

LE QUATERNAIRE ET L'ÉMERGENCE DE L'HOMME

MOTS-CLÉS

- Pléistocène, Holocène, Gelasien, Calabrien, événement Olduvai, GSSP, Monte San Nicola.
- Glaciations, niveau marin.
- Hominoïdes, Hominidés, Homininés, Bipédie, Grands Singes.
- *Sahelantropus tchadensis* (Toumaï), *Orrorin tugenensis*, Australopithèques (Lucy), Paranthropes, *Kenyanthropus*, *Homo (habilis, erectus, floresiensis, denisova, neanderthalensis, sapiens)*.
- Industries lithiques.

La notion d'**ère Quaternaire** (définie par J. Desnoyer, en 1829) était à l'origine étroitement liée à l'aventure humaine et aux grandes glaciations arctiques. En fait la durée du Quaternaire, qui est comparable à celle des étages de l'ère Tertiaire, ne justifie nullement ce statut d'ère qu'il a d'ailleurs perdu, n'étant plus maintenant considéré que comme une période du Cénozoïque au même titre que le Paléogène ou le Néogène (fig. 35.29 et 38.1).

De plus, sa définition comme la période de l'humanité et des glaciations n'est guère plus pertinente puisque les premiers Hominidés sont connus aux confins du Miocène Supérieur en Afrique (*Orrorin tugenensis*, –5,7 à –6 Ma au Kenya et *Sahelantropus tchadensis*, vers –7 Ma au Tchad) et que les Australopithèques vivaient déjà vers –4 Ma. Les glaciations arctiques ne sont pas non plus une spécificité du Quaternaire, elles ont débuté au Pliocène, suivant de plusieurs dizaines de millions d'années l'installation de l'inlandsis antarctique, initiée à la limite Éocène-Oligocène vers –35 Ma et son développement à partir du Miocène moyen (–16 Ma).

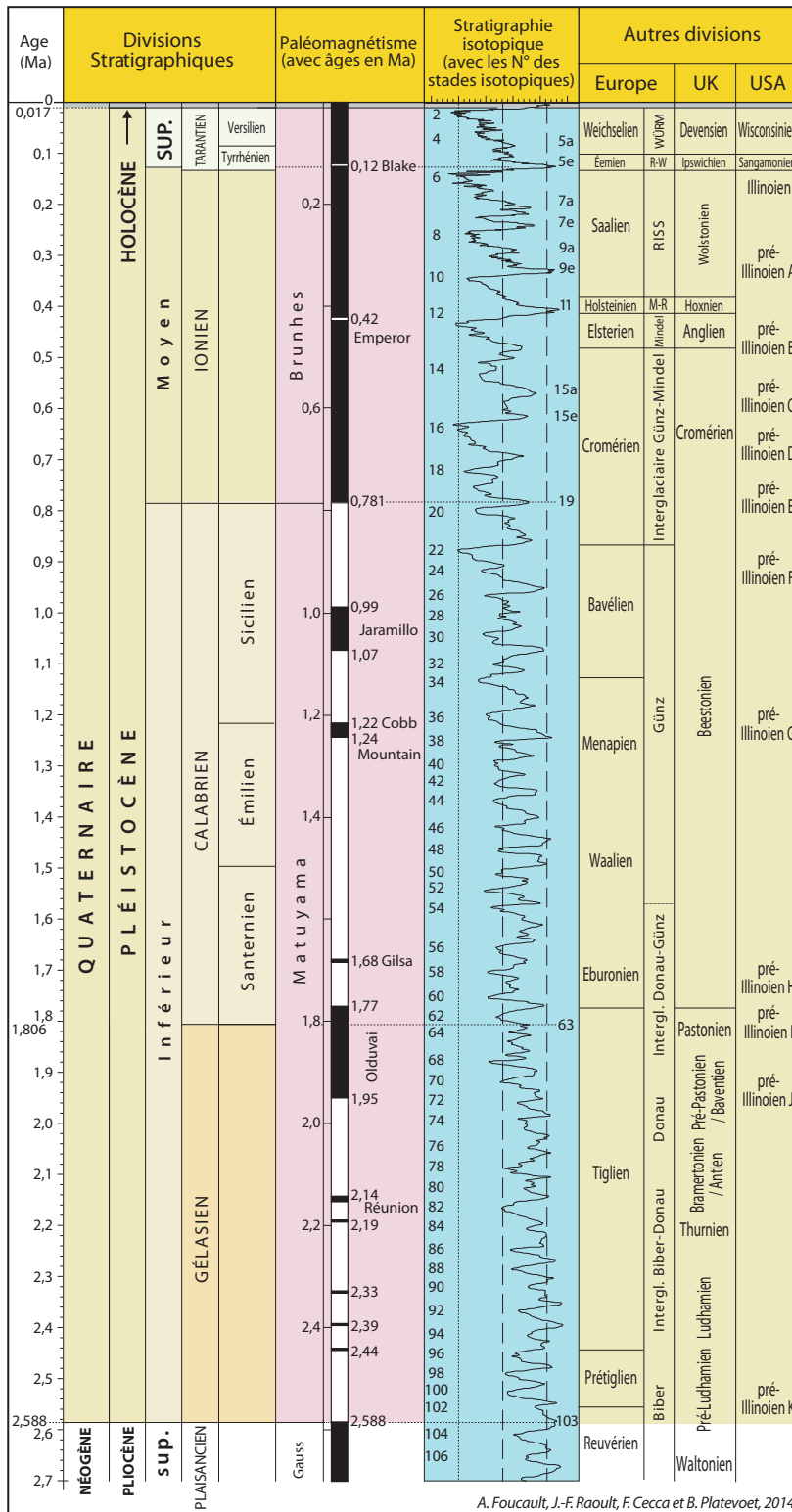


Voir fig. 36.14

38.1 CHRONOLOGIE ET ÉVÉNEMENTS DU QUATERNAIRE

38.1.1 La définition et les limites du Quaternaire

La stratigraphie du Quaternaire est complexe car il existe de nombreuses échelles qui se réfèrent à des marqueurs différents (faunes de mammifères [« étages mammaliens »], palynologie, traces sédimentaires des glaciations, stades isotopiques, industries humaines) dans des contextes variés (nordiques vs. méditerranéens, continentaux vs. marins). La corrélation entre ces différentes échelles est loin d'être évidente (fig 38.1, 2 et 3).



A. Foucault, J.-F. Raoult, F. Cecca et B. Platevoet, 2014

Figure 38.1 Les divisions stratigraphiques du Quaternaire, magnétostratigraphie, stades isotopiques et relation avec les échelles régionales (d'après Foucault et al., 2014).

La définition même du Quaternaire a beaucoup varié et devant l'impossibilité de le caler sur l'apparition de l'Homme et des grandes glaciations (événements temporellement imprécis), on a longtemps placé sa limite inférieure au moment de l'événement d'Olduvai, bref épisode de polarité magnétique normale (vers – 1,8 Ma), au cours de la longue période Matuyama inverse qui s'étend de – 2,5 à – 0,7 Ma (fig. 38.1). Dans cette acception, la limite inférieure du Quaternaire (base du Pléistocène) correspondait à la limite entre les étages Gélasiens et Calabrien définie par le GSSP de Vrica (Calabre, Italie) et était synchrone du stade isotopique 63 (fig. 38.1 et 36.7).

En 2009, l'IUGS (International Union of Geological Sciences) a ratifié la proposition de placer la base du Quaternaire au niveau du GSSP de la base du Gélasiens défini par un niveau sapropélique sur la coupe de Monte San Nicola (Sicile, Italie, fig. 38.2) qui correspond au stade isotopique 103 et a été daté à – 2,58 Ma par calage astronomique (fig. 38.1). De ce fait, la base du Pléistocène est aussi descendue à ce niveau, le GSSP de Vrica restant celui du passage Gélasiens-Calabrien.

 Voir fig. 32.13C

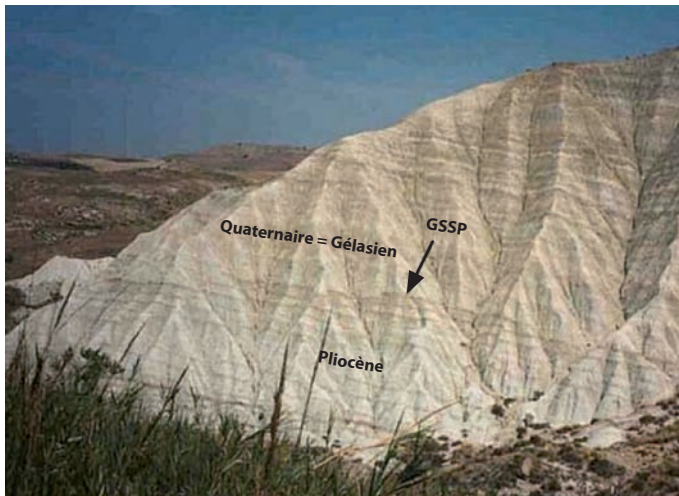


Figure 38.2 Le stratotype (GSSP) de la limite inférieure du Quaternaire.

La limite du Quaternaire correspond au niveau sapropélique (calé astronomiquement à 2,58 Ma) qui marque la base du Gélasiens sur la coupe du Monte San Nicola (Sicile, Italie).

Le Quaternaire comprend donc deux périodes : le **Pléistocène** (divisé en inférieur [Gélasiens et Calabrien], moyen ou Ionien, et supérieur ou Tarantien) et l'**Holocène** (correspondant à la déglaciation).

Encart 38.1 – L'anthropocène : une nouvelle « époque » géologique ?

Un débat, plus philosophique et sociétal que stratigraphique, agite depuis quelques années la communauté des quaternaristes. Certains proposent en effet de créer une nouvelle époque, l'Anthropocène, qui ferait suite à l'Holocène. Elle traduirait l'impact majeur de l'homme sur le système Terre et pourrait débiter avec la révolution industrielle de la fin du XVIII^e siècle. On ne peut que regretter que le 35^e Congrès international de Stratigraphie (septembre 2016) ait cédé au lobby des climatologues et des écologistes pour valider cette proposition « anthropomorphique » qui n'a aucun sens du point de vue géologique. Il ne s'agit pas ici de nier l'impact de l'homme sur le climat et l'environnement terrestre, ni de nier l'intérêt d'une telle démarche dans le cadre de l'histoire des sociétés mais vouloir en faire une époque géologique (terminaison en -cène) au même titre que le Pliocène

ou le Pleistocène est pour le moins étonnant alors que le quaternaire vient de perdre son statut d'ère pour être rétrogradé à une simple période du Cénozoïque. La création d'unités stratigraphiques doit obéir à des règles (avoir des limites caractérisées par des changements majeurs dans les sédiments et la biosphère et pouvoir être étudié sur des coupes de références). Cette « nouvelle époque » n'aurait aucune réalité physique, ni stratotype, ni GSSP et sa limite basale est floue, pour certains ce serait 1750 (révolution industrielle en Angleterre) ou pour d'autres 1945 (présence de radionucléides dans les sédiments). On se demande alors pourquoi ne pas prendre la sédentarisation des groupements humains au cours du Néolithique, qui avec le développement de l'agriculture et de l'élevage a modifié de façon sensible la biosphère terrestre ?

38.1.2 Les glaciations

Comme nous l'avons vu, elles s'enracinent dans le Pliocène. Dans les Alpes, on compte six glaciations qui portent le nom de Biber pour la plus ancienne, puis dans l'ordre stratigraphique celui du Danube (Donau), et de certains de ses affluents Gunz, Mindel, Riss, Würm, pour celles qui lui ont succédé. Seules les deux dernières sont connues dans les Alpes françaises : le Riss forme les moraines externes, avec un front à Lyon ; le Würm, encore très frais, forme les moraines internes.

Biber, Donau, Gunz correspondent au Pléistocène inférieur, l'interglaciaire Gunz-Mindel, le Mindel, le Riss et l'interglaciaire Riss-Würm représentent le Pléistocène moyen et le Würm, le Pléistocène supérieur (*fig. 38.3*). Des équivalents existent en Europe du Nord (Elster, Saale et Vistule) au niveau de l'inlandsis scandinave ainsi qu'en Amérique du Nord (Nebraska, Kansas, Illinois, Wisconsin).

Age en Ka	Glaciers alpins	Europe du Nord Inlandsis scandinave	Inlandsis Nord-Américain	Stratigraphie	Stades isotopiques	
10,1	Post-glaciaire			Holocène	1	
100	Würm	Weichsel (Vistule)	Wisconsinien	Pléistocène sup. Tarantien	2 à 5d	
130	Riss-Würm	Eémien	Sangamonien	Pléistocène moyen Ionien	5e	
380	Riss	Saale	Illinois ou illinoien		6 à 10	
420	Mindel-Riss	Holsteinien	Yarmouthien		11	
480	Mindel	Elster	Kansas		12 à 13	
870	Günz-Mindel	Cromérien	Aflonien		14-19	
1600	Günz		Nebraska		Pléistocène inférieur	21
1800	Donau-Gunz			Calabrien		19-63
?	Donau			Gélasien		63 à 103
?	Biber-Donau					
?	Biber					
2500						

Figure 38.3 Les glaciations du Quaternaire.

Divisions stratigraphiques basées sur le développement des glaciers alpins et des inlandsis scandinaves et nord-américains (voir *fig.24.9*). Les études paléoclimatiques, basées sur l'étude des pollens (palynologie, *fig. 24.1* et *24.12*) utilisent souvent la nomenclature stratigraphique d'Europe du Nord. Essai de corrélation de ces étages locaux avec la stratigraphie classique des étages marins méditerranéens et avec les stades isotopiques.



Voir fig. 36.7

En réalité, il existe un nombre beaucoup plus grand d'oscillations climatiques que ne le laissent supposer les glaciations alpines. Ainsi les variations du rapport isotopique de l'oxygène (fig. 38.1) montrent déjà une vingtaine de fluctuations climatiques (stades isotopiques) au cours de la simple magnétozone Brunhes (780 000 ans) ; ces fluctuations climatiques sont pilotées par les variations des paramètres de l'orbite terrestre selon des périodicités de type Milankowitch.

38.1.3 Les variations du niveau marin

Ces fluctuations de grande amplitude (fig. 35.22 et 23) sont étroitement liées au glacio-eustatisme et au thermo-eustatisme mais dépendent aussi des déformations néotectoniques et du réajustement isostatique qui accompagnent les glaciations, si bien que la corrélation entre étages méditerranéens (Gélasien, Calabrien, Ionien, Tarantien) et nordiques (Tiglien à Weichselien) demeure souvent incertaine (fig. 38.1). On avait pensé pouvoir corréler les étages marins et les glaciations par l'intermédiaire des **terrasses fluviatiles** mais nous avons vu que ces dernières sont **diachrones** (fig. 26.15).

La dernière grande phase de montée eustatique de l'Holocène peut ainsi se traduire aussi bien par une chute du niveau marin relatif (NMR) dans une région où il y a un fort réajustement isostatique que par une augmentation du niveau marin relatif lorsque les phénomènes d'isostasie sont faibles.



Voir fig. 23.26 et 23.27

Au maximum de la glaciation würmienne, vers 20000 BP, le niveau des mers était à – 100 m environ en dessous du niveau actuel, ce qui explique la découverte de grottes, à peintures pariétales, immergées, telle la grotte Cosquer dans la région de Cassis. La remontée du niveau marin s'est faite très rapidement lors de la fonte des inlandsis qui débute vers – 12000 ans puisque le niveau de la mer était déjà à – 20 m sur les côtes atlantiques françaises vers – 8 000 ans. À partir de cette date, la remontée s'atténue et se fait par une série de fluctuations de moindre importance.



Voir fig. 24.9 et 24.10

38.1.4 Les successions de faunes de Mammifères

Ces faunes présentent à la fois une évolution rapide et sont affectées par les effets des alternances climatiques. Les lignées des Chevaux, Bœufs, Éléphants et Cerfs apparaissent vers – 3 Ma au Pliocène supérieur (Villafranchien¹ inférieur en termes « d'étages mammaliens »). Dans la lignées des Équidés, les Hipparions s'éteignent au Pléistocène inférieur tandis que la lignée évolue progressivement vers l'espèce actuelle *Equus caballus* qui apparaît à l'interglaciaire Mindel-Riss. Les Mastodontes et Dinotheriums s'éteignent au Pléistocène inférieur (Villafranchien supérieur).

Aux épisodes interglaciaires correspondent des faunes dite « chaudes » avec *Hippopotamus major*, *Elephas antiquus* et *Rhinoceros mercki*.

Aux épisodes glaciaires correspondent des faunes « froides » avec les Rhinocéros laineux, *Elephas trogontheri* et, lors des deux dernières glaciations (Riss et Würm), le Renne, le Mammouth et l'Ours des cavernes.

38.1.5 Les successions d'associations palynologiques

Pour les études du Quaternaire récent ouest-européen, on utilise souvent un cadre stratigraphique (fig. 38.4) basé sur les fluctuations climatiques mises en évidence par les associations de pollens.



Voir fig. 24.12

1. Le Villafranchien (de Villafranca d'Asti, Italie) est une division stratigraphique, définie en milieu continental, à cheval sur la limite Pliocène/ Pléistocène. En synonymie, on utilisait souvent le terme Plio-Quaternaire. Le Villafranchien correspond plus ou moins à l'ensemble Plaisancien, Gélasien, Calabrien (fig. 38.1).

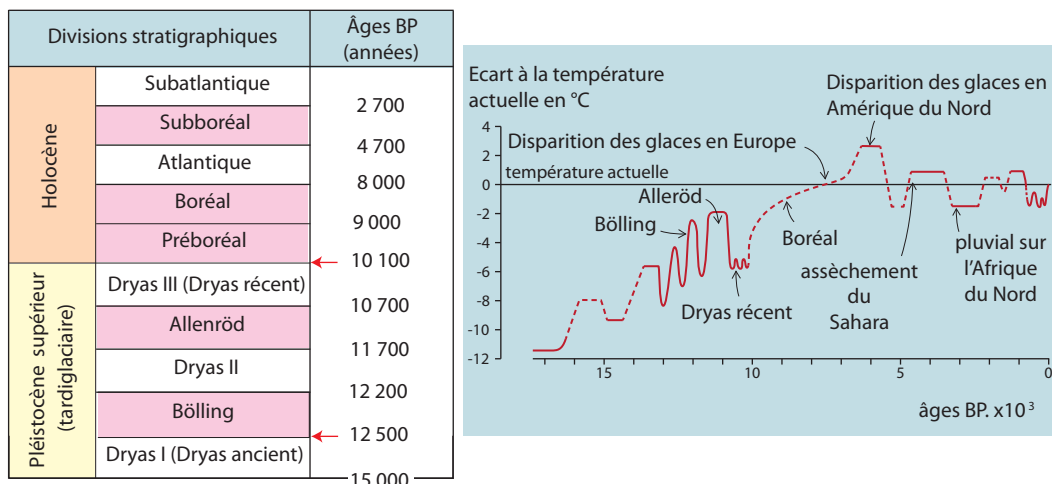


Figure 38.4 Les fluctuations climatiques du Quaternaire récent (Tardiglaciaire et Holocène).

A. Le cadre stratigraphique du Quaternaire récent : en rose les phases de réchauffement et en blanc les phases de refroidissement. Les limites Dryas ancien/Bölling et Dryas récent/Préboréal (flèches rouges) correspondent à des changements climatiques rapides observés dans les carottes de glaces du Groenland (MPW, «Melt Water Pulse», voir fig. 24.12 A et 24.12 C).

B. Évolution des températures et fluctuations climatiques du Quaternaire récent déduites des données polynologiques : exemple de la zone saharienne.

38.2 ÉMERGENCE DE L'HOMME

La lignée humaine plonge ses racines dans le groupe des Primates supérieurs ou anthropomorphes. Chez les primates, on distingue en effet deux grands groupes : les **Platyrrhiniens** (ou singes du nouveau monde (Amérique centrale et du Sud), à nez aplati et narines à ouverture latérale) et les **Catarrhiniens** (ou singe de l'ancien monde (Eurasie et Afrique) à narines rapprochées et queue non préhensible). Ces derniers comprennent les **Cercopithèques** (Macaques, Babouins), les **Hylobatidés** (Gibbons) et les **Hominoïdes** (fig. 38.5) qui regroupent les **Grands Singes** anthropomorphes (Gorilles, Chimpanzés, Orangs-outangs) et les **Hominidés** (Hommes et formes ancestrales).

38.2.1 Les critères de l'hominisation

Définir les critères d'appartenance à la lignée humaine n'est pas simple d'autant plus que les restes fossiles sont rares et souvent incomplets. Ceci explique la persistance de quelques faux célèbres comme l'homme de **Pitldown** (mélange d'os crâniens humains et simiens), qui à partir de 1912 trompa, plus de quarante ans durant, une partie de la communauté scientifique.

La démarche est d'autant plus délicate qu'elle se fonde, le plus souvent, sur la structure des dents et de la mâchoire, alors que les caractères du squelette post-crânien, considérés comme moins « nobles », seraient souvent plus pertinents (B. Senut, 2008). Enfin les primates présentent une variabilité assez importante en fonction de l'âge, de la maturité et du dimorphisme sexuel. Certaines variations considérées comme spécifiques chez des formes fossiles ne pourraient être en fait qu'une manifestation de cette variabilité intraspécifique. Il est ainsi admis maintenant que chez les grands singes fossiles, « l'espèce » **Ramapithecus** n'est que la femelle de **Sivapithecus** (voir encart 38.3). De même, dans certains ouvrages persiste une confusion pour des squelettes rapportés à des d'hominidés anciens alors qu'il s'agit en fait de femelles de grands singes du type **Ramapithecus** ou **Kenyapithecus** (voir encart 38.3). **Deux critères d'hominisation paraissent toutefois pouvoir être mis en avant :**

- **le volume cérébral**, l'homme présente le volume cérébrale (volume endocrânien pour les formes fossiles) le plus développé par rapport à sa taille :

Taxon	Moyenne volume endocrânien (cm ³)	Variabilité
Chimpanzé	400	391-409
Gorille	469	452-486
Orang-outang	397	385-409
Homme	1 201	1 159-1 243
<i>Australopithecus afarensis</i>	360	
Proconsul	167	

Cet accroissement du volume cérébral a été rendu possible chez le genre *Homo* grâce au ralentissement des processus de développement et à l'allongement du stade juvénile (néoténie). Il faut noter que l'activité cérébrale est très consommatrice en énergie et ces besoins n'ont pu être satisfaits chez les formes ancestrales du genre *Homo* que par une modification du régime alimentaire avec une consommation importante de viande (chasseur-cueilleur).

- **la locomotion**, l'homme est le seul hominoïde à se déplacer exclusivement sur ses deux pattes arrières sur de longues distances (**bipédie**). Dans un raccourci un peu rapide on pourrait dire que les grands singes sont quadrupèdes (appuis sur les phalanges de la main repliées, *knuckle-walking*), les pré-humains bipèdes à posture inclinée et les humains bipèdes à posture érigée. En fait, il y a une grande diversité de locomotion chez les primates dans lesquelles diverses formes de bipédies temporaires et de verticalités existent (bipédie arboricole des orangs-outangs, bipédie au sol des chimpanzés, gorilles et même gibbons, bipédie aidée par des bâtons). Néanmoins la bipédie de type humain impose des contraintes mécaniques que l'on retrouve enregistrées dans le squelette du bassin (large et évasé pour l'insertion des muscles fessiers), de la colonne vertébrale (4 courbures assurant à la fois verticalité et souplesse) et des membres (angle du fémur et du tibia permettant le blocage du genou et la marche jambe tendue, *fig. 38.8*). Encore faut-il pouvoir disposer chez les fossiles de restes osseux suffisants pour faire cette analyse.

Encart 38.2 – Bipédie et *foramen magnum*

On admet généralement que, sur les crânes, la position du trou occipital par où passe la moelle (*foramen magnum*) est un critère important pour déterminer l'existence de la bipédie chez les formes fossiles. Depuis plus d'un siècle on considère que s'il est en arrière du crâne il s'agit d'un singe tandis qu'en position plus antérieure il s'agit d'un Hominidé. Cependant, si l'on fait des études comparatives on s'aperçoit que la

position du foramen est variable même chez les hommes modernes où il est en position plus postérieure chez les individus brachycéphales que chez les dolichocéphales pour une bipédie bien sûr identique. De même les Australopithèques ont un foramen plus antérieur que celui de l'homme. Ce critère est donc très utile mais il doit être manié avec prudence.

38.2.2 Les relations homme/grands singes : les difficultés de la classification

Cette question pose clairement le problème des relations entre les classifications et la phylogénie (*fig. 38.5*). Classiquement on définissait une super-famille des **Hominoidea** (**Hominoïdes**) comportant trois familles les **Hylobatidés** (genres *Hylobates* : gibbons et *Symphalangus* : siamangs), les **Pongidés** ou Grands Singes (genres *Pongo* : orangs-outangs ; *Gorilla* : gorilles et *Pan* : chimpanzés) et les **Hominidés** (genre *Homo*). Les travaux de génétique moléculaire ont partiellement détruit cette

classification en montrant qu'il y avait plus de proximité génétique entre les genres Pan et Homo qu'entre Pan et Gorilla. De plus on admet maintenant que les pongidés forment un groupe paraphylétique, c'est-à-dire ne comprenant pas l'ensemble des descendants d'une même espèce ancestrale puisque l'homme en est exclu. On a donc cherché à faire mieux coïncider classification et phylogénie mais plusieurs choix taxonomiques sont possibles (fig. 38.5).

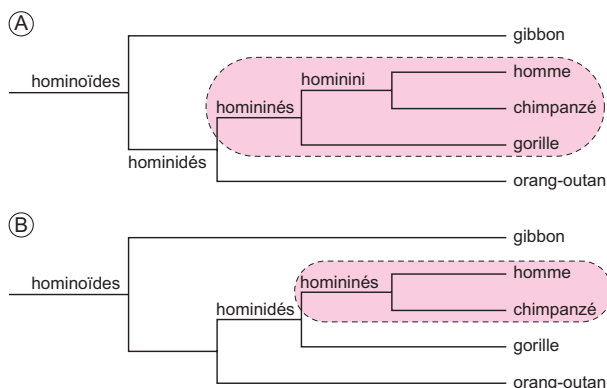


Figure 38.5 Deux options taxonomiques possibles sur la position de l'homme dans la classification.

En haut, les hominidés incluent le gorille, le chimpanzé et l'homme, ces deux derniers étant regroupés dans la tribu des hominini. En bas les hominidés ne comprennent que l'homme et le chimpanzé. D'autres classifications continuent à restreindre les hominidés à l'homme (*d'après Lecomte et al., 2009*).

Pour certains auteurs, les données génétiques et le fait que Pan et Homo soient des groupes-frères issus d'un ancêtre commun exclusif justifierait d'en faire un seul genre et deux sous-genres : Homo (Pan) et Homo (Homo). Une position de ce type conduit alors à modifier le genre des fossiles ancêtres de la lignée humaine **Sahelanthropus, Orrorin, Ardipithecus, Australopithecus** qui deviendraient alors tous des membres du genre Homo. Enfin, comme le rappelle B. Senut (2008), il conviendra de comparer avec précision ces données génétiques aux données anatomiques (**replacées dans leur contexte des environnements sédimentaires**) et de rester prudent sur la signification des similitudes génétiques : s'il n'y a que 1 % de différence entre l'homme et le chimpanzé c'est ce pourcentage qui fait que le chimpanzé n'est pas un homme et vice versa.

38.2.3 Les grands singes

Les premières formes de Primates supérieurs ou anthropomorphes (**Propliopitèque**) ont été découvertes dans l'**Oligocène inférieur** du Fayoum en Égypte (– 30 Ma). Les grands singes sont très largement diversifiés pendant le Miocène (environ 150 espèces fossiles entre – 23 et – 5,5 Ma), ils sont actuellement en voie d'extinction et ne sont plus représentés que par quelques espèces cantonnées à la zone nord-équatoriale en Afrique et en Indonésie. Leur évolution, classiquement décrite comme étant limitée à l'Afrique orientale, s'avère en fait rapidement panafricaine (fig. 38.6). Ils semblent connus dès l'Oligocène supérieur (– 24-25 Ma) au Kenya avec **Kamoyapithecus**, toutefois les données faunistiques associées tendent à rajeunir ce gisement pour en faire du Miocène basal.

Entre le gisement du Fayoum de l'Oligocène inférieur et ce gisement du Kenya il existe **un gap de 5 à 6 Ma** pour lesquelles aucun gisement connu ne peut de nous renseigner sur l'histoire des Hominoïdes.

Les grands singes présentent une diversité importante dans leur taille, leur morphologie locomotrice et dentaire au **Miocène inférieur** (– 20 à – 18 Ma). Ils sont alors représentés en Égypte, en Afrique australe (où ils sont décrits à partir d'une demi-molaire dans la mine de diamant de Ryskop dans le Namaqualand) et en Afrique orientale (Ouganda et Kenya), notamment par le genre **Proconsul** (fig. 38.6). La

taille des différentes espèces de ce genre varie de celle d'un cercopithèque à celle d'un chimpanzé. L'absence de queue permet de le rattacher aux hominoïdes, la capacité crânienne de l'ordre de 167 cm³ et le squelette indiquent qu'il s'agit d'un arboricole quadrupède à locomotion bipède temporaire possible.

Au **Miocène moyen**, ils s'épanouissent en Afrique orientale vers – 16-17 Ma avec *Afropithecus*, *Turkanapithecus* trouvés à l'ouest du lac Turkana au Kenya et se diversifient, toujours au Kenya vers – 15-14 Ma avec *Kenyanthropus*, *Equatorius* et *Nachopithecus*. Mais on les trouve également en Namibie avec *Otavipithecus* (fig 38.6).

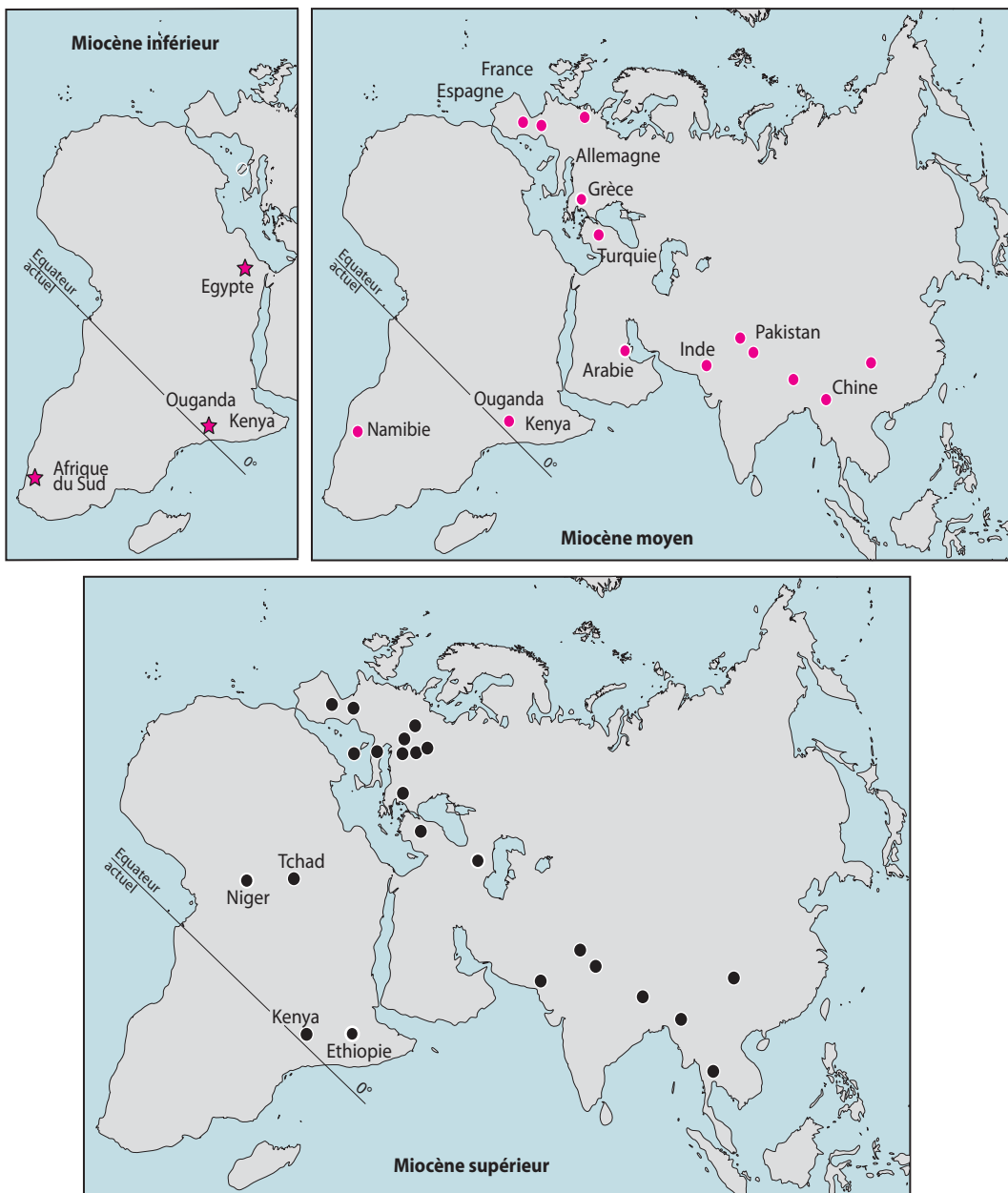


Figure 38.6 Répartition des gisements d'Hominoïdes (Grands Singes) au Miocène (d'après B. Senut, 2008).

Encart 38.3 – *Kenyapithecus* un hominidé ou une femelle de grand singe ?

Le *Kenyapithecus* a été considéré, jusqu'à la fin des années 1970 comme un hominidé (le plus vieux représentant, – 14 Ma).

Son rattachement aux hominidés était basé sur l'aplatissement de sa face, sur la petitesse des canines et sur un complexe canine/prémolaire et un diastème réduits. En fait on s'aperçut que

ces caractères étaient aussi présents chez les femelles des grands singes et représentaient beaucoup plus un critère de dimorphisme sexuel qu'un critère d'appartenance aux hominidés. Le *Kenyapithecus* est donc devenu, tout comme le *Ramapithecus* (voir ci-après), une femelle de grand singe.

C'est probablement à cette époque, à la faveur d'une connexion entre la plaque arabique et le sud de l'Eurasie, que les grands singes vont émigrer en Eurasie (fig. 38.6) où on les connaît en Grèce sous les traits de *Griphopithecus*.

Au **Miocène supérieur**, le buissonnement des formes eurasiatiques est important et l'on connaît des Hominidés depuis la France jusqu'à la Chine (fig. 38.6). On peut citer *Sivapithecus* dont *Ramapithecus* est la femelle (on a longtemps considéré que ces formes étaient les ancêtres des orangs-outangs actuels, on pense plutôt maintenant qu'elles appartiennent à une branche cousine), *Dryopithecus*, *Ankarapithecus* et *Oreopithecus*. Ce dernier, découvert en Toscane, considéré longtemps comme un Cercopithèque paraît en fait clairement un grand singe, probablement bipède au sol mais aussi arboricole.

Encart 38.4 – *L'Ouranopithecus* : un ancêtre des Australopithèques ?

Découvert en Macédoine grecque par L. de Bonis au milieu des années 1970, cette forme a une position phylogénétique qui est peu claire. Longtemps rapproché des *Sivapithecus* asiatiques (donc proches des orangs-outangs) ou des grands singes africains, ils ont été mis en proche parenté d'*Australopithecus afarensis* par leur découvreur et donc considérés comme les « ancêtres » des humains.

Cette position est cependant très controversée sur la base de certains traits anatomiques et

aussi par les nouvelles données africaines. En effet, vers – 9 Ma, une forme du Kenya, *Sanburipthecus*, pourrait bien jouer le rôle d'ancêtre commun aux grands singes africains et aux Hominidés. On pense donc actuellement qu'il y a eu en Eurasie au Miocène supérieur un grand buissonnement de formes dont les *Ouranopithecus* qui ne seraient reliés directement ni aux orangs-outangs ultérieurs, ni aux grands singes africains et à l'homme.

Vers 8 Ma, les Grands Singes déclinent sans doute en liaison avec les variations climatiques qui réduisent leur habitat (grande forêt au nord de l'Équateur) tandis que les Cercopithèques, sans doute avantagés par leur petite taille et leur moindre spécialisation alimentaire, vont devenir un groupe très diversifié.

Si l'histoire des orangs-outangs commence à être connue, celle des chimpanzés et des gorilles fossiles l'est beaucoup moins notamment pour la partie récente car les moyens ont été beaucoup plus mis sur la recherche des anciens hominidés. Depuis 2004, diverses pièces rapportées à des « proto-gorilles » ont été découvertes en Afrique orientale tel *Chororapithecus* (Éthiopie, environ – 10 Ma). De même, les *Nakalipithecus* du Kenya (– 10 Ma) sont considérés soit comme des ancêtres des gorilles soit comme des prétendants au titre de « dernier ancêtre commun » aux grands singes et à l'Homme.

Le matériel est fragmentaire et invite à la prudence mais si l'attribution à des proto-gorilles est juste, cela implique une divergence ancienne, situé au moins avant – 10 Ma, entre la lignée humaine et les grands singes alors que les biologistes moléculaires ne la situe que vers – 5 à – 6 Ma. Cette idée d'une divergence ancienne semble confortée par l'étude (2017) d'une forme juvénile d'un grand singe, **Nyanzapithecus alesi**, découverte à Napudet dans la région du Lac Turkana (Kenya). Datée de 13 Ma, cette forme, d'abord rattachée aux gibbons, présente en fait une structure de l'oreille interne qui le placerait en position proche du tronc des hominoïdes. (fig. 38.5).

Encart 38.5 – Où situer le berceau des grands singes : Afrique ou Asie ?

Il est actuellement plus ou moins admis, bien qu'aucun reste antérieur à l'Oligocène inférieur (– 31 Ma) n'ait été trouvé, que le berceau soit africain. Cependant, des pièces de petits primates trouvées, dans les années 1990, en Chine (**Eosimias**, – 45 Ma) et en Birmanie (**Bahinia**, forme controversée, – 40 Ma) semblent ancestrales à la fois aux Cercopithécoïdes (singes à queue de l'ancien monde) et aux hominoïdes (grands singes et

hommes) et laissent à penser que le berceau puisse être asiatique. En fait le débat reste ouvert du fait du nombre restreint de pièces trouvées et de la vraisemblance de passages entre les deux continents. Cependant la découverte au Kenya de **Nyanzapithecus alesi**, forme proche de l'émergence des grands singes et de la lignée humaine (cf. supra) renforce l'hypothèse d'une origine africaine des grands singes.

38.2.4 Les premiers hominés fossiles de la lignée humaine

Le début du XXI^e siècle a vu la découverte de fossiles, qui ont été très médiatisés, car ils faisaient reculer « nos origines » en deçà des dates classiquement admises.

a) *Sahelanthropus tchadensis*

L'origine de la lignée humaine paraît aujourd'hui devoir être reculée jusqu'à – 7 Ma à la suite de la découverte, en 2001 dans le désert tchadien, par l'équipe de M. Brunet (Université de Poitiers), du



Figure 38.7 *Sahelanthropus tchadensis*.

Moulage du crâne (18 cm × 10). (Photo Laboratoire d'anthropologie moléculaire, Toulouse).

crâne d'un Hominidé, à affinité de Pongidés : *Sahelanthropus tchadensis* ou Toumaï (espoir de vie, fig. 38.7). Cette forme est encore l'objet de débats. Pour ses auteurs, il s'agit clairement d'un homininé (face aplatie, taille et morphologie de la canine, molaires à couronne basse, position du foramen magnum suggérant une bipédie). Pour d'autres, une partie de ces caractères ne serait que la marque d'un dimorphisme sexuel, l'aplatissement de la face et la position du foramen sujets à caution du fait de l'écrasement du crâne dans le gisement et des critères morphologiques de la partie postérieure du crâne seraient de type gorille : Toumaï serait alors plutôt une forme ancienne de ce grand singe. Actuellement, le consensus est plutôt d'intégrer Toumaï aux Hominidés mais le débat montre la difficulté à caractériser la bipédie des premiers homininés.

b) *Orrorin tugenensis*

En octobre 2000, l'équipe de M. Pickford et B. Senut (Collège de France et MNHN) avait découvert au Kenya (Collines Tugen) une forme dont le fémur montre une adaptation à la bipédie de type humain (fig. 38.8) : *Orrorin tugenensis* (Orrorin signifie homme originel en langue Tugen). Daté entre – 5,7 et – 6 Ma, il repoussait d'une part l'origine de la lignée humaine et plaçait les Australopithèques (voir ci-après) sur une branche cousine (qui aurait divergé antérieurement : – 7,5 Ma) car il présente, comme les chimpanzés et *Homo*, des molaires beaucoup plus petites (ce qui serait un caractère ancestral) que celles des Australopithèques.



Figure 38.8 *Orrorin tugenensis*.

A. Pièces osseuses récoltées dans un gisement daté de – 5,7 à – 6 Ma dans les Collines Tugen (Kenya).

B. Comparaison du fémur d'Orrorin avec celui d'un chimpanzé moderne. Le fémur d'Orrorin montre une adaptation à la bipédie de type Hominidés.

1) Vue antérieure : chimpanzé à gauche et Orrorin à droite.

2) Vue postérieure : position des pièces identiques.

On notera que le col est plus court chez le chimpanzé, que l'anatomie de la tête fémorale est différente et que la longueur du fémur est plus importante (malgré la cassure) chez Orrorin. (Photos M. Pickford.)

c) *Ardipithecus kadabba*

La découverte d'Orrorin fut complétée quelques mois plus tard par la publication d'un fossile éthiopien, daté de – 5,2 à – 5,6 Ma, *Ardipithecus kadabba*, que les auteurs attribuent à un homininé. Il partage un certain nombre de caractères avec les grands singes et certains ont voulu le rattacher plutôt à la lignée des chimpanzés mais la ressemblance de ses dents à celles des Australopithèques pousse à l'intégrer dans la lignée humaine.

De même la présentation en 2005 d'une autre espèce bipède, *Ardipithecus ramidus*, récoltée en Afar (N-E de l'Éthiopie) et datée de – 4,5 Ma, conduisit à réinterpréter des découvertes de la fin du xx^e siècle en Tanzanie et en Éthiopie, attribuées alors aux Australopithèques.

38.2.5 Les Australopithèques

Avant les découvertes d'Orrorin et Toumaï, le premier maillon certain de la lignée humaine était le groupe des Australopithèques dont les premiers restes ont été trouvés en Afrique australe (d'où leur nom) vers – 4 Ma. Ce sont des Hominidés de petite taille (1 m à 1,3 m) chez lesquels existait un important caractère humain, la bipédie. L'arc basi-crânien prend un caractère hominien mais la capacité crânienne demeure faible (inférieure à 500 cm³), le crâne est aplati, le prognathisme très marqué et le bourrelet (ou torus) sus-orbitaire prononcé.

Les restes d'Australopithèques se répartissent en deux groupes (fig. 38.9) :

- la forme « gracile » chez laquelle la crête sagittale est absente et les bourrelets susorbitaire et occipital peu marqués : *A. afarensis*, *A. africanus*, *A. garhi*, *A. bahrelghazali* ;
- la forme « robuste » encore appelée Paranthropes : *A. aethiopicus*, *A. boisei*, *A. robustus*.

Le plus célèbre des Australopithèques est certainement un squelette de sexe féminin : Lucy (*Australopithecus afarensis*), daté d'environ – 3 Ma, dont on a retrouvé 52 os sur 208 (fig. 38.9 A), soit 25 % du squelette, en Éthiopie (1974). Il s'agit en particulier des os des mâchoires, de la colonne vertébrale, des membres et du bassin. De petite taille (1 m), Lucy (ainsi baptisée d'après le titre d'une chanson des Beatles qu'écoutaient les découvreurs du squelette) se rapproche des Australopithèques graciles. L'élargissement de son bassin par rapport à celui des chimpanzés et la morphologie des membres montrent une adaptation à la bipédie et à la station verticale, facteurs essentiels de l'homínisation, cependant le cadre d'une vie paraît encore grandement arboricole. De même, le squelette d'un autre Australopithèque Little Foot, découvert en 1998, à Sterkfontein dans le nord de l'Afrique du Sud (– 3,6 Ma), montre que les Australopithèques pouvaient à la fois grimper aux arbres et se tenir debout au sol. Il semble donc que le passage à la bipédie se soit réalisé dans un milieu arboré, ce qui paraît assez logique, l'arbre procurant sécurité face aux prédateurs et nourriture. Vers – 4,2 Ma, (*Praeanthropus africanus* équivalent d'*Australopithecus anamensis*) semble déjà présenter une bipédie presque identique à la nôtre. En fait, pour certains chercheurs, le pourcentage d'utilisation de la bipédie au sol pourrait être variable suivant les espèces, sans que cela soit directement lié à l'âge de l'espèce, certaines formes étant pratiquement exclusivement bipèdes au sol d'autres maintenant une vie arboricole plus ou moins importante.

L'âge des plus anciens Australopithèques tels *Australopithecus anamensis* découvert à Kanapoi, au sud du lac Turkana (lac = *anam* en langue Turkana) au Kenya (– 4,2 à – 3,9 Ma) ou *Australopithecus afarensis* (– 4,2 à – 2,5 Ma) implique que la lignée des Australopithèques bipèdes a dû se détacher de la lignée humaine vers – 4,5 Ma (fig. 38.13 et 38.14).

Les principaux foyers africains où ont été découverts les Australopithèques sont situés en Afrique australe et en Afrique orientale (Kenya, Éthiopie, Tanzanie), ce qui a donné naissance à la théorie de l'East side story (voir encart 38.6).

Un troisième foyer est situé au nord du Tchad où M. Brunet a découvert, en 1995, une mandibule d'Australopithèque (*A. bahrelghazali*), nommé Abel (en hommage à Abel Brillanceau, de l'université de Poitiers, décédé au cours de la mission de 1989), contemporain de Lucy, mais plus proche de la lignée humaine.



Australopithecus afarensis

Petite taille (1m)
-3 Ma (Éthiopie)



Paranthropus aethiopicus

(West Turkana, Kenya) -2,5 Ma



Paranthropus boisei

(Olduvai, Tanzanie) -1,75 Ma

Figure 38.9 Les Australopithèques.

À gauche : forme gracile : *Australopithecus afarensis* dit Lucy.

À droite : formes robustes ou Paranthropes : *Paranthropus aethiopicus* et *Paranthropus boisei*.

(Photos V. Zeitoun.)

Encart 38.6 – L'East side story est-elle encore valable ?

C'est un scénario, proposé par Y. Coppens, cherchant à expliquer la divergence entre les Australopithèques et les Panidés (chimpanzé, gorille...) par des modifications de l'environnement en conséquence de la formation, vers - 8 Ma, du rift africain. À l'ouest du rift subsiste la forêt dense, domaine des Grands Singes, essentiellement arboricoles, tandis qu'à l'est, en paysage plus ouvert (savane arborée), se développe la bipédie (avantageuse en milieu arboré ouvert, sans intérêt particulier en forêt dense), stade initial de l'hominisation, qui caractérise les Australopithèques. À cette *East side story*, on a objecté la

présence d'Abel (*A. bahrelgazahli*), 2 500 km à l'ouest du rift mais cette objection est limitée car il est beaucoup plus « jeune » (- 3,6 Ma soit plus de 4 Ma après la mise en place du rift) et sa présence pourrait ne prouver simplement que la mobilité des Australopithèques sans remettre en cause leur origine. Par contre si l'attribution aux Hominidés de Toumaï (*Sahelanthropus tchadensis*) se confirme, cela remettrait en cause cette théorie séduisante (bipédie dépendante du caractère ouvert de l'environnement) d'où l'importance du débat sur la position phylogénique de Toumaï.

Les **Paranthropes** regroupent les Australopithèques dits « robustes », datés entre – 2,6 et – 1,2 millions d'années. Ils possèdent un crâne robuste avec une crête sagittale et nucale plus ou moins marquée selon le sexe. La face est concave, prognathe avec un bourrelet massif continu au-dessus des orbites. Le maxillaire et la mandibule sont très massifs avec de grosses molaires et prémolaires et petites dents antérieures. L'émail des dents est très épais. Le squelette postcrânien peu abondant est mal connu. Ils sont essentiellement représentés par trois espèces :

- *Australopithecus aethiopicus* (fig. 38.9) représenté principalement par un crâne connu sous le nom de « crâne noir » (capacité crânienne estimée à 419 cm³) ;
- *Australopithecus boisei* (fig. 38.9) primitivement nommé *Zinjanthropus boisei* (capacité crânienne entre 475 et 530 cm³) ;
- *Australopithecus robustus* qui a été aussi appelé *Australopithecus (Paranthropus) crassidens* (capacité crânienne entre 500 et 550 cm³).

Les caractères anatomiques particuliers des Paranthropes ajoutés au fait qu'ils sont parfois trouvés sur les mêmes sites et dans des couches de même âge qu'*Homo habilis* (voir ci-après) les excluent de la phylogénie humaine directe.

Les rives du lac Turkana ont aussi livré les restes d'un autre fossile à position taxonomique incertaine *Kenyanthropus platyops* (l'homme à face plate du Kenya, – 3,5 Ma). Il s'agit d'un seul crâne très déformé (capacité évaluée entre 450 et 530 cm³, le squelette infracrânien est pratiquement inexistant) qui présente à la fois des caractères primitifs d'Australopithèques « archaïques » et des caractères de Paranthropes mais aussi une face plate « moderne » et des petites dents. Pour certains, il serait assez proche d'*Homo rudolfensis* (voir ci-après). Pour d'autres, il ne s'agirait que d'un spécimen très déformé d'*Australopithecus afarensis*.

Enfin il faut signaler la découverte en 2012 près de Johannesburg (Afrique du Sud) du squelette fossile le plus complet jamais exhumé (*Australopithecus sediba*). Il s'agit d'une espèce relativement récente (– 1,8 à – 2 Ma) qui présente un mélange de caractères primitifs, notamment la faible capacité crânienne des Australopithèques (420 cm³), et de caractères modernes qui le rapprochent du genre *Homo* (évolution mosaïque) et qui ont conduit certains auteurs à y voir un ancêtre de ce genre (fig. 38.13).

38.2.6 Les formes ancestrales du genre *Homo*

À partir de – 2,5 Ma, les Australopithèques coexistent avec les plus anciens représentants de la lignée humaine *Homo rudolfensis* puis *Homo ergaster* (fig. 38.10) et *Homo habilis*. Certains auteurs rattachent déjà *Homo ergaster* au groupe *erectus* (fig. 38.13). Ces formes présentent une constriction post-orbitaire moins prononcée et un volume crânien qui atteint 700 cm³ soit 200 cm³ supplémentaires par rapport aux Paranthropes. *Homo habilis* serait l'auteur des premiers signes d'outils (galets aménagés, pebble culture, fig. 38.14), provenant de Kade Gora (– 2,5 à – 2,7 Ma environ) en Éthiopie. Mais cette culture (*oldowayan*) pourrait être aussi liée à des Australopithèques (fig. 38.16).

38.2.7 *Homo erectus*

Abandonnant les Australopithèques sur un rameau latéral sans descendance, la lignée *Homo habilis* évolue via *Homo Ergaster* vers *Homo erectus*. *Homo ergaster* (fig. 38.10) semble être une forme très proche de la souche à l'origine à la fois de la lignée *Homo erectus* mais aussi, via *Homo antecessor* (§ 38.2.8), de la lignée d'*Homo neanderthalensis* et de celle d'*Homo sapiens*. Le premier exemplaire d'*Homo erectus*, découvert à Java, fut nommé *Pithecanthropus erectus*. Depuis, de nombreux restes ont été trouvés en Afrique et en Eurasie dont les âges s'échelonnent entre – 1,8 Ma et – 200 000 ans. Moins prognathes qu'*Homo habilis* et toujours dépourvus de menton, leur crâne possède encore une « visière » et un « chignon » mais la capacité avoisine les 1 000 cm³ (fig. 38.10). On leur doit une découverte qui allait bouleverser le destin de l'Homme, le feu, vers – 450 000 ans. Leur industrie était celle des bifaces et acheuléens (fig. 38.14).



Homo ergaster
(Dmanisi, Géorgie) –1,8 Ma



Homo floresiensis
(Ile de Flores, Indonésie)
–95 000 à –17 000 ans
Forme naine d'*Homo erectus*

Figure 38.10 *Homo erectus*.

À gauche : *Homo ergaster*, son rattachement aux groupes des *erectus* est l'objet de débats, pour certains auteurs il s'agirait d'une forme ancestrale plus primitive.

À droite : *Homo floresiensis*, forme tardive présentant un nanisme insulaire. (Photos V. Zeitoun.)

En France, *Homo erectus* est représenté par l'Homme de Tautavel (Pyrénées-Orientales), âgé de 450 000 ans, et par les ossements de la grotte du Lazaret (Nice) plus récents (130 000 ans). Les plus anciens Hominidés européens ont été découverts en 1994, à Atapuerca, près de Burgos (Espagne), et datés de – 780 000 ans et à Dmanisi (Géorgie) où une mandibule et deux crânes (*Homo erectus* ou *H. habilis* ?) sont associés à une industrie lithique datée de près de – 1,8 Ma. Les plus anciennes industries européennes, datées de – 2 à – 2,4 Ma, proviennent du Massif central (Saint-Eble, Chilhac, sables du Bourbonnais).

L'*Homo habilis* était demeuré cantonné dans les parties orientale et australe du continent africain ; l'*Homo erectus*, manifestant un remarquable pouvoir d'expansion, a gagné à peu près toutes les parties de l'Ancien Monde. Il existe ainsi une incertitude sur l'auteur des pierres taillées de Géorgie : *Homo habilis* qui aurait franchi la Méditerranée vers – 1,8 Ma ou *Homo erectus* qui aurait parcouru l'Eurasie dès – 2,4 Ma en s'installant durablement dans des sites comme ceux de Dmanisi en Géorgie (1,8 Ma), de Tautavel dans les Corbières (600 000 à 100 000 ans) ou d'Atapuerca près de Burgos, en Espagne (300 000 ans).

En 2004, sept squelettes, datés entre – 95 000 et – 13 000 ans, ont été exhumés dans l'île de Flores en Indonésie et attribué à une nouvelle espèce *Homo floresiensis* (fig. 38.10). Le plus complet des squelettes, qui correspond à une femme d'une trentaine d'années, intrigue par sa petite taille (1 m), son poids (25 kg) et sa capacité crânienne (380 cm³). L'usure des dents prouve qu'il s'agit bien d'un adulte. Une forme naine de même type, âgée de – 50 000 ans, *Homo Luzonensis*, a été découverte en 2007 dans les grottes de Callao (Philippines). Bien que restreint, le matériel fossile montre, comme chez *H. floresiensis*, un mélange de caractères archaïques et dérivés. Il semblerait qu'il s'agisse dans les deux cas d'une forme d'*Homo erectus*, affectée d'un syndrome de nanisme insulaire. Le contexte insulaire, par son isolement, aurait permis l'expression de gènes codant primitifs, toujours présents dans le génome, mais habituellement non exprimés.

38.2.8 Les formes intermédiaires entre *H. erectus* et *H. sapiens*

Il s'agit de formes qui n'ont plus tous les critères morphologiques de *H. erectus* et qui présentent certains traits de *H. sapiens*. On utilise parfois le terme d'hommes prémodernes pour les désigner. C'est le cas d'*Homo antecessor* découvert à Atapuerca près de Burgos (Espagne) qui possédait une capacité crânienne d'environ 1 100 cm³ et une morphologie faciale proche de celle d'*Homo sapiens*. La morphologie de la mâchoire rappelle celle de l'*Homo heidelbergensis* (mâchoire de Mauer). Il pourrait être l'ancêtre d'*Homo heidelbergensis*² lequel serait l'ancêtre d'*Homo neanderthalensis* et d'*Homo sapiens* (fig. 38.12 et 13).

38.2.9 Les Néandertaliens

Entre 200 000 et 100 000 ans, les formes intermédiaires décrites ci-dessus évoluent vers deux espèces : *Homo sapiens* en Asie et *Homo neanderthalensis* en Europe (fig. 38.11).

En 1856, en Allemagne, dans la région de Düsseldorf, un instituteur, Johan Karl Fuhlrott, met à jour dans une petite grotte du ravin de Neander (du nom du prédicateur Joachim Neander qui aimait s'y promener) un squelette d'aspect humain. En 1863, W. King crée pour lui un nouveau nom d'espèce, *Homo neanderthalensis* (avec un h avant la réforme de l'orthographe allemande). En 1938, O. Kleinschmidt le désigne sous le nom d'*Homo sapiens neanderthalensis* en raison des similitudes avec les *sapiens* (volume crânien, pratiques culturelles, inhumations). En fait le débat sur le statut d'espèce ou de sous-espèce (de *sapiens*) des Néandertaliens n'est pas clos (voir encart 38.7) et certains utilisent les termes de *Homo sapiens sapiens* et *Homo sapiens neanderthalensis*.



Homo neanderthalis
La Ferrassie, Dordogne (France)
-50 à -70 000 ans



Homo sapiens
Lautsh (Moravie)
-32 000 ans

Figure 38.11 *Homo neanderthalensis* et *Homo sapiens*.

À gauche : *Homo neanderthalensis* : l'homme de la Ferrassie.

À droite : *Homo sapiens*.

2. L'espèce *Homo heidelbergensis* paraît très proche de l'homme de Rhodésie (*Homo rhodesiensis*) et plusieurs chercheurs considèrent qu'il ne s'agit que d'une seule espèce : on utilise souvent le terme *Homo rhodesiensis* (cf *heidelbergensis*).

Les Néandertaliens ne présentent pas de menton mais leur volume crânien est voisin voire supérieur à celui de l'homme actuel (1 500 cm³) avec toutefois des empreintes traduisant un lobe frontal moins volumineux et des circonvolutions cérébrales moins nombreuses et moins compliquées. Le prognathisme demeure, la visière est toujours saillante mais le chignon s'est effacé (*fig. 38.II*). Les mesures du $\delta^{13}\text{C}$ (voir *fig. 36.24*) et des teneurs en éléments traces des os laissent supposer un régime alimentaire très majoritairement carné. En France les découvertes de Néandertaliens ont été nombreuses (Homme de la Chapelle-aux-Saints, près de Brive par exemple).

Leur industrie est principalement moustérienne (*fig. 38.I4*) mais au Proche-Orient et surtout en Europe plusieurs sites montrent vers -36 000 à -32 000 ans des outils plus élaborés (Aurignacien, Châtelperronien, *fig. 38.I5*). On doit noter que les derniers représentants (Belgique, Ibérie) avaient conservé leur industrie moustérienne.

Ils semblent avoir une organisation sociale assez complexe (soins aux malades et traces d'intervention après traumatismes et fractures) et avoir une intelligence symbolique déjà développée (sépultures et rites funéraires). La présence de bijoux (coquilles travaillées et peintes, pendentifs) indique une sensibilité esthétique. Les Néandertaliens ont sans doute fabriqué les premiers instruments de musique (découverte en Slovénie d'un os d'ours percé de trous, daté de -50 000 ans, qui paraît être une flûte). Enfin en 2018, des datations à -64 800 ans (uranium/thorium) de couches de calcite recouvrant des peintures pariétales de grottes en Cantabrie et en Andalousie ont pu laisser supposer que ces peintures puissent être attribuées aux Néandertaliens car *Homo sapiens* n'arrive dans ces régions que vers -40 000 ans. Depuis ces datations ont été largement remises en cause et cette attribution aux Néandertaliens semble plus que douteuse. Bien que la morphologie de l'os hyoïde (larynx) soit un peu différente de celui d'*Homo sapiens*, on pense que les Néandertaliens disposait d'une forme de langage articulé car les deux espèces disposent dans leur génome de la même séquence du gène FOXP2 responsable de la phonation.

Encart 38.7 – les Néandertaliens sont-ils une sous-espèce de l'Homme moderne ? Les deux formes étaient-elles interfécondes ?

À la fin du xx^e siècle, les premières études génétiques de l'ADN des mitochondries (transmis par la mère) suggéraient que les croisements féconds entre Néandertaliens et *Homo sapiens* avaient été très rares et qu'il s'agissait bien de deux espèces distinctes. La comparaison d'un ADN mitochondrial de Néandertaliens (composé de 379 nucléotides) à celui de plus de 2 000 hommes modernes, a montré que les ADN mitochondriaux des hommes actuels et des Néandertaliens diffèrent par 26 substitutions alors que le nombre moyen de substitutions n'est que de 8 au sein du groupe moderne. Le modèle génétique utilisé aboutit à seulement 120 croisements féconds entre les deux populations sur une période de 12 000 ans ce qui implique une stérilité presque complète entre les femelles néandertaliennes et les mâles d'*Homo sapiens*.

Le séquençage de l'ADN nucléaire a permis de disposer du génome complet néandertalien qui ressemble à celui de l'homme moderne à 99,84 %. On a montré qu'il y a de 2 à 4 % d'ADN néandertalien dans le génome de l'homme moderne non-africain. Il est donc possible qu'une hybridation entre les deux populations ait existé. Cela a pu se passer au Moyen-Orient où les *Homo sapiens* ont cohabité avec les néandertaliens à partir de -120 000 ans, après leur sortie d'Afrique. Si des accouplements ont été interféconds, le fait que Néandertaliens et Sapiens ne soient que deux sous-espèces n'est donc pas à exclure. Il peut toutefois s'agir d'une sorte d'artefact d'hybridation produit par une sous-structure génétique qui aurait déjà été présente dans la population de l'ancêtre commun aux 2 formes (***Homo antecessor***, *fig. 38, I2 et I3*, Pievani et Zeitoun, 2020).

Les Néandertaliens s'épanouissent au Würm vers -80 000 ans et connaissent, entre -60 000 et -45 000 ans, une période de large répartition en Europe puis en Asie. Ils cohabitent avec *Homo sapiens* et partagent avec lui des innovations techniques (au Proche-Orient on connaît des sites avec des occupations successives d'Hommes modernes et de Néandertaliens sans aucun changement notable dans l'industrie lithique). À partir de -42 000 ans, ils ne sont plus présents qu'en Europe et dans des enclaves

de plus en plus restreintes (Arcy-sur-Cure, Saint-Césaire, par exemple). Les dernières présences datent d'environ -29 000 ans (Belgique, Caucase et Gibraltar). La disparition des Néandertaliens n'a pas été soudaine, elle semble résulter d'un processus d'une lente décroissance démographique, comme en ont subi diverses lignées de Mammifères, densité de plus en plus faible, isolats restreints et extinction totale. On peut invoquer un problème d'adaptation aux fluctuations climatiques importantes de la période mais il est aussi vraisemblable, que l'espèce *Homo sapiens*, qui colonisait l'Europe occidentale pendant ce temps, ait connu un essor démographique plus important et soit devenue une espèce de plus en plus invasive.

38.2.10 *Homo sapiens*

Homo sapiens (fig. 38.11) avec les caractères morphologiques de l'Homme moderne et en particulier la voûte crânienne élevée, le front redressé, la capacité cérébrale de 1 500 cm³, le menton bien dessiné, est issu des formes intermédiaires, le groupe souche le plus vraisemblable paraît être celui de *Homo Rhodensiensis* et *Homo heidelbergensis* (fig.38.12). Les nouvelles datations par thermochronologie du gisement du Djebel Irhoud au Maroc (315 000 ans, Hublin *et al.*, 2017) reculent d'au moins 100 000 ans la date précédemment admise de l'émergence du groupe homo sapiens et plaide pour une **origine panafricaine** de l'espèce. *Homo sapiens* va progressivement migrer vers l'Europe et l'Asie, en empruntant sans doute plusieurs voies africaines. Les étapes de cette migration sont marquées au Proche et au Moyen-Orient par l'*Homme de Galilée* (100 000 ans) découvert près du lac de Tibériade puis par l'*Homme de Qafzeh* (2 km au sud de Nazareth en Galilée, âgé de 80 000 ans).

Encart 38.8 – L'Homme de Cro-Magnon

Cette expression désigne initialement un fossile d'*Homo sapiens* découvert dans le site de l'abri de Cro-Magnon aux Eyzies en Dordogne, France). Par extension, elle a longtemps désigné tous les représentants de l'espèce *Homo Sapiens*

ou « Hommes modernes » arrivés en Europe au Paléolithique supérieur entre -40 000 et -10 000 ans avant le présent. Cette deuxième acception est aujourd'hui dépréciée et est tombée en désuétude dans la littérature scientifique.

Dans sa migration, *Homo sapiens* apporte des techniques lithiques plus évoluées ainsi que des formes d'expressions artistiques. Elles s'épanouiront au *Magdalénien* (fig. 38.15) avec les sculptures et l'art pariétal franco-cantabrique (Altamira près de Santander et surtout Lascaux en Dordogne et les grottes Cosquer près de Marseille et Chauvet dans les gorges de l'Ardèche datées entre - 30 000 et - 15 000 ans). Nous connaissons très mal la nature des relations entre les Néandertaliens et *Homo sapiens* alors qu'ils ont occupé ensemble la grotte d'Arcy-sur-Cure et, pendant 10 000 ans, le site de Zaffaraya, près de Madrid.

La biologie moléculaire tend à compliquer notre vision de l'évolution humaine mais il faut rester prudent car les analyses sont complexes et pas toujours exemptes de problèmes de pollution. Ainsi, en 2010 un nouveau groupe humain, les **hommes de Denisova** ou Denisoviens (fig. 38.12), a été défini uniquement sur la base d'analyses génétiques de restes trouvés dans la grotte de Denisova (Massif de l'Altaï au sud de la Sibérie) et datés dans une fourchette de - 48 000 à - 30 000 ans. Cette population aurait vécu entre - 1 million et - 40 000 ans dans une région peuplée par *Homo neanderthalensis* et *Homo sapiens*. Ce groupe constituerait une espèce (ou sous-espèce ?) distincte qui aurait migré d'Afrique en Eurasie par une autre voie que les deux autres espèces.

Les analyses moléculaires laissent supposer que les Denisoviens auraient un ancêtre commun avec *Homo neanderthalensis* et *Homo sapiens* et qu'il y aurait eu des croisements avec ce dernier. Ces croisements auraient permis un apport de gènes favorisant l'adaptation de *H. sapiens* à l'altitude. Ce patrimoine se retrouverait en partie dans le génome de certaines populations actuelles de l'Asie du Sud-Est notamment chez les Mélanésiens

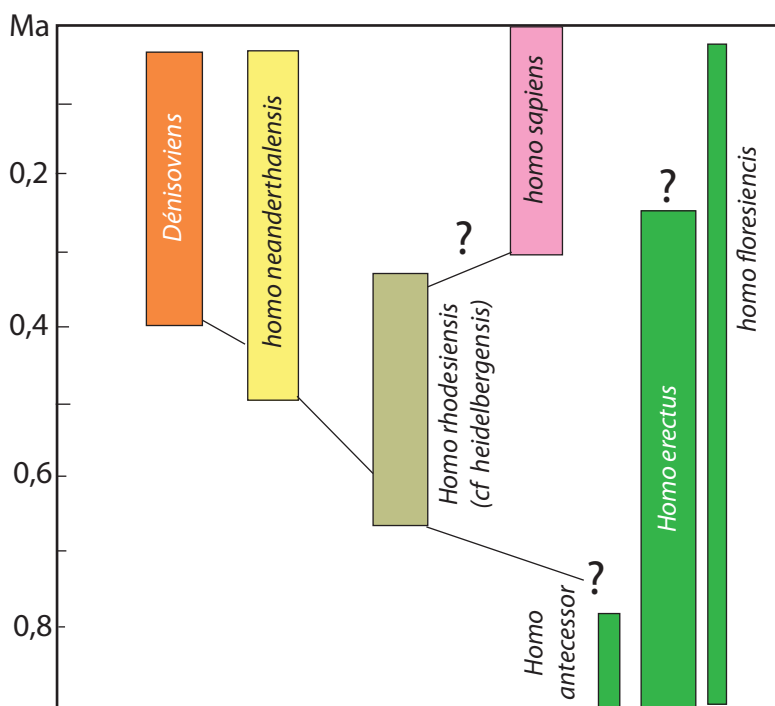


Figure 38.12 Diversification du genre *Homo* au cours du dernier million d'années.

Le groupe *Homo Rhodensis/Homo heidelbergensis* paraît être le groupe souche le plus vraisemblable pour les trois espèces *Homo neanderthalensis*, hommes de Denisova et *Homo sapiens* seule espèce présente actuellement.

De plus, des analyses génétiques de restes de *Homo heidelbergensis* (300 000 ans) de la grotte d'Atapeuerca (Espagne), que l'on pensait proche de *Homo neanderthalensis* (fig. 38.13), se révélèrent sensiblement différentes et beaucoup plus proches du génome de la population de Denisova. Pour les auteurs de cette étude, la population de Denisova et *H. neanderthalensis* dériveraient toutes les deux d'*Homo heidelbergensis* (fig. 38.12).

L'aspect important des découvertes récentes de nouvelles formes du genre *Homo* est qu'au moins en certaines régions du globe, quatre espèces d'*Homo* ont pu coexister : *Homo erectus* (sous la forme *floresiensis*), *Homo neanderthalensis*, les *Dénisoviens* et *Homo sapiens* (fig. 38.12).

Encart 38.9 – L'Ève mitochondriale

L'analyse de l'ADN mitochondrial (transmis par la mère) montre que les hommes modernes sont génétiquement très proches (voir encart 38.7) et dériveraient de l'ADN d'une femme théorique unique, « **l'Ève mitochondriale** », qui vécut en Afrique il y a environ 150 000 à 200 000 ans. En effet lorsqu'une femme n'engendre pas de fille, son ADN mitochondrial s'éteint. « L'Ève mitochondriale » est donc la plus récente ancêtre commune par **lignée maternelle** de l'Humain.

Le fait qu'aucune autre lignée féminine n'ait survécu depuis 150 000 ans serait imputable au volume de la population car ce scénario serait improbable si l'Ève avait vécu parmi des millions d'autres femmes. En clair, sa communauté était très petite. Des estimations de la taille de la population féminine ancestrale nécessaire pour produire les variations observées dans l'ADN mitochondrial chez les humains actuels font état d'environ 5 000 femmes « fondatrices ».

En fait, ce calcul signifie seulement que le lignage génétique des mitochondries de ces quelque 5 000 femmes (qui n'étaient probablement pas contemporaines) est le seul qui soit parvenu jusqu'à nous ; toutes les autres lignées génétiques, certainement très nombreuses, se sont éteintes à un moment ou à un autre, sous les coups de la famine, des épidémies et autres phénomènes naturels.

De même, l'étude de la fréquence des allèles de deux gènes HLA (Cw et Dw) dans des populations actuelles d'Europe, d'Afrique Noire et du Japon indique une distance génétique, qui comparée aux distances géographiques, implique que toutes les populations humaines actuelles soient issues d'une population ancestrale, africaine ou moyen-orientale, dont les descendants se seraient répandus à travers l'Afrique, l'Europe et l'Asie.

Les potentialités de développement des applications à la paléontologie humaine des techniques génétiques paraissent très importantes, elles pourraient même pallier la rareté des restes et pièces paléontologiques d'hominidés. Ainsi, Slon *et al.* (2017) ont pu mettre en évidence directement dans les sédiments de quatre grottes d'Eurasie la présence d'ADN de Néanderthaliens et dans les sédiments de la grotte de Denisova de l'ADN de Denisoviens. Il semble donc maintenant possible de détecter la présence de groupes humains dans des zones dépourvues de restes squelettiques.

38.2.11 Essai de phylogénie de la lignée humaine

La rareté des données objectives, le nombre très restreint de formes trouvées et étudiées, la mauvaise connaissance des variabilités intra-spécifiques ne permettent pas de maîtriser les processus évolutifs de l'homínisation et de construire un arbre phylogénétique des homínidés. Une première approche peut cependant être faite en replaçant les différentes formes d'homínidés dans leur contexte stratigraphique (*fig. 38.13*).

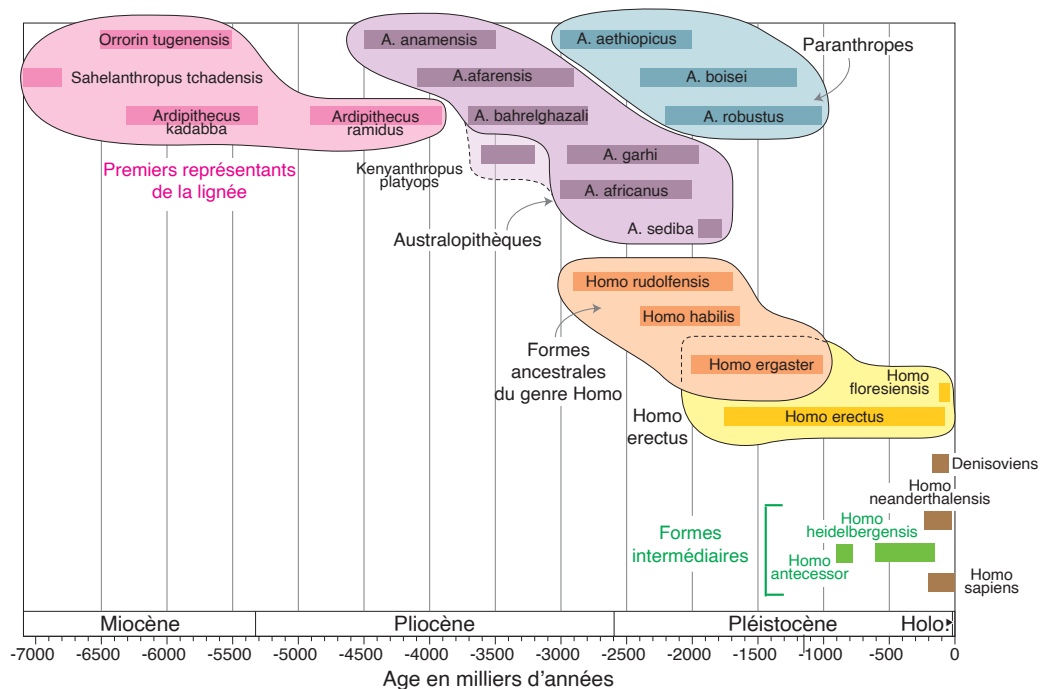


Figure 38.13 Succession stratigraphique des différentes espèces d'homínidés fossiles de la lignée humaine

Les âges et les extensions des différentes espèces sont très souvent des estimations. Les espèces sont regroupées selon le cadre utilisé dans le texte. Le statut d'espèce ou de sous-espèce pour H. néanderthalensis et H. sapiens est l'objet de débats.

Il ne faut pas avoir une vision rectiligne de l'évolution des hominidés et notamment de l'acquisition de la bipédie. Comme pour toute adaptation, il n'y a pas de finalité à l'acquisition de la bipédie qui est simplement une réponse à des contraintes sélectives. Il est encore souvent dit que la bipédie a libéré la main pour permettre la fabrication des outils. C'est négliger les données de terrain : la bipédie existe sans doute depuis – 5 à – 6 Ma et les outils au mieux depuis – 2,5 Ma. Si la bipédie permet bien aux membres antérieurs de remplir d'autres fonctions que la locomotion, la production d'outil paraît devoir être surtout mis en relation avec l'augmentation importante du volume cérébral que présente le genre Homo. Les données de la paléontologie et de la biologie moléculaire témoignent du **caractère buissonnant de l'évolution des hominidés**.

38.3 LES INDUSTRIES HUMAINES

L'activité des hominidés se marque dans les sédiments par la présence d'outils lithiques (*fig. 38.15*) et l'on peut ainsi définir une stratigraphie du Pléistocène et de l'Holocène basée sur la succession des différentes industries. On distingue classiquement le Paléolithique (« âge de la pierre taillée ») et le Néolithique (« âge de la pierre polie »), on utilise souvent une période intermédiaire dite Mésolithique. Les limites de ces différentes périodes, ainsi que celles des sous-périodes (*fig. 38.14*) sont variables d'une région à l'autre et il faut à chaque fois préciser à quelle aire géographique on se réfère. Cette approche se heurte en effet à deux problèmes :

- d'une part des cultures techniques de niveaux différents peuvent coexister à un même endroit ;
- d'autre part les innovations techniques ne sont pas synchrones à l'échelle mondiale et apparaissent le plus souvent à l'occasion de migration de population.

De plus, les avancées technologiques semblent procéder par à-coup, avec de longues périodes de stabilité rompues par de rapides innovations locales (Pievani et Zeitoun, 2020). Enfin, du fait de la coexistence fréquente de restes de différentes formes d'hominidés dans les couches contenant les outils lithiques, il n'est pas toujours possible d'attribuer avec certitude une industrie à une espèce fossile donnée.

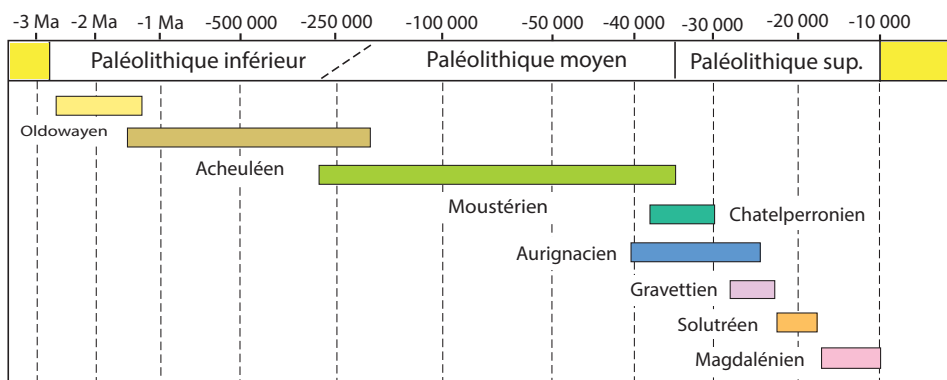


Figure 38.14 Répartition stratigraphique des différentes industries au cours du Paléolithique.

Les âges et durées sont approximatifs (voir texte).

Les premiers indices d'utilisation d'outils sont indirects, il s'agit de traces de découpe sur des ossements de proies, trouvées en Éthiopie et datées de moins de – 3,3 Ma. Elles semblent pouvoir être attribuées à des Australopithèques dont des restes ont été trouvés à proximité.

– **Au Paléolithique inférieur** (fig. 38.14), les premiers véritables outils apparaissent vers –3,3Ma. Il s'agit de galets aménagés pour obtenir un tranchant (*Pebble culture*, fig. 38.15A et B) trouvés en Éthiopie (*Oldawayen*, fig. 38.14). Cette industrie est retrouvée vers –2Ma associée à des formes ancestrales du genre *Homo* tel *Homo habilis*. Durant l'**Acheuléen**, les outils prennent la forme de bifaces avec une symétrie de taille et une forme pointue plus régulière (fig. 38.15C). *Homo ergaster*, *Homo erectus* ou *Homo antecessor* sont associés à ce type d'outils.

– **Au Paléolithique moyen (Moustérien)**, fig. 38.16), la taille des silex se perfectionne, des outils plus spécialisés apparaissent : racloirs, pointes (fig. 38.15D et E), perçoirs. La chasse se développe en utilisant des bolas, boules de pierre attachées à un cordon de cuir qui s'emmêle dans les pattes du gibier. Cette industrie est celles des Néandertaliens mais aussi des formes ancestrales d'*Homo sapiens*.

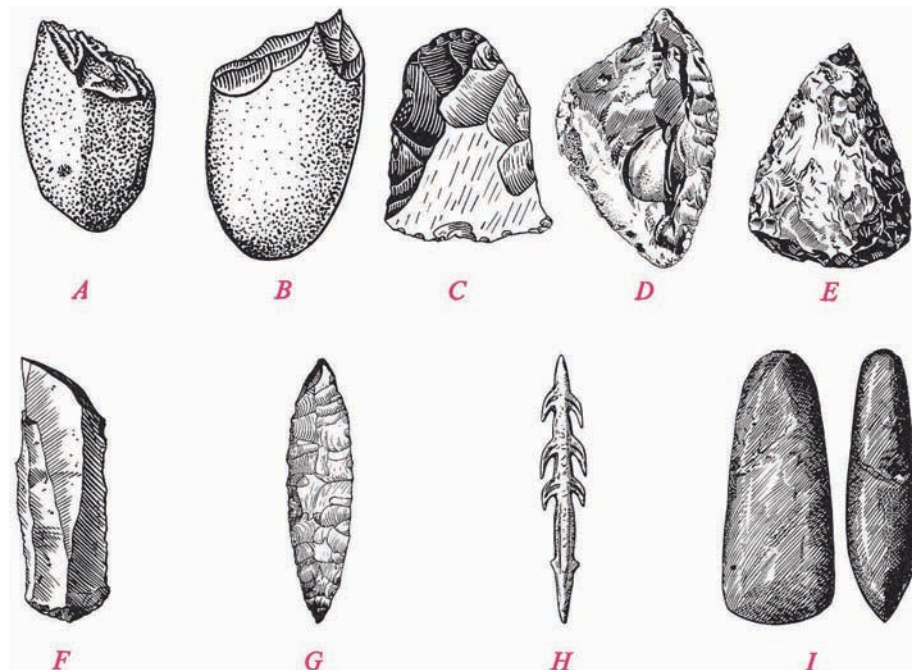


Figure 38.15 Outillage des Hommes préhistoriques.

A et B. Pebble culture (A, coupoir et B, taillant) ; **C.** Acheuléen (hachereau) ; **D et E.** Industrie moustérienne (D, racloir et E, pointe) ; **F.** Aurignacien (burin) ; **G.** Solutréen (« feuille » de laurier) ; **H.** Magdalénien (harpon) et **I.** Néolithique (hache en pierre polie).

– **Au Paléolithique supérieur (Aurignacien, Solutréen, Magdalénien)**, fig. 38.14), l'industrie lithique se modifie, c'est n'est plus uniquement le silex brut qui est taillé pour servir d'outil mais les éclats aussi servent à faire des outils beaucoup plus fins, ce qui suppose une préparation du nucleus avec une anticipation sur la forme finale cherchée des éclats (méthode Levallois). L'industrie de l'os et de l'ivoire se diversifie aussi. L'outillage devient spécialisé et performant avec, par exemple, les aiguilles à chas, les hameçons et les pointes de flèches à barbules (fig. 36.15 F à H).

Homo sapiens, qui vient de supplanter les Néandertaliens, fait preuve d'un *sens artistique développé* : sculptures (Dame de Brassempouy, Venus de Lespugne, ≈–25 000 ans) et peintures pariétales des grottes Chauvet (≈–30 000 ans), Lascaux (« la Chapelle Sixtine de la Préhistoire », ≈–21 500 ans) et Cosquer (≈–19 000 ans) en France, et Altamira (≈–15 000 ans) en Espagne.

Au **Post-glaciaire ou Holocène**, pendant les dix derniers millénaires, se succèdent la civilisation des chasseurs (**Mésolithique**), celle des agriculteurs et de la pierre polie (**Néolithique**, fig. 38.15) puis celle des métallurgistes (**Protohistoire**) et des scribes (**Histoire**). Le travail du **cuivre** apparaît, il y a 7 000 ans en Asie Mineure et met 3 millénaires pour atteindre l'Europe occidentale alors encore en plein Méolithique. Le **bronze** lui succède vers – 4 500 ans et son transit vers l'Europe dure à peine un millénaire comme celui du **fer** apparu vers – 3 200 ans. **L'écriture** qui atteint à ce moment l'Europe occidentale avait été inventée par les Sumériens près de 3 millénaires auparavant.

Avec l'écriture, le genre Homo entre dans l'histoire et les progrès techniques vont en s'accéléralant. Environ deux millions d'années se sont écoulés avant qu'il ne domestique le feu mais seulement 5 000 ans séparent la pierre polie de l'énergie nucléaire. Trois millénaires s'écoulent entre l'âge du fer et le moteur à explosion, et seulement 50 ans entre l'électricité et la domestication de l'énergie atomique, 50 ans aussi entre les premiers avions et l'exploration de la Lune. Devant cette accéléralation exponentielle des découvertes, il devient très hasardeux d'évoquer le devenir de l'Homme et de « sa » planète. C'est à partir de cette analyse que certains proposent de créer une entité nouvelle dans l'échelle stratigraphique, l'Anthropocène, ce qui est une ineptie du point de vue stratigraphique (voir encart 38.1) mais attire l'attention sur le fait que pour la première fois une espèce est susceptible de modifier l'environnement terrestre par son activité.

Par son intelligence, et grâce au caractère néoténique de son développement qui allonge la période d'apprentissage, l'Homme a ajouté à l'évolution biologique lente des ères antérieures, une évolution psychique et sociale infiniment plus rapide, si bien qu'il est hors de doute aujourd'hui que les potentialités évolutives et les conditions de sa survie sont entre ses mains.

À retenir

- ▶ La notion d'ère Quaternaire est ambiguë car sa durée est à peine celle d'un étage des autres ères et sa « justification » comme ère de l'homme et des glaciations n'est pas pertinente car Hominidés et glaciations apparaissent bien avant. Sa limite inférieure qui était définie à l'événement d'Olduvai (– 1,8 Ma), événement de polarité normale dans la période inverse Matuyama, (magnétostratigraphie) a été descendu à la base du Gelasien défini par le GSSP (niveau sapropélique daté à –2,58 Ma) de Monte San Nicola (Sicile).
- ▶ La stratigraphie classique du quaternaire, fondée sur les glaciations alpines (Biber, Donau, Gunz, Mindel, Riss, Würm), ne rend pas compte de la fréquence des fluctuations climatiques survenues au cours du Quaternaire (103 stades isotopiques).
- ▶ Les données de biologie moléculaires et la découverte de formes ancestrales dans des terrains de 6 à 7 Ma d'âge ont modifié profondément notre vision de l'évolution humaine même si la rareté des fossiles et leur état de conservation rendent les reconstitutions phylogéniques délicates.
- ▶ Les deux critères principaux de l'hominisation sont le volume cérébral et l'acquisition de la bipédie. Les grands singes sont connus depuis l'oligocène inférieur (– 30 Ma), très diversifiés au Miocène, ils apparaissent actuellement comme un groupe relique en voie d'extinction.
- ▶ La découverte de formes ancestrales d'hominidés (*Orrorin tugenensis*, – 5,7 à – 6 Ma au Kenya et *Sahelantropus tchadensis*, vers – 7 Ma au Tchad) conduit à placer la divergence des hominidés et des grands singes vers – 8 Ma.
- ▶ L'évolution des hominidés paraît buissonnante avec une succession de formes : *Ardipithecus*, *Australopithecus* « *graciles* » et « *robustes* » (*Paranthropus*), *Homo habilis*, *Homo erectus*, *Homo neanderthalensis*, *hommes de Denisova* et *Homo sapiens*. Certaines de ces formes ont pu cohabiter, ce qui complique l'attribution d'une industrie lithique à une forme plutôt qu'à une autre. Les données récentes (2017) repoussent l'émergence d'*Homo Sapiens* au-delà de – 300 000 ans et plaident pour une émergence pan-africaine.