



L'histoire évolutive de notre lignée, de nos origines à l'émergence de notre espèce *Homo sapiens*

Clément Zanolli

► To cite this version:

Clément Zanolli. L'histoire évolutive de notre lignée, de nos origines à l'émergence de notre espèce *Homo sapiens*. Bulletin de la société d'histoire naturelle de Toulouse, 2021. hal-03382164

HAL Id: hal-03382164

<https://hal.science/hal-03382164>

Submitted on 18 Oct 2021

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

L'histoire évolutive de notre lignée, de nos origines à l'émergence de notre espèce *Homo sapiens*

Clément Zanolli

Univ. Bordeaux, CNRS, MCC, PACEA, UMR 5199, F-33600 Pessac, France

RESUME

Notre lignée, celle du genre *Homo*, émerge en Afrique il y a environ 2 à 3 millions d'années. La récente découverte sur le site de Ledi-Geraru, en Ethiopie, d'un fragment de mandibule attribuable à *Homo* et daté aux alentours de 2,8 millions d'années dépasse de plus de 400 000 ans les restes humains les plus anciens connus auparavant. Cependant, la caractérisation du genre *Homo*, et donc l'attribution à notre genre des restes hominines les plus anciens, reste débattue. Durant plus de deux millions d'années, de nombreuses espèces humaines ont peuplé l'Afrique (e.g., *H. rudolfensis*, *H. erectus/ergaster*) et l'Eurasie (e.g., *H. erectus*, *H. antecessor*, les Néandertaliens), occupant parfois à la même période des territoires proches. Les progrès de la paléogénétique ont récemment révélé que certaines de ces espèces qui depuis ont disparu se sont hybridées entre elles, mais aussi avec nos ancêtres directs. Les populations non-africaines portent aujourd'hui entre 1,8 et 2,6% d'ADN néandertalien, ainsi que des traces d'ADN d'un groupe éteint connu sous le nom de Dénisoviens. La dispersion et le succès évolutif des espèces anciennes du genre *Homo*, comme celle de notre propre espèce, *H. sapiens*, sont probablement liés à une grande capacité d'adaptation à des climats fluctuants et à des environnements variés, y compris lors de périodes de conditions extrêmes comme pendant les phases glaciaires. Mais où et quand notre espèce a-t-elle émergé ? Quels sont nos atouts et pourquoi, parmi les nombreux représentants du genre *Homo* ayant existé, nous sommes aujourd'hui la seule espèce vivante, atteignant une population de plus de 7.6 milliards d'individus ? Telles sont les questions fondamentales auxquelles la science cherche encore à apporter des éléments de réponse.

L'évolution des premiers hominines, ceux pré-datant les australopithèques, est considéré un sujet d'intérêt majeur en paléanthropologie. Les questions principales touchent aux origines lointaines de notre clade, à l'identité des premiers représentants de la lignée humaine et aux relations évolutives entre les taxons ayant vécu du Miocène supérieur au Pliocène. En effet, les origines de la sous-famille des Homininae (les hominins) et de la tribu des hominini (les hominines) restent obscures en raison de la rareté du matériel fossile découvert à ce jour. Durant la période correspondant à l'émergence et à la radiation initiale des hominines en Afrique, il y a environ 10 à 5 millions d'années, le registre fossile est très limité. Aujourd'hui, l'identité et la position phylogénétique de trois taxons candidats est matière de débat: *Sahelanthropus tchadensis*, *Orrorin tugenensis* et *Ardipithecus kadabba* (Begun, 2013). Alors que des représentants fossiles de l'humanité et les australopithèques sont connus depuis la fin du XIX^{ème} et le début du XX^{ème} siècle, ces trois espèces ne sont connues que depuis le début des années 2000. Le fait que *Sahelanthropus*, *Orrorin* et *Ardipithecus kadabba* aient été découverts dans trois pays africains différents - respectivement le Tchad, le Kenya et l'Éthiopie - et ne soient représentés que par peu de restes, dont la plupart représentent des régions anatomiques différentes, complique les comparaisons et pose la question de leur appartenance à différents taxons hominines, ou même au clade hominini (Macchiarelli *et al.*, 2020).

Le plus ancien taxon généralement considéré comme hominine est *Sahelanthropus tchadensis*, découvert dans les sites de Toros-Menalla, à l'Ouest du Désert du Djurab. Décrite en 2002, cette espèce est représentée par des restes cranio-dentaires issus de sédiments du Miocène supérieur (il y a environ 7-6 millions d'années) attribués de six à neuf individus. La canine relativement réduite et la morphologie des prémolaires se rapprochent plus de la condition hominine que de celle des grands singes actuels (Brunet *et al.*, 2002). De plus, la position et l'orientation du foramen magnum, un des critères utilisés pour estimer la posture et, donc, indirectement le comportement locomoteur, indiqueraient une possible adaptation à la bipédie. Cependant, le crâne de *Sahelanthropus* est très déformé et, malgré des tentatives de reconstruction 'virtuelle', plusieurs aspects de sa morphologie, notamment celle du basicrâne, restent difficilement interprétables. Toutefois, afin de déterminer les habitudes locomotrices des hominines anciens, l'étude de la structure osseuse des restes postcrâniens reste essentielle (Puymerail, 2017). Depuis la découverte des fossiles de *Sahelanthropus*, il y a désormais plus de 18 ans, seul un reste postcrânien appartenant à ce taxon - une diaphyse fémorale - a été publié. L'étude préliminaire de ce fossile a permis d'apporter des éléments d'information sur les aspects locomoteurs de *Sahelanthropus*, indiquant plutôt des similitudes avec le chimpanzé et des différences marquées avec les fémurs connus de *Orrorin* (Macchiarelli *et al.*, 2020).

Un autre candidat au titre de plus ancien hominine est *Orrorin tugenensis*. Un peu plus d'une douzaine de fragments osseux et dentaires représentant au moins cinq individus ont été découverts dans les collines Tugen, au Kenya, dans des sédiments datant d'environ 6 millions d'années. Comme pour *Sahelanthropus*, la couronne de la canine est relativement réduite en taille, mais présente un sillon similaire à celui des grands singes, lequel est absent chez les hominines plio-pléistocènes (Senut *et al.*, 2001). Par contre, les dents post-canines présentent des proportions et une morphologie se rapprochant de celles des représentants pliocènes du rameau humain. La morphologie de l'humérus et des phalanges de la main présentent des adaptations à l'arboricole et au grimper, tandis que les deux fragments de fémur - labellisés BAR 1002'00 et BAR 1003'00 - se rapprochent plus de ceux des australopithèques, suggérant une bipédie habituelle chez ce taxon, même si différente de celle des humains actuels.

Finalement, *Ardipithecus kadabba* est un autre hominine potentiel, connu uniquement par une poignée de dents et fragments osseux découverts en Éthiopie dans des niveaux datant du Miocène terminal (Haile-Selassie *et al.*, 2004). Par rapport à *Sahelanthropus* et *Orrorin*, *Ar. kadabba* présente une configuration des canines et prémolaires qui se rapproche plutôt de celle des grands singes actuels, avec une canine supérieure peu réduite et s'aiguissant au contact de la

troisième prémolaire inférieure. Cependant, les similitudes morphologiques des autres éléments indiquent une parenté avec une espèce pliocène nommée *Ar. ramidus* qui elle montre une canine réduite similaire à celle de *Australopithecus* (White *et al.*, 1994). La réduction de la canine, tout comme des formes de bipédie, semblent donc avoir émergé à plusieurs reprises chez les hominidés anciens et ne constituent donc vraisemblablement pas des critères diagnostiques certains pour définir l'appartenance à ce clade.

L'ensemble des restes fauniques associés à ces trois taxons miocènes indiquent de paléoenvironnements forestiers, ou en mosaïque. De même pour *Ar. ramidus*, qui a vécu il y a environ 4,5-4,3 millions d'années dans un milieu forestier parsemé de rivières. Ce dernier montre aussi des adaptations à l'arboricolie (avec de longs membres thoraciques) et un squelette compatible avec une bipédie occasionnelle (incluant un bassin proche de celui des australopithèques, une lordose vertébrale, mais pas de voute plantaire associée à un gros orteil opposable). Avec une capacité crânienne d'environ 300-350 cm³, *Ar. ramidus* avait un cerveau de taille semblable à celle du chimpanzé, pour une corpulence similaire (Begun, 2013).

A partir d'environ 4 millions d'années, le nombre de restes d'hominines et leur diversité taxinomique augmentent clairement, permettant d'avoir une image moins floue de l'apparence, des aspects biologiques et des comportements de nos lointains parents. L'ouverture des paysages en Afrique de l'Est, en lien avec l'intensification des fluctuations des cycles de Milanković, a joué un rôle fondamental dans l'évolution des hominines. A ce jour, les représentants les plus anciens du genre *Australopithecus* ont été découverts en Ethiopie et au Kenya. Ils appartiennent à l'espèce *Au. anamensis* et datent entre 4,2 et 3,8 millions d'années. Le taxon *Au. anamensis* est généralement considéré comme descendant de *Ar. ramidus*, même si les deux ont probablement coexisté pendant une courte période, il y a 4,3-4,2 millions d'années. De la même manière, l'espèce *Au. afarensis* (Figure 1), connue notamment pour sa célèbre représentante 'Lucy' (AL 288-1) et dont les fossiles ont été retrouvés dans des niveaux datés de 3,9 à 2,9 millions d'années, est vue comme descendant de *Au. anamensis*. Pourtant, les premiers représentants du taxon de 'Lucy' ont coexisté en Afrique de l'Est avec les derniers représentants de *Au. anamensis* (Haile-Selassie *et al.*, 2019). Sur la base de la distribution chrono-spatiale du registre fossile, les hypothèses évolutives linéaires, avec une transformation de type 'anagénétique' d'une espèce dans une autre, se révèlent trop simplistes et il faut plutôt imaginer une diversité de groupes ayant évolué de manière différente au fil des générations, produisant un véritable buissonnement avec des phénomènes de spéciation par isolement temporaire. Ainsi, les australopithèques connaissent une radiation évolutive entre la fin du Pliocène et le début du Pléistocène. Du Tchad à l'Afrique du Sud, de nombreuses espèces du genre *Australopithecus* sont reconnues : *Au. anamensis*, *Au. afarensis*, *Au. bahrelghazali*, *Au. deyiremeda*, *Au. africanus*, *Au. garhi*, *Au. sediba* et, probablement, en Afrique du Sud aussi *Au. prometheus*. En parallèle, les australopithèques robustes habituellement regroupés sous le genre *Paranthropus* (*P. aethiopicus*, *P. boisei* et *P. robustus*) - un genre dont les relations évolutives avec les autres hominines restent débattues - le taxon *Kenyanthropus platyops* (Figure 1) et les premiers représentants du genre *Homo* complètent la tribu des hominini (Henke et Tattersall, 2015). Comme attesté par les empreintes de pas de Laetoli et par des études de la structure interne des os des membres inférieurs (Cazenave *et al.*, 2019), tous ces représentants du clade présentent des caractéristiques morphologiques compatibles avec une bipédie habituelle, même si des adaptations à l'arboricolie persistent chez certains d'entre eux. Tandis que la capacité crânienne varie entre 375 et 550 cm³, la morphologie du neurocrâne (et de l'endocrâne), de la face et des dents sont diagnostiques et permettent de discriminer entre différentes espèces (Figure 2). Même si la paléodiversité au sein des hominines plio-pléistocène est indéniable, il est aussi probable que certains taxons qui sont reconnues dans une région donnée, puissent en réalité représenter une population locale d'une espèce occupant une autre région géographique. Par exemple, l'espèce *Au. afarensis*, qui est reconnue en Afrique de l'Est uniquement, pourrait

être liée à l'espèce *Au. prometheus* d'Afrique du Sud, comme récemment suggéré par les similitudes crânio-dentaires révélées par l'étude du spécimen StW 573, aussi appelé "Little Foot" (Clarke et Kuman, 2019). De la même manière, une molaire de dimensions particulièrement importantes provenant du site de Gondolin, encore en Afrique du Sud, pourrait appartenir à l'espèce *P. boisei*, alors que seule l'espèce *P. robustus* est actuellement reconnue dans cette macro-région. Au moins dans quelques cas, il est également possible que des espèces généralement attribuées à deux taxons soient en réalité une seule et même espèce, mais que les comparaisons des registres fossiles d'Afrique de l'Est et du Sud soient limitées et compliquées par les problèmes de datation des registres sud-africains et par la mécompréhension des dynamiques paléo-biogéographiques entre ces deux macro-régions. En effet, des similitudes morphologiques entre des restes crânio-dentaires sud-africains attribués à *Au. africanus* et des spécimens des gorges d'Olduvai, en Tanzanie, attribués à *H. habilis*, questionnent sur l'appartenance de ces fossiles à une même espèce. Si tel était le cas, devraient-ils être considérés comme attribuables au genre *Australopithecus* ou à *Homo* ?

L'émergence du genre *Homo* est un sujet très débattu, avec seulement une poignée de fossiles disponibles permettant de discuter autour de l'identité probable et des caractéristiques distinctives des premiers représentants de notre genre. Plusieurs critères ont par le passé été proposés pour les identifier. Entre autres, une capacité crânienne plus élevée que chez les australopithèques a longtemps été considérée comme un élément diagnostique. En effet, avec un volume endocrânien variable compris entre 729 et 824 cm³, le spécimen OH 7 d'Olduvai, datant de 2,0-1,8 millions d'années, est l'holotype de l'espèce *H. habilis*, dépassant l'intervalle de variation du volume des australopithèques (Sporer *et al.*, 2015). Il faut toutefois nuancer cette interprétation, car une grande variation existe chez ces derniers, notamment en fonction des variations chrono-géographiques des espèces, mais aussi de leur degré de dimorphisme sexuel. De plus, le nombre de crânes appartenant à *Australopithecus* et *Paranthropus* pour lesquels la capacité crânienne est estimable de manière fiable est limité et il n'est pas exclu que des individus aient eu une capacité crânienne plus élevée. A cet égard, il est important de noter que le volume du crâne D4500, probablement un représentant archaïque de *H. erectus* âgé de 1,8 millions d'années retrouvé à Dmanisi, en Géorgie, atteint seulement un volume de 546 cm³ ! La découverte d'outils en pierre taillée associé aux fossiles anciens du genre *Homo* a longtemps été considérée comme un signe d'émergence de culture humaine. Cependant, des outils datés de 3,3 millions d'années trouvés à Lomekwi, au Kenya (Harmand *et al.*, 2015), suggèrent que la fabrication et l'utilisation d'outils en pierre taillée ne sont pas l'apanage du genre humain mais ont été développées avant par une ou plusieurs espèces d'australopithèques.

Sur la base du registre fossile disponible à ce jour, on constate qu'il n'y a pas vraiment de critères diagnostiques fiables permettant de différencier sans ambiguïté des possibles premiers membres du genre *Homo* par rapport à certains représentants du taxon *Australopithecus*. La définition formelle du genre humain reste donc aujourd'hui un problème à résoudre. Parmi les restes dentognathiques datés entre la fin du Pliocène et le début du Pléistocène inférieur présentant une morphologie intermédiaire entre *Australopithecus* et *Homo*, mais généralement attribués à ce dernier taxon, nous pouvons citer les spécimens KNM-ER 5431, du Kenya, LD 350-1, Omo 75-14 et AL 666-1, d'Ethiopie, ainsi que UR 501, du Malawi (Henke et Tattersall, 2015).

Les espèces *H. rudolfensis* et *H. ergaster*, émergeant toutes deux en Afrique aux alentours de 2,0 millions d'années, présentent des caractéristiques indubitablement humaines (plus proches de celles de espèces humaines successives que des australopithèques ; Figure 2). Par rapport à *H. habilis*, *H. rudolfensis* et *H. ergaster* ont une mâchoire plus courte et arrondie, résultant en une face moins prognathe, même si la capacité crânienne est très largement similaire à celle de certains australopithèques et de *H. habilis*, comprise entre 600 et 900 cm³. Il y a environ 1,8 millions d'années, *H. ergaster/erectus* est peut-être la première espèce

humaine à être sortie d'Afrique, comme en atteste l'assemblage de Dmanisi (dans l'actuelle Géorgie), aux portes de l'Europe sud-orientale (Lordkipanidze *et al.*, 2013) et à se disperser en Eurasie. Alors que des groupes hominines continuent de coexister en Afrique, *H. erectus* évolue en Asie tout au long du Pléistocène arrivant, il y a au moins 1,5-1,4 millions d'années, jusqu'aux milieux froids du nord de la Chine et aux forêts tropicales de l'Indonésie (Figure 2). Cette versatilité et capacité d'adaptation à des environnements aussi hétérogènes, accompagnées d'une panoplie d'outils - lithiques mais probablement pas seulement - et de la maîtrise du feu, sont probablement les éléments qui ont permis à *H. erectus* de conquérir des territoires si variés (Henke et Tattersall, 2015).

La dispersion des groupes humains sur des territoires autant étendus, parfois temporairement connectés puis isolés - comme dans le cas des archipels d'Asie du sud-est en fonction des variations eustatiques liées aux cycles glaciaires - puis leur variabilité morphologique et dimensionnelle ont longtemps été sujets à débats, même si, depuis près de 70 ans, les chercheurs ont considéré que la majorité des restes fossiles appartenait à *H. erectus*. Toutefois, grâce aux progrès des méthodes d'imagerie à rayons X et à neutrons, l'étude de la structure dentaire interne de spécimens plus robustes des assemblages fossiles indonésiens a récemment permis de démontrer que ces derniers appartiennent plus probablement à *Meganthropus palaeojavanicus*, une espèce hominidée éteinte ayant coexisté au Pléistocène inférieur avec *H. erectus*, des espèces d'orang-outan et, peut-être, aussi *Gigantopithecus* (Zanoli *et al.*, 2019).

En Europe, la transition Pléistocène inférieur/moyen voit l'émergence de nouveaux taxons humains, tels que *H. antecessor* et *H. heidelbergensis*. L'origine de ces lignées et leurs liens avec les espèces successives restent encore flous, même si *H. heidelbergensis* est généralement considéré comme ancêtre des Néandertaliens (Stringer, 2012). Alors que les relations phylogénétiques entre Néandertaliens, Denisoviens et humains modernes commencent à être mieux comprises grâce aux progrès des analyses moléculaires, celles des taxons plus anciens restent à préciser. En effet, les analyses paléogénétiques suggèrent que le groupe ancestral commun aux Néandertaliens, Denisoviens et humains modernes a évolué aux alentours de 1,0-0,7 millions d'années (Rogers *et al.*, 2019). Pourtant, identifier le groupe en question n'est pas aisé. Alors qu'en Europe au moins deux espèces sont reconnues autour de cette période, des groupes *H. erectus* persistent en Asie, et il est même possible que plusieurs lignées coexistent en Afrique. Dans ces dernières, *H. rhodesiensis* pourrait être limitée à l'Afrique ou, comme le suggèrent les ressemblances morphologiques avec des spécimens attribués à *H. heidelbergensis*, faire partie d'un groupe plus répandu (Stringer, 2012).

Un hominine intrigant, *H. naledi* a récemment été décrit à partir d'un assemblage ostéo-dentaire conséquent issu du complexe de grotte Rising Star en Afrique du Sud. Datés entre 335 et 236 mille ans, ces restes montrent une morphologie unique, combinant des caractéristiques propres aux australopithèques et d'autres plus similaires à *Homo* (Hawks *et al.*, 2017). Même si cette espèce est actuellement considérée comme humaine, la petite capacité crânienne (465-560 cm³), le prognathisme marqué (Figure 2), la troisième molaire plus grande que les autres (alors que chez *Homo*, c'est la plus petite des molaires), la cage thoracique divergente inférieurement, les phalanges courbées et la morphologie du bassin sont plus proches de la condition australopithèque.

A partir de la deuxième moitié du Pléistocène moyen, trois groupes humains se distinguent. Les Néandertaliens les plus anciens sont identifiés en Europe il y a environ 450-400 mille ans, comme en témoigne l'assemblage exceptionnel de Sima de los Huesos, en Espagne (Meyer *et al.*, 2016). Durant plus de 400 mille ans, les Néandertaliens vont peupler de vastes territoires, depuis l'Europe occidentale jusqu'à l'ouest de l'Asie et le Proche Orient. En fonction des phases climatiques liées aux cycles glaciaires et interglaciaires, ils ont vécu autant en milieu froid, comme en témoignent les restes découverts dans des grottes du nord de l'Eurasie, que dans les milieux plus tempérés ou chauds du pourtour méditerranéen. Chasseurs aguerris, par

rapport aux savoir-faire précédents ils ont développé une technologie lithique très variée et performante - le Moustérien - et une culture avec des éléments symboliques originaux et complexes, incluant l'enterrement des morts (Henke et Tattersall, 2015). Pour des raisons encore débattues, les Néandertaliens disparaissent vers 40 mille ans, peu de temps après l'arrivée des humains modernes en Europe. Si l'hypothèse d'une compétition - directe ou indirecte - entre ces deux groupes reste une cause possible, les analyses génétiques montrent que les Néandertaliens vivaient en petits groupes très dispersés et isolés, ce qui a certainement affecté la variabilité de leur patrimoine génétique. La présence de gènes néandertaliens dans le génome des populations humaines actuelles (à hauteur de quelques pourcents chez les Européens) indique que nos ancêtres se sont hybridés avec les Néandertaliens et que, par conséquent, ces derniers ne sont pas complètement éteints, puisque certains de leurs gènes existent encore dans l'ADN humain moderne (Mafessoni *et al.*, 2020).

Les Denisoviens, cousins asiatiques des Néandertaliens, n'ont été découverts que récemment grâce à l'analyse moléculaire de restes humains du Pléistocène moyen et supérieur de la grotte de Denisova, dans l'Altai sibérien, et du site de Xiahe, au Tibet (Chen *et al.*, 2019). Les analyses génétiques montrent que l'ADN des populations actuelles d'Asie du sud-est préserve encore les traces d'épisodes d'hybridation avec au moins trois groupes Denisoviens différents (Jacobs *et al.*, 2019). Cela suggère que les Denisoviens, dont les rares fossiles ont été pour le moment identifiés de la Sibérie à l'Asie centrale, ont dû occuper également des zones tropicales d'Asie du sud-est, où ils ont été en contact avec les humains modernes. Il y a fort à parier que des fossiles appartenant à ces groupes restent à reconnaître parmi les anciennes collections paléanthropologiques, notamment en Chine, où des restes montrant des traits néandertaliens, mais pourtant interprétés comme humains modernes archaïques, pourraient en réalité être des Denisoviens (Pan *et al.*, 2020).

Les humains anatomiquement modernes émergent en Afrique, les plus anciens fossiles aux racines de notre espèce étant représentés par les spécimens de Djebel Irhoud, au Maroc, âgés d'environ 300 mille ans (Hublin *et al.*, 2017). La variabilité morphologique et culturelle des groupes anatomiquement modernes ayant vécu en Afrique de 300 à 150 mille ans, environ, est assez troublante et pourrait indiquer un certain degré de sous-division (structuration) de populations à l'échelle continentale (Scerri *et al.*, 2018). A partir de la fin du Pléistocène moyen, les humains modernes sortent d'Afrique et se dispersent au Proche Orient, puis vers l'Eurasie. Une première incursion en Grèce a peut-être eu lieu il y a 200 mille ans (Harvati *et al.*, 2019), mais les humains modernes ne peuplent durablement l'Europe que bien plus tard, il y a environ 50 à 40 mille ans. Il y a plus de 100 mille ans, des représentants de *H. sapiens* se dispersent aussi vers l'Asie, jusqu'en Chine, et atteignant les îles du sud-est de l'Asie vers 80-70 mille ans. A cette période, des groupes possiblement descendants de *H. erectus* habitaient encore ces archipels. Ayant vécu en milieu insulaire isolées pendant des dizaines, voire même des centaines de milliers d'années, ils présentent des caractéristiques assez particulières, comme une petite stature et des traits archaïques. *H. floresiensis* sur l'île de Flores, en Indonésie, et *H. luzonensis* sur l'île de Luzon, aux Philippines, ont vraisemblablement vécu jusqu'à il y a environ 50 mille ans, suggérant qu'ils ont rencontré les premiers groupes humains modernes parvenus en Asie du sud-est et ont disparu peu de temps après l'arrivée de ces derniers (Détroit *et al.*, 2019). Rapidement, les humains modernes atteignent aussi l'Australie, il y a 70-65 mille ans. Seul le nouveau monde sera conquis de manière plus tardive, il y a environ 33 mille ans (Ardelean *et al.*, 2020), même si de possibles traces d'activité humaine en Californie laissent penser que des groupes humains auraient pu arriver il y a 140 à 120 mille ans (Holen *et al.*, 2017).

Aujourd'hui, avec une population mondiale de près de 8 milliards d'individus(!), *H. sapiens* est la seule espèce restante du genre *Homo*, mais son impact planétaire est flagrant et sans précédents. Les progrès de la médecine et des technologies nous permettent d'allonger notre

espérance de vie. Pour autant, nous sommes toujours soumis à la sélection naturelle, bien que d'une manière plus relâchée par rapport à nos ancêtres. Notre démographie croissante et notre mode de vie impactent lourdement les écosystèmes réduisant la biodiversité au-delà d'un point de non-retour et consommant les ressources naturelles comme jamais aucune espèce ne l'avait fait dans le passé et, certainement, ne le fera dans le futur. La crise pandémique de COVID-19 qui nous affecte actuellement est également le produit d'un mode de vie en dehors des dynamiques naturelles. Pourtant, l'une des qualités majeures de l'humain moderne sont sa résilience, adaptation et capacité d'innovation, laissant espoir de renverser la tendance et retrouver, peut-être, un équilibre avec la nature.

BIBLIOGRAPHIE

- Ardelean (C.F.), Becerra-Valdivia (L.), Pedersen (M.W.), Schwenninger (J.L.), Oviatt (C.G.), Macías-Quintero (J.I.), Arroyo-Cabrales (J.), Sikora (M.), Ocampo-Díaz (Y.Z.E.), Rubio-Cisneros (I.I.), Watling (J.G.), de Medeiros (V.B.), De Oliveira (P.E.), Barba-Pingarón (L.), Ortiz-Butrón (A.), Blancas-Vázquez (J.), Riera-González (I.), Solís-Rosales (C.), Rodríguez-Ceja (M.), Gandy (D.A.), Navarro-Gutiérrez (Z.), De La Rosa-Díaz (J.J.), Huerta-Arellano (V.), Marroquín-Fernández (M.B.), Martínez-Riojas (L.M.), López-Jiménez (A.), Higham (T.) & Willerslev (E.). 2020 — Evidence of human occupation in Mexico around the Last Glacial Maximum. *Nature*, 584, 87-92.
- Begun (D.R.). 2013. — *A Companion to Paleoanthropology*. Wiley-Blackwell, Chichester.
- Brunet (M.), Guy (F.), Pilbeam (D.), Mackaye (H.T.), Likies (A.), Aumont (D.), Beauvilain (A.), Blondel (C.), Bocherens (H.), Boissérie (J.-R.), de Bonis (L.), Coppens (Y.), Dejax (J.), Denys (C.), Düringer (P.), Eisenmann (V.), Gongdibe (F.), Fronty (P.), Geraads (D.), Lehmann (T.), Lihoreau (F.), Louchart (A.), Mahamat (A.), Merceron (G.), Mouchelin (G.), Otero (O.), Peláez-Campomanes (P.), Ponce de León (M.S.), Rage (J.-C.), Sapanet (M.), Schuster (M.), Sudre (J.), Tassy (P.), Valentin (X.), Vignaud (P.), Viriot (L.), Zazzo (A.) & Zollikofer (C.). 2002. — A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa. *Nature*, 418, 145-151.
- Cazenave (M.), Braga (J.), Oettlé (A.), Pickering (T.R.), Heaton (J.L.), Nakatsukasa (M.), Thackeray (J.F.), de Beer (F.), Hoffman (J.), Dumoncel (J.) & Macchiarelli (R.). 2019. — Cortical bone distribution in the femoral neck of *Paranthropus robustus*. *J. Hum. Evol.*, 135, 102666.
- Chen (F.), Welker (F.), Shen (C.-C.), Bailey (S.E.), Bergmann (I.), Davis (S.), Xia (H.), Wang (H.), Fischer (R.), Freidline (S.E.), Yu (T.-L.), Skinner (M.M.), Stelzer (S.), Dong (G.), Fu (Q.), Dong (G.), Wang (J.), Zhang (D.) & Hublin (J.-J.). 2019. — A late Middle Pleistocene Denisovan mandible from the Tibetan Plateau. *Nature*, 569, 409-412.
- Clarke (R.J.) & Kuman (K.). 2019. — The skull of StW 573, a 3.67 Ma *Australopithecus prometheus* skeleton from Sterkfontein Caves, South Africa. *J. Hum. Evol.*, 134, 102634.
- Détroit (F.), Mijares (A.S.), Corny (J.), Daver (G.), Zanolli (C.), Dizon (E.), Robles (E.), Grün (R.) & Piper (P.J.). 2019. — A new species of *Homo* from the Late Pleistocene of the Philippines. *Nature*, 568, 181-186.
- Haile-Sellasie (Y.), Melillo (S.M.), Vazzana (A.), Benazzi (S.) & Ryan (T.M.). 2019. — A 3.8-million-year-old hominin cranium from Woranso-Mille, Ethiopia. *Nature*, 573, 214-219.
- Haile-Sellasie (Y.), Suwa (G.) & White (T.D.). 2004. — Late Miocene teeth from Middle Awash, Ethiopia, and early hominid dental evolution. *Science*, 303, 1503-1505.
- Harmand (S.), Lewis (J.E.), Feibel (C.S.), Lepre (C.J.), Prat (S.), Lenoble (A.), Boës (X.), Quinn (R.L.), Brenet (M.), Arroyo (A.), Taylor (N.), Clément (S.), Daver (G.), Brugal (J.P.), Leakey (L.), Mortlock (R.A.), Wright (J.D.), Lokorodi (S.), Kirwa (C.), Kent (D.V.) &

- Roche (H.). 2015. — 3.3-million-year-old stone tools from Lomekwi 3, West Turkana, Kenya. *Nature*, 521, 310-315.
- Harvati (K.), Röding (C.), Bosman (A.M.), Karakostis (F.A.), Grün (R.), Stringer (C.), Karkanas (P.), Thompson (N.C.), Koutoulidis (V.), Mouloupoulos (L.A.), Gorgoulis (V.G.) & Kouloukoussa (M.). 2019. — Apidima Cave fossils provide earliest evidence of *Homo sapiens* in Eurasia. *Nature*, 571, 500-504.
- Hawks (J.), Elliott (M.), Schmid (P.), Churchill (S.E.), de Ruiter (D.J.), Roberts (E.M.), Hilbert-Wolf (H.), Garvin (H.M.), Williams (S.A.), Deleuzene (L.K.), Feuerriegel (E.M.), Randolph-Quinney (P.), Kivell (T.L.), Laird (M.F.), Tawane (G.), DeSilva (J.M.), Bailey (S.E.), Brophy (J.K.), Meyer (M.R.), Skinner (M.M.), Tocheri (M.W.), VanSickle (C.), Walker (C.S.), Campbell (T.L.), Kuhn (B.), Kruger (A.), Tucker (S.), Gurtoov (A.), Hlophe (N.), Hunter (R.), Morris (H.), Peixotto (B.), Ramalepa (M.), van Rooyen (D.), Tsikoane (M.), Boshoff (P.), Dirks (P.H.G.M.) & Berger (L.R.). 2017. — New fossil remains of *Homo naledi* from the Lesedi Chamber, South Africa. *eLife*, 6, e24232.
- Henke (W.) & Tattersall (I.) 2015. — *Handbook of Paleoanthropology. Second Edition*. Springer, Heidelberg.
- Holen (S.R.), Deméré (T.A.), Fisher (D.C.), Fullagar (R.), Paces (J.B.), Jefferson (G.T.), Beeton (J.M.), Cerutti (R.A.), Rountrey (A.N.), Vescera (L.) & Holen (K.A.). 2017. — A 130,000-year-old archaeological site in southern California, USA. *Nature*, 544, 479-483.
- Hublin (J.-J.), Ben-Ncer (A.), Bailey (S.E.), Freidline (S.E.), Neubauer (S.), Skinner (M.M.), Bergmann (I.), Le Cabec (A.), Benazzi (S.), Harvati (K.) & Gunz (P.). — 2017. New fossils from Jebel Irhoud, Morocco and the pan-African origin of *Homo sapiens*. *Nature*, 546, 289-292.
- Jacobs (G.S.), Hudjashov (G.), Saag (L.), Kusuma (P.), Darusallam (C.C.), Lawson (D.J.), Mondal (M.), Pagani (L.), Ricaut (F.-X.), Stoneking (M.), Metspalu (M.), Sudoyo (H.), Lansing (J.S.) & Cox (M.P.). 2019. — Multiple deeply divergent Denisovan ancestries in Papuans. *Cell*, 177, 1010-1021.
- Lordkipanidze (D.), Ponce de León (M.S.), Margvelashvili (A.), Rak (Y.), Rightmire (G.P.), Vekua (A.) & Zollikofer (C.P.E.). 2013. — A complete skull from Dmanisi, Georgia, and the evolutionary biology of early *Homo*. *Science*, 342, 326-331.
- Macchiarelli (R.), Bergeret-Medina (A.), Marchi (D.) & Wood (B.A.). 2020. — Nature and relationships of *Sahelanthropus tchadensis*. *J. Hum. Evol.*, 49, 102898.
- Mafessoni (F.), Grote (S.), de Filippo (C.), Slon (V.), Kolobova (K.A.), Viola (B.), Markin (S.V.), Chintalapati (M.), Peyrégne (S.), Skov (L.), Skoglund (P.), Krivoschapkin (A.I.), Derevianko (A.P.), Meyer (M.), Kelso (J.), Peter (B.), Prüfer (K.) & Pääbo (S.). 2020. — A high-coverage Neandertal genome from Chagyrskaya Cave. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 117, 15132–15136.
- Meyer (M.), Arsuaga (J.-L.), de Filippo (C.), Nagel (S.), Aximu-Petri (A.), Nickel (B.), Martínez (I.), Gracia (A.), Bermúdez de Castro (J.M.), Carbonell (E.), Viola (B.), Kelso (J.), Prüfer (K.) & Pääbo (S.). 2016. — Nuclear DNA sequences from the Middle Pleistocene Sima de los Huesos hominins. *Nature*, 531, 504-507.
- Pan (L.), Dumoncel (J.), Mazurier (A.) & Zanolli (C.). 2020. — Hominin diversity in East Asia during the Middle Pleistocene: A premolar endostructural perspective. *J. Hum. Evol.*, 148, 102888.
- Puymerau (L.). 2017. — The structural and mechanical properties of the *Orrorin tugenensis* femoral shaft and the assessment of bipedalism in early hominins. In: Macchiarelli (R.) & Zanolli (C.), eds., *Hominin Biomechanics, Virtual Anatomy and Inner Structural Morphology: From Head to Toe. A Tribute to Laurent Puymerau*. *C. R. Palevol*, 16, 493-498.

- Rogers (A.R.), Harris (N.S.) & Achenbach (A.A.). 2019. — Neanderthal-Denisovan ancestors interbred with a distantly related hominin. *Sci. Adv.*, 6, eaay5483.
- Scerri (E.M.L.), Thomas (M.G.), Manica (A.), Gunz (P.), Stock (J.T.), Stringer (C.), Grove (M.), Groucutt (H.S.), Timmermann (A.), Rightmire (G.P.), d'Errico (F.), Tryon (C.A.), Drake (N.A.), Brooks (A.S.), Dennell (R.W.), Durbin (R.), Henn (B.M.), Lee-Thorp (J.), deMenocal (P.), Petraglia (M.D.), Thompson (J.C.), Scally (A.) & Chikhi (L.). 2018. — Did our species evolve in subdivided populations across Africa, and why does it matter? *Trend Ecol. Evol.*, 33, 582-594.
- Senut (B.), Pickford (M.), Gommery (D.), Mein (P.), Cheboi (K.) & Coppens (Y.) 2001. — First hominid from the Miocene (Lukeino Formation, Kenya). *C. R. Acad. Sci. Paris*, 332, 137-144.
- Spoor (F.), Gunz (P.), Neubauer (S.), Stelzer (S.), Scott (N.), Kwekason (A.) & Dean (M.C.). 2015. — Reconstructed *Homo habilis* type OH 7 suggests deep-rooted species diversity in early *Homo*. *Nature*, 519, 83-86.
- Stringer (C.). 2012. — The status of *Homo heidelbergensis* (Schoetensack 1908). *Evol. Anthropol.*, 21, 101-107.
- White (T.D.), Suwa (G.) & Asfaw (B.). 1994. — *Australopithecus ramidus*, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia, *Nature*, 371, 306-312.
- Zanolli (C.), Kullmer (O.), Kelley (J.), Bacon (A.-M.), Demeter (F.), Dumoncel (J.), Fiorenza (L.), Grine (F.E.), Hublin (J.-J.), Nguyen (A.T.), Nguyen (T.M.H.), Pan (L.), Schillinger (B.), Schrenk (F.), Skinner (M.M.), Ji (X.) & Macchiarelli (R.). 2019. — Evidence for increased hominid diversity in the Early-Middle Pleistocene of Indonesia. *Nature Ecol. Evol.*, 3, 755-764.

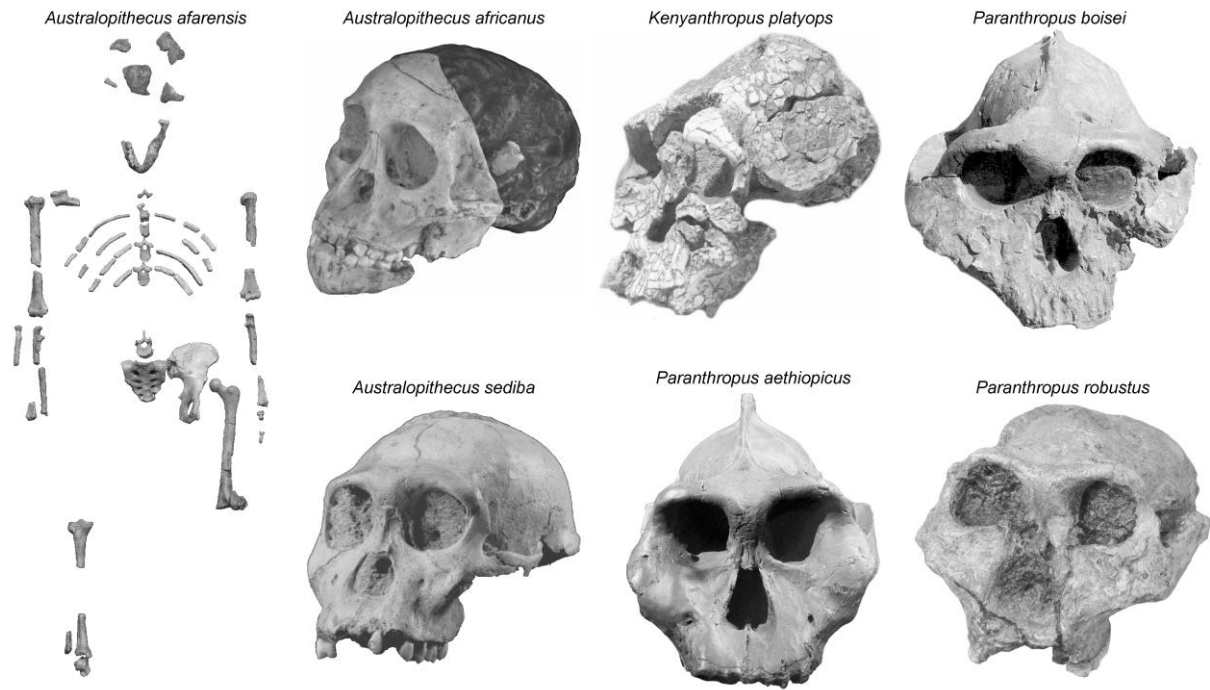


Figure 1. Sélections de restes hominines représentant *Australopithecus afarensis* (AL 288-1 aussi connu sous le nom de "Lucy"), *Au. africanus* (le crâne enfant de Taung), *Au. sediba* (MH 1), *Kenyanthropus platyops* (KNM-WT 40000), *Paranthropus aethiopicus* (KNM WT 17000), *P. boisei* (KNM-ER 406) et *P. robustus* (SK 48). Illustration créée à partir de photos libres de droits issues du site <https://en.wikipedia.org>.

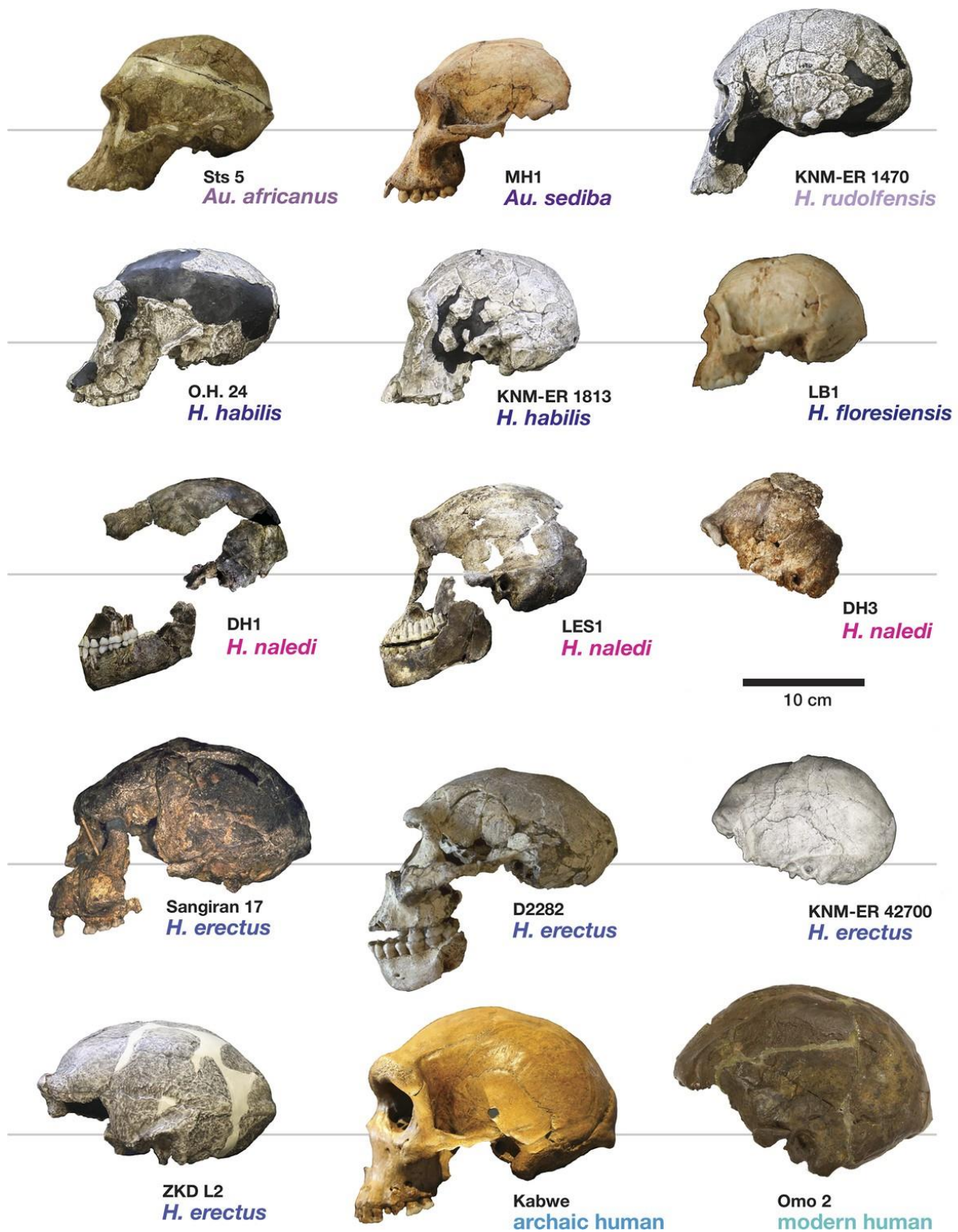


Figure 2. Comparaisons de crânes hominines datant de la fin du Pliocène jusqu'à la fin du Pléistocène, montrant la variation de taille et de morphologie entre espèces, mais aussi au sein d'une même espèce. Illustration libre tirée de Hawks *et al.* (2017).