

NOS ORIGINES : UNE AVENTURE EN COURS DE DÉCRYPTAGE

Séance ordinaire du 18 novembre 2022
Communication de M. François Le Tacon

Les recherches sur l'histoire de l'humanité ont débuté avec la publication, de 1749 à 1789, de *l'Histoire naturelle* en 36 volumes de Georges Louis Leclerc, comte de Buffon¹. D'autres auteurs ont ensuite propagé l'idée de l'ancienneté du genre humain. Jacques Boucher de Perthes (1788-1868) lance la science de la pré-histoire à partir de 1838 en attribuant à des hommes anciens la fabrication d'outils en pierre découverts dans la Somme. La première découverte d'un homme fossile a eu lieu en 1856 dans la vallée de Neander, aux environs de Düsseldorf en Allemagne. Cet homme appartient à une entité fossile, celle de Néandertal (*Homo neanderthalensis*) ayant vécu en Europe

1. Huit autres volumes ont été publiés à titre posthume. Mais d'autres auteurs ont, dès l'Antiquité, soupçonné l'ancienneté du genre humain.

de – 450 000 ans à – 35 000 ans environ. Depuis, les découvertes se sont succédé dans le monde entier et ont permis d'établir une histoire possible du genre humain. Les récents travaux de génétique des populations et de génomique ont apporté une dimension supplémentaire et continuent de mettre à notre disposition des éléments nouveaux. L'objectif de cette communication est de faire le point sur les dernières découvertes ou hypothèses en cours, malgré les multiples inconnues, interrogations ou confusions qui existent.

Les connaissances sur l'évolution humaine avant la génétique des populations et de la génomique

Entre – 1,8 et – 2 millions d'années, des populations humaines regroupées sous le vocable *Homo erectus* ont com-

mencé à se différencier en Afrique subsaharienne. On a longtemps pensé qu'*Homo erectus* était un descendant d'une autre entité, *Homo habilis*. Diverses découvertes démontrent qu'*Homo habilis* et *Homo erectus* ont cohabité en Afrique pendant cinq cent mille ans (Spoor *et al.*, 2007). *Homo habilis* et *Homo erectus* ne semblent en effet former qu'une seule entité. De même, une autre entité, *Homo ergaster*, est souvent confondue avec *Homo erectus*. Il pourrait l'avoir précédé. L'entité *Homo erectus* ne fait pas l'unanimité. Mais la tendance actuelle est de regrouper sous ce vocable toutes les formes du genre *Homo* apparues il y a environ 2 millions d'années ou plus en Afrique et qui ont commencé à se disséminer en Europe et en Asie il y a environ 1 million d'années. *Homo erectus* regroupe aussi les espèces qui avaient été dénommées

Pithécantrophe pour l'homme de Java découvert en 1891 et 1892, et Sinanthrope pour l'homme de Pékin découvert en 1921.

D'Afrique, aux environs de 1 million d'années ou plus, ces populations d'*Homo erectus* se sont disséminées vers l'Asie et vers l'Europe de l'Ouest (voir figure 1), où elles ont donné naissance à l'homme de Heidelberg² et à l'homme de Tautavel³. Ces hommes étaient de petite taille, entre 155 cm et 165 cm, pour 55 kg à 65 kg, avec un volume crânien de 800 à 1 150 cm³ pour les populations les plus anciennes, 1 150 cm³ pour l'homme de Tautavel et 1 200 cm³ pour

2. La dénomination *Homo heidelbergensis* ne fait pas consensus et l'homme de Heidelberg semble bien appartenir à l'entité *Homo erectus*.

3. L'homme de Tautavel, souvent considéré comme appartenant à *Homo heidelbergensis*, fait aussi partie de l'entité *Homo erectus*.

Figure 1. Dispersion d'*Homo erectus* à partir du noyau d'apparition en Afrique, il y a environ 2 millions d'années ou plus. Première sortie d'Afrique il y a environ 1 million d'années ou plus. Dessin François Le Tacon



l'homme de Heidelberg. Leur visage était caractérisé par un prognathisme important avec un bourrelet sus-orbitaire et un chignon occipital. Ces hommes étaient des chasseurs-cueilleurs, maîtrisant parfois ponctuellement le feu et dotés d'outils de type galets aménagés. Les galets aménagés vont ensuite être plus travaillés et, à la fin du Paléolithique inférieur, se transformer en biface, c'est-à-dire en galets travaillés par percussion sur l'ensemble de leur surface.

Aux environs de - 350 000 ans ont émergé en Europe les hommes de Néandertal ou *Homo neanderthalensis* (voir figure 2). En quoi l'homme de Néandertal diffère-t-il de l'*Homo erectus*? Il est plus grand, plus lourd, plus massif, plus puissant. Sa capacité crânienne atteint ou dépasse 1500 m³, soit plus que celle de l'homme moderne.

D'où viennent ces hommes de Néandertal? Ils sont vraisemblablement les descendants des *Homo erectus* qui les ont précédés en Europe. Après avoir évolué en Europe, des populations de Néandertaliens auraient ensuite migré vers le Proche-Orient et peut-être au-delà. L'homme de Néandertal serait donc un Européen descendant des *Homo erectus* arrivés d'Afrique entre - 800 000 et - 1 million d'années. Les outils néandertaliens du Paléolithique moyen sont encore des bifaces. Apparaissent aussi des racloirs et des pointes de flèches. Les Néandertaliens maîtrisaient parfaitement le feu.

En Asie se serait différencié à partir d'*Homo erectus* un autre groupe, celui des Denisoviens, différents des Néandertaliens et identifiés en mars 2010 à partir d'une phalange fossile et de quelques dents provenant de la grotte

Figure 2. Extension d'*Homo neanderthalensis* à partir d'*Homo erectus*.

Dessin François Le Tacon



de Denisova dans l'Altaï en Sibérie (voir figure 3). En Afrique, l'entité *Homo erectus* évolue comme en Europe vers une autre entité, dénommée *Homo rhodesiensis*, et à partir de laquelle aurait émergé l'entité *Homo sapiens*. *Homo rhodesiensis* aurait vécu en Afrique entre – 700 000 et – 300 000 ans (voir figure 3). Le crâne d'*Homo rhodesiensis* est caractérisé par des protubérances sus-orbitaires, un os frontal fuyant et une face massive. Les outils sont essentiellement des bifaces proches de ceux des Néandertaliens.

Entre – 150 000 et – 200 000 ans serait apparu en Afrique subsaharienne de l'Est un homme plus gracile et plus grand que les hommes de Néandertal ou les hommes de Rhodésie. Cette date et cette origine sont controversées depuis la découverte à Djebel Irhoud, au Maroc, de fossiles considérés comme appartenant à *Homo sapiens* et datés d'environ – 300 000 ans (Hublin *et al.*, 2017; Richter *et al.*, 2017). S'agit-il vraiment de fossiles d'*Homo sapiens* au sens strict? Il se pourrait que cet homme d'Irhoud soit un intermédiaire entre *Homo rhodesiensis* et *Homo sapiens* au sens strict. Il est vraisemblable que la naissance d'*Homo sapiens* ait été plus panafricaine qu'on ne le pensait jusqu'à présent. Cependant pour l'instant, l'hypothèse d'une émergence en Afrique de l'Est reste majoritaire chez les paléontologues. Cet homme moderne, dit *Homo sapiens*, va sortir d'Afrique vers – 100 000 ans, conquérir le monde et atteindre la Terre de feu en passant par le détroit de Behring après avoir colonisé la Chine et la Sibérie (voir figure 4).

Il arrive en Europe de l'Ouest en provenance du Moyen-Orient vers – 50 000 à – 60 000 ans. Il y côtoie les hommes de Néandertal, qui vont disparaître vers – 30 000 à – 35 000 ans. Les causes de cette disparition font toujours débat, mais commencent à être perçues sous un jour nouveau à la suite des récents travaux de génétique des populations et de génomique. Les outils d'*Homo sapiens* s'améliorent avec le temps. Au Néolithique apparaissent les haches en pierre polie emmanchées, suivies d'armes ou d'objets divers en bronze, puis en fer.

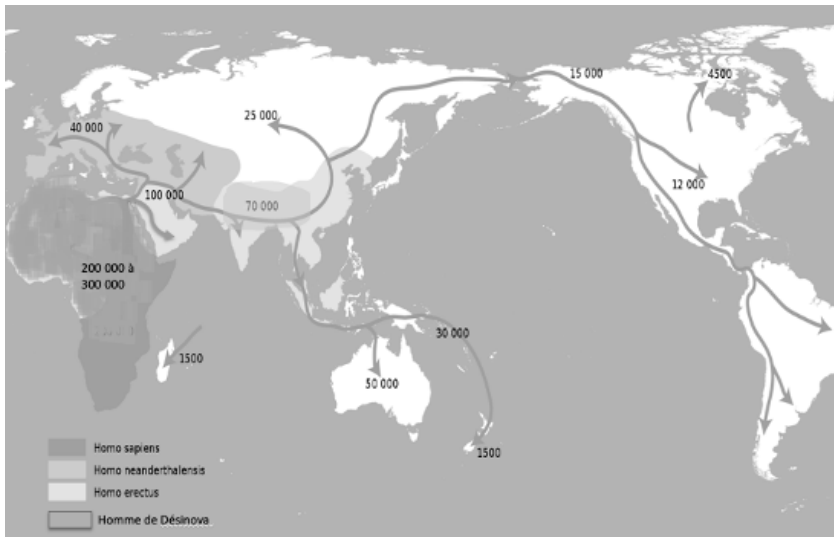
Un peu de génétique et de génétique des populations

La génétique des populations humaines est une science créée entre 1920 et 1940. Elle étudie la distribution et l'évolution des caractères au sein de communautés d'individus. Le terme « individu » vient du latin *individuum*, c'est-à-dire « qui est indivisible ». Un individu est original. Il n'existe pas deux individus totalement identiques, sauf si ce sont des clones ou des jumeaux. Chez un individu, tous les éléments sont interdépendants et coopèrent à la vie de l'ensemble. Un individu est caractérisé par un phénotype et un génotype. Le phénotype est l'ensemble des caractéristiques résultant de l'expression des gènes et de leurs éventuelles interactions avec l'environnement. Deux clones peuvent être morphologiquement différents, bien que génétiquement identiques. Le génotype est l'ensemble de l'information génétique présente dans chaque cellule. Chaque cellule d'un individu possède la même information génétique que la

Figure 3. Extension d'*Homo neanderthalensis*, d'*Homo desinova* et d'*Homo rhodesiensis* en Afrique. Dessin François Le Tacon



Figure 4. Dispersions successives d'*Homo erectus*, expansion maximale; *Homo neanderthalis*, expansion maximale; homme de Denisova, *Homo sapiens* avec les dates de migration. Domaine public/François Le Tacon



cellule initiale⁴. Deux clones ont exactement le même génotype. Un génotype est unique et ne peut se retrouver que chez des jumeaux vrais ou chez des clones. Un génotype est caractérisé par l'ensemble du génome et en particulier par ses allèles.

Qu'est-ce qu'un allèle ou allotype ?

Un allèle ou allotype est un variant d'un gène occupant une place précise ou locus sur le chromosome. Chez les organismes diploïdes, dont nous faisons partie, à chaque locus, il y a deux allèles, l'un provenant du père, l'autre de la mère⁵. Chez les organismes diploïdes, si les deux allèles sont identiques, le locus est homozygote. S'ils sont différents, le locus est dit hétérozygote. Un allèle peut être dominant ou récessif. Un allèle est dominant lorsque le caractère qu'il code s'exprime même s'il n'est présent que sur un seul allèle du locus. Un allèle est récessif lorsqu'il ne s'exprime que s'il est présent sur les deux allèles du locus.

Qu'est-ce qu'une population ?

Une population est constituée d'individus occupant un espace défini à un instant déterminé et échangeant des allèles de manière homogène et régulière par reproduction sexuée. C'est ce qui est appelé panmixie. Les individus de cette population, qui sont tous différents par leur génotype sauf en

cas de gémellité, ont cependant tous les mêmes loci, c'est-à-dire les mêmes localisations de gènes sur les chromosomes. À chaque locus il y a deux allèles différents. Un allèle est un variant d'un gène occupant une place précise ou locus sur le chromosome. Il peut être dominant ou récessif. Il existe par conséquent une variabilité génétique plus ou moins importante au sein d'une population. Cette diversité est d'autant plus grande que le nombre d'allèles par gène est grand ; c'est ce qui est appelé polymorphisme. Dans une population homogène où règne la panmixie, c'est-à-dire où les individus se reproduisent aléatoirement, les fréquences de chaque allèle sont proches, c'est-à-dire qu'il n'y a pas d'allèles fortement majoritaires.

Qu'est-ce qu'une espèce ?

Une espèce a été définie par le biologiste-généticien germano-américain Ernst Mayr en 1942 comme « un groupe de populations naturelles réellement ou potentiellement interfécondes, isolé de tout autre groupement analogue ». En dehors du concept biologique de Mayr, l'espèce peut être appréhendée de différentes manières, les deux principales étant par la morphologie ou la phylogénie.

Le concept morphologique est le plus utilisé. Il consiste à identifier une espèce par les caractères apparents, c'est-à-dire les phénotypes des individus qui la composent (taille, couleur, etc.). La grande force du concept morphologique est d'être applicable partout. Le concept phylogénétique de l'espèce repose sur l'identité génétique et inclut la notion de descendance à

4. Chez les arbres âgés, il peut y avoir modification du génome de certaines cellules somatiques (Plomion *et al.*, 2018).

5. Chez les mousses ou certains champignons, les individus sont haploïdes et ne possèdent qu'un allèle à un locus.

partir d'ancêtres communs⁶. Suivant ce principe, une espèce est un ensemble de populations descendant du même ancêtre, maintenant son identité vis-à-vis des autres espèces et possédant des tendances évolutives et une histoire propre (Wiley, 1978). Ce concept était peu opérationnel jusqu'à l'avènement de la biologie moléculaire et la constitution des banques de données moléculaires.

La spéciation ou apparition de nouvelles espèces

Les populations constituant une unité de base ont tendance à diverger. En effet, les génomes ne sont pas stables, et des modifications se produisent sans cesse au moment de la reproduction sexuée sous l'effet de facteurs internes ou externes. À l'intérieur d'une population soumise à la panmixie, les échanges génétiques fréquents brassent le tout et homogénéisent les différences internes. Mais les flux géniques peuvent être modifiés par différents mécanismes. La divergence entre populations peut alors devenir telle que la reproduction sexuée devienne impossible. Il y a spéciation, c'est-à-dire création d'une nouvelle espèce ou entité biologique de base (voir figure 5).

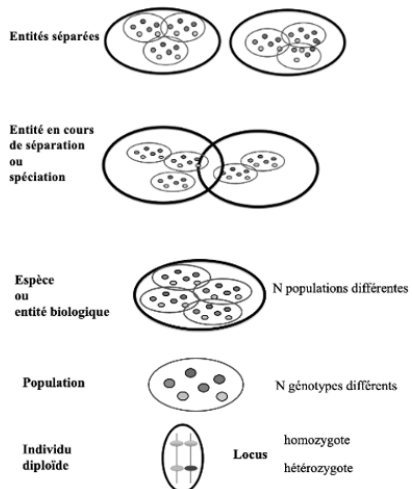
L'événement capital dans l'apparition d'une nouvelle entité est la mise en place d'un isolement reproductif par apparition de barrières de nature di-

verse : habitats différents, incompatibilité anatomique des organes génitaux, attraction sexuelle faible, etc.

Le mode de spéciation le plus courant admis est le mode allopatrique (Turelli *et al.*, 2001). Il est la conséquence d'une fragmentation de l'aire géographique ancestrale de l'espèce au cours du temps. L'émergence d'une barrière physique à la migration permet aux populations d'évoluer séparément. D'autres modes de spéciation peuvent intervenir (Johannesson, 2001). Dans cette communication, nous n'utiliserons pas la notion d'espèce. Nous nous contenterons d'utiliser les termes de population ou d'entité biologique. En effet, en paléontologie humaine, la notion d'espèce est particulièrement floue. De plus, pour les hommes fos-

Figure 5. La spéciation ou apparition de nouvelles espèces.

Dessin François Le Tacon



6. Il est possible d'établir l'ascendance d'un individu, d'une population ou d'une espèce par analyse phylogénétique en utilisant quelques séquences variables du génome comme celles qui codent l'ADN ribosomal. Il est aussi possible d'utiliser le génome entier lorsqu'il est disponible.

siles, nous n'avions, jusqu'à quelques décennies, que des données morphologiques fragmentaires.

Qu'est-ce que l'introgession ?

Pour qu'une introgression se produise, deux entités biologiques ayant un ancêtre commun doivent se séparer et rester isolées l'une de l'autre pendant suffisamment longtemps pour que leurs pools génétiques puissent devenir distinctement divergents sans toutefois être devenus incompatibles. Autrement dit, l'introgession ou *introgressive hybridization* est le transfert par reproduction sexuée d'allèles d'une entité biologique à une autre entité dite réceptrice. Les deux entités ne sont pas encore complètement génétiquement séparées, ce qui rend l'interfécondation possible (*voir figure 6*). Une première hybridation par quelques individus d'une entité étrangère dans une entité réceptrice est suivie de rétrocroisements avec d'autres individus de l'espèce réceptrice, ces derniers restant majoritaires. Ainsi, le patrimoine génétique de la population réceptrice contient des allèles que l'on peut distinguer comme introgressés et non introgressés.

Figure 6. Introgression entre deux populations. La population B est dite réceptrice.

Dessin François Le Tacon



Les apports de la génomique ou science des génomes

Le séquençage de génomes entiers d'espèces actuelles a commencé en 1995 avec celui d'une bactérie, *Hæmophilus influenzae*, comprenant 1740 gènes, puis s'est poursuivi en 1998 avec celui d'un champignon, la levure, *Saccharomyces cerevisiæ*, comprenant 6000 gènes. En 2001 a été publiée une première ébauche du génome humain, suivie de versions plus complètes. Le génome humain comprend 2,85 Gbp (milliard de paires de base) et entre 20000 et 21000 gènes codant pour des protéines. Depuis, le séquençage du génome humain se poursuit, ce qui permet de commencer à définir génétiquement les allèles et leurs variants. Le Single Nucleotide Polymorphism (SNP) ou polymorphisme d'un seul nucléotide (PSN) est la variation sur un locus d'une seule paire de bases entre individus d'une même population ou entité biologique.

Histoire de l'évolution du genre *Homo* d'après la génétique des populations actuelles

Il est maintenant possible de déterminer la fréquence relative de différents allèles chez l'homme et de reconstituer l'histoire des populations. La singularité des populations africaines en matière de distance génétique et de variabilité s'oppose à celle des autres continents ou régions (*voir figure 7*). L'homme moderne, *Homo sapiens*, est né en Afrique en évoluant à partir d'*Homo erectus* ou de ses descendants et s'est ensuite répandu sur les autres continents après la seconde phase dite *out of Africa*, il y a environ 100 000 ans.

Cet homme moderne a continué à se diversifier en Afrique après cette sortie, mais beaucoup moins que les hommes qui avaient quitté ce continent. La diversification des populations africaines subsahariennes est cependant loin d'avoir été déchiffrée et apparaît très complexe.

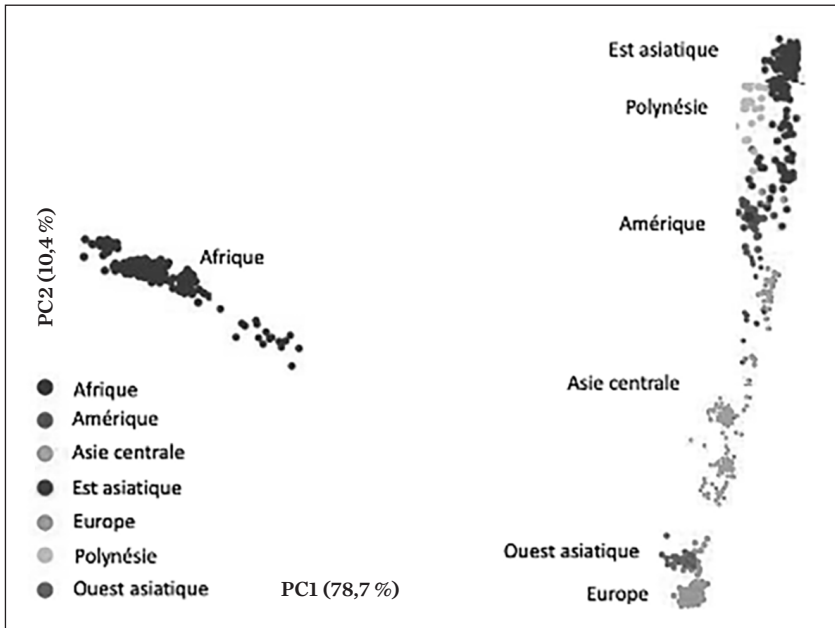
Comment expliquer une telle distance entre l'Afrique et le reste du monde et comment expliquer une telle diversité entre les populations autres qu'africaines? Les migrations ont évidemment joué un rôle dans cette diversification hors d'Afrique, mais ne

semblent pas pouvoir expliquer complètement de tels écarts. La diversification hors d'Afrique pourrait s'expliquer par des apports extérieurs importants, hypothèse qui va être confortée par l'analyse des génomes fossiles.

Histoire de l'évolution du genre *Homo* d'après l'ADN fossile

L'acide désoxyribonucléique (ADN) d'échantillons anciens est fragmenté et pollué par de l'ADN de microorganismes divers. Il est donc difficile à extraire, à séquencer ou à déchiffrer. Ce

Figure 7. Analyse en composante principale du génome de 850 individus caractérisés par 906 000 SNPs (Single Nucleotide Polymorphism). Chaque individu est représenté par un point dont la couleur correspond à sa région d'origine. Le pourcentage de variance expliqué par chaque composante (PC1 et PC2) est indiqué sur les axes. D'après Xing *et al.*, *Genomics*, 2010, modifié par François Le Tacon



n'est que depuis quelques années qu'il est possible d'obtenir des séquences lisibles d'hommes fossiles.

En 2003, l'anthropologue italien David Caramelli et ses collaborateurs ont pu comparer l'ADN mitochondrial d'*Homo neanderthalensis* avec celui d'*Homo sapiens* modernes et fossiles. La conclusion a été qu'il n'y avait eu aucune hybridation entre *Homo neanderthalensis* et *Homo sapiens*. En novembre 2006, des séquences d'ADN mitochondrial et nucléaire d'un homme de Néandertal âgé de 38 000 ans et provenant du site de Vindija en Croatie ont été publiées dans la revue britannique *Nature* (Green *et al.*, 2006). Ce travail a été réalisé sous la direction de Svante Pääbo, biologiste suédois de l'université d'Uppsala, Prix Nobel de médecine 2022.

Depuis, de multiples séquences d'ADN néandertalien ont été obtenues, ce qui permet de tirer des conclusions différentes de celles de David Caramelli. Une première étude, de 2006, avait déjà suggéré qu'un pourcentage non négligeable du génome humain avait invoqué de multiples événements de mélanges anciens, dont un provenant des Néandertaliens (Plagnol et Wall, 2006). Il est ensuite apparu que tous les génomes actuels issus de la population qui avait quitté l'Afrique subsaharienne, c'est-à-dire les génomes eurasiens, contenaient des séquences néandertaliennes, alors que les génomes africains n'en contenaient pas. Cette présence de séquences néandertaliennes chez les Eurasiens s'explique par les diverses introgressions qui se sont produites après l'arrivée des hommes modernes au Moyen-Orient.

Il est maintenant de plus en plus admis qu'une ascendance néandertalienne demeure dans les génomes eurasiens modernes et les a enrichis en allèles (Green *et al.*, 2010; Prüfer *et al.*, 2014; Vernot et Akey, 2014). Les séquences introgressées ont réintroduit des milliers d'allèles ancestraux qui avaient été perdus dans les populations eurasiennes et en particulier au moment d'une réduction massive de population (Rinker *et al.*, 2019)⁷. Cette perte d'allèles semble s'être produite il y a environ 100 000 ans, au moment de la seconde migration hors d'Afrique. Seuls 3 000 à 10 000 individus auraient survécu à la suite de changements climatiques majeurs ou peut-être à la suite de l'éruption cataclysmique du Toba en Indonésie (Gagneux *et al.*, 1999; Harpending et Rogers, 2000; Jorde *et al.*, 1998; Quintana-Murci *et al.*, 1999; Underhill *et al.*, 2000). L'existence même d'un goulet d'étranglement résultant d'une réduction drastique de population au moment de la seconde migration hors d'Afrique ne fait pas l'unanimité, mais semble très vraisemblable.

Ces séquences introgressées d'origine néandertalienne codent diverses fonctions qu'il est possible de déterminer par des analyses complexes demandant cependant confirmation. Selon Khrameeva *et al.* (2014), les Néandertaliens auraient acquis des modifications du catabolisme lipidique bénéfiques pour la survie en climat froid. Les variants alléliques correspondants

7. McCoy, Wakefield et Akey (2017) ont identifiés dans 767 gènes 1 236 SNPs (Single Nucleotide Polymorphism) introgressés, soit 24,5 %.

auraient ensuite été acquis par les humains modernes par introgression en provenance des Néandertaliens et rapidement portés à une fréquence élevée par sélection positive. Autrement dit, les hommes modernes ayant acquis par introgression des allèles de résistance au froid auraient mieux survécu que ceux qui n'en avaient pas reçu et les auraient transmis à leur descendance.

Pour vérifier l'hypothèse, Khrameeva *et al.* ont recherché des signatures de sélection positive dans les génomes des humains contemporains d'origine européenne, asiatique et africaine. Ils ont effectivement trouvé un excès significatif de sélection positive dans les régions génétiques codant le métabolisme lipidique des Européens contemporains, mais pas des Asiatiques ni des Africains. Simonti *et al.* (2016) ont étudié 1000 phénotypes provenant des dossiers médicaux d'environ 28 000 adultes d'ascendance européenne. Les allèles néandertaliens expliquent une fraction significative du risque de dépression et de lésions cutanées résultant de l'exposition au soleil (kératose actinique). D'autres allèles néandertaliens sont associés à l'hypercoagulation et au tabagisme.

Par une autre méthode d'analyse et en utilisant un échantillon de plus de 100 000 individus d'ascendance européenne, Dannemann et Kelso (2017) ont montré que des allèles introgressés d'origine néandertalienne contribuaient au déterminisme des caractéristiques de la peau et de celle des cheveux. Ces mêmes auteurs ont aussi trouvé deux allèles archaïques qui contribuent significativement aux

différences dans le rythme circadien⁸. D'autres études génomiques ont aussi démontré que d'autres lignées d'hominidés anciens avaient introgressé avec les hommes modernes. C'est ainsi que des Denisoviens, différents génétiquement des Néandertaliens et identifiés en mars 2010, auraient aussi introgressé avec les hommes modernes⁹. Selon Huerta-Sánchez et Gasey (2015), les Tibétains auraient acquis un allèle favorisant la vie en altitude par introgression avec des Denisoviens. D'autre part, Mélanésiens et Aborigènes australiens possèdent beaucoup d'allèles dénisoviens, jusqu'à 6 %, ce qui est considérable. Le biologiste américain David Reich et ses collaborateurs ont obtenu des résultats particulièrement convaincants sur cette double introgression néandertalienne et dénisovienne.

D'autres populations anciennes d'hominidés encore à découvrir ont probablement divergé à partir d'*Homo erectus* et se sont reconnectées entre elles à maintes reprises par introgression puis avec les hommes modernes. Un tel processus a aussi été récemment mis en évidence dans les populations africaines contemporaines. Selon Hammer *et al.* (2011), ces populations contiendraient une petite proportion de matériel génétique introgressé il y a 35 000 ans à partir d'une population archaïque d'Afrique centrale qui se se-

8. Le rythme circadien est un cycle régissant le sommeil et l'alimentation.

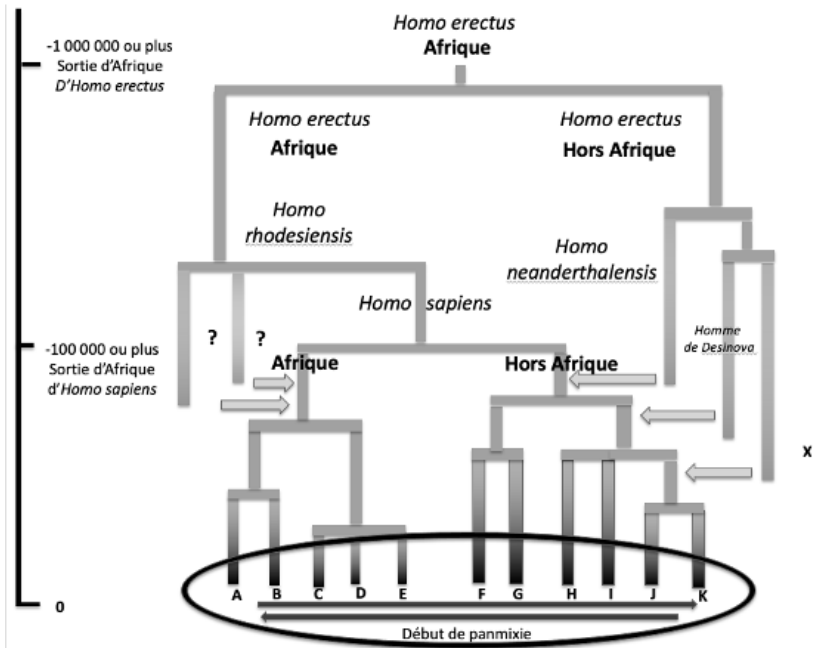
9. Une couverture quasi complète du génome désinovien a été publiée en 2012 par Meyer *et al.* L'homme de Har-bin, *Homo longi*, découvert en Chine et publié en 2012, pourrait être apparenté aux Désinoviens.

rait séparée des hommes modernes il y a 700 000 ans. De même, chez les Africains contemporains, les variants du gène *MUC7* qui code pour la mucine-7, une des protéines les plus abondantes de la salive, proviendrait d'une introgression en provenance d'une population africaine ancienne inconnue (Xu *et al.*, 2017).

La diversification d'*Homo sapiens* résultant de son expansion sur tous les continents après la sortie d'Afrique

et des multiples introgressions qui se sont produites avec les populations anciennes est maintenant soumise à une évolution inverse (voir figure 8). Les conquêtes, les migrations voulues ou imposées, l'ouverture des frontières et les déplacements facilités à courte ou longue distance ont pour conséquence un brassage allélique généralisé, c'est-à-dire une évolution vers la panmixie. Ce brassage a un effet inverse de celui qui a abouti à la différenciation génétique de nombreuses populations. Il est variable

Figure 8. Essai de représentation simplifiée de l'évolution du genre *Homo* jusqu'à l'époque actuelle. A : Afrique du Sud ; B : Afrique de l'Est ; C : Afrique centrale ; D : Afrique centrale ouest ; E : Afrique de l'Ouest ; F : Europe ; G : ouest de l'Asie ; H : Asie centrale ; I : Polynésie ; J : Est de l'Asie ; K : Amérique. Les introgressions sont représentées par des flèches. Dessin François Le Tacon



suivant les continents ou les pays. Mais là où il a lieu, il a pour conséquence une augmentation de la variabilité allélique et donc du polymorphisme. Autrement dit, au sein des nouvelles entités, les individus sont de plus en plus divers. Un nouvel état panmictique semble devoir s'établir progressivement tout en évoluant différemment entre pays ou régions en fonction des forces évolutives qui demeureront et en fonction des cultures, des religions de modes de vie ou des changements environnementaux.

Conclusion


L'avènement de la génétique des populations associée à de puissants traitements informatiques et celui de la génomique appliquée à l'ADN moderne et à l'ADN fossile ont amélioré les connaissances que nous avons de notre histoire. Le genre *Homo* avec l'entité *Homo erectus* est né en Afrique il y a 2 millions d'années ou plus. Ces *Homo erectus* ont évolué sur ce continent pour donner naissance à *Homo rhodesiensis*, qui y aurait vécu entre -500 000 et -300 000 ans. D'*Homo rhodesiensis* aurait émergé, toujours en Afrique, entre -300 000 et -200 000 ans, *Homo sapiens*, l'homme moderne, qui est sorti d'Afrique il y a environ 100 000 ans et a ensuite colonisé le reste du monde. Parallèlement, en Europe, l'entité *Homo erectus*, qui est sortie d'Afrique il y a 1 million d'années ou plus, a évolué vers des formes nouvelles, dont l'homme de Néandertal, apparu il y a environ 450 000 ans, l'homme de Denisova et probablement d'autres entités que nous ne connaissons pas encore.

Après être sortis d'Afrique, les *Homo sapiens* d'origine africaine ont rencontré les Eurasiens et d'abord les Néandertaliens au Moyen-Orient. Les échanges alléliques par introgression ont été, semble-il, multiples entre modernes et anciens, les anciens enrichissant en allèles les modernes en provenance d'Afrique et dont la panoplie génétique aurait été réduite il y a 100 000 ans au moment de la sortie de ce continent¹⁰. Enrichis en allèles, les hommes modernes ont colonisé le monde, ce qui a eu pour conséquence l'apparition de nouveaux allèles par isolement géographique. La diversité allélique est devenue considérable avec la constitution de populations régionales multiples et séparées les unes des autres. Depuis l'apparition du genre *Homo*, la diversification a été progressive sans jamais abolir l'interfécondité potentielle ou réelle entre populations, c'est-à-dire sans spéciation au sens de Mayr. Nous disposons déjà de données sur l'ADN fossile et d'outils permettant de lever une partie du voile recouvrant la complexité de notre passé. Nul doute que de nouvelles découvertes viendront compléter bientôt cette histoire très complexe.

Après cette diversification génétique, l'évolution prend maintenant un chemin inverse. Les conquêtes, les migrations voulues ou imposées, l'ouverture des frontières et les déplacements rapides ont pour conséquence un brassage allélique généralisé qui tend à homogénéiser les fréquences alléliques entre

10. La date de cet hypothétique goulet d'étranglement génétique est variable suivant les auteurs.

populations et s'opposent à la différenciation génétique antérieure. Ce brassage est variable suivant les continents ou les pays. Mais là où il a lieu, il a pour conséquence une augmentation de la variabilité allélique et donc du polymorphisme.

Un nouvel état panmictique s'établit progressivement tout en évoluant en fonction des forces évolutives qui demeurent et en fonction des cultures, des religions, des modes de vie ou des changements environnementaux. 

BIBLIOGRAPHIE

BANKS W. E., D'ERRICO F., PETERSON A. T., KAGEYAMA M., SIMA A. et SÁNCHEZ-GOÑI M. F., « Neanderthal extinction by competitive exclusion », *PLoS One*, vol. 3, n° 12, 2008, e3972.

BRUNET M., GUY F., BOISSERIE J.-R., DJIMDOUMALBAYE A., LEHMANN T., LIHOREAU F. *et al.*, « "Toumaï", Miocène supérieur du Tchad, le nouveau doyen du rameau humain », *Comptes rendus Palevol*, vol. 3, n° 4, 2004, pages 277-285.

BRUNET M., GUY F., PILBEAM D., MACKAYE H. T., LIKIUS A., AHOUNTA D. *et al.*, « A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa », *Nature*, vol. 418, n° 6894, 2002, pages 145-151.

CARAMELLI D., LALUEZA-FOX C., VERNESI C., LARI M., CASOLI A., MALLEGNI F. *et al.*, « Evidence for a genetic discontinuity between Neanderthals and 24,000-year-old anatomically modern Europeans », *Proceedings of the National Academy of Sciences (PNAS)*, vol. 100, n° 11, 2003, pages 6593-6597.

DANNEMANN M., PRÜFER K. et KELSO J., « Functional implications of Neanderthal introgression in modern humans », *Genome Biology*, vol. 18, n° 1, 2017, pages 1-11.

DANNEMANN M. et KELSO J., « The contribution of Neanderthals to phenotypic variation in modern humans », *The American Journal of Human Genetics*, vol. 101, n° 4, 2017, pages 578-589.

DUDA P. et ZRZAVÝ J., « Human population history revealed by a supertree approach », *Scientific Reports*, vol. 6, 2016, n° 29890.

GAGNEUX P., WILLS C., GERLOFF U., TAUTZ D., MORIN P. A. *et al.*, « Mitochondrial sequences show diverse evolutionary histories of African hominoids », *Proceedings of the National Academy of Sciences (PNAS)*, vol. 96, n° 9, 1999, pages 5077-5082.

GOKCUMEN O., « Archaic hominin introgression into modern human genomes », *Yearbook of Physical Anthropology*, vol. 171 (suppl. 70), 2020, pages 60-73.

GREEN R. E., KRAUSE J., PTAK S. E., BRIGGS A. W., RONAN M. T., SIMONS J. F. *et al.*, « Analysis of one million base pairs of Neanderthal DNA », *Nature*, vol. 444, n° 7117, 2006, pages 330-336.

GREEN R. E., KRAUSE J., BRIGGS A. W., MARICIC T., STENZEL U., KIRCHER M. *et al.*, « A draft sequence of the Neandertal genome », *Science*, vol. 328, n° 5979, 2010, pages 710-722.

HAMMER M. F., WOERNER A. E., MENDEZ F. L., WATKINS J. C. et WALL J. D., « Genetic evidence for archaic admixture in Africa », *Proceedings of the National Academy of Sciences (PNAS)*, 108, n° 37, 2011, pages 15123-15128.

HARPENDING H. et ROGERS A., « Genetic perspectives on human origins and differentiation », *Annual Review of Genomics and Human Genetics*, vol. 1, n° 1, 2000, pages 361-385.

HUERTA-SÁNCHEZ E. et CASEY F. P., « Archaic inheritance : supporting high-altitude life in Tibet », *Journal of Applied Physiology*, vol. 119, n° 10, 2015, pages 129-1134.

HUBLIN J.-J. *et al.*, « New fossils from Jebel Irhoud, Morocco and the pan-African origin of “Homo sapiens” », *Nature*, vol. 546, n° 7657, 2017, pages 289-292.

HUBLIN J.-J. et CHANGEUX J.-P., « Paleoanthropology of cognition : an overview on Hominins brain evolution », *Comptes Rendus Biologies*, vol. 345, n° 2, 2022, pages 1-19.

JOHANNESSON K., « Parallel speciation : a key to sympatric divergence », *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 16, n° 3, 2001, pages 148-153.

JORDE L. B., BAMSHAD M. et ROGERS A. R., « Using mitochondrial and nuclear DNA markers to reconstruct human evolution », *BioEssays*, vol. 20, n° 2, 1998, pages 126-136.

JORDE L. B., « Toward a more uniform sampling of human genetic diversity : a survey of worldwide populations by high-density genotyping », *Genomics*, vol. 96, n° 4, 2010, pages 199-210.

KHRAMEVA E. E., BOZEK K., HE L., YAN Z., JIANG X., WEI Y. *et al.*, « Neanderthal ancestry drives evolution of lipid catabolism in contemporary Europeans », *Nature Communications*, vol. 5, n° 1, 2014, pages 1-8.

LUMLEY H. de, « Il y a 400 000 ans : la domestication du feu, un formidable moteur d’homínisation », *Comptes Rendus Palevol*, vol. 5, n° 1-2, 2006, pages 149-154.

MCCOY R. C., WAKEFIELD J. et AKEY J. M., « Impacts of Neanderthal-introgressed sequences on the landscape of human gene expression », *Cell*, vol. 168, n° 5, 2017, pages 916-927.

MAYR E., *Systematics and the origin of species*, Columbia University Press, New York, 1942.

MEYER M., KIRCHER M., GANSAUGE M. T., LI H., RACIMO F., MALLICK S. *et al.*, « A high-coverage genome sequence from an archaic Denisovan individual », *Science*, vol. 338, n° 6104, 2012, pages 222-226.

MONDAL M., BERTRANPETIT J. et LAO O., « Approximate Bayesian computation with deep learning supports a third archaic introgression in Asia and Oceania », *Nature Communications*, vol. 10, n° 1, 2019, article n° 246.

PLAGNOL V. et WALL J. D., « Possible ancestral structure in human populations », *PLoS Genetics*, vol. 2, n° 7, 2006, n° e105

PLOMION C., AURY J.M., AMSELEM J., LEROY T., MURAT F., DUPLESSIS S. *et al.*, « Oak genome reveals facets of long lifespan », *Nature Plants*, vol. 4, n° 7, 2018, pages 440-452.

PRÜFER K., RACIMO F., PATTERSON N., JAY F., SANKARARAMAN S., SAWYER S. *et al.*, « The complete genome sequence of a Neanderthal from the Altai Mountains », *Nature*, vol. 505, n° 7481, 2014, pages 43-49.

QUINTANA-MURCI L., SEMINO O., BANDELT H.J., PASSARINO G., MCELREAVEY K. et SANTACHIARA-BENERECETTI. A. S., « Genetic evidence of an early exit of “Homo sapiens sapiens” from Africa through eastern Africa », *Nature Genetics*, vol. 23, n° 4, 1999, pages 437-441.

REICH D., GREEN R., KIRCHER M., KRAUSE J., PATTERSON N., DURAND E. Y. *et al.*, « Genetic history of an archaic hominin group from Denisova Cave in Siberia », *Nature*, vol. 468, n° 7327, 2010, pages 1053–1060.

REICH D., PATTERSON N., KIRCHER M., DELFIN F., NANDINENI M. R., PUGACH I. *et al.*, « Denisova admixture and the first modern human dispersals into Southeast Asia and Oceania », *The American Journal of Human Genetics*, vol. 89, n° 4, 2011, pages 516-528.

RICHTER D., GRÜN R., JOANNES-BOYAU R., STEELE T. E., AMANI F., RUÉ M. *et al.*, « The age of the hominin fossils from Jebel Irhoud, Morocco, and the origins of the Middle Stone Age », *Nature*, vol. 546, n° 7657, 2017, pages 293-296.

RINKER D. C., SIMONTI C. N., MCARTHUR E., SHAW D., HODGES E. et CAPRA J. A., « Neanderthal introgression reintroduced functional alleles lost in Eurasian populations », *Nature Ecology & Evolution*, vol. 4, n° 10, 2020, pages 1332-1341.

SANKARARAMAN S., MALLICK S., PATTERSON N. et REICH D., « The combined landscape of denisovan and neanderthal ancestry in present-day humans », *Current Biology*, vol. 26, n° 9, 2016, pages 1241-1247.

SENUT B., PICKFORD M., GOMMERY D., MEIN P., CHEBOI K. et COPPENS Y., « First hominid from the Miocene (Lukeino formation, Kenya) », *Comptes rendus de l'Académie des sciences, Series IIA-Earth and Planetary Science*, vol. 332, n° 2, 2001, pages 137-144.

SILVERT M., QUINTANA-MURCI L. et ROTIVAL M., « Impact and evolutionary determinants of Neanderthal introgression on transcriptional and post-transcriptional regulation », *The American Journal of Human Genetics*, vol. 104, n° 6, 2019, pages 1241-1250.

SIMONTI C. N., VERNOT B., BASTARACHE L., BOTTINGER E., CARRELL D. S., CHISHOLM R. L. *et al.*, « The phenotypic legacy of admixture between modern humans and Neandertals », *Science*, vol. 351, n° 6274, 2016, pages 737-741.

SKOV L., COLL MACIÀ M., SVEINBJÖRNSSON G. *et al.*, « The nature of Neanderthal introgression revealed by 27,566 Icelandic genomes », *Nature*, vol. 582, n° 7810, 2020, pages 78-83.

SPOOR F., LEAKEY M. G., GATHOGO P. N., BROWN F. H., ANTÓN S. C., MCDUGALL I., KIARIE C., MANTHI F. et LEAKEY L., « Implications of new early “Homo” fossils from Ileret, east of Lake Turkana, Kenya », *Nature*, vol. 448, n° 7154, 2007, pages 688-691.

TASKENT R. O. et GOKCUMEN O., « The multiple histories of Western Asia : Perspectives from ancient and modern genomes », *Human Biology*, vol. 89, n° 2, 2017, pages 107-117.

TATTERSALL I., « Human origins : Out of Africa », *Proceedings of the National Academy of Sciences (PNAS)*, vol. 106, n° 38, 2009, pages 16018-16021.

TATTERSALL I. et SCHWARTZ J. H., « Hominids and hybrids : The place of Neanderthals in human evolution », *Proceedings of the National Academy of Sciences (PNAS)*, vol. 96, n° 13, 1999, pages 7117-7119.

TEMPLETON A., « Out of Africa again and again », *Nature*, vol. 416, 2002, pages 45-51.

TIMMERMANN A., « Quantifying the potential causes of Neanderthal extinction : Abrupt climate change versus competition and interbreeding », *Quaternary Science Reviews*, vol. 238, 2020, n° 106331

TURELLI M., BARTON N. H. et COYNE J. A., « Theory and speciation », *Trends in Ecology and Evolution*, vol. 16, n° 7, 2001, pages 330-343.

UNDERHILL P. A., SHEN P., LIN A. A., JIN L., PASSARINO G., YANG W. H. *et al.*, « Y chromosome sequence variation and the history of human populations », *Nature Genetics*, vol. 26, n° 3, 2020, pages 358-361.

VEERAMAH K. R. et HAMMER M. F., « The impact of whole-genome sequencing on the reconstruction of human population history », *Nature Reviews Genetics*, vol. 15, n° 3, 2014, pages 149-162.

VENTER J. C., ADAMS M. D., MYERS E. W., LI P. W., MURAL R. J. *et al.*, « The sequence of the human genome », *Science*, vol. 291, n° 5507, 2001, pages 1304-1351.

VENTER J. C., SMITH H. O. et ADAMS M. D., « The sequence of the human genome », *Clinical Chemistry*, vol. 61, n° 9, 2015, pages 1207-1208.

VERNOT B. et AKEY J. M., « Resurrecting surviving Neandertal lineages from modern human genomes », *Science*, vol. 343, n° 6174, 2014, pages 1017-1021.

VERNOT B., TUCCI S., KELSO J., SCHRAIBER J. G., WOLF A. B., GITTELMAN R. M. *et al.*, « Excavating Neandertal and Denisovan DNA from the genomes of Melanesian individuals », *Science*, vol. 352, n° 6282, 2016, pages 235-239.

VILLANEVA F. A. et SCHRAIBER J. G., « Multiple episodes of interbreeding between Neanderthal and modern humans », *Nature Ecology & Evolution*, vol. 3, n° 1, 2019, pages 39-44.

WALL J. D. et BRANDT D. Y. C., « Archaic admixture in human history », *Current Opinion in Genetics and Development*, vol. 41, n° 12, 2016, pages 93-97.

WILLERSLEV E. et COOPER A., « Review paper. Ancient DNA », *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, vol. 272, n° 1558, 2005, pages 3-16.

WILEY E. O., « The evolutionary species concept reconsidered », *Systematic Zoology*, vol. 27, n° 1, 1978, pages 17-26

WOLF A. B. et AKEY J. M., « Outstanding questions in the study of archaic hominin admixture », *PLoS Genetics*, vol. 14, n° 5, 2018, n° e1007349.

WOLPOFF M. H., HAWKS J. et CASPARI R., « Multiregional, not multiple origins », *American Journal of Physical Anthropology*, vol. 112, n° 1, 2000, pages 129-136.

XU D., PAVLIDIS P., TASKENT R. O., ALACHIOTIS N., FLANAGAN C., DEGIORGIO M. *et al.*, « Archaic Hominin introgression in Africa contributes to functional salivary MUC7 genetic variation », *Molecular Biology and Evolution*, vol. 34, n° 10, 2017, pages 2704-2715.

XING J., WATKINS W. S., SHLIEN A., WALKER E., HUFF C. D., WITHERSPOON D. J. *et al.*, « Toward a more uniform sampling of human genetic diversity : A survey of worldwide populations by high-density genotyping », *Genomics*, vol. 96, n° 4, 2010, pages 199-210.