



# 3 • Un nombre d'espèces en constante évolution

Que signifient les diversités génétique et morphologique observées au sein des populations humaines fossiles ? La coexistence de nombreuses espèces humaines ou une grande diversité des *Homo sapiens* ?



**PAR Bruno Maureille**, directeur du laboratoire Pacea du CNRS, de l'université de Bordeaux et du ministère de la Culture et de la Communication.  
© DR

**N**ous, les *Homo sapiens*, sommes aujourd'hui la seule espèce d'hommes sur Terre. Mais de quelle évolution sommes-nous issus ? Cette question, explorée scientifiquement depuis un peu plus de 150 ans, semblait il y a quelques années avoir trouvé une réponse, au moins dans les grandes lignes. Mais très récemment, des études paléogénétiques sur des populations fossiles, ainsi que de nouvelles analyses morphologiques des premiers Eurasiatiques connus ont bouleversé le consensus.

Le scénario admis jusque très récemment par une majorité de spécialistes est le suivant. La lignée humaine s'est séparée, en Afrique, de celle qui a donné naissance aux chimpanzés, nos plus proches cousins vivants, il y a 7 à 6 millions d'années. Nos ancêtres *Homo* ont quitté ce berceau il y a environ 2 millions d'années, partant à la conquête de l'Eurasie. Dans les différentes régions qu'ils ont peuplées, ils ont évolué en autant de groupes différents que les contraintes géographiques, environnementales ou démographiques l'ont autorisé. En Europe, en particulier, s'est formée la lignée neandertalienne, il y a entre 450 000 et 200 000 ans en fonction des hypothèses.

Les premiers hommes anatomiquement modernes, apparus en Afrique il y a peut-être 220 000 ans, se sont répandus en dehors de ce continent en au moins deux vagues : une première fois il y a environ 120 000 ans, puis une seconde fois il y a environ 50 000 ans. Ils ont alors très rapidement remplacé les dernières populations humaines archaïques eurasiatiques, tels les Neandertaliens, et ils sont restés les seuls humains depuis à peu près 30 000 ans.

**Connaissances bouleversées.** Il ne semblait plus possible que de nouvelles découvertes viennent fondamentalement bouleverser nos connaissances sur cette histoire, comme en témoigne le traitement réservé à la découverte de l'homme de Flores en 2005 (lire « L'homme de Flores », p. 39). Toutefois, ces derniers mois, deux articles scientifiques nous ont obligés à nous interroger sur certaines de nos convictions les plus solides. D'une part, le fait qu'il n'y ait pas eu plus de deux lignées humaines en Eurasie depuis 120 000 ans (les Neandertaliens et les hommes modernes) ; d'autre part, la faible diversité morphologique des premiers émigrants africains, accompagnée d'un fort buissonnement des espèces humaines il y a 2 millions d'années.

Le premier de ces articles présente l'étude complète du génome mitochondrial extrait d'un fémur humain provenant du gisement de la Sima de los Huesos, dans la Sierra d'Atapuerca, en Espagne [1]. Dans ce site, connu depuis des dizaines d'années, a été mise au jour la plus impressionnante collection de restes humains du Pléistocène moyen\* d'Europe de l'Ouest, datés d'environ 400 000 ans. Des centaines de vestiges osseux de toutes les parties du squelette humain ont été collectés. Ils représentent

## L'essentiel

- > LES PRÉHISTORIENS pensaient avoir bien compris les grandes lignes de l'évolution du genre *Homo* depuis 2 millions d'années.
- > DES ANALYSES GÉNÉTIQUES d'hommes fossiles révèlent toutefois qu'il y avait en Europe il y a 120 000 à 30 000 ans plus de lignées qu'on ne le pensait.
- > LA DIVERSITÉ MORPHOMÉTRIQUE d'individus trouvés sur un même site suggère par ailleurs que la diversité au sein de l'espèce *Homo erectus* pouvait être assez grande il y a 1,8 million d'années.

\* LE PLÉISTOCÈNE MOYEN est une sous-époque du Quaternaire. Il s'étend d'il y a 781 000 à 128 000 ans.



**Juan Luis Arsuaga (ci-dessus, au centre), de l'université Complutense de Madrid, en Espagne, dirige les fouilles dans la Sima de los Huesos, où des centaines de restes osseux humains datés d'environ 400 000 ans ont été retrouvés. Matthias Meyer (à gauche sur l'image ci-contre), de l'institut Max-Planck de Leipzig, en Allemagne, a extrait et séquencé de l'ADN d'un fémur de cette collection. © JAVIER TRUEBA / MADRID SCIENTIFIC FILMS**



une trentaine d'individus, dont une vingtaine de crânes assez bien conservés. Pour une majorité de paléoanthropologues, ces fossiles sont rapportés à l'espèce *Homo heidelbergensis* et sont les ancêtres de la lignée neandertalienne. D'autant que, comme cela a été confirmé en juin 2014, ils présentent des traits morphologiques que l'on considère propres à cette dernière [2].

Or, de façon totalement inattendue, l'ADN mitochondrial de l'un de ces fossiles rapproche celui-ci non pas de la lignée neandertalienne (dont on connaît tout ou partie de l'ADN mitochondrial pour seize fossiles bien plus récents que ceux de la Sima de los Huesos, lire « L'ADN ancien en Europe et en Asie », p. 34), mais d'une lignée eurasiennne bien plus orientale, celle des Denisoviens (lire « Nous ne sommes pas que des *Homo sapiens* », p. 28). L'annonce, en 2010, qu'un fragment d'os trouvé dans le site de Denisova, en Altaï, daté trop approximativement de 50 000 à 30 000 ans, portait un ADN mitochondrial aussi différent de celui des Neandertaliens que de celui

de l'homme moderne, ses contemporains, avait déjà fait l'effet d'une bombe. Il y avait donc au moins trois lignées en Eurasie à cette époque ! Et voilà que l'on en retrouve des traces génétiques en Espagne, plusieurs centaines de milliers d'années auparavant.

**Lignée indépendante.** Pour l'expliquer, les généticiens proposent quatre scénarios [fig. 1]. Logiquement le premier suppose que les fossiles de la Sima de los Huesos sont phylogénétiquement très proches des ancêtres des Denisoviens. Or, d'autres fossiles de cette période, par exemple ceux de Tautavel, dans les Pyrénées-Orientales, sont considérés comme des pré-Neandertaliens. Cela implique qu'en Eurasie occidentale, deux lignées, celle des Denisoviens et celle des Neandertaliens, auraient coexisté sur un vaste territoire et pendant un temps très long.

Toutefois, c'est contradictoire avec d'autres données. D'une part, à partir d'il y a 450 000 ans, on observe une augmentation progressive >>>

## Un nombre d'espèces en constante évolution

Des traits neandertaliens sur tous les fossiles eurasiatiques occidentaux. D'autre part, dès 300 000 ans et jusqu'à 40 000 ans, tous les outils taillés que l'on retrouve en Eurasie occidentale semblent appartenir à la même tradition technique (le Moustérien) qui est directement associée à la lignée neandertalienne ou aux premiers hommes modernes. Il semble difficile que ce Moustérien ait été l'œuvre d'une troisième lignée humaine ayant évolué séparément des deux autres pendant plusieurs centaines de milliers d'années et avant l'apparition de cette tradition technique.

Le deuxième scénario suppose que les fossiles espagnols représentent une lignée distincte à la fois de celle des Neandertaliens et des Denisoviens, lignée qui aurait ultérieurement contribué au patrimoine génétique de ces derniers. Mais c'est contradictoire avec la présence des caractères dérivés neandertaliens sur ces fossiles : elle indique que leur patrimoine génétique exprime déjà ces traits. Or, selon leur ADN mitochondrial, les Neandertaliens ne sont pas des Denisoviens.

Le troisième scénario suppose que les fossiles de la Sima de los Huesos appartiennent à l'espèce ancestrale des lignées neandertalienne et denisovienne. Mais, dans ce cas, il faut supposer que l'ADN mitochondrial de cette espèce ancestrale contiendrait à la fois celui des Denisoviens et celui des Neandertaliens. La séparation phylogénétique ulté-

>>> des traits neandertaliens sur tous les fossiles eurasiatiques occidentaux.

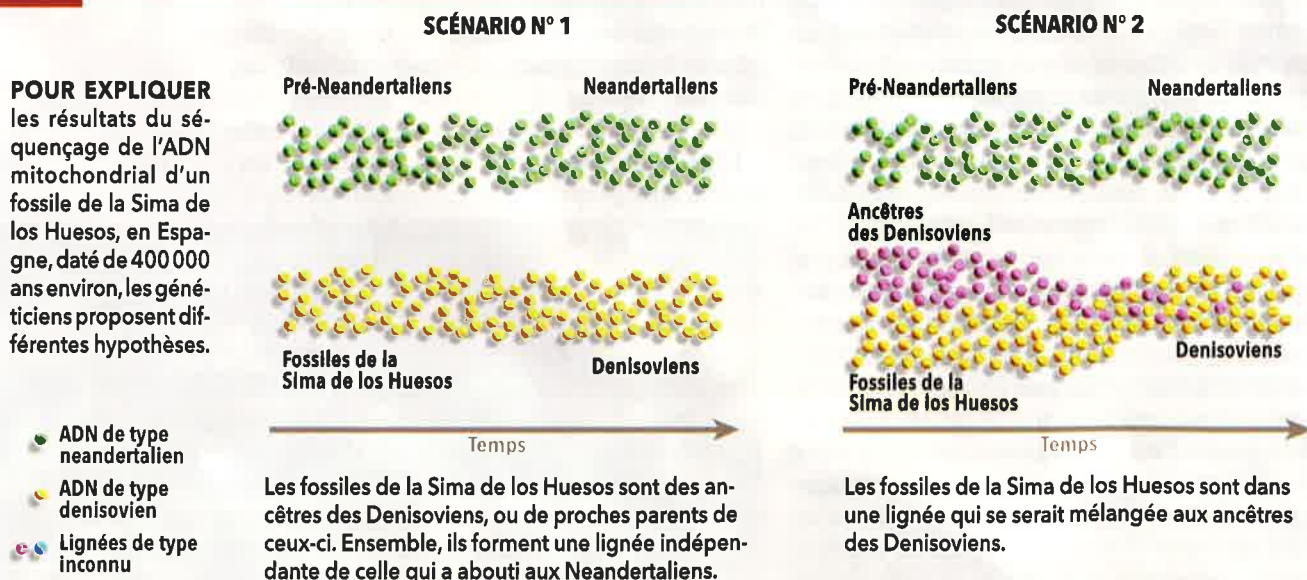
rieure de ces deux lignées aurait alors été accompagnée d'une sélection positive de chacun de ces types d'ADN, au sein de la lignée qu'il caractérise. Outre la disparition de la lignée « mère », pour que cela se produise, il faut qu'il y ait eu une barrière géographique (ou environnementale) qui aurait empêché tout échange entre ces deux lignées qui auraient évolué sur deux territoires différents. Or, on a aussi trouvé des vestiges de Neandertaliens dans la grotte de Denisova.

Enfin, le quatrième scénario suppose l'existence d'échanges génétiques entre les ancêtres des fossiles de la Sima de los Huesos, ou ces derniers eux-mêmes, et une autre lignée humaine encore inconnue dont l'ADN mitochondrial serait proche de celui des Denisoviens. Cette lignée mystérieuse aurait aussi contribué de façon importante à la variabilité génétique des Denisoviens.

**Caractéristiques osseuses.** Les auteurs de l'article ne privilégient aucun des deux derniers scénarios. Ils rappellent toutefois que c'est aussi dans la Sierra d'Atapuerca, sur le site de Gran Dolina, qu'ont été mis au jour des fossiles de près de 800 000 ans nommés *Homo antecessor* [3]. Bien qu'ils ne l'écrivent pas explicitement, ils semblent supposer qu'*Homo antecessor* pourrait représenter cette nouvelle lignée humaine du quatrième scénario.

Quoi qu'il en soit, cette étude nous oblige à réfléchir sur la valeur que nous accordons à certains des traits morphologiques considérés

Fig.1 Quatre scénarios pour une évolution



comme propres aux Neandertaliens et présents sur les fossiles de la Sima de los Huesos, plutôt denisoviens génétiquement. S'ils existent dans plusieurs lignées, ils seraient alors des caractéristiques primitives, qui n'auraient pas d'intérêt pour discuter les relations phylogéniques entre ces lignées. Et dans ce cas, qu'est-ce qui caractériserait la lignée neandertalienne ?

Naturellement, tous les paléanthropologues attendent l'étude de l'ADN nucléaire du fossile de la Sima de los Huesos. Ira-t-elle dans le sens d'une diversité paléogénétique en Eurasie occidentale et confirmera-t-elle l'existence d'une lignée de Denisoviens ayant évolué parallèlement aux Neandertaliens ? Placera-t-elle les Denisoviens au sein de la lignée neandertalienne qui aurait eu alors une histoire phylogénétique différente, bien plus complexe, que ce que l'on croit ? Ou au contraire, la lignée neandertalienne ne représenterait-elle qu'une branche évolutive particulière des Denisoviens ?

Dans tous les cas, ces résultats paléogénétiques nous interpellent aussi sur la façon dont les paléanthropologues définissent les caractéristiques osseuses qui permettent de discuter l'existence de espèces fossiles humaines. C'est d'ailleurs cette difficulté qui est discutée dans un autre article, publié à l'automne 2013 par David Lordkipanidze, du Musée national de Géorgie, et ses collègues [4]. Ils ont étudié la diversité crânienne des fossiles de Dmanisi, en Géorgie, plus anciens humains retrouvés en Europe et en >>>

## L'homme de Flores

En 2005, Peter Brown et Michael Morwood, de l'université de Nouvelle-Angleterre en Australie, et leurs collègues ont présenté un fossile daté d'environ 22 000 ans, trouvé dans la grotte de Liang Bua, sur l'île de Flores, en Indonésie. Ils ont placé ce chasseur d'éléphants nains, tailleur d'outils et sem-

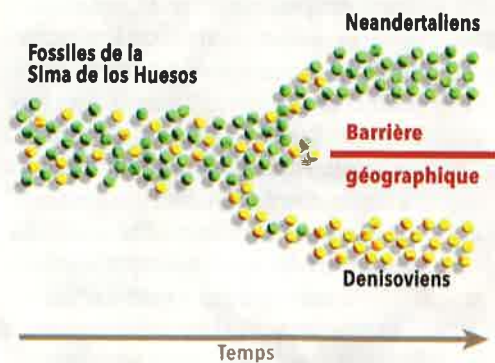
blant maîtriser le feu (ci-contre, à gauche, à côté d'un crâne d'homme moderne), dans une nouvelle espèce, *Homo floresiensis* [1]. Pourquoi était-ce nécessaire ? Parce que cette population est de toute petite taille (autour de 1,10 mètre pour un adulte), et qu'elle présente des caractéristiques anatomiques non modernes, telle l'absence d'un menton bien individualisé, des superstructures osseuses bien marquées, et surtout une capacité crânienne voisine de 420 centimètres cubes. Elle est proche de celle des australopithèques graciles, légèrement supérieure à celle des chimpanzés, inférieure à celle des gorilles. Selon une majorité de scientifiques, son existence s'expliquerait soit par un phénomène de nanisme insulaire, soit par des problèmes pathologiques, soit par une migration d'un groupe de préhumains plus proches des australopithèques que des premiers *Homo*, groupe qui aurait ensuite été isolé sur cette île pendant des centaines de milliers d'années [2]. Les polémiques sur les caractéristiques morphologiques de l'homme de Flores et ses potentielles pathologies occultent toutefois le fait que nous connaissons encore très mal les causes biologiques de notre « modernité » anatomique, associant la division des reliefs sus-orbitaires, un menton bien individualisé, une gracilité squelettique, une bipédie qui nous est propre et le plus fort coefficient encéphalique de toutes les formes humaines.



[1] P. Brown et al., *Nature*, 431, 1055, 2004.

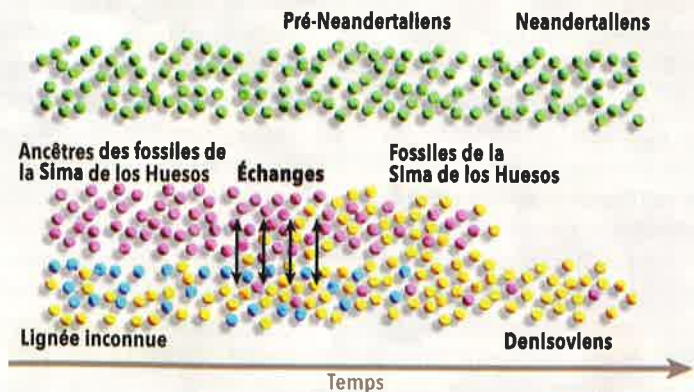
[2] *Journal of Human Evolution*, 57 (5), 2009.

### SCÉNARIO N° 3



Les fossiles de la Sima de los Huesos sont parmi les ancêtres des Neandertaliens et des Denisoviens, dont les lignées se seraient distinguées ultérieurement par isolement géographique ou environnemental.

### SCÉNARIO N° 4



Les ancêtres des fossiles de la Sima de los Huesos ont échangé de l'ADN avec une lignée humaine inconnue dont seraient issus, au moins en partie, les Denisoviens. © INFOGRAPHIE SYLVIE DESSERT

## Un nombre d'espèces en constante évolution

ce site bien daté et contemporain de gisements africains ayant livré des *Homo habilis*, des *Homo rudolfensis* ou des *Homo ergaster*, des restes humains sont régulièrement mis au jour. Ces fossiles présentent une faible capacité crânienne, de 546 à 730 centimètres cubes, et une stature voisine de celle de petits hommes actuels.

Avant 2005, les paléontologues avaient retrouvé un crâne complet et totalement édenté, trois boîtes crâniennes et trois mandibules. En 2005, une cinquième boîte crânienne a été découverte. Elle s'articule avec une des mandibules mises au jour en 2000 et permet ainsi de définir l'« individu n° 5 ». Pour cette période, malgré la « richesse » des fossiles connus en Afrique, cet individu n° 5 est le premier spécimen adulte pour lequel on peut étudier à la fois le crâne et la mandibule. Les deux autres

mandibules ont aussi été appariées avec les deux boîtes crâniennes restantes, mais celles-ci sont plus déformées par la fossilisation. Ce travail, fondé sur une étude morphologique et géométrique tridimensionnelle permettant de bien intégrer la totalité des particularités de la forme et de la taille de la tête osseuse des cinq fossiles, démontre que ces premiers *Homo* présentaient une variabilité morphométrique bien plus importante que ce que supposaient une majorité de paléanthropologues : elle serait aussi importante que celle des chimpanzés ou celle des hommes actuels. La variabilité intrapopulationnelle et intraspécifique de ces premiers *Homo* aurait donc été auparavant largement sous-estimée, ce qui aurait favorisé, en Afrique de l'Est, la création infondée de plusieurs espèces fossiles.

Avec des arguments moins solides, ces chercheurs considèrent aussi que les spécimens de Dmanisi pourraient être intégrés au sein de l'espèce *Homo erectus*. Celle-ci rassemble des fossiles

mandibules ont aussi été appariées avec les deux boîtes crâniennes restantes, mais celles-ci sont plus déformées par la fossilisation. Ce travail, fondé sur une étude morphologique et géométrique tridimensionnelle permettant de bien intégrer la totalité des particularités de la forme et de la taille de la tête osseuse des cinq fossiles, démontre que ces premiers *Homo* présentaient une variabilité morphométrique bien plus importante que ce que supposaient une majorité de paléanthropologues : elle serait aussi importante que celle des chimpanzés ou celle des hommes actuels. La variabilité intrapopulationnelle et intraspécifique de ces premiers *Homo* aurait donc été auparavant largement sous-estimée, ce qui aurait favorisé, en Afrique de l'Est, la création infondée de plusieurs espèces fossiles.

## « Les données culturelles peuvent éclairer la génétique »



François Bon est professeur d'archéologie préhistorique à l'université Toulouse-Jean-Jaurès.

**En tant qu'archéologue, quel regard portez-vous sur les données génétiques obtenues sur des hommes préhistoriques ?**

**F.B.** Lorsque les généticiens identifient une espèce, ou une forme humaine, nous parlent-ils vraiment de populations que l'on puisse mettre en relation avec celles que nous identifions sur un plan culturel ? Rien n'est moins sûr. Par exemple, les Denisoviens ont été identifiés uniquement grâce à la génétique. Celle-ci nous apprend seulement qu'il y a quelques dizaines de millénaires, en Sibérie, deux individus présentaient des caractères génétiques sensiblement différents de ceux des *Homo sapiens* ou des Neandertaliens. Cela signifie qu'à cette époque, les populations étaient biologiquement plus diversifiées qu'on ne le pensait jusqu'alors, ce qui est naturellement très intéressant à

prendre en compte. Mais on ne peut pas du tout relier ces Denisoviens à une culture connue grâce à l'archéologie. **Pourtant, la génétique a déjà confirmé ce que supposaient certains archéologues, notamment pour l'homme de Neandertal ?**

**F.B.** Oui, il y a plus de corrélations entre les données génétiques, anatomiques et culturelles pour *Homo sapiens* et Neandertal. Nous connaissons mieux leurs répartitions géographiques et leurs cultures matérielles, et nous pouvons les comparer entre elles. L'apport des récentes données génétiques conclut qu'il y aurait des traces d'un patrimoine génétique neandertalien qui persisterait dans l'humanité actuelle. Ce scénario implique des contacts entre ces deux populations, ce qui est tout à fait convaincant au regard des données archéologiques. Celles-ci montrent en effet qu'*Homo sapiens* et Neandertal ont élaboré, à certaines époques, des cultures matérielles, et sans doute des sociétés, très semblables.

**Donc l'archéologie et la génétique se complètent ?**

**F.B.** Bien sûr. Les généticiens ont tendance à nous présenter leurs résultats comme une vérité univoque à laquelle les données culturelles doivent chercher à coller coûte que coûte, et non pas l'inverse. Or il est évident que les données culturelles peuvent aussi éclairer des phénomènes que les généticiens n'arrivent pas seuls à expliquer. La publication de 2010 qui a, la première, proposé un métissage génétique entre *Homo sapiens* et Neandertal est très affirmative dans son annonce, un peu moins dans le résumé qui l'accompagne, et encore moins dans le corps de l'article [1]. Il y avait plusieurs scénarios possibles et les généticiens ont choisi celui d'un métissage qui aurait eu lieu au Proche-Orient il y a environ 100 000 ans. Pourquoi précisément là et à cette époque ? Parce qu'ils ont été influencés par des données et un contexte fournis par les archéologues. Il faut bien accepter que chacun livre des interprétations sur un champ des possibles en fonction de sa discipline mais aussi, et heureusement, de celles des autres. ■ **Propos recueillis par Rémi Canall**

[1] R. E. Green et al., *Science*, 328, 710, 2010.



**L'« individu n°5 » de Dmanisi, en Géorgie, a 1,8 million d'années. C'est le seul hominidé de cette période dont on possède à la fois le crâne et la mandibule en bon état de conservation.**

assez divers trouvés en Asie, mais aussi en Afrique, entre 1,8 et 1 million d'années environ. Si c'était bien le cas, pour expliquer la grande variabilité des *Homo erectus*, il faudrait envisager des échanges génétiques continus à l'échelle des continents eurasiatique et africain dès 1,8 million d'années.

Le succès de ces colonisations successives de territoires libres de tout peuplement humain, avec des paléo-environnements contrastés, dépendrait alors essentiellement des capacités des groupes humains à être mobiles, à être indépendants des contraintes naturelles et à coopérer. Ce type de comportement serait apparu avant que ne se produise, au sein du genre *Homo*, une augmentation significative du volume encéphalique. Évidemment, cette série d'hypothèses ne fait pas consensus [5].

***Homo sapiens sapiens*.** L'analyse des fossiles de Dmanisi pose donc encore la question de la définition des caractères spécifiques des groupes humains du passé et, par voie de conséquence, des espèces fossiles ainsi définies. David Lordkipanidze et ses collègues proposent qu'une seule espèce humaine existait en Eurasie et en Afrique aux alentours de 1,8 million d'années. Les travaux en paléogénétique, eux, plaident pour une grande diversité, dès 1 million d'années, des lignées humaines eurasiatiques, dont au moins trois d'entre elles (Denisoviens, Neandertaliens et hommes modernes) auraient toujours eu la possibilité de contribuer aux *pools* génétiques des groupes humains eurasiatiques ancestraux à certaines populations actuelles entre il y a 120 000 et 30 000 ans.

Alors pourquoi refuserions-nous de considé-

rer ces lignées comme les membres de la même espèce biologique, *Homo sapiens*? Les hommes anatomiquement modernes deviendraient simplement des *Homo sapiens sapiens*.

Ces travaux traduisent une nécessité scientifique incontournable, celle de la compréhension de la diversité des caractéristiques anatomiques diagnostiques des espèces d'hommes fossiles, sur les bases de travaux en ostéologie, en paléogénétique, et en y intégrant leurs potentielles causes paléo-environnementales ou comportementales. Pour comprendre comment et pourquoi, au début du Paléolithique supérieur\*, les hommes modernes sont devenus les seuls représentants de la lignée humaine sur Terre, nous devons aussi travailler sur la démographie de ces groupes humains fossiles : taille des populations ; densité des peuplements ; remplacements ; façon dont des territoires étaient peuplés puis désertés puis à nouveau peuplés.

Naturellement, les données archéologiques doivent fortement contribuer à cette réflexion (lire « Les données culturelles peuvent éclairer la génétique », p. 40). Mais malheureusement, pour le moment, une partie des archéologues spécialistes des cultures de ces périodes reculées n'intègrent pas, ou trop peu, de telles questions dans leurs problématiques. Pourtant, l'homme est un primate culturel, et ce depuis plusieurs millions d'années, et la compréhension de son évolution biologique ne peut se faire sans celle de ses comportements, de ses interactions avec ses environnements, qu'ils soient naturels ou culturels. ■

**\* LE PALÉOLITHIQUE SUPÉRIEUR**

désigne la période culturelle qui s'étend en Europe d'il y a 40 000 ans à 12 000 ans environ.

- [1] M. Meyer et al., *Nature*, 505, 403, 2014.
- [2] J. L. Arsuaga et al., *Science*, 344, 1358, 2014.
- [3] J. M. Bermúdez de Castro et al., *Science*, 276, 1392, 1997.
- [4] D. Lordkipanidze et al., *Science*, 342, 326, 2013.
- [5] J.-J. Hublin, *Current Biology*, 24, R82, 2014.

## Pour en savoir plus

### Livres et revues

- > S. Pääbo, *Neanderthal Man. In Search of Lost Genomes*, Basic Civitas Books, 2014.
- > « Neandertal, notre nouvel ancêtre », *Les Dossiers de La Recherche*, octobre 2011.
- > J.-J. Hublin et B. Seytre, *Quand d'autres hommes peuplaient la Terre : Nouveaux regards sur nos origines*, Flammarion, 2011.
- > B. Vandermeersch et B. Maureille (dir.), *Les Neandertaliens. Biologie et cultures*, CTHS, 2007.

> *Neandertal*, La Recherche/Tallandier, 2006.

### DVD

> Axel Clévenot, *Les premiers Européens*, INA, 2010.

### Sur le Web

- > [www.neanderthal.de](http://www.neanderthal.de) Un site allemand, consultable en anglais et néerlandais, consacré aux Neandertaliens.
- > [www.dmanisi.ge](http://www.dmanisi.ge) Le site officiel géorgien sur Dmanisi (en anglais).
- > [www.atapuerca.org](http://www.atapuerca.org) Ce site se consacre à la présentation des fouilles d'Atapuerca.

> <http://Johnhawks.net> Pour tout savoir des activités de l'anthropologue John Hawks (en anglais).

> [http://bit.ly/Paabo\\_Lolpzig](http://bit.ly/Paabo_Lolpzig) Sur le site du département d'évolution génétique de l'Institut Max-Planck, un tour d'horizon des travaux de Svante Pääbo, qui explore notamment le génome des Neandertaliens et des Denisoviens.

> [http://bit.ly/Orlando\\_Copenhagen](http://bit.ly/Orlando_Copenhagen) Un site consacré aux travaux du centre de géogénétique du Muséum d'histoire naturelle du Danemark.