

d'Atapuerca considèrent *Homo antecessor* comme l'espèce ancestrale qui a conduit, d'une part, à l'évolution du Néandertalien en Europe et, d'autre part, à l'apparition de notre espèce en Afrique, en postulant une migration de *Homo antecessor* à partir de l'Afrique qui reste à démontrer.

C'est un autre modèle qui a notre faveur : nous pensons que *Homo antecessor* s'est éteint à la suite de la glaciation du « stade isotopique 16 », et que le rôle crucial du dernier ancêtre commun revient ainsi à *Homo heidelbergensis*.

Dans un certain sens, les sites d'Atapuerca peuvent offrir les indices nécessaires pour résoudre cette ambivalence, puisqu'ils ont permis de découvrir des échantillons fossiles importants des deux espèces. Toutefois, il faut souligner que d'après les restes de la Sima de los Huecos, *Homo heidelbergensis* semble avoir une forte identité régionale (européenne), avec une morphologie qui anticipe celle des Néandertaliens, mais qui ne permet pas d'assumer aussi le rôle d'ancêtre de la lignée évolutive africaine ayant donné naissance à *Homo sapiens*.

Il existe cependant en Europe d'autres fossiles (tel le crâne de Ceprano, dans le

Sud du Latium) qui, bien qu'il soient contemporains des restes d'Atapuerca, selon les datations récentes, ne présentent pas de traits morphologiques allant dans le sens néandertalien ; ils pourraient au contraire représenter le type morphologique ancestral de *Homo heidelbergensis*, qui aurait été le dernier ancêtre commun avant la divergence entre la lignée évolutive des Néandertaliens (en Europe) et celle de l'homme moderne (en Afrique).

Une lacune entre 900 000 et 600 000 ans

Si l'on se tourne vers l'Afrique, on remarque que des fossiles vieux d'environ un million d'années, tels ceux originaires principalement de la Corne de l'Afrique (à Bouri en Éthiopie et à Buya en Érythrée), présentent encore plus de ressemblances avec *Homo ergaster*, l'hominidé archaïque de ce continent. Dans ces mêmes régions d'Afrique orientale (Bodo en Éthiopie, Kabwe en Zambie et d'autres), certains fossiles datant de quelque 600 000 ans peuvent en revanche constituer une variété africaine du même *Homo heidelbergensis* que nous trouvons en Europe, même si, à la différence de leurs contemporains européens, les fossiles africains de cette phase sont dépourvus de caractères néandertaliens.

Il existe toutefois une lacune dans le registre fossile : entre 900 000 et 600 000 ans, c'est-à-dire entre les derniers *Homo ergaster* et les premiers *Homo heidelbergensis* africains, les restes fossiles humains dans toute l'Afrique subsaharienne sont peu nombreux ou absents. Nous ignorons donc quand, comment et où sont apparues les différences entre les dernières populations de *Homo ergaster*, antérieures à 900 000 ans, et celles de *Homo heidelbergensis*, postérieures à 600 000 ans. Pourraient-elles indiquer une origine non africaine de cette dernière espèce ?

Quoi qu'il en soit, un phénomène crucial pour l'évolution du genre *Homo* s'est produit il y a entre un million d'années et 500 000 ans. Ce phénomène présente un caractère général. Il peut être observé en dehors de l'Afrique, en Eurasie, où l'on retrouve des différences chez les derniers représentants des formes humaines les plus archaïques, filles de la première migration hors d'Afrique, à savoir *Homo erectus* en Asie et *Homo antecessor* en Europe, d'une part, et l'espèce humaine

LES AUTEURS



Giorgio MANZI enseigne la paléanthropologie au Département de biologie environnementale de l'Université La Sapienza de Rome, où il dirige le Musée d'anthropologie Giuseppe Sergi.

Fabio DI VINCENZO, naturaliste et paléontologue, est doctorant en biologie animale à l'Université La Sapienza de Rome.

L'histoire du genre *Homo* avant l'apparition de l'homme moderne, *Homo sapiens*, survenue en Afrique subsaharienne il y a environ 200 000 ans, est caractérisée par au moins deux différentes radiations adaptatives qui se sont combinées avec autant d'expansions géographiques. La première de ces radiations, connue sous le nom de *Out of Africa 1*, est celle qui pourrait avoir été à l'origine du premier peuplement d'Europe (*Homo antecessor*), de l'évolution en Afrique de *Homo ergaster* et en Asie de *Homo erectus*, sans négliger le cas très particulier des « hobbits » de l'île de Flores, dans l'archipel de la Sonde, en Indonésie (*Homo floresiensis*).

On peut en revanche interpréter la seconde radiation comme l'expansion d'une espèce unique (*Homo heidelbergensis*), dont les populations en Europe, Afrique et Asie continentale se sont différenciées au fil du temps, jusqu'à l'apparition en Europe des Néandertaliens (*Homo neanderthalensis*) et, en Afrique, de notre espèce. Les fossiles découverts dans divers sites clefs (par exemple Dmanissi dans le Caucase et Denisova en Sibérie) permettent de dénouer quelque peu les fils de cet enchevêtrement compliqué, grâce à leur morphologie, leur datation et leur situation géographique (dans le cas de Dmanissi) ou grâce aux inférences fondées sur l'analyse de l'ADN extrait des restes fossiles (dans le cas de Denisova).

Elisa Botton

✓ BIBLIOGRAPHIE

G. Manzi, Before the emergence of *Homo sapiens* : Overview on the Early-to-Middle Pleistocene fossil record (with a proposal about *Homo heidelbergensis* at the subspecific level), *International Journal of Evolutionary Biology*, vol. 2011, article 582678, 2011.

A. Mounier et al., The stem species of our species : A place for the archaic human cranium from Ceprano, Italy, *PLoS ONE*, vol. 6(4), e18821, 2011.

G. Manzi et al., The new chronology of the Ceprano calvarium (Italy), *Journal of Human Evolution*, vol. 59, pp. 580-585, 2010.

H. de Lumley, La grande histoire des premiers hommes européens, Odile Jacob, 2007.

P. Rightmire, The human cranium from Bodo : evidence for speciation in the Middle Pleistocene ?, *Journal of Human Evolution*, vol. 31, pp. 21-39, 1996.

dérivée morphologiquement qui leur succède, *Homo heidelbergensis*. (On laisse de côté les cas particuliers tels que celui des « hobbits » de l'île de Flores, en Indonésie.)

Ainsi, la chronologie, la position phylogénétique et la dynamique évolutive liées à *Homo heidelbergensis*, vu comme une espèce unique à vaste répartition, restent obscures. Un possible éclairage figure dans les résultats obtenus récemment par l'analyse de l'ADN mitochondrial (ADN circulaire constituant le génome des mitochondries des cellules) extrait d'une phalange humaine isolée provenant de la grotte de Denisova, sur les monts Altaï, dans le Sud de la Sibérie.

Cette phalange est beaucoup plus récente que les époques que nous avons évoquées, puisqu'elle est datée entre 48 000 et 30 000 ans, et elle a été trouvée en association avec des industries pouvant se rapporter tant au Paléolithique supérieur qu'au Paléolithique moyen, attribuables à *Homo sapiens* ou à *Homo neanderthalensis*. Mais, de façon surprenante, l'ADN mitochondrial a révélé que, du point de vue génétique, le propriétaire de la phalange de Denisova n'appartenait pas à l'une de

ces deux espèces, mais plutôt à une espèce différente, encore dépourvue de nom, qui aurait partagé avec les autres un ancêtre ayant vécu il y a entre un million d'années et 500 000 ans.

Une phalange récente à Denisova

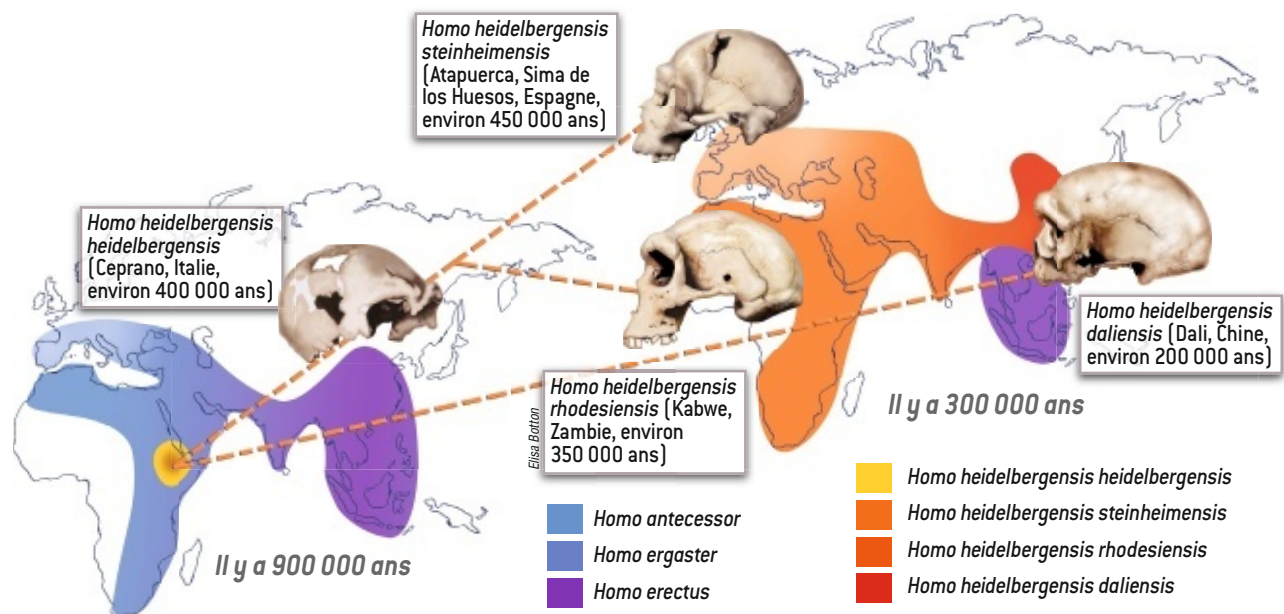
On peut supposer que cette découverte est à mettre en relation avec un peuplement de l'Asie continentale qui se distingue de celui de l'espèce humaine asiatique par excellence, *Homo erectus* (présent en Chine et dans l'île de Java). En supposant en effet que cette dernière soit en rapport avec la première migration hors d'Afrique (survenue avant 1,5 million d'années, tandis que l'origine de la phalange des monts Altaï inscrite dans l'ADN remonte à un million d'années ou moins), *Homo erectus* ne peut pas être l'espèce dont dérivent les hommes de Denisova.

Pour trouver en Asie un ancêtre possible de celui à qui appartenait cette phalange, nous devons nous tourner vers des populations humaines qui ont coexisté avec *Homo erectus* au Pléistocène moyen, popu-

lations représentées par des fossiles tels que ceux de Dali ou de Jinniushan, que certains chercheurs attribuent à *Homo heidelbergensis*, précisément.

Ces données paléogénétiques et d'autres indiquent en outre, comme nous l'avons déjà évoqué, que les lignées évolutives ayant donné naissance à *Homo sapiens* en Afrique et à *Homo neanderthalensis* en Europe se sont séparées il y a environ 500 000 ans. Ce résultat confirme des conclusions précédentes, initialement issues de l'étude de la morphologie squelettique et de la paléogéographie, qui suggéraient des phénomènes d'isolement et de divergence évolutive entre les lignées africaines et européennes durant une bonne partie du Pléistocène moyen. Tout cela semble exclure *Homo antecessor* – et d'autres formes humaines « archaïques » telles que *Homo ergaster* et *Homo erectus* – du rôle de dernier ancêtre commun aux Néandertaliens et à notre espèce, et au contraire favoriser l'hypothèse que c'est *Homo heidelbergensis* qui occupe cette place cruciale dans l'évolution du genre *Homo*.

Des analyses ultérieures sur les ossements de Denisova, notamment l'extraction d'ADN nucléaire de la phalange et la



3. HOMO HEIDELBERGENSIS À LA CONQUÊTE DU MONDE. Ces deux cartes retracent l'histoire de l'évolution de *Homo heidelbergensis*. Probablement apparue il y a moins d'un million d'années (en Afrique ?), cette espèce humaine s'est étendue géographiquement et a remplacé les espèces plus archaïques (*Homo ergaster*, *Homo erectus*, *Homo antecessor* et sans doute d'autres encore), descendantes directes de la première expansion humaine survenue au Pléistocène inférieur. Il y a environ 600 000 ans, des popu-

lations de *Homo heidelbergensis* se sont établies de façon de plus en plus stable dans de nouveaux territoires et ont connu des phénomènes d'évolution locale, en concomitance avec des changements climatiques abrupts (périodes glaciaires et interglaciaires). Ainsi, il y a 300 000 ans environ, on enregistre la présence de variantes de *Homo heidelbergensis* (des sous-espèces ?) en Europe, Afrique et Asie, caractérisées par des morphologies squelettiques désormais bien différenciées.