Single Nucleotide Polymorphism* (SNP) en anglais, correspond à la variation d'une seule paire de bases du génome entre individus d'une même espèce. La mutation doit être précisément située dans le génome et apparaître avec une fréquence de plus de 1 % au sein d'une population pour être caractérisée comme SNP. Ces variations sont très fréquentes (Tableau A5-1).

Les SNP représentent 90 % de l'ensemble des variations génétiques humaines et deux SNPs sur trois substituent la cytosine avec la thymine (Figure A5-1).

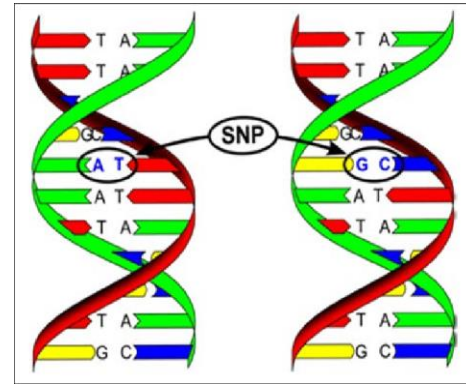


Figure A5-1 : Un SNP.

Les SNP expliquent une grande partie de la sensibilité différentielle entre individus d'une même espèce à diverses maladies, comme la drépanocytose, la β -thalassémie, etc. La manière dont nous répondons aux traitements sont aussi des manifestations de cette variation génétique.

Les SNP peuvent se retrouver dans toutes les parties du génome tels que les exons, les introns et les régions intergéniques. Certains SNP n'auront aucune conséquence alors que d'autres en auront en modifiant les protéines finales, en agissant sur l'épissage et les séquences régulatrices ou encore sur l'ARN non codant.

Tableau A5-1 : Nombre de SNP sur les chromosomes humains (Wikipedia et *Ensemble Genome Browser* (<https://grch37.ensembl.org/index.html>))

Chromosome	Nombre de paires de base	SNPs	
		Nombre total de SNPs	Espacement moyen entre deux SNPs
1	248 956 422	738 942	337
2	242 193 529	706 151	343
3	198 295 559	575 050	345
4	190 214 555	560 411	339
5	181 538 259	522 234	348
6	170 805 979	587 079	291
7	159 345 973	489 908	325
8	145 138 636	432 757	335
9	138 394 717	449 980	308
10	133 797 422	473 419	283
11	135 086 622	459 660	294
12	133 275 309	430 976	309
13	114 364 328	333 541	343
14	107 043 718	268 509	399
15	101 991 189	242 274	421
16	90 338 345	281 401	321
17	83 257 441	239 216	348
18	80 373 285	?	?
19	58 617 616	186 986	313
20	64 444 167	269 648	239
21	46 709 983	131 740	355
22	50,818,468	169 471	300
X	156,040,895	320 997	486
Y	57,227,415	?	?

ANNEXE 6 (1/2) : Qu'est ce que le Paléolithique ?

INTRODUCTION

L'histoire humaine est découpée en deux grandes parties : la Préhistoire et l'Histoire. Cette dernière débutant avec l'apparition de l'écriture en Mésopotamie il y a 3300 ans avant J.C.

La préhistoire, qui débute avec les 1^{ers} représentant de la lignée humaine (soit vers 4,4 Ma), est découpée en un Paléolithique démesuré et un Néolithique beaucoup plus court. Ces termes, définis au XIX^e siècle, reposaient sur l'aspect de l'outil en pierre. La validité de ces deux périodes ont depuis été confirmée suite à de nombreuses études portant, notamment, sur le mode de subsistance ainsi que l'organisation sociale de ces populations passées. Plus récemment, une période intermédiaire entre le Néolithique et le Paléolithique a été définie : le Mésolithique. Cette période n'est cependant pas présente par tout.

Le Paléolithique est la première et la plus longue période de la Préhistoire, presque contemporaine du Pléistocène, durant laquelle les humains sont tous des chasseurs-cueilleurs. Ils sont nomades, se déplaçant au gré des saisons en fonction des ressources alimentaires disponibles.

Le Paléolithique commence avec l'apparition des 1^{ers} outils (vers 3,3 Ma) et se termine avec l'apparition de l'écriture en Mésopotamie (vers 3300 ans avant J.C.). Le Paléolithique correspond donc à presque 99 % de l'histoire humaine.

Le Paléolithique est donc subdivisé en trois ou quatre grandes périodes, correspondant à de grandes évolutions culturelles et techniques : le Paléolithique archaïque, le Paléolithique inférieur, le Paléolithique moyen et le Paléolithique supérieur.

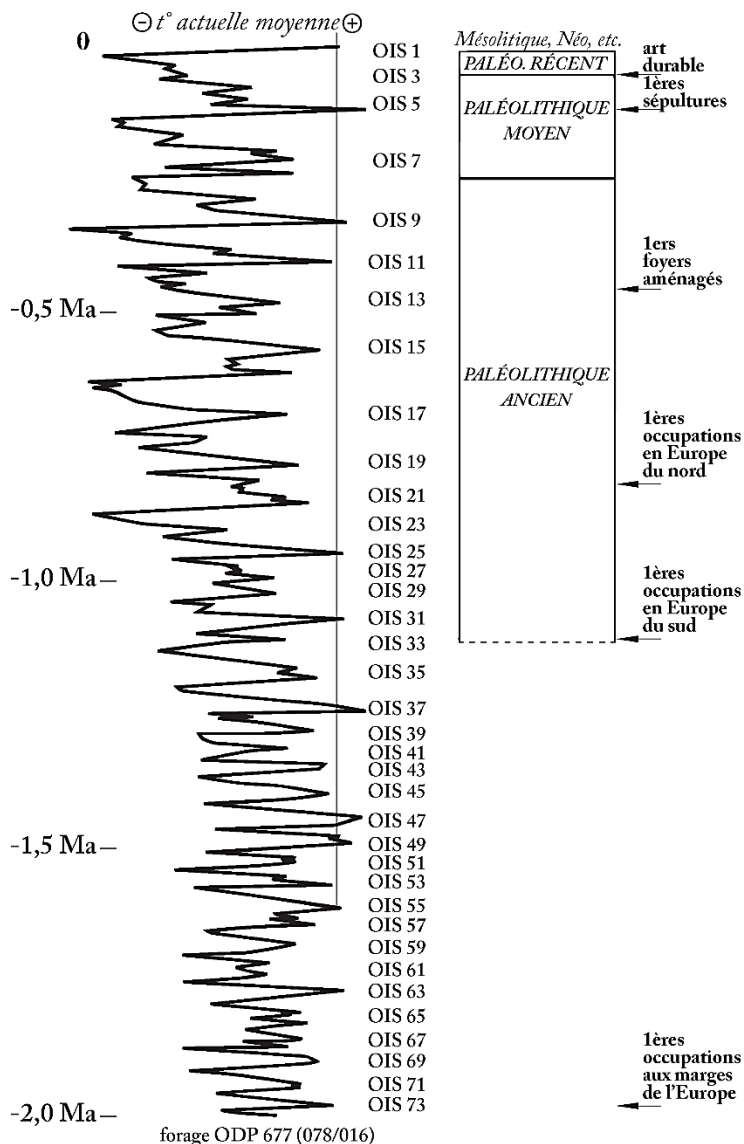


Figure A6-1 : Stade isotopique de l'oxygène (OIS) et subdivision du Paléolithique en Europe (Stade isotopique impaire : périodes climatiques tempérées et stade isotopique paire : périodes climatiques froides) (Valentin, 2011).

ANNEXE 6 (2/2) : Qu'est ce que le Paléolithique ?

LES SUBDIVISIONS DU PALÉOLITHIQUE

***Le Paléolithique archaïque** (ce dernier ne fait pas encore consensus) de 3,3 Ma à 250 Ka

- Seuls le Lomekwien et l'Oldowayen sont connues ; ce sont des industries très frustes.

***Le Paléolithique inférieur** de 250 Ka à 45 Ka.

- De nombreuses industries apparaissent, telles que l'Acheuléen ou le Tayacien
- L'industrie est plus complexe avec l'apparition des bifaces et des hachereaux.
- Nombreuses alternances de périodes froides et tempérées (cycles glaciaires).
- Maîtrise du feu.

***Le Paléolithique moyen** de 250 Ka à 40 Ka

- Les industries se font surtout sur éclats et parfois sur lame ; en d'autres termes, avec un nucléus on obtient de très nombreux outils contre un seul au Paléolithique inférieur.
- Apparaît alors le Moustérien, le Micoquien, l'Atérien, etc.
- Premières sépultures au Proche-Orient il y a 115 000 ans (site Es Skhul, *Homo sapiens*).
- Premières manifestations esthétiques en Afrique avec des blocs ou os gravés et des coquillages percés (*Homo sapiens* il y a près de 100 000 ans en Afrique du Sud et au Maroc).
- Deux cycles glaciaires uniquement.

***Le Paléolithique supérieur** de 40 Ka à 12 Ka (avec la fin de la dernière glaciation)

- L'industrie est plus sur lames que sur éclat et devient très différenciée (Aurignacien, Solutréen, Jerzmanowicien, etc.) à la fois dans l'espace et dans le temps.
- Développement de l'art pariétal (Grottes de Lascaux, Cosquer, Chauvet, etc.) et de l'art mobilier figuratif (Vénus gravettienne).
- 1^{ères} domestication du chien pour la chasse.
- Seul *Homo sapiens* existe encore sur la planète, sauf peut être au début du Paléolithique supérieur dans quelques zones refuges.
- Correspond au dernier cycle glaciaire.

REMARQUES GÉNÉRALES

Les outils du Paléolithique connus sont en très grande majorité des outils de pierre taillée, mais des outils en os sont également connus, surtout au Paléolithique supérieur. Le bois est exceptionnellement conservé mais devait être utilisé fréquemment. L'utilisation des métaux n'apparaît qu'après le Néolithique. Au Paléolithique supérieur, la céramique est parfois employée pour réaliser quelques statuettes mais son utilisation pour la poterie ne se généralisera qu'au Néolithique.

Le Paléolithique est caractérisé par une économie de prédation. En d'autres termes, les humains de cette époque sont des chasseurs-cueilleurs et ne connaissent donc ni l'agriculture, ni l'élevage, qui définiront le Néolithique. Cependant le loup a été domestiqué de nombreuses fois bien avant le Néolithique et cela fait du chien la première espèce animale issue de la domestication d'une espèce sauvage (les chiens actuels sont issus de loups domestiqués au Néolithique). Cette domestication a été faite pour le seul usage de la chasse, et seulement au Paléolithique supérieur, et n'avait donc pas un but de production alimentaire comme le seront les animaux issus des domestications néolithiques.

ANNEXE 7 : Bibliographie succincte

Aujourd'hui, l'essentiel de la littérature de niveau universitaire est en anglais en particulier en ce qui concerne les ouvrages de synthèse. Les revues comme *Pour la Science* et *La Recherche* sont de bonnes qualités mais n'offrent le plus souvent que des mises à jour (passionnantes) sur des points bien particuliers.

Ouvrages

- Berillon G. & Marchal F.** 2005, Les multiples bipédie. *Pour la Science*, 330, 76-83
- Cartmill M & Smith F.H.** 2009, *The Human lineage*. Wiley-Blackwell, Hoboken, New Jersey, 609 p. **Très complet !** (mais commence à dater)
- Churchill S.E.** 2014, *Thin on the ground – Neandertal biology, Archeology and ecology*. Wiley-Blackwell, Hoboken, New Jersey, 453 p. **Très complet mais uniquement sur les néandertaliens !**
- Condemi S. & Savatier F.** 2016, Neandertal, mon frère. Flammarion, Paris, 250 p. **Très complet mais uniquement sur les néandertaliens** (cet ouvrage a été réédité et complété)
- Condemi S. & Savatier F.** 2018, Dernières nouvelles de Sapiens. Flammarion, Paris, 155 p. **Très complet mais uniquement sur les Hommes modernes !**
- Fleagle J.G.** 2013, *Primate adaptation and evolution*. 3^{ème} édition, Elsevier, Amsterdam, 423 p. **Très complet !**
- Gallien C.L.** 1998, *Homo histoire plurielle d'un genre très singulier*. PUF, 422 p. (Très bien, mais un peu vieux quand même).
- Mittermeier R.A., Rylands A.B., Wilson D.E.** 2013, *The Mammals of the world – tome 3 Primates*. Lynx edition, Barcelone, 951p. (la référence sur les Primates).
- Orlando L.** (2021) *L'ADN fossile, une machine à remonter le temps*. Odile Jacob, Paris 250 p. Enfin une synthèse simple en français sur l'ADN ancien.
- Petter J.-J., Desbordes F.** 2010 *Primates*. Nathan, Paris (En français et vraiment bien)
- Pincas E.** 2014, *Qui a tué Neandertal ?* Michalon éditeur, Paris. Très complémentaire du documentaire filmé du même nom.
- Rowe N.** 1996, *The pictorial guide to the living Primates*. Pogonias press, Charlestown, 263 p.
- Thomas H.** 2002, *Le mystère de l'homme de Piltdown ; une extraordinaire imposture scientifique*. Edition Belin, Paris, 287 p. (C'est une synthèse sur le faux le plus fantastique de l'histoire des sciences).
- Valentin B.** 2011, *Le Paléolithique*. Presse Universitaire de France, 127 p. (il y a une réédition en 2019)
- Wong K.** 2003, Les débuts de la lignée humaine. *Pour la Science*, 307, 68-75.
- Wong K.** 2005, Le plus petit humain. *Pour la Science* 329: 30-36.
- Wong K.** 2016, L'incroyable *Homo naledi*. *Pour la Science* 464: 60-69.
- Dossier Hors série Pour la Science n°76**, 2012, Neandertal et l'invention de la culture.
- Dossier Hors série Pour la Science n°57**, 2007, Sur les traces de nos ancêtres
- Dossier Hors série Pour la Science n°22**, 1999, Les origines de l'humanité.

Site WEB

- <http://www.hominides.com> (en français très riche) et <http://jeanlucvoisin.free.fr> (partie sur les corrections de leçon de CAPES)
- <http://acces.ens-lyon.fr/acces/thematiques/evolution/accompagnement-pedagogique/accompagnement-au-lycee/terminale-2012/un-regard-sur-levolution-de-lhomme/Vue-densemble/> (site de l'ENS de Lyon)
- <http://humanorigins.si.edu> (site anglophone donnant une description d'un grand nombre de restes humains découverts avec des images).
- <http://www.efossils.org> (site anglophone très similaire au précédent et très complémentaire, d'autant plus que les restes humains décrits ne sont pas toujours les mêmes).
- <http://www.esqueletons.org/> (Site anglophone permettant une ostéologie comparée de différents primates – très complet).